

Universidad Nacional de Córdoba

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Tesina de Grado para optar por el título de Biólogo

Interacción planta-abeja después de 100 años de cambios ecológicos globales. Análisis de redes de interacción según datos históricos y contemporáneos en la región de Mendoza, Argentina.

Tesista: Diana Cigali Quipildor

Firma: .....

Director/a: Andrea Arístides Cocucci

Firma: .....

Lugar de trabajo: IMBIV . Av. Vélez Sársfield 1611(X5016GCA). Edificio de Investigaciones Biológicas y Tecnológicas. Ciudad Universitaria. Córdoba, Argentina. Dirección postal: Casilla de Correo 495. (X5000ZAA) Córdoba, Argentina. Telefax: (54) 351-5353800/30007 / secretaria@imbiv.unc.edu.ar /direccion.imbiv@gmail.com Web: <http://imbiv.unc.edu.ar/>

Fecha: 17 de Diciembre de 2021

PALABRAS CLAVE: Redes, abejas, plantas, cambio climático, histórico.


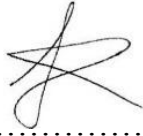

Tesina de Grado para optar por el título de Biólogo

Interacción planta-abeja después de 100 años de cambios ecológicos globales. Análisis de redes de interacción según datos históricos y contemporáneos en la región de Mendoza.

Alumna: Diana Cigali Quipildor

Director: Andrea Arístides Cocucci

Tribunal Examinador

- Nombre y Apellido: Adriana Salvo Firma: 
- Nombre y Apellido: Fernando Zamudio Firma: 
- Nombre y Apellido: Claudio Sosa Firma: 
- Calificación: 10 (diez)
- Fecha: 17 de diciembre de 2021

Agradecimientos

Principalmente agradezco a la Universidad Nacional de Córdoba, por haberme dado la oportunidad de estudiar la carrera y profesión que tanto me apasiona, a los profesores de la FCEFYN por brindar sus conocimientos y fomentar el desarrollo de un pensamiento crítico, a mi director, Andrea Cocucci, por el esfuerzo y la enorme dedicación brindada, a Diego Vazquez por proporcionar gentilmente los datos originales de los muestreos realizados en la Reserva de Villavicencio, que sin ellos no podría haberse realizado esta tesina. Sobre todo agradezco a mi familia por siempre haber sido mi apoyo incondicional, sobre todo a mi papá, Edgar Quipildor, quien estuvo día y noche a mi lado, alentándome en cada circunstancia, a mi mamá, Juana Alegre, que a pesar de la distancia es un pilar fundamental en mi vida, a mi novio, Sammy Flores, por ser un gran compañero e incentivarme con mi formación académica y profesional, y a mis amigos quienes me acompañan desde hace tantos años, siendo un sostén leal. Gracias al altruismo de todos ellos fue posible no sólo la realización de la presente tesina, y finalización de una carrera universitaria, sino también la construcción personal de un desarrollo cognitivo, social y emocional. Infinitamente gracias.

Índice

| | Páginas |
|--|---------|
| Resumen | 5 - 6 |
| Introducción | 6 - 10 |
| Materiales y Métodos | |
| Recopilación de datos..... | 10 |
| Relevamientos históricos..... | 10 - 11 |
| Relevamientos contemporáneos..... | 12 |
| Esfuerzo de muestreo y grado de compleción..... | 12 - 14 |
| Relación de los cambios desde los registros históricos..... | 14 - 15 |
| Nomenclatura de las especies..... | 15 |
| Comparabilidad de las comunidades..... | 16 |
| Construcción de las matrices bipartitas..... | 17 |
| Visualización y análisis de las características de las redes bipartitas..... | 17 - 19 |
| Comparaciones a nivel de red..... | 19 - 20 |
| Resultados | |
| Características de las comunidades y de las redes bipartidas..... | 20 - 28 |
| Comparaciones a nivel de red..... | 28 - 29 |
| Comparaciones entre Potrillos y Villavicencio..... | 29 - 33 |
| Discusión | 33 - 39 |
| Conclusiones | 39 - 40 |
| Bibliografía | 40 - 45 |
| Anexo | |
| Notas biográficas de Anders Christian Jensen-Haarup y Peter Jörgensen..... | 46 - 47 |
| Tablas y figuras..... | 48 - 57 |

Resumen

En este estudio se utilizaron dos grupos de registros de interacciones planta-ápidos recolectados alrededor de la Ciudad de Mendoza. Los registros, que fueron realizados en la misma categoría fisonómico-florística de estepa arbustiva semidesértica (Monte Típico), se encuentran temporalmente separados aproximadamente por 100 años. El muestreo histórico ocurrió entre 1904 y 1908, en cuatro comunidades y el contemporáneo en una, entre 2006 y 2011. Datos históricos de similar antigüedad son conocidos solamente para una comunidad de EEUU de herbáceas de sotobosque.

Las cinco comunidades del presente estudio, se analizaron en su composición taxonómica, y a partir de matrices bipartitas de presencia y ausencia de interacciones, se estimaron parámetros a los niveles de red, grupo, interacción y especie. Entre las cuatro comunidades históricas, una, que coincidió en tipo de hábitat y tipo de uso, resultó ser más similar a la contemporánea en composición de especies y número de participantes.

Los análisis muestran cambios sustanciales en la composición y estructura de las redes de interacción entre sitios. Se destaca el aumento de anidamiento y las pérdidas de interacciones especializadas, en la comparación entre la comunidad históricas más semejante y la contemporánea. Las diferencias son atribuibles a la menor cantidad de interacciones entre abejas y plantas especialistas en la comunidad contemporánea. Las restantes poblaciones históricas, muestran parámetros también indicativos de pérdida de interacciones entre especialistas.

Los resultados permiten concluir que hubo cambios sustanciales en la composición y estructura de las redes de interacción planta-polinizador. Los cambios en la composición incluyen pérdidas y ganancias de especies de plantas y abejas. Una parte muy minoritaria de las interacciones registradas en el pasado persisten en la actualidad. Los cambios en las interacciones se explican por la pérdida de especies de ambos grupos interactuantes, y las reconexiones de especies persistentes con especies nuevas o con especies con las que antes no interactuaban. El patrón de cambio de estructura y de otros parámetros de las redes, indican que en las zonas no rurales de mayor altura hubo un pérdida sesgada de interacciones entre especies especialistas y reconexiones con especies generalistas. Las comunidades históricas en sitios rurales presentaban aspectos de su estructura reveladoras de disturbio temprano, incluso mayores al de la comunidad contemporánea no rural. Se postula que los cambios en la comunidad contemporánea de altura y no rural, serían

atribuibles a un proceso de rotación de especies provenientes de menor altitud, presumiblemente a causa del calentamiento global. Finalmente, al comparar el presente estudio con el anteriormente realizado, es evidente que en ambos casos las redes de interacción, se tornan más anidadas debido a la pérdida de interacciones entre especialistas y a la reconexión con generalistas.

Introducción

Las relaciones ecológicas planta-polinizador son sumamente importantes: sin polinizadores, muchas plantas no podrían producir semillas y estarían impedidas de reproducirse; y sin plantas que proporcionen polen, néctar y otras recompensas, muchas poblaciones de animales polinizadores disminuirían, con los consiguientes efectos en cadena para otras especies (Valiente-Banuet et al., 2015). Además la necesidad del servicio de polinización es de vital importancia para el éxito reproductivo de casi el 90% de las plantas con flores silvestres, y cerca del 65% de los cultivos de interés agronómico o cultural (Dicks et al., 2021). Particularmente, la agricultura se ha vuelto más dependiente de los polinizadores debido a un aumento desproporcionado en el área cultivada con cultivos dependientes de polinizadores (Aizen et al., 2008). No obstante, hay evidencias de que las poblaciones de polinizadores se encuentran en declive, debido a la extinción de especies y la alteración de interacciones ecológicas promovidas por las actividades humanas (He y Hubbell, 2011). Existen ocho factores identificados como causantes directos de la disminución de polinizadores a nivel global, estos son: cambios en el uso del suelo, vinculado con las transformaciones en el paisaje, incluida la destrucción de hábitats naturales y la fragmentación de los mismos; manejo de la tierra; usos de pesticidas; manejo de polinizadores; cambio climático, que a diferencia de los anteriores, actúa a una escala más lenta y de forma menos inmediata; introducción de especies exóticas invasoras; pestes y patógenos; y organismos genéticamente modificados (Dicks et al., 2021).

El estudio de los efectos de la actual crisis de la biodiversidad se ha centrado en gran medida en la pérdida de especies. Sin embargo, la pérdida de interacciones ecológicas suele ocurrir mucho antes que la desaparición de especies (Valiente-Banuet et al., 2015).

Para poder comprender el funcionamiento de sistemas megadiversos, no se puede centrar únicamente en el estudio de especies aisladas, ya que el comportamiento de todo el sistema muestra propiedades más allá de la suma de sus partes (Jordano et al., 2009). Por lo tanto, se hace necesario incorporar a las interacciones como entidades de conservación, con igual mérito que las especies.

La magnitud de cambio en la abundancia y complejidad de las interacciones de un ecosistema a través del tiempo es difícil de evaluar para cualquier red de interacción ecológica, incluso las de planta-polinizador, debido a la falta de réplicas temporales que abarquen los cambios antropogénicos producidos desde poco después del comienzo de la era industrial. Hasta ahora, un solo estudio sobre redes de interacción planta-abeja ha podido comparar datos actuales e históricos de suficiente antigüedad (Burkle et al., 2013). Por lo tanto, se desconoce si los cambios evidenciados en ese sitio, representante de apenas un bioma, que estuvo sujeto a eventos históricos propios del centro-este de EEUU, también se habrían producido en otros sitios con distintos biomas e historia de cambio de hábitat.

Afortunadamente es posible realizar un segundo estudio de este tipo en el centro-oeste de Argentina. Se cuenta para esta región con registros, colecciones y observaciones históricas de hace 100 años, realizados por Christian Jensen-Haarup y Peter Jørgensen, en las cercanías de la Ciudad de Mendoza, sobre especies de abejas y sus interacciones con plantas. Por otro lado, en tiempos recientes, entre 2006 y 2011, se realizó un relevamiento exhaustivo de las redes de interacción planta-polinizador, en la Reserva Natural de Villavicencio (Chacoff et al., 2012).

Burkle y colaboradores (2013) utilizaron un conjunto de datos antiguos, y otro conjunto de registros contemporáneos sobre redes de interacción planta-abeja, separados entre sí por más de 120 años, lapso de tiempo durante el cual ocurrieron cambios climáticos y paisajísticos. El conjunto de datos históricos fue obtenido por Charles Robertson, a fines del siglo XIX, en Carlinville, Illinois, EEUU, y consta de recopilaciones e identificaciones de insectos visitantes de plantas, así como las fenologías de plantas e insectos en hábitats naturales. Durante el siglo siguiente, esta región experimentó una severa alteración del paisaje, incluida la conversión de la mayoría de los bosques y praderas, en campos para agricultura, y un calentamiento climático moderado de 2 °C en invierno y primavera. Entre los años 2006 y 2011, Burkle y colaboradores visitaron el área

estudiada por Robertson, para recopilar datos sobre las fenologías y la estructura de un subconjunto de la red: 26 herbáceas del sotobosque, que florecen en primavera, y sus 109 abejas polinizadoras. Cabe destacar que el muestreo histórico ocurrió en un paisaje forestal relativamente continuo, mientras que las observaciones modernas se limitaron a los fragmentos de bosques remanentes, dentro de una matriz de tierras agrícolas, comerciales y residenciales. Por lo tanto, con los datos históricos y los recientes, se pudo cuantificar el grado en que el cambio ambiental, durante 120 años, modificó las interacciones planta-polinizador. Además se pudo observar los cambios en la estructura de la red, en la diversidad de abejas y en las fenologías de plantas y abejas.

Burkle y colaboradores (2013) observaron una degradación considerable de la estructura y función de la red de interacción, incluyendo la extirpación del 45% de las especies de abejas, y un efecto sobre la cantidad y la calidad de los servicios de polinización a través del tiempo. Los resultados de estos autores mostraron una mayor extinción de las abejas más especializadas que las generalistas, más las parásitas que las solitarias o sociales, y más las que anidan en cavidades leñosas que en otro tipo sustrato, y se pudo evidenciar que las especies de abejas persistentes, participaron históricamente en interacciones más fuertes. Otras extirpaciones pudieron resultar de la alteración en el paisaje, afectando a la variación en la abundancia relativa de las especies. Por otro lado, los cambios de comportamiento y las respuestas evolutivas, como abandono del mutualismo, pueden haber contribuido a los cambios en las interacciones.

Con respecto a la variación del cambio climático, ocurrido en los últimos 120 años, la literatura reciente sugiere que las comunidades de abejas y herbáceas, deberían cambiar sincrónicamente, porque las fenologías de ambas están fuertemente influenciadas por la temperatura. Alternativamente, es posible que las abejas dependan más de la temperatura para su desarrollo y actividad, mientras que las hierbas usan un conjunto más diverso de factores climáticos, lo que resulta en desajustes fenológicos. Por lo que las interacciones perdidas, no explicadas por la extirpación de especies de abejas, pueden ser explicadas por desajustes fenológicos de herbáceas y abejas, que conllevan a la falta de co-ocurrencia espacial o temporal, en paisajes modernos fragmentados. Adicionalmente, la red histórica mostró flexibilidad en respuesta a las perturbaciones (Burkle et al., 2013).

Los antecedentes permiten hipotetizar que la actividad antrópica, durante los últimos 100 años, en la región alrededor de Mendoza, también ha provocado una erosión de las redes de interacción planta-abeja en ecosistemas naturales. Se puede suponer que dicha erosión no sería homogénea en la red, ya que desaparecerían con mayor probabilidad interacciones más vulnerables. Así, las interacciones entre especialistas podrían extinguirse más fácilmente ya que si un compañero de interacción falta el otro compañero queda desvinculado de la red. Contrariamente una especie generalista podría seguir conectada a la red, por más que alguna de las interacciones provistas por la otra parte se perdieran. La mayor vulnerabilidad de las interacciones entre especialistas, permiten predecir ciertas direcciones de cambios en las características de las redes, como producto del deterioro ambiental producido en 100 años. En particular se deberían cumplir las siguientes predicciones:

Disminución del número de especies de plantas y abejas participantes de interacciones.

Disminución del número de interacciones en la red de interacción.

Extinción no aleatoria de especies, con mayor extinción de especies especialistas.

Disminución del número de módulos de la red, en favor de redes dominadas por especies generalistas.

Aumento de la conectancia de la red, por incremento de interacciones entre especies generalistas.

Aumento de anidamiento de la red, como resultado de la pérdida no aleatoria de interacciones entre especialistas.

Respecto a las incidencias globales de la actividad humana sobre los ecosistemas, se puede presumir que los cambios en Mendoza, son apenas un reflejo local de lo que habría ocurrido en todo el planeta, aunque con particularidades según la características idiosincráticas de los diferentes ecosistemas. De ello se desprende la siguiente predicción:

La red de interacción planta-ápido de Mendoza, habría sufrido cambios en los parámetros arriba mencionados, paralelamente pero no idénticamente respecto al sistema similar de Carlinville, Illinois, EEUU.

En este contexto, se plantean los siguientes objetivos: analizar la composición y estructura de las redes de interacción planta-abeja, muestreadas con una diferencia aproximada de 100 años en la región de Mendoza, utilizando descriptores de redes bipartitas a nivel de red, de grupo, de especie y de interacción; y realizar una comparación

entre los cambios ocurridos en un lapso de 120 años en Carlinville, Illinois, EEUU y los cambios evidenciados en 100 años en Mendoza, Argentina.

Materiales y métodos

Recopilación de datos

Los datos sobre las especies de plantas y abejas, y sus interacciones, se obtuvieron tanto de relevamientos históricos como de contemporáneos, todos realizados en la Provincia de Mendoza (Argentina), dentro de un radio de 48 km de la ciudad de Mendoza, en una región situada al pie de la Cordillera de los Andes.

Relevamientos históricos

El conocimiento sobre la diversidad y biología de las abejas en la región de Mendoza era muy restringido, hasta las investigaciones realizadas por dos naturalistas daneses, Anders Christian Jensen-Haarup y Peter Jörgensen. Con anterioridad a ellos, se conocían apenas seis especies coleccionadas desde 1876 hasta 1902 (Schrottky, 1903), y se carecía de información sobre las plantas que éstas visitaban. Jensen-Haarup realizó colecciones y observaciones sobre las abejas de Mendoza, por primera vez entre 1904 y 1905, logrando coleccionar 43 especies (Jensen-Haarup, 1906), y por segunda vez entre octubre de 1906 y marzo de 1907, acompañado por Jörgensen. En este viaje de seis meses, ambos naturalistas lograron capturar un total de 2000 especímenes, pertenecientes a 38 géneros y 115 especies, de las cuales 65 fueron nuevas para la ciencia (Friese, 1912). En este segundo viaje, Jörgensen continuó realizando colecciones y observaciones aún después del regreso de Jensen-Haarup a Dinamarca (Jörgensen 1912a, b; ver Anexo). En un período de nueve meses (octubre de 1907 a junio de 1908), coleccionó 4000 especímenes entre los que se encontraban 140 especies, de las cuales 25 no habían sido nunca registradas (Jörgensen 1909a, b, 1912). A continuación, en un lapso de dos meses (septiembre y octubre 1908) capturó 1104 ejemplares, entre los que se detectaron 86 especies nuevas, y durante los meses posteriores otras seis. Además, durante 1908 otros autores describieron 21 nuevas especies, de las cuales 14 fueron descubiertas por Vachal

(1908, 1909), cinco por Brèthes (1910), y dos por Friese (1910). Por lo cual, a finales de 1908 se contó con un total de 235 especies.

La mayor parte de las extensas colecciones realizadas por Jensen-Haarup y Jörgensende, fueron remitidas a Heinrich Friese (Severin, Alemania), una de las mayores autoridades de la época en la taxonomía de abejas. Otra parte menor fue enviada a otros reconocidos especialistas, como Theodore Dru Alison Cockerell (Boulder, EEUU) y Eduardo Ladislao Holmberg (Buenos Aires, Argentina) (Jörgensen 1912 a). Las publicaciones de Jensen-Haarup (1908) y Jörgensen (1909, 1912) contienen observaciones de visitas de abejas a plantas nativas y exóticas, que fueron identificadas por el reconocido botánico de la época Carlos Spegazzini (Buenos Aires, Argentina) (Jörgensen 1909 a, b). Los autores, realizaron observaciones en cuatro sitios que abarcan varios ambientes y un gradiente altitudinal: Pedregal, Chacras de Coria, Potrerillos (San Ignacio y Blanco Encalada también entran en este ambiente), y la propia ciudad de Mendoza (Jörgensen, 1912). Resulta necesario destacar que las regiones de Pedregal, Chacras de Coria, y Mendoza eran consideradas, ya en aquel entonces, sitios rurales con disturbios incipientes a avanzados, a diferencia de la región de Potrerillos, que no poseía modificaciones antrópicas (Jörgensen, 1912a) . En la tabla 1 se pueden observar los sitios exactos en donde fueron realizados los muestreos.

Tabla 1: Se indican los años de muestreo, las coordenadas geográficas, la altitud y la distancia a Mendoza capital de los sitios pertenecientes a las comunidades muestreadas.

| Sitios | Año de muestreo | Latitud | Longitud | Altitud | Distancia a Mendoza capital |
|------------------|-----------------|-----------------------|-------------|-----------|-----------------------------|
| Pedregal | 1904 - 1908 | 32° 57' 54" | 68° 41' 01" | 650 msnm | 17 km al este |
| Chacras de Coria | | 32° 58' 46" | 69° 12' 25" | 750 msnm | 11 km al sur |
| Potrerillos | | 32° 58' 45" | 68° 52' 36" | 1350 msnm | 37 km al oeste |
| Mendoza | | 32° 50' 30" | 68° 50' 34" | 700 msnm | - |
| Villavicencio | 2006 - 2011 | sitio 1 : 32° 19' 25" | 68° 34' 20" | 1270 msnm | 48 km al noroeste |
| | | sitio 2: 32° 19' 06" | 68° 34' 07" | | |
| | | sitio 3: 32° 18' 52" | 68° 33' 49" | | |
| | | sitio 4: 32° 18' 51" | 68° 33' 47" | | |

Relevamientos contemporáneos

El muestreo contemporáneo se realizó en la Reserva Natural de Villavicencio, ubicada en el departamento Las Heras, se encuentra entre las depresiones del valle de Uspallata y las planicies orientales de la precordillera de los Andes. La reserva ocupa una superficie aproximada de 62.000 ha, de las cuales 8.680 ha (14%) son de uso controlado, 48.360 ha (78%) de uso controlado limitado y 4.960 ha (8%) de uso restringido con máxima protección (Dalmaso et al., 1999).

Dentro de la reserva se trabajó en cuatro sitios de muestreos de 1 ha, cuya ubicación se encuentra detallada en la tabla 1. Se abarcó cuatro temporadas consecutivas, entre 2006 y 2009, y se realizó un total de 171 horas de muestreo entre todos los sitios y años. Se llevaron a cabo un total de 2.048 períodos de observación de interacciones de todo tipo de insectos diurnos con plantas, de 5 minutos, de los cuales 511 fueron en 2006, 350 en 2007, 471 en 2008 y 716 en 2009. El número de períodos de muestreo varió entre especies, sitios y años porque las especies diferían en su abundancia, distribución espacial y duración del período de floración (Chacoff et al., 2012). Por otro lado, se contaron, por gentileza de los autores, con datos de dos temporadas consecutivas (2010 y 2011) posteriores a los publicados por Chacoff et al., (2012).

Esfuerzo de muestreo y grado de compleción

Debido a que el esfuerzo de muestreo en los estudios de redes, puede afectar las propiedades de la red, una representación precisa de las interacciones en una comunidad debe provenir de un procedimiento de muestreo sólido, integral y bien diseñado. Las curvas de acumulación de especies y los estimadores asintóticos de riqueza de especies, permiten evaluar la precisión del procedimiento de muestreo (Chacoff et al., 2012).

Particularmente, se carece de información exacta para los muestreos históricos. Sin embargo, se conoce que los mencionados entomólogos, estuvieron dedicados a las observaciones y registro de ápidos durante cinco temporadas (1904-1908), y que dedicaron gran cantidad de horas a esta actividad, ya que tenían el objetivo de realizar un registro

exhaustivo (Friese, 1910; Jörgensen, 1909a, b, 1912a, b; Jensen-Haarup, 1908). Varios autores indican el número de especies y especímenes coleccionados en tiempos históricos anteriores y posteriores a los muestreos de Jensen-Haarup y P. Jörgensen (Schrottky, 1903; Jensen-Haarup, 1906; Friese, 1906; Jörgensen, 1909a, b; Vachal, 1908, 1909; Brèthes, 1910; Friese, 1910; Jörgensen, 1912a, b). Ello permite apreciar al menos en manera gráfica una curva de acumulación de especies (Fig. 1) y una estimación numérica cruda (ver más abajo). En la tabla 1 del anexo se encuentra detallada la cantidad de especies registradas desde 1876 hasta 1908, junto a sus autores y años de colección.

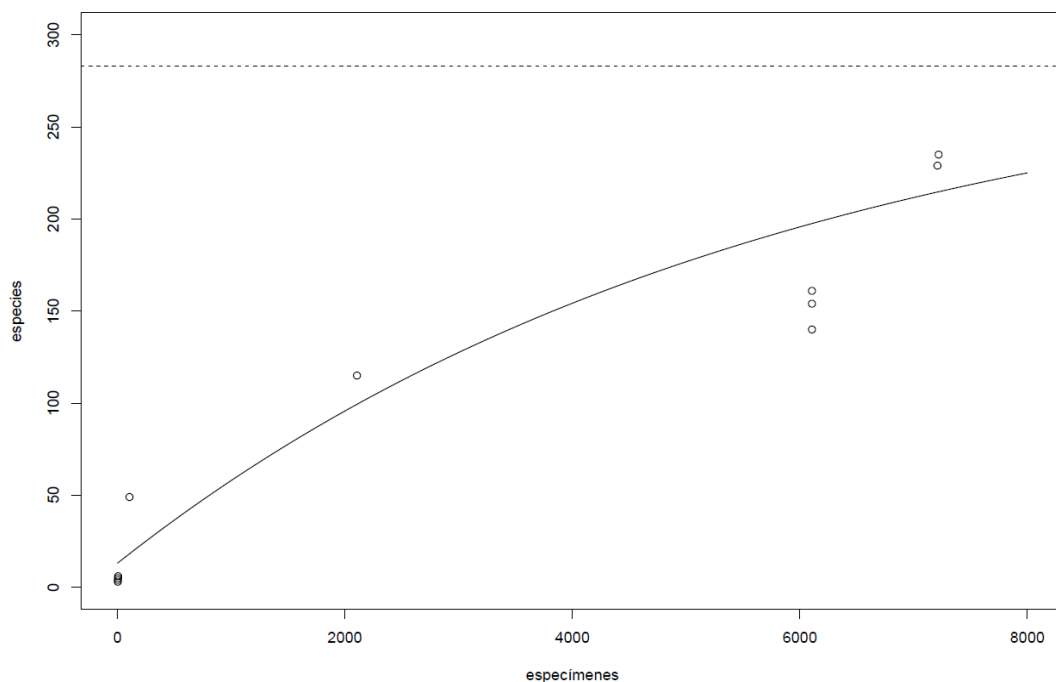


Fig. 1. Curva de acumulación de especies, determinada por el número de especies de abejas encontradas y la cantidad de especímenes acumulados a través del tiempo. La línea punteada indica el número estimado de especies de abejas que debieron existir entre 1866 y 1908, en las comunidades estudiadas por Jörgensen.

La efectividad del muestreo contemporáneo fue puesto a prueba con estimadores asintóticos de riqueza, por lo que se cuenta con información sobre su grado de compleción (Chacoff et al., 2012). Según los autores, se habrían registrado en Villavicencio el 80,4% de la riqueza asintótica de las especies de polinizadores, incluyendo todos los órdenes de insectos, y el 55% de las interacciones para toda la red.

Además, en el estudio se estimó que se necesitaría un aumento de cinco veces en el esfuerzo de muestreo, es decir más de 800 horas, para detectar el 100% de las especies de insectos, y un aumento de 23 veces, es decir cerca de 4000 horas, para detectar el 100% de las interacciones en la red. Sin embargo, se necesita un esfuerzo sustancialmente menor para muestrear el 90% de las especies o interacciones: un aumento de 0,64 en el esfuerzo de muestreo, cerca de 110 horas, para las especies y un aumento de 4,7 veces, esto es cerca de 800 horas, para las interacciones (Chacoff et al., 2012).

A partir de los datos históricos, es posible estimar una regresión asintótica, para tener una estimación cruda del número total de especies de abejas estimadas para las comunidades de aquel entonces. Esto se realizó con la función *NLSstAsymptotic()*, utilizando registros de entre 1866 y 1908, y al número de especies acumuladas como variable respuesta y el número de especímenes como variable predictora. Así la asíntota de la regresión resulta de 283 especies. Hasta 1908 se habían registrado para Mendoza 235 especies de abejas, es decir un 83% de las especies esperadas según esta aproximación.

Relación de los cambios desde los registros históricos

La provincia de Mendoza tenía en el año 1914 un total de 277.535 habitantes (Martínez, 1916), mientras que en 2010, aumentó a 1.738.929 (INDEC, 2021). Por lo cual se puede evidenciar una multiplicación de la población de más de seis veces en casi un siglo, con el consecuente cambio en la estructura del paisaje debido a la actividad humana.

Entre 1561 y 1891, Villavicencio tuvo un poblamiento como paraje de paso en el camino que unía Buenos Aires con Santiago de Chile. En 1891 con la inauguración del primer tramo del Ferrocarril Trasandino, que unía la Ciudad de Mendoza y Uspallata por el valle del Río Mendoza, disminuyó considerablemente el tránsito por ese paso y, posiblemente la actividad humana en general. La actividad de paso se reavivó por diez años a partir de 1934, cuando un aluvión en Cacheuta bloqueó el Ferrocarril. Entre 1924 y 1979, funcionó en el lugar un Hotel Termal y una fuente de Agua Mineral que habría producido una importante actividad turística (Lacoste y Jiménez, 2013). El 14 de septiembre de 2000 se crea la Reserva Natural Villavicencio, por Resolución N° 1065/2000 de la Dirección de Recursos Naturales Renovables, del Ministerio de Medio Ambiente del

Gobierno de Mendoza, con el propósito de preservar y proteger el predominio natural de la región (Codes, 2007). En la actualidad representa la primera área protegida de la provincia de Mendoza, ubicada en terrenos privados, aunque la administración se encuentra a cargo del Gobierno de la Provincia de Mendoza. La transformación ambiental a la que fue sometida el área durante el último siglo, debido a las explotaciones agropecuarias y mineras, tuvo como consecuencia el incremento de los procesos erosivos y la introducción de especies animales y vegetales exóticas. Evidencias de impacto por actividad minera sobre el suelo produjeron socavones, caminos y depósitos de material y escombros. Los impactos provocados por incendios son responsables de la pérdida de especies vegetales, que paralelamente provocaron la pérdida de refugios, sitios de nidificación y recursos alimentarios para la fauna. El creciente turismo, sin regulación y vigilancia, tanto en sus modalidades convencional, como de travesías con vehículos todoterreno, ha derivado en impactos tales como acumulación de residuos, deterioro de la calidad paisajística y perturbaciones a la flora y la fauna (Dalmasso et al., 1999).

En cuanto a las características vegetativas del lugar, se pudo corroborar que, a través de los años, los matorrales de *Larrea divaricata* de la reserva, han sido reemplazados por pastizales de *Salix eriostachya*, y en el piso superior matorrales de *Colliguaja integerrima* y *Diostea scoparia* por el pastizal de *Stipa tenuissima* (Martínez Carretero, 1984).

Nomenclatura de las especies

La nomenclatura de las especies de abejas aquí utilizada se basó en el catálogo Moure (Moure et al., 2012), y la de las especies de plantas se ajustó a los repositorios Tropicos.org (2021) y al Instituto de Botánica Darwinion (2021). Para cactáceas se consultó también a LLIFLE (2021).

Comparabilidad de las comunidades

Las comunidades muestreadas en tiempos históricos y contemporáneos se encuentran en la misma categoría fisonómico-florística de vegetación, conocida como “Estepa de Zigofiláceas de baja cobertura” (Oyarzabal et al., 2018) o como Monte Austral o Típico (Chacoff et al., 2012; Dalmaso et al., 1999). Sin embargo, pueden haber diferencias ecológicas relevantes entre sitios. Según Roig et al. (1996) en el Monte Típico de Mendoza se diferencian zonas según el grupo de vegetación (ver Fig. 3 del anexo). Dos de los sitios históricos muestreados por Jörgensen, Potrerillos y Chacras de Coria, corresponden a una unidad de vegetación de montaña, conformada por un matorral de 2m de altura, el piedemonte es dominado por *L. divaricata*, *Stipatenuis* y *Piptochaetium napostaense*, en menor medida se encuentran *Condalia microphylla*, *Prosopis flexuosa* y *Opuntia sulphurea* (Dalmaso et al., 1999), los otros dos sitios históricos, Pedregal y Mendoza, poseen una vegetación de bolsones y huayquerías, con bajadas arbustivas de *Larrea divaricata*, *Larrea cuneifolia* y *Bulnesia retama*; además Mendoza también posee otros dos ambientes, uno de ellos destinado al cultivo y otro caracterizado por estepas diversas de comunidades de halófitas con *Atriplex argentina*, *A. flavescens*, *Plectocarpa tetracanta*, *Heterostachys ritteriana*, *Alleron vaginata*, entre otras. Por su parte Villavicencio pertenece a la misma unidad de vegetación de Potrerillos y Chacras de Coria.

Por su parte, Potrerillos, se encuentra a una altura comparable a la de Villavicencio, las restantes zonas se ubican entre 520 y 620 m por debajo de estas. Con el fin de determinar cuál de las cuatro comunidades, relevadas históricamente, era más semejante en diversidad a la de Villavicencio, se calcularon distancias de Jaccard entre los cinco sitios a partir de las matrices de presencia/ausencia de especies de plantas y abejas. Se visualizó la semejanza entre sitios por medio de árboles de ordenamientos. Estos análisis se realizaron con las funciones *vegdist()* y *hclust()* del paquete *vegan* en R (R Core Team, 2021). Los análisis subsiguientes se realizaron ya sea con la matriz completa de sitios históricos o con la matriz del sitio más semejante.

Construcción de las matrices bipartitas

Los datos de los relevamientos históricos y contemporáneos, se resumieron en tablas de una fila por cada interacción, donde se asignaron en sendas columnas, especie de abeja, especie de planta y presencia o ausencia de interacciones. Estas matrices fueron luego transformadas en matrices bipartitas de abejas (i) x plantas (j) con la función *dcast()* y *melt()* del paquete *reshape2* en entorno R (R Core Team, 2021). Estas matrices contienen información cualitativa, tienen un valor de uno cuando se registró al menos una interacción entre las especies i y j y de cero cuando no se registraron interacciones.

Visualización y análisis de las características de las redes bipartitas

Las redes de interacción se sometieron a análisis de acuerdo a diferentes niveles: de red, de grupo, de especie y de interacciones.

A nivel de red se determinó el número total de especies ($S = A + P$), el número de interacciones (I) y el tamaño de la matriz de interacción ($A * P$). Con estos datos se obtuvo la conectancia (C), una variable característica de cada comunidad definida como la fracción de interacciones registradas respecto al total posible, y calculada como $C = I / P * A$ (Jordano et al., 2009).

La estructura de la red se evalúa mediante el estudio del anidamiento y la modularidad, que se puede calcular a partir de la matriz de interacción presencia-ausencia (Chacoff et al., 2012). El anidamiento o patrón encajado, es una medida del orden en la estructura de la red, que expresa la tendencia de las especies especializadas a interactuar con un subconjunto de especies más generalizadas y no con otras especialistas. Este parámetro también expresa el grado de simetría en la distribución de ausencias y presencias de interacciones en la red (Chacoff et al., 2012).

Con el fin de visualizar el grado de anidamiento, las especies de ambas partes se distribuyeron en la matriz en orden decreciente de grado, de modo que se evidencie si un grupo menor de generalistas interactúa con un amplio conjunto de especies, tanto

generalistas como especialistas, y las especialistas interactúan sólo con ese subconjunto de generalistas y no con otras especialistas (Bascompte et al., 2003; Vázquez y Aizen, 2006; Ashworth et al., 2004; Guimarães et al., 2006). De esa manera en las redes altamente anidadas se revela una marcada asimetría de la especificidad de las interacciones, que difiere de un patrón aleatorio (Jordano et al., 2009).

El grado de anidamiento se puede cuantificar midiendo la “temperatura de la matriz”. Una matriz fría se encuentra más “cristalizada” u organizada, ya que las interacciones se agrupan dentro de un espacio triangular, por arriba de una curva o isoclina de máximo anidamiento. El aumento de desorden respecto a esta configuración se expresa como “mayor temperatura”, y es una medida proporcional al número de interacciones presentes por debajo de la curva de máximo anidamiento, o ausentes por encima de dicha curva (Atmar et al., 1993). Una red caliente presenta mayor cantidad de interacciones recíprocamente especializadas, es decir especialistas que interactúan con especialistas, y por ende muestra un alto grado de desorden, con interacciones dispersas por arriba y abajo de la curva de máximo anidamiento. Cuando el anidamiento es máximo, la temperatura es 0, mientras que la ausencia de anidamiento ocurre cuando la temperatura es de 100 (Jordano et al., 2009). El grado de anidamiento se estimó con la función *nestedtemp()*.

La modularidad expresa si una red está organizada en subconjuntos de plantas y abejas que interactúan entre sí, y poco o nada con especies de otros subconjuntos. Cada uno de esos subconjuntos se denomina módulo o compartimento (Guimarães et al., 2005). Para visualizar la cantidad de módulos se utilizó la función *ComputeModules()* del paquete bipartite del programa R, esta función busca particiones que maximicen la modularidad (Beckett, 2016).

A nivel de grupo se obtuvo la riqueza de abejas y plantas, el número promedio de interacciones por especie en cada nivel (plantas o abejas), el número promedio de compañeros compartidos y la superposición de nicho entre las especies de un mismo nivel. La función utilizada del paquete bipartite para obtener estos parámetros fue la función *grouplevel* (red, index= c("number of species in the respective trophic level", "mean number of links", "mean number of shared partners", "niche overlap")).

A nivel de especie se midió la especialización media por especie con la función *dfun()*, la cual calcula el índice de especialización "d". Este índice es derivado de una distancia similar al índice de Shannon, y calcula cuán fuertemente una especie se desvía de una muestra aleatoria de los compañeros de interacción disponibles. Varía entre 0 (no especializado) a 1 (muy especializado). En el caso de una red de polinización, un polinizador puede estar visitando solamente a una especie de planta, pero si esta especie es muy dominante, hay poca evidencia para la especialización, por lo tanto este polinizador va a recibir un valor bajo de especialización, en contraste un polinizador que se encuentra solamente en dos de las especies de plantas más raras, va a tener un valor muy alto de "d" (Blüthgen et al., 2006). Para realizar comparaciones entre redes en este parámetro se utilizaron modelos lineales generalizados con "d" como variable respuesta y la red como variable predictora; la función utilizada fue *glm()*.

A nivel de interacción planta-abeja, el patrón se representó de dos maneras, como grillas y como redes bipartitas. En las grillas las especies de plantas fueron ubicadas en columnas y las especies de abejas en filas, ambas ordenadas según su posición de anidación en la red, por lo que las interacciones de las especies en la esquina superior izquierda fueron el núcleo generalista. En las redes bipartitas se ilustran las conexiones entre nodos (especies) de cada parte (abejas y plantas), de tal modo que no existieran conexiones entre nodos del mismo grupo. Estas representaciones ayudan no sólo a visualizar la red completa, sino que proveen herramientas de búsqueda de patrones que resultan de gran utilidad (Jordano et al., 2009). Las representaciones gráficas en grilla o red bipartita, se realizaron respectivamente con las funciones *visweb()* y *plotweb()* del paquete bipartite en entorno R (R Core Team, 2021). En representaciones combinadas de matrices históricas y contemporáneas, fue posible detectar pérdidas e incorporaciones tanto de especies como de interacciones. También fue posible individualizar interacciones que se habrían perdido o agregado por extirpación o adición de especies de abejas o de plantas.

Comparaciones a nivel de red

Cómo los parámetros de la redes son sensibles al tamaño de las mismas, para poder realizar comparaciones válidas, se visualizó el anidamiento medio y los respectivos intervalos de confianza de los parámetros en función de tamaños crecientes de la red. Así

fue posible determinar si las redes diferían significativamente aunque tuvieran distintos tamaños. Para esta aproximación se recurrió a muestreos con reposición (*bootstrap*) de cada una de las redes empíricas a ser comparadas. Es posible muestrear interacciones con reposición partiendo de redes de tamaño mínimo y de todas las redes sucesivamente más grandes hasta que todas las interacciones hayan sido utilizadas. Cada vez que se muestrean interacciones, una pequeña versión de la red es construida y sus parámetros computados. El procedimiento de muestreo puede ser repetido tantas veces como sea necesario, permitiendo la posibilidad de computar valores medios e intervalos de confianza basados en cuantiles para cada tamaño de red. El valor medio entre todos los tamaños de muestras, puede ser graficado, y los índices de diferentes redes pueden ser eventualmente comparados (Valentin y Knight, 2020). Para este fin se utilizó el paquete *bootstrapnet* () y la función *boot_networklevel_n* () en entorno R.

Resultados

Características de las comunidades y de las redes bipartidas

Los análisis de agrupamiento entre las cuatro comunidades históricas y la contemporánea, muestra que entre las primeras, Potrerillos fue más semejante a la de Villavicencio tanto conjuntamente en composición de especies de abejas y plantas, como en composición de especies de abejas separadamente. Sin embargo, cuando se consideró solamente la composición de especies vegetales, esta comunidad histórica se agrupó con las restantes comunidades de aquella época, distante de Villavicencio (ver anexo, Figs. 4A-C).

Tabla 2. Índices a nivel de red, grupo y especie, correspondientes a las cuatro comunidades históricas: Potrerillos, Mendoza, Pedregal, y Chacras de Coria (1904 a 1908); y a la contemporánea, Villavicencio (2006 a 2011).

| NIVEL | | ÍNDICE | Potreriillos | Mendoza | Pedregal | Ch. de Coria | Villavicencio | Todo Jørgensen |
|---------|---------|--|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| RED | | Riqueza | 174 | 261 | 203 | 254 | 132 | 301 |
| | | N° de interacciones | 647 | 926 | 647 | 994 | 453 | 1415 |
| | | Tamaño de la matriz | 6534 | 16992 | 9779 | 16100 | 4340 | 22952 |
| | | Conectancia | 0,1 | 0,05 | 0,07 | 0,06 | 0,1 | 0,06 |
| | | Temperatura | 8,53 | 2,54 | 3,27 | 3,63 | 3,91 | 2,88 |
| | | N° de módulos | 6 | 9 | 11 | 11 | 8 | 10 |
| GRUPO | PLANTAS | N° de especies | 120 | 117 | 77 | 114 | 62 | 151 |
| | | N° promedio de interacciones por especie | 9,95 | 21,72 | 21,13 | 21,22 | 15,42 | 24,32 |
| | | N° promedio de compañeros compartidos | 1,08 | 1,05 | 1,21 | 1,21 | 2,01 | 1,40 |
| | | Superposición de nicho | 0,19 | 0,14 | 0,15 | 0,14 | 0,25 | 0,15 |
| | ABEJAS | N° de especies | 54 | 144 | 127 | 140 | 70 | 151 |
| | | N° promedio de interacciones por especie | 25,24 | 16,61 | 11,91 | 16,90 | 17,78 | 23,75 |
| | | N° promedio de compañeros compartidos | 2,02 | 0,93 | 0,81 | 1,03 | 1,35 | 1,46 |
| | | Superposición de nicho | 0,13 | 0,13 | 0,15 | 0,13 | 0,16 | 0,13 |
| ESPECIE | PLANTAS | Especialización media por especie | 0,17 (0,13) | 0,25 (0,18) | 0,24 (0,19) | 0,24 (0,17) | 0,17 (0,16) | 0,21 (0,16) |
| | ABEJAS | Especialización media por especie | 0,26 (0,17) | 0,24 (0,18) | 0,21 (0,18) | 0,23 (0,19) | 0,18 (0,13) | 0,22 (0,19) |

A nivel de la red

Todas las comunidades históricas tuvieron mayor riqueza total que la contemporánea (Tabla 2). La cantidad de interacciones planta-abeja registradas en los muestreos históricos es mayor en que en el muestreo realizado en tiempos contemporáneos, particularmente en Mendoza y en Chacras de Coria, el número de interacciones fue más del doble que lo observado en Villavicencio (Tabla 2). El tamaño de las matrices bipartitas para cualquiera de las comunidades históricas superaron ampliamente (incluso hasta cuatro veces) al tamaño de la matriz de Villavicencio (Tabla 2). La conectancia varió entre 6 y 10 % en las comunidades históricas separadamente, y fue del 6% para éstas tomadas en conjunto. Estos valores fueron menores que los de Villavicencio, cuya conectancia es del 10%, excepto por Potrerillos que coincide en esta medida (Tabla 2). La comunidad de Villavicencio tuvo una red significativamente menos anidada (más caliente) que las de Pedregal, Chacras de Coria o Mendoza, pero marcada y significativamente más anidada (más fría) que la de Potrerillos (Tabla 2, Fig. 2). Lo cual significa que en la comunidad de Villavicencio, en comparación con la de Potrerillos, habría un vacío en la grilla bipartita sesgado en perjuicio de las interacciones entre especialistas. Mientras que si se compara Villavicencio con el resto de las comunidades de muestreos históricos, ocurrió lo opuesto, es decir, que en Villavicencio se habría incrementado la dotación de interacciones entre especialistas. Villavicencio tuvo la menor cantidad de módulos entre las comunidades estudiadas, a excepción de Potrerillos, que tuvo un valor aún menor. Esto significa que en las comunidades históricas, excepto en Potrerillos, hubo una mayor estructuración de las redes de interacciones (Tabla 2).

A nivel de grupo

La riqueza abejas del conjunto completo de comunidades estudiadas fue 175. Los datos históricos recopilados por Jörgensen muestran una riqueza de abejas mayor, (incluso más del doble), que los obtenidos más recientemente en Villavicencio, a excepción de Potrerillos, cuya riqueza es la menor de todas las comunidades (Tabla 2). Cabe destacar que, en general, las especies encontradas en los estudios históricos, son compartidas entre comunidades, y que solamente se presentan cinco especies exclusivas de Mendoza y cinco de Chacras de Coria. Por otro lado, dentro de la red contemporánea, se encontraron interacciones de 24 nuevas abejas no registradas antes como visitantes de flores, de las

cuales 12 habían sido registradas por Jörgensen anteriormente, pero en desconocimiento de las plantas con las que habían interactuado. Las 46 especies de abejas restantes sí eran conocidas como visitantes de flores en los registros históricos, mientras que 105 abejas presentes en las redes históricas no fueron registradas en la contemporánea (Fig. 3). Con respecto a las plantas, se evidencia una mayor riqueza observada en las comunidades históricas que en la contemporánea. En los datos contemporáneos hubo 20 especies de plantas en común con los registros históricos, 42 nuevas se observaron en el zona, y 131 especies presentes en los registros históricos, no fueron registradas (Fig. 3, anexo: Tablas 2A para abejas y 2B para plantas).

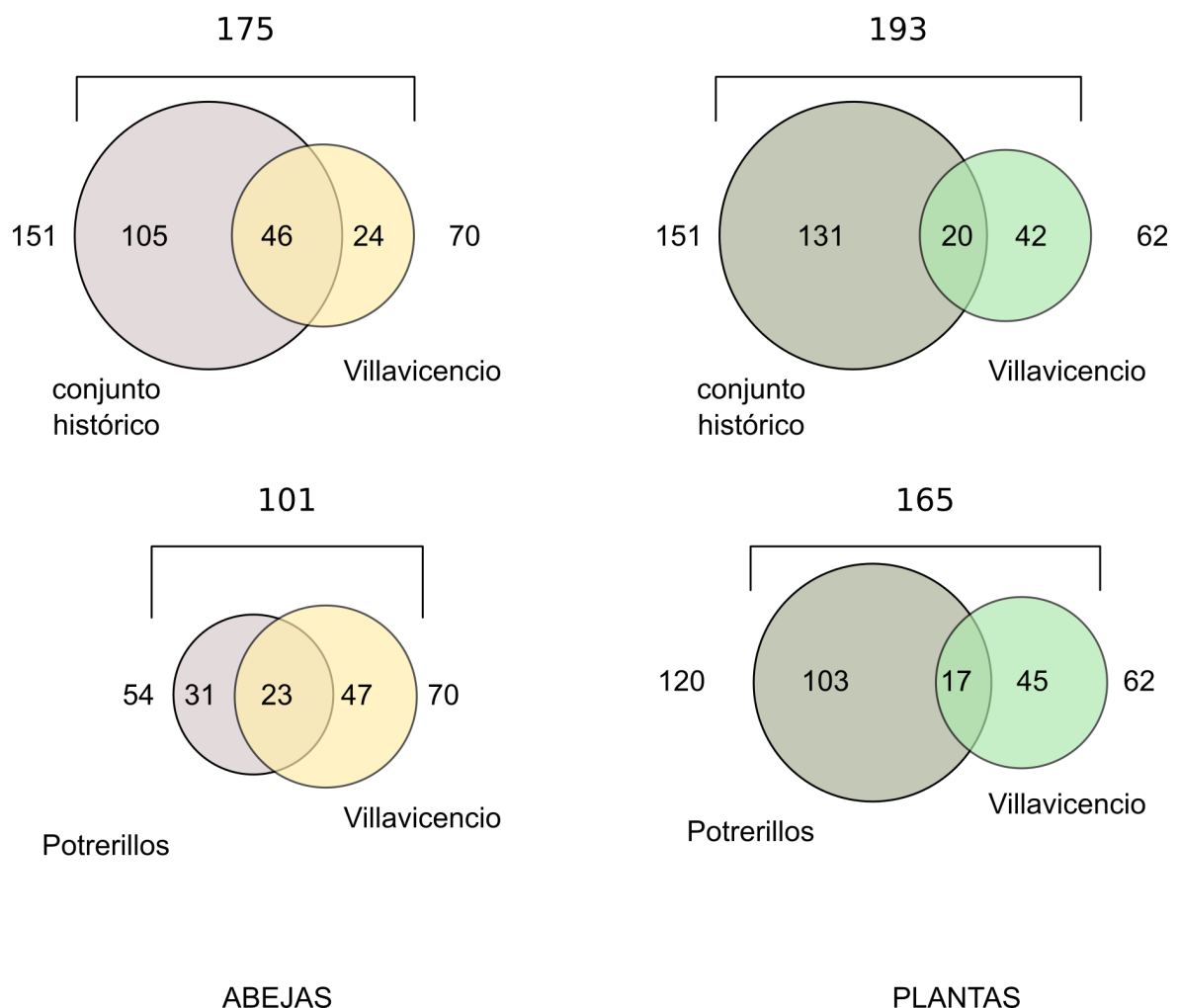


Fig. 3. Los diagramas de Venn ilustran la cantidad de especies de plantas y abejas totales, las que se encuentran presentes en cada comunidad, y las compartidas entre ellas.

El número promedio de interacciones de abejas en Potrerillos es significativamente mayor que el del resto de las comunidades, incluso que el de Villavicencio. A su vez, este número es mayor en Villavicencio que en las otras tres comunidades. En cuanto a las plantas ocurre lo contrario, Potrerillos comprende menor número de interacciones que el resto de las comunidades, incluida la de Villavicencio, y Villavicencio tiene menor número de interacciones que Mendoza, Pedregal y Chacras de Coria (Tabla 2). El número promedio de plantas compartidas entre abejas es mayor en Villavicencio que el resto de las comunidades históricas, a excepción de Potrerillos, donde este índice es máximo. En cuanto al valor medio de abejas compartidas entre plantas, se puede observar que Villavicencio posee un valor mayor que el resto de las comunidades históricas (Tabla 2). La superposición de nicho entre abejas es similar entre las cuatro comunidades históricas, mientras Villavicencio tiene una superposición mayor a estos. Con respecto a la superposición de nicho entre las plantas, ocurre lo mismo, el valor correspondiente a Villavicencio es mayor que el de las cuatro comunidades históricas.

A nivel de especie

En cuanto a las especies de abejas, la especialización media, representada por “d”, es significativamente menor en Villavicencio, respecto al resto de las comunidades históricas, excepto en Pedregal, ya que su valor no se diferencia significativamente al de Villavicencio (Fig. 4A). Con respecto a las especies de plantas, el valor medio de “d” en Potrerillos es similar al de Villavicencio y significativamente menor que el resto de las comunidades históricas (Fig. 4B).

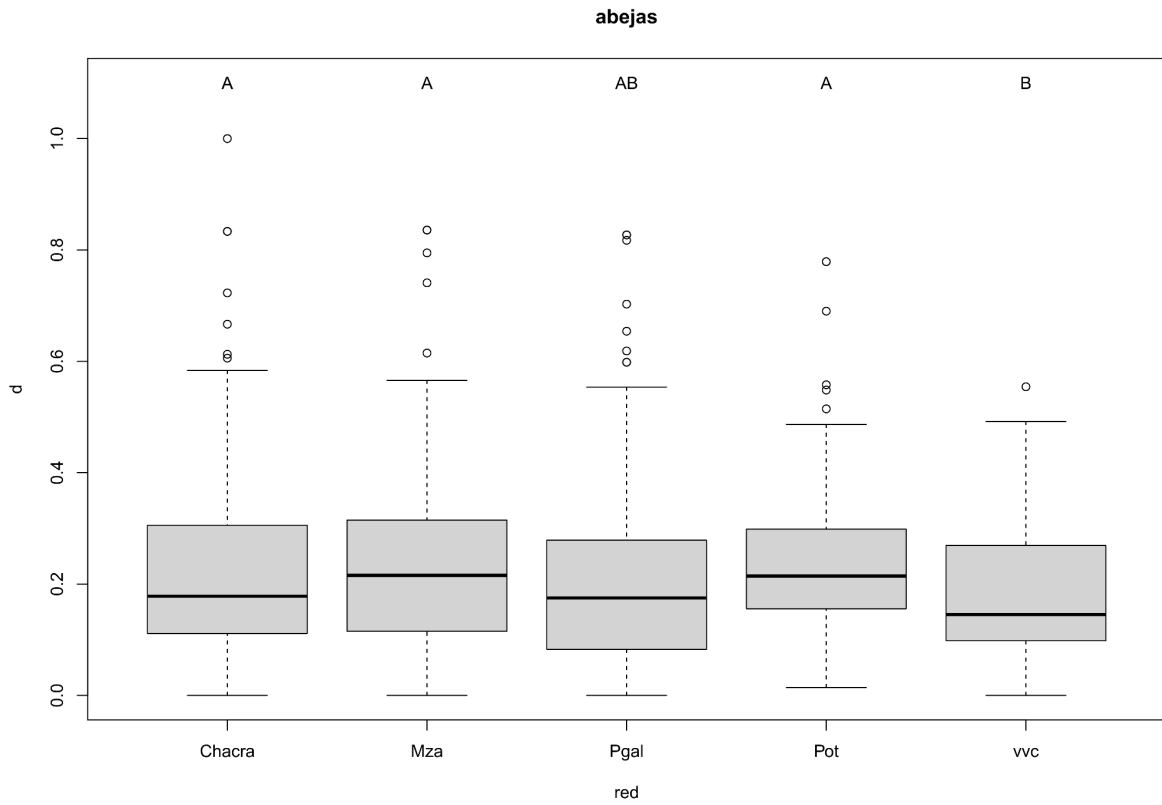


Fig. 4A. Índice de especialización media por especie de abeja en cada lugar de muestreo. “A” indica una agrupación, que difiere significativamente de “B”, “AB” resulta de un valor intermedio que no se diferencia significativamente ni de “A”, ni de “B”.

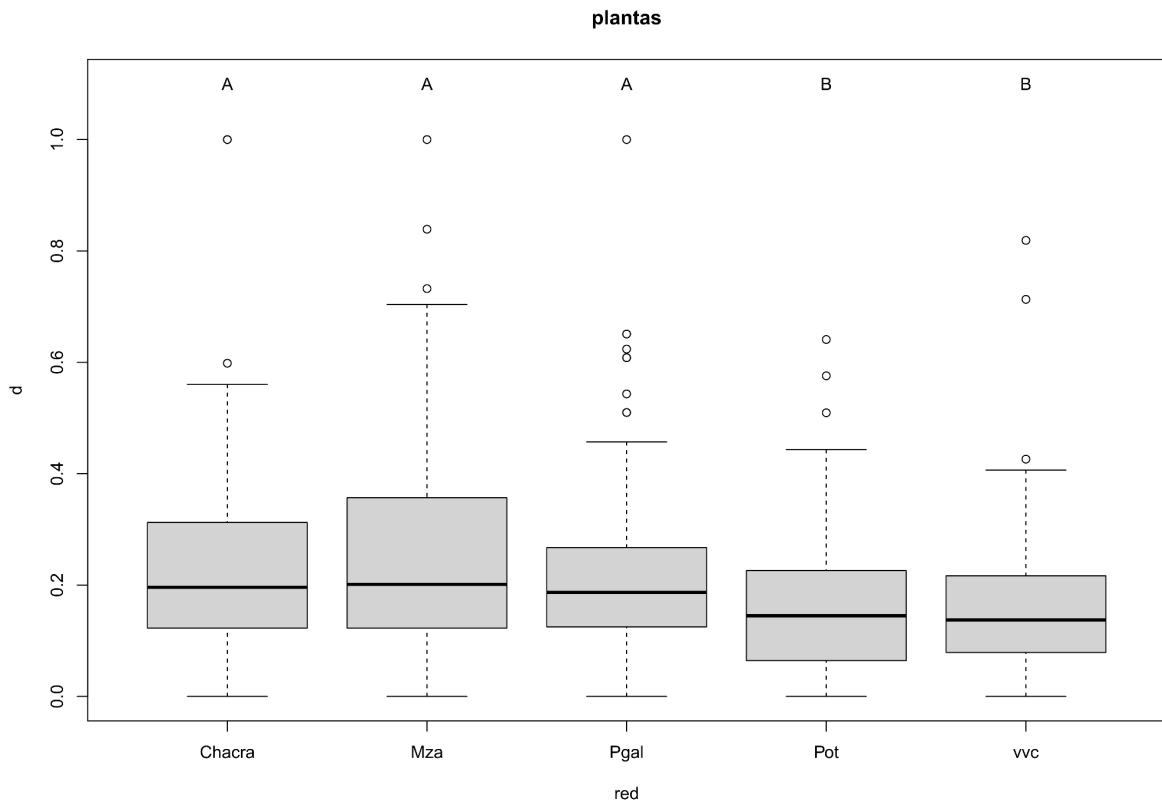


Fig. 4B. Índice de especialización media por especie de planta en cada lugar de muestreo. “A” indica una agrupación, que difiere significativamente de “B”.

A nivel de interacción

La comparación gráfica entre el conjunto de comunidades históricas y la comunidad contemporánea de Villavicencio, muestra una marcada pérdida de interacciones, dominada por las que se deben a la pérdida de especies de abejas (Fig. 5A) y de plantas (Fig. 5B). Al mismo tiempo, se evidencia una reconexión de las interacciones establecidas por abejas y por plantas con compañeros de interacción con los que históricamente no se vinculaban. Ello es particularmente notable entre las primeras. Las nuevas conexiones por especies adicionadas se producen mayoritariamente en la zona de mayor anidamiento.

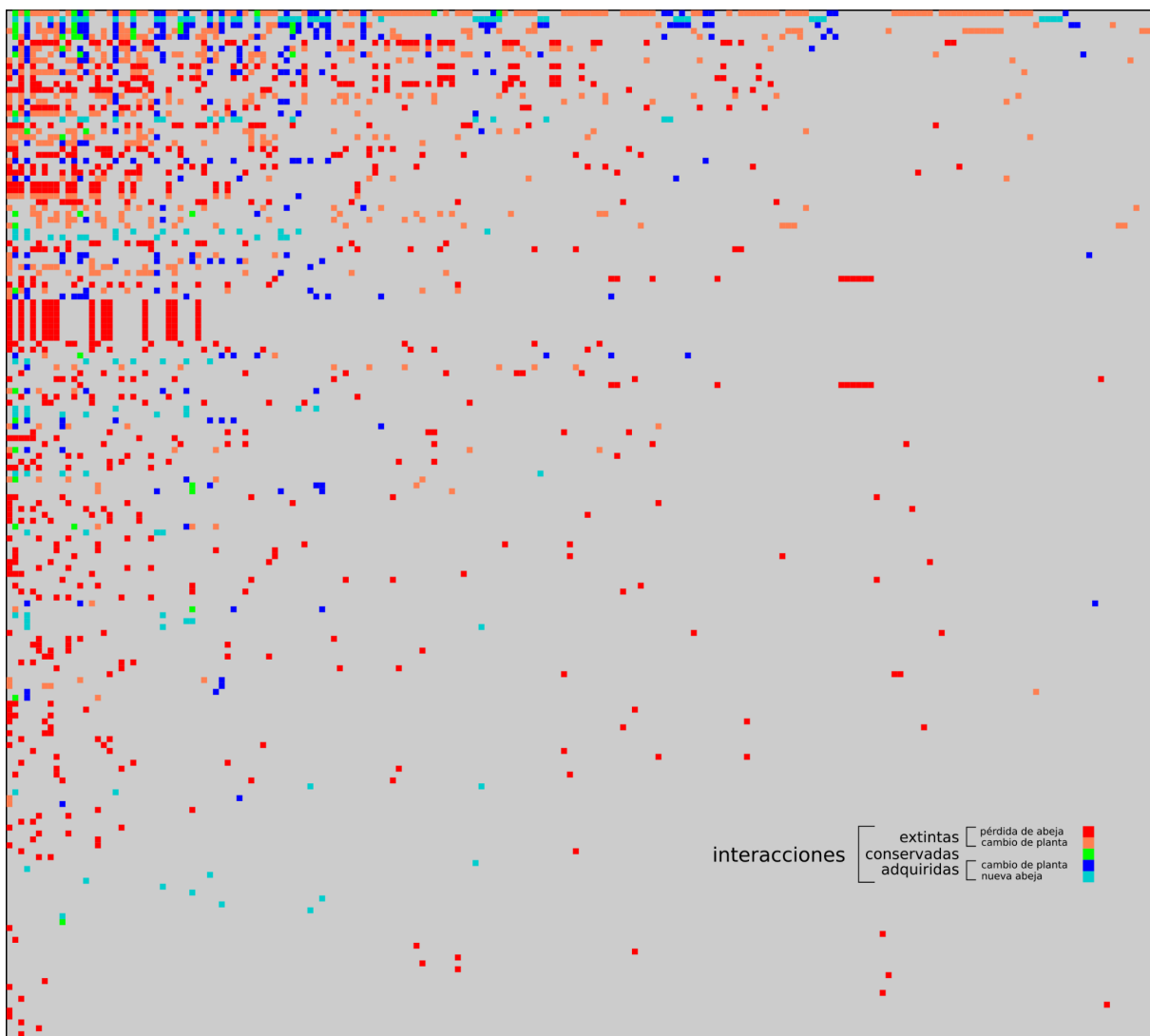


Fig. 5A. Grilla de interacción de polinización planta-abeja, mostrando el cambio de interacciones de las abejas, después de transcurridos 100 años. Datos tomados en Potrerillos, Chacras de Coria, Mendoza y Pedregal (1904-1908), y Villavicencio (2006 - 2011).

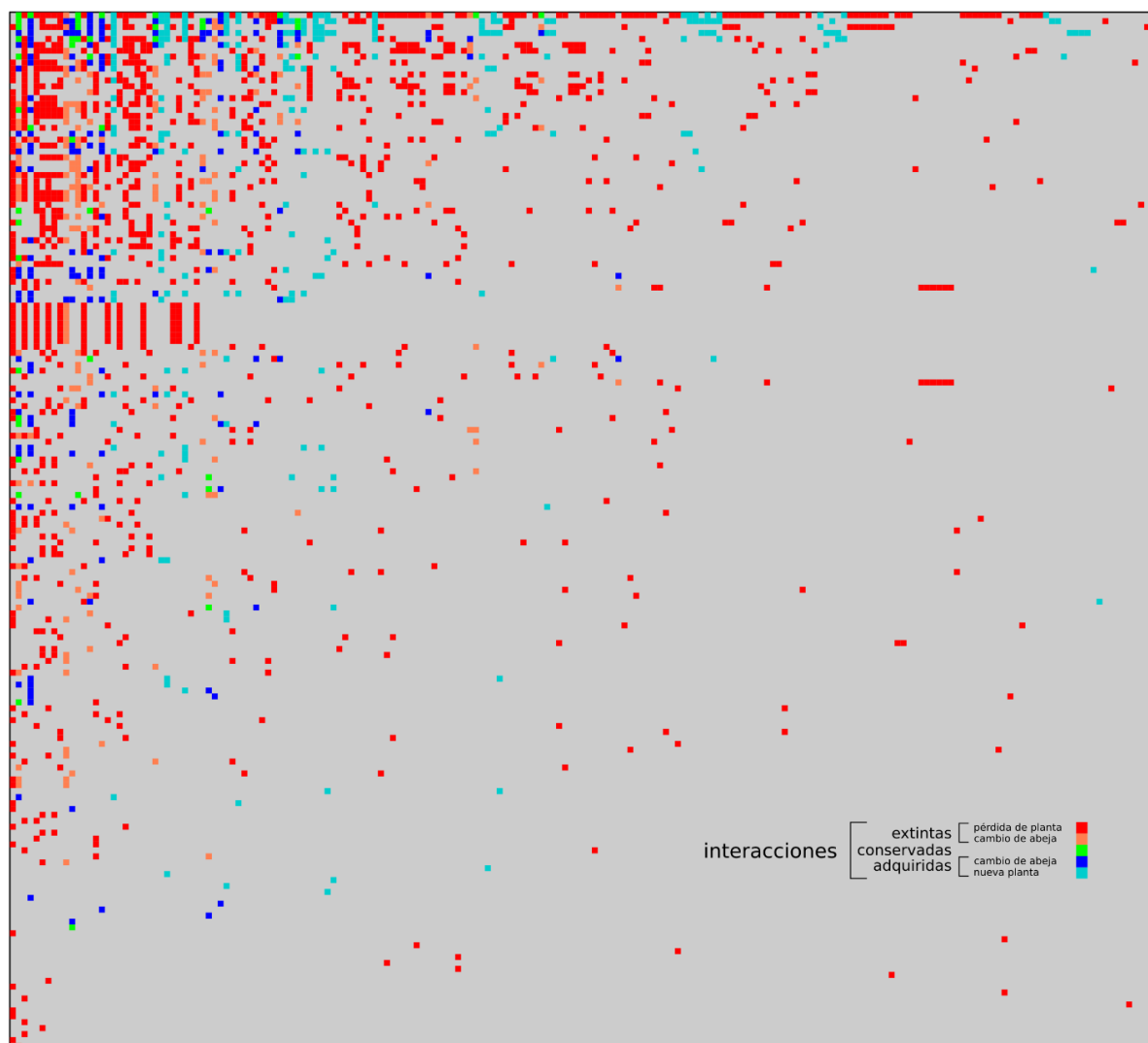


Fig. 5B. Grilla de interacción de polinización planta-abeja, mostrando el cambio de interacciones de las plantas, después de transcurridos 100 años. Datos tomados en Potrerillos, Chacras de Coria, Mendoza y Pedregal (1904-1908), y Villavicencio (2006 - 2011).

En el conjunto de estas dos comunidades se registraron 1821 interacciones, de las cuales 47 se mantuvieron, 1368 se perdieron respecto a los registros históricos, y 406 se ganaron. De las interacciones que presentaron las abejas y las plantas, las pérdidas se debieron más a la extinción de especies que a las reconexiones (Tabla 3). La adquisición de interacciones de abejas fue mayormente por reconexión con otras plantas y en menor medida por aparición de nuevas especies, ocurre lo contrario con las plantas, la adición de interacciones corresponde principalmente a la adquisición de nuevas especies que a reconexiones con nuevos compañeros de interacción (Tabla 3).

Comparaciones a nivel de red

La estructura general de la red de la comunidad de Potrerillos es menos anidada o de mayor temperatura que el resto de las comunidades, incluida la de Villavicencio.

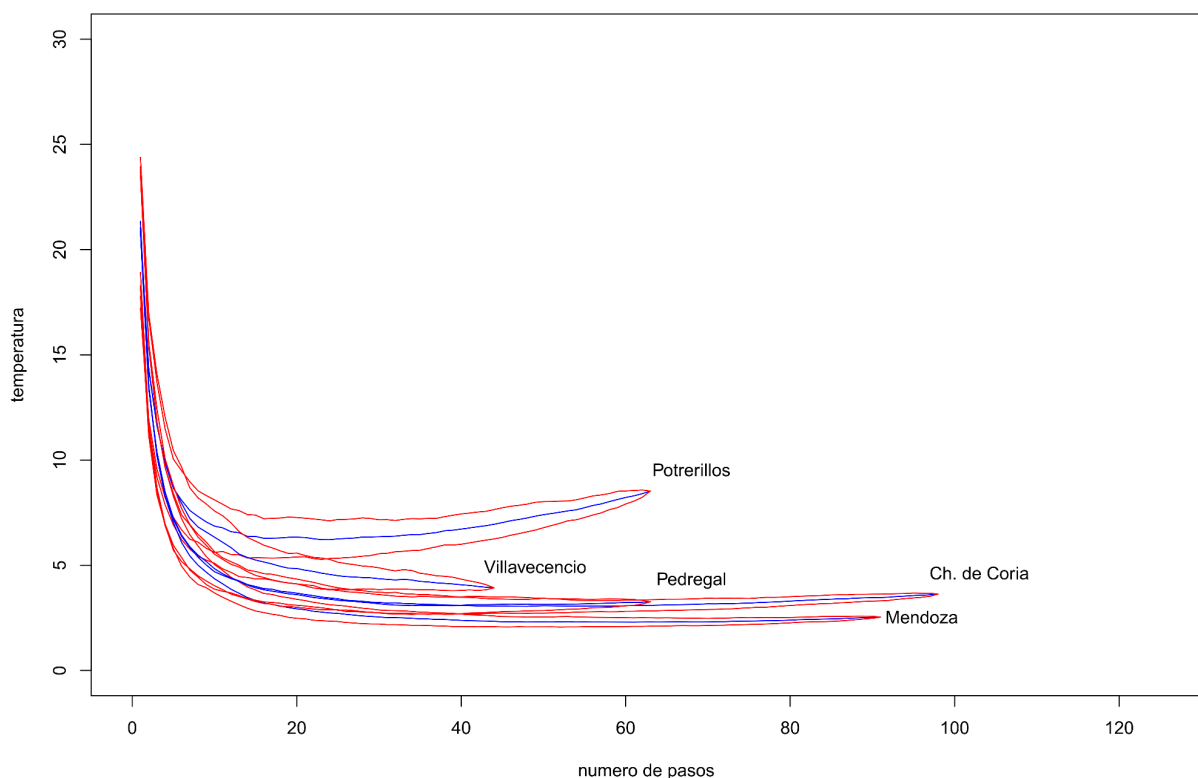


Fig. 2. Temperaturas de las redes históricas y contemporánea comparadas con el procedimiento de aleatorización con redes progresivamente mayores. El número de pasos corresponde al de escalones de 10 interacciones con lo que se aumenta progresivamente el número inicial de 10 interacciones. En cada escalón se calcula la temperatura de 100 redes

aleatorizadas del mismo número de interacciones. La línea azul corresponde a los valores medios y las líneas rojas es el valor medio más menos un desvío estándar calculado a partir de las 100 aleatorizaciones.

Comparaciones entre Potrerillos y Villavicencio

A nivel de grupo

En la comparación entre los datos históricos de Potrerillos y los actuales de Villavicencio, resulta que la primera comunidad comprende un total de 54 especies de abejas, de las cuales 31 no fueron observadas en la segunda comunidad. Villavicencio cuenta con un registro de 70 especies de abejas, 47 de ellas son consideradas nuevas y 24 comparte con la comunidad de Potrerillos (Fig. 3, Tabla 2). Las especies de abejas nuevas corresponden en mayor medida a las familias *Apidae*, *Megachilidae*, *Colletidae*, *Halictidae* y en menor medida *Andrenidae*. En cuanto a las plantas, se evidencia una diferencia en 103 especies registradas en Potrerillos, que no se encontraron en Villavicencio. Por su parte en Villavicencio están presentes 45 especies de plantas que no lo estaban en Potrerillos, y solamente se registraron 17 especies de plantas en común (Fig. 3, Tabla 2).

A nivel de interacción

Los diagramas bipartitos, muestran que en la comunidad de Villavicencio hay pocas especies (*Apis mellifera*, *Augochloropsis argentina* y *Dialictus sp.*) con una alta concentración de conexiones, que contrastan con la mayoría que cuenta con muy bajo números de conexiones (Fig. 6). La comunidad de Potrerillos en cambio presenta una especie (*Apis mellifera*) con alta concentración de conexiones y un gradiente amplio de especies moderadamente a poco conectadas. La comparación gráfica en grilla, entre la comunidad histórica de Potrerillos y la contemporánea de Villavicencio, muestra un patrón de cambio de interacciones similar al que muestra el conjunto completo de comunidades. Cabe resaltar que la reconexión de abejas, se produce mayoritariamente con plantas generalistas, y menos marcadamente el mismo fenómeno se evidencia con las reconexiones de las plantas con abejas. Las conexiones nuevas por adición de especies se produce también mayoritariamente con abejas y plantas generalistas, aunque este patrón es menos marcado en las últimas (Fig. 7A y 7B).

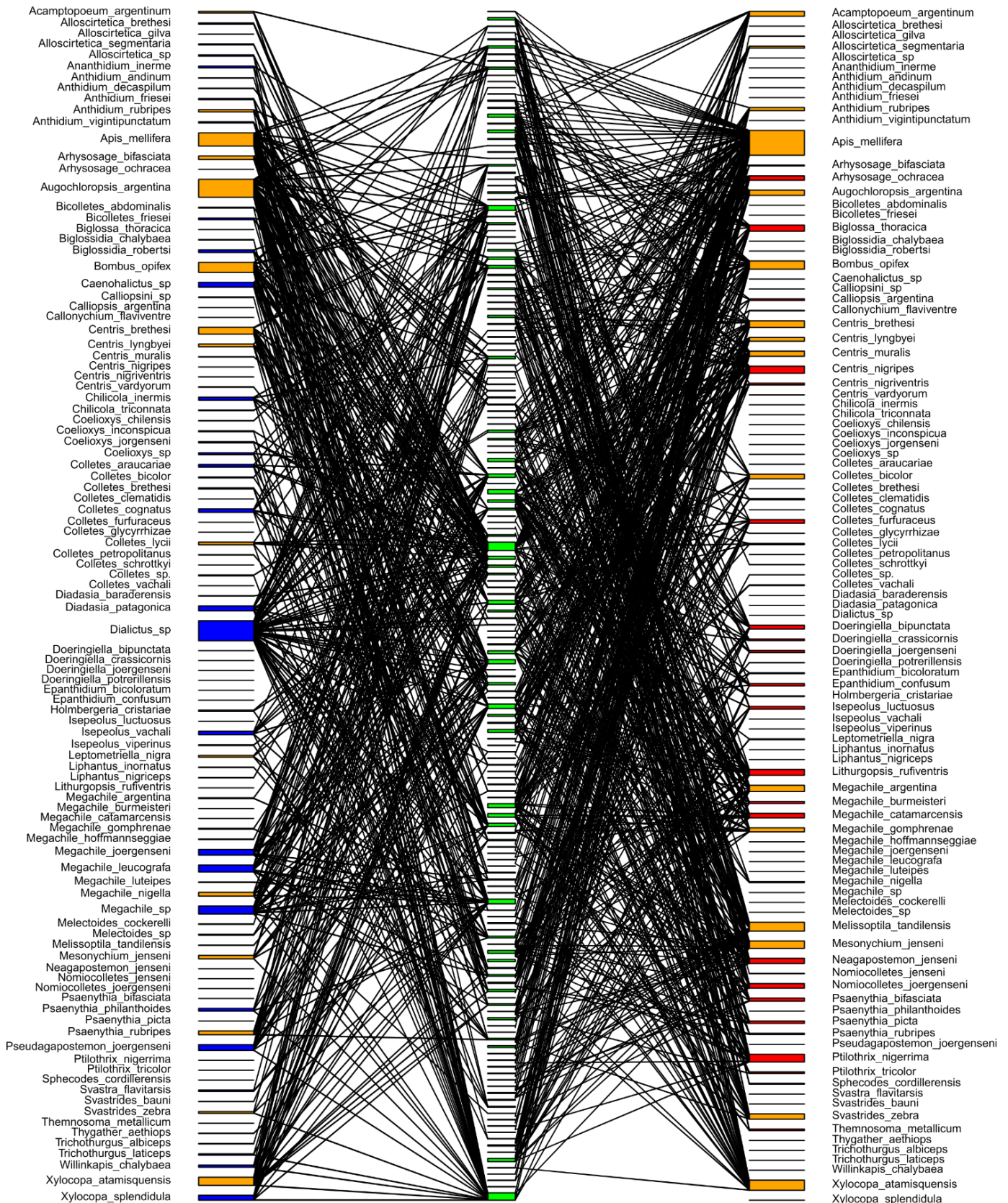
Villavicencio

Potrerrillos

ABEJAS

PLANTAS

ABEJAS



solo Villavicencio

compartidas

solo Potrerillos

Fig. 6. Red bipartita de interacción planta-abeja de las comunidades de Potrerillos (1904-1908) y Villavicencio (2006 - 2011). El ancho de las barras corresponde a la cantidad de interacciones que posee cada especie, las barras no conectadas, no poseen interacciones.



Fig. 7A. Grilla de interacción de polinización planta-abeja, mostrando el cambio de interacciones de las plantas, después de transcurridos 100 años. Datos tomados en Potrerillos (1904 - 1908) y Villavicencio (2006 - 2011).

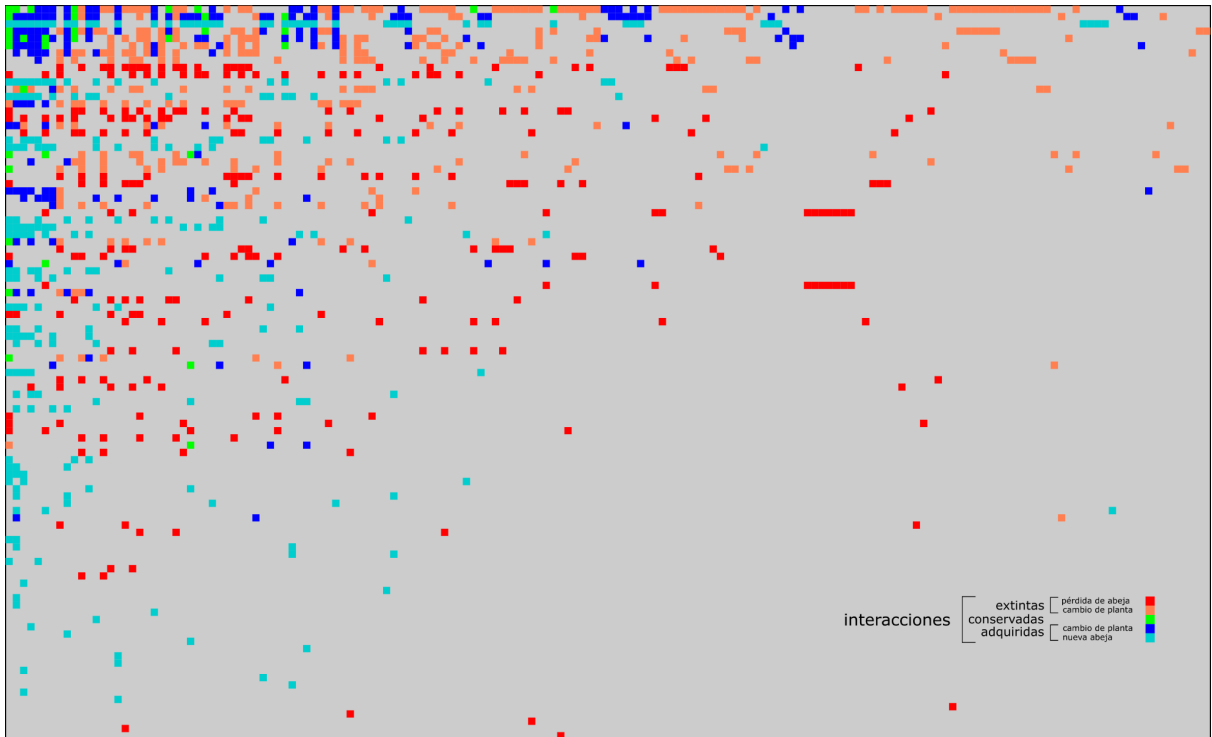


Fig. 7B. Grilla de interacción de polinización planta-abeja, mostrando el cambio de interacciones de las abejas, después de transcurridos 100 años. Datos tomados en Potrerillos (1904 - 1908) y Villavicencio (2006 - 2011).

En el conjunto de estas dos comunidades se registraron 1065 interacciones, de las cuales 35 se mantuvieron, 612 se perdieron respecto a los registros históricos y 418 se ganaron. De las interacciones que presentaron las abejas, las pérdidas se debieron más reconexiones que a pérdidas de abejas, mientras que las interacciones de las plantas se perdieron en escasa medida por reconexión con otras abejas y mayoritariamente por pérdida de plantas (Tabla 3). La adquisición de interacciones por reconexión de abejas con plantas fue muy parecida a la reconexión de plantas con abejas, de similar modo la adquisición de interacciones por ganancia de abejas fue semejante a la adquisición por ganancia de plantas (Tabla 3).

Tabla 3. Cantidad de interacciones por especie ganadas, perdidas o conservadas en la red de Villavicencio comparada con el conjunto de todas las comunidades históricas, y la red de Villavicencio en comparación con Potrerillos..

| Red | Parte | Pérdida por extinción de especie | Pérdida por reconexión | Conservación | Adquisición por reconexión | Adquisición por nueva especie |
|--------------------------------|--------|----------------------------------|------------------------|--------------|----------------------------|-------------------------------|
| Villavicencio y todo Jörgensen | Abeja | 807 | 561 | 47 | 268 | 138 |
| | Planta | 1167 | 201 | 47 | 172 | 234 |
| Villavicencio y Potrerillos | Abeja | 266 | 346 | 35 | 172 | 246 |
| | Planta | 530 | 82 | 35 | 169 | 249 |

Discusión

El presente estudio, muestra un cambio sustancial en riqueza taxonómica y composición de las comunidades, en la riqueza de interacciones, tanto entre las comunidades estudiadas históricamente (1904-1908) como entre el conjunto de éstas y la comunidad estudiada en tiempos recientes (2006-2011) y, finalmente, en la estructura de las redes de interacción. En relación a la riqueza de especies, tanto a nivel de red como a nivel de grupo (abejas o plantas), fue marcadamente menor en la comunidad contemporánea que en el conjunto de comunidades históricas. De la totalidad de 175 especies de abejas registradas en las comunidades históricas y contemporáneas, 13,7% fueron nuevas, 26,3% fueron compartidas y 60% de ellas no fueron registradas en la comunidad contemporánea.

El porcentaje de abejas nuevas puede eventualmente reducirse sustancialmente, considerando que seis especies en la comunidad contemporánea fueron identificadas hasta nivel de géneros, y que especies representantes de estos géneros fueron registrados en los muestreos históricos. En caso de que las seis especies no identificadas correspondiesen a especies del muestreo histórico, el conjunto de especies nuevas se reduciría 10,3 %. Además, si tenemos en cuenta dos especies más registradas en muestreos históricos, pero cuya fuentes florales se desconocían, el total de abejas nuevas desciende al 9,6% del total de abejas registradas en la región. Por su parte, en el conjunto de 193 especies de plantas registradas, 21,7% fueron nuevas, 10,6% fueron compartidas y 67,8% no fueron registradas en la comunidad contemporánea. Cabe mencionar que varias especies de abejas

no registradas en la comunidad contemporánea son parásitas, mientras que las especies nuevas en su mayoría son no parásitas, y pertenecen a géneros registrados anteriormente. Solamente dos especies de *Liphanthus* (Protandrenini) pertenecen a un género que antes no había sido registrado para la región bajo estudio. De todas las interacciones registradas en tiempos históricos y contemporáneos, el 22% fueron nuevas, se mantuvieron apenas el 2,5% y cerca de un 75% de las interacciones no se registraron en la comunidad contemporánea.

No es posible atribuir estos sustanciales cambios en la riqueza, composición y tamaño de las redes de interacción de polinización abeja-planta solamente a modificaciones en el ambiente, ocurridos durante el tiempo transcurrido entre los registros históricos y contemporáneos. Los muestreos históricos se realizaron en cuatro comunidades, que, si bien se ubican todas dentro de la zona de vegetación del Monte Típico, difieren en aspectos geográficos de altitud y de conformación del paisaje y, por lo tanto, abarcan una mayor heterogeneidad ambiental. Estimamos que fue posible eliminar en gran parte el efecto de la diferencia en heterogeneidad ambiental entre los registros históricos y contemporáneos, enfocando la comparación entre la comunidad contemporánea con la histórica más similar en composición específica, zona altitudinal y en particularidades ambientales geográficas. Potrerillos resultó ser la comunidad histórica más similar en composición de especies (abejas y abejas+plantas) y, además, coincidió en altitud sobre el nivel mar, en el tipo de ecosistema y en representar un ambiente no rural. Estas redes tienen aproximadamente el mismo tamaño en número de participantes, sin embargo difieren en número de interacciones y en la proporción de abejas y plantas, ya que la red histórica (Potrerillos) estuvo compuesta por más plantas que abejas mientras que la contemporánea (Villavicencio), inversamente, estuvo compuesta por más abejas que plantas. Del total de 101 especies de abejas registradas en estas comunidades, aproximadamente el 46,5% son nuevas, el 22,8% compartidas y el 30,7% faltan en la comunidad contemporánea. Por su parte, del total de 165 especies de plantas, cerca del 27,3 % fueron nuevas, el 10,3% compartidas y el 62,4 % faltaron en la comunidad contemporánea. Es decir que se observa una mayor disparidad en la composición de plantas que de abejas entre los muestreos históricos y contemporáneos. Al considerar las redes de ambas comunidades más semejantes se observa que sólo 3% de las interacciones se mantuvieron, el 58% se perdieron, y casi un 39% se adquirieron. Es decir, que estas dos comunidades, que son comparables en aspectos biogeográficos pero que están separadas

100 años, siguen teniendo marcadas diferencias en composición y presencia de interacciones.

Además de las diferencias mencionadas en riqueza, composición y número de interacciones entre todas las redes, las comunidades difieren marcadamente en la estructura de las redes interacción, ya que la contemporánea y la histórica más comparable difieren significativamente de las restantes comunidades históricas por tener menor anidamiento (mayor temperatura). Además, estas dos comunidades más comparables, difieren entre ellas en este aspecto, ya que la histórica es marcada y significativamente menos anidada (mayor temperatura) que la contemporánea. Esta diferencia sería significativa aún si ambas redes tuvieran el mismo número de interacciones. Este resultado es de particular interés, puesto que implica que entre la comunidad histórica más comparable y la contemporánea, hubo un cambio no aleatorio de interacciones, el cual es explicado tanto por la extinción local de especies de plantas y abejas especialistas, que habrían desaparecido junto con sus interacciones asociadas, como por la extinción de interacciones resultantes de cambios de compañeros de interacción, desde más especialistas a más generalistas. La red contemporánea adquirió principalmente nuevas especies de abejas, que se conectaron en su mayoría con plantas generalistas preexistentes, además hubieron reconexiones de plantas y abejas existentes, cuyas interacciones se concentraron en la zona de mayor anidamiento. Es decir, las nuevas conexiones se produjeron tanto en el núcleo de abejas y plantas generalistas, como en el conjunto de especies especialistas que se asocian con generalistas, en desmedro de las interacciones que se establecen entre especialistas. Ello se traduce como un “enfriamiento” de la red contemporánea, en comparación con la histórica más similar.

El significativamente menor anidamiento observado en las redes de las comunidades históricas menos similares a la contemporánea en composición y en tipo de ambiente puede, atribuirse a que hace 100 años esos sitios de tierras más bajas (Chacras de Coria, Pedregal y Mendoza) se encontraban ya en un estado avanzado de disturbio, debido a que eran objeto de intensa actividad rural y de un proceso de urbanización acelerado. El mismo Jörgensen (1912), observa entonces que se estaban produciendo cambios en las tecnologías urbanas y rurales, que afectan la posibilidad de nidificación de abejas: principalmente la intervención o eliminación de los muros de adobe para combatir las

abejas, cuyas excavaciones afectaban las fachadas de las casas, o suplantando las tapias divisorias de las fincas por cercos de alambre.

El arriba mencionado patrón de cambio en la estructura de las redes de interacción, es también evidente al comparar el conjunto de redes históricas con la red contemporánea en los otros parámetros a los niveles de red, grupo y especie. A nivel de red se puede comprobar, en general, una mayor cantidad de módulos en el conjunto de comunidades históricas que en la comunidad contemporánea. Esto expresa que en el conjunto de comunidades históricas, hubo una cantidad mayor de subconjuntos de plantas y polinizadores que interactúan entre sí y poco o nada con otros subconjuntos de la misma red. Sin embargo, este resultado es altamente sensible al tamaño de la red y es contradictorio en el caso de las redes más comparables. A nivel de grupo, el índice de superposición de nicho tanto para abejas como para plantas, y el número promedio de compañeros compartidos entre plantas, y entre abejas (a excepción de la comunidad histórica más semejante a la contemporánea), muestran que existe una mayor tendencia de las especies a establecer interacciones más generalistas en la comunidad contemporánea que en las restantes. Con respecto al número medio de interacciones por abeja, resultó levemente mayor en la comunidad contemporánea que las comunidades históricas menos similares en composición, pero marcadamente menor que la comunidad histórica más similar. Sin embargo, ello no altera la estructura de menor anidamiento. En el conjunto de plantas, se observa lo contrario, es decir, que la red contemporánea tuvo menor números de interacciones por especie (mayor especialización por planta) que las comunidades históricas menos similares en composición. Sin embargo, la comunidad histórica más similar a la contemporánea, contó aún con menor número de interacciones por especie de planta. Es posible, que estas diferencias en la comunidad más similar, se deban al hecho que un mayor número de especies de plantas debió ser servido por un menor número de especies de abejas.

A nivel de especie, a través del índice de especialización media de abejas y plantas, se manifiesta una menor especialización también en la comunidad contemporánea respecto a las históricas. Es de destacar que en las redes históricas, la abeja exótica *Apis mellifera*, es la única especie hipergeneralista y las abejas restantes se reparten las plantas de manera más equitativa. En cambio, en la red contemporánea *Dialictus* sp., figura como un segundo hipergeneralista conectando con tantas plantas como *Apis mellifera*.

Si bien la fauna de abejas registrada en la comunidad contemporánea es considerablemente más rica que la comunidad histórica más comparable, la mayoría de las abejas nuevas en la primera si estaban presentes en otras comunidades de menor altitud en los muestreos históricos. Ello sugiere, que pudo ocurrir un desplazamiento de las comunidades de abejas desde sitios de menor a mayor altitud. Patrones de desplazamiento de las comunidades de abejas y de otros insectos polinizadores, hacia mayores alturas, han sido observados en otras partes del mundo, transcurridos apenas 20 años, y se han atribuido al calentamiento global durante tiempos post-industriales (Herrera et al., 2018; Ploquin et al., 2013; Rödder et al., 2021). Es decir, que en la región pudo haber ocurrido un fenómeno de rotación de especies de plantas, ya que localmente se perdieron muchas especies presumiblemente desplazadas a otras comunidades, y aparecieron otras nuevas provenientes de otras comunidades.

De las predicciones planteadas al comienzo, se pudo verificar una disminución tanto del número de especies de abejas y plantas, como del número de interacciones en la comunidad contemporánea respecto del conjunto de comunidades históricas. Sin embargo, estas predicciones se cumplen parcialmente, ya que al considerar las dos comunidades más semejantes, sí habría disminuido el número de especies de plantas y de interacciones, pero no el de abejas. También, como se había predicho, hubo extinción no aleatoria de especies, que se debería a una mayor incidencia en la pérdida de interacciones entre especialistas. La predicción sobre la cantidad de módulos se cumplió al comparar la red contemporánea con el conjunto de históricas, y con la mayoría de estas separadamente, a excepción de la comunidad de Potrerillos, ya que el número de módulos de ésta es menor que la red de Villavicencio. Es posible, que este resultado se relacione con el hecho de que en la comunidad contemporánea, la zona de menor anidamiento se halla erosionada por la pérdida de interacción entre especialistas, de esa manera se genera un gran número de módulos entre los pocos especialistas restantes. Por lo contrario en la red histórica más semejante, la zona de menor anidamiento se encuentra ocupada por un conjunto relativamente rico de interacciones entre especialistas, que hacen más difícil encontrar divisiones en módulos. Se verificó el aumento en la conectancia de la red contemporánea, tanto al compararla con el conjunto de comunidades históricas, como con la mayoría de las comunidades históricas tomadas separadamente, a excepción de Potrerillos, cuyo valor de conectancia coincidió con el de la comunidad contemporánea. La predicción sobre el

aumento de anidamiento en la comunidad contemporánea se constató en la comparación con la comunidad histórica más semejante, pero no con el resto de las comunidades históricas por separado, cuyas redes se encontraron más anidadas que la contemporánea. Este mayor anidamiento en las comunidades históricas, podría deberse a que las comunidades ecológicas ya en aquel entonces, habrían estado más afectadas por la actividad antrópica. El aumento del anidamiento, se atribuye principalmente a la pérdida de interacciones entre especialistas y a la reconexión de abejas con plantas más generalistas y viceversa. La evidencia sugiere que el aumento de anidamiento resultaría de distintas causas; en las comunidades históricas a la intervención humana temprana en regiones rurales y al cambio climático en la comunidad contemporánea no rural.

El presente estudio captura el cambio histórico en las redes de interacción durante un lapso de casi 100 años. El único estudio similar se realizó en Carlinville, Illinois, EEUU, para una comunidad de abejas y herbáceas del sotobosque de región templada, comprendiendo el transcurso de 120 años (Burckle et al., 2013). En el presente estudio se encontró una mayor disminución en el número de especies de abejas (60%) comparado con aquel estudio (45%). La pérdida registrada en el presente estudio es probablemente una sobrestimación, puesto a que abarca cuatro comunidades, que comprenden un gradiente altitudinal y de conformación del paisaje. En la comparación de la comunidad contemporánea con su histórica más similar, está pérdida desciende a cerca del 30%. En el estudio de Burckle et al. (2013) no se registró cambio en la composición de la flora pero esto debe atribuirse al programa de muestreo, ya que éste se concentró en un conjunto de 26 herbáceas que se eligieron por encontrarse en ambos tiempos. Sin embargo, sí se detectaron cambios en los tiempos de floración de las plantas que, por desacoplamiento fenológicos entre plantas y abejas, sería al menos en parte responsable de cambios en la estructura de la red de interacción. En contraste, el presente estudio comprendió la comunidad completa de plantas, principalmente leñosas y suculentas, que son menos susceptibles a los cambios fenológicos. Por lo tanto, la comparación entre ambos estudios no es del todo directa en lo respecta a cambios en los ciclos de vida de las especies participantes. El estudio en EEUU tampoco encontró adición de especies de abejas, que aquí atribuimos al hecho de que ese sitio se encuentra en una planicie a cerca de 190 msnm, lejos de fuentes de menor altura que pudiesen aportar abejas que migren en altitud por calentamiento global. De manera similar al presente, en aquel estudio se observó una extinción sesgada de interacciones entre especialistas, que es atribuida a la extirpación de

especies especialistas como abejas parásitas y las nidificantes en cavidades, posiblemente por causa del manejo del paisaje, como remoción de troncos caídos. En la población contemporánea no hay pérdida sesgada de especies parásitas o de ciertos hábitos de nidificación, cuando se la compara con la comunidad histórica más similar, que es pobre en abejas parásitas. Sin embargo, se aprecia una gran pérdida de abejas parásitas en la comparación con el conjunto de comunidades históricas. En ambos estudios es evidente que las redes responden de manera flexible, aunque hayan cambiado los participantes, reacomodándose las interacciones entre las especies sobrevivientes. Es decir que por más que las plantas se hayan extinto en un lugar, las abejas pudieron reconectarse con otras plantas que sobrevivieron, y las plantas, al extinguirse sus compañeras de abejas, pudieron reconectarse con otras abejas. En el presente estudio se pudo capturar otra dimensión del proceso de reestructuración de las comunidades y de sus redes de interacción, como es la adición de participantes de ambos grupos. Estas adiciones proporcionan posibilidades de reconexión tanto a abejas como plantas. Con estos resultados se puede decir que en las redes de interacción planta-abeja, la rotación en la composición de las comunidades, y la reconexión son factores muy importantes que se pueden observar a través del tiempo. En todos los casos esas nuevas reestructuraciones implican el enfriamiento de las redes por pérdidas de interacciones entre especialistas.

Conclusión

Se puede concluir que en la vegetación del Monte, en la región de Mendoza, hubo cambios sustanciales en la composición y estructura de las redes de interacción planta-polinizador, en la comparación entre una comunidad contemporánea y comunidades históricas de hace 100 años. Los cambios en la composición incluyen pérdidas y ganancias de especies de plantas y abejas. Una parte muy minoritaria de las interacciones registradas en el pasado persisten en la actualidad. Los cambios en las interacciones se explican por la pérdida de especies de ambos grupos interactuantes, y a reconexiones de especies persistentes con especies nuevas o con especies con las que antes no interactuaban. El patrón de cambio de estructura y de otros parámetros de las redes, indican que en las zonas no rurales de mayor altura hubo una pérdida sesgada de interacciones entre especies especialistas y reconexiones con especies generalistas. Las comunidades históricas en sitios rurales presentaban aspectos de su estructura reveladoras de disturbio temprano,

incluso mayores al de la comunidad contemporánea no rural. Se postula que los cambios en la comunidad contemporánea de altura y no rural, serían atribuibles a un proceso de rotación de especies provenientes de menor altitud, presumiblemente a causa del calentamiento global.

A pesar de que los datos de un estudio similar fueron tomados con distintos criterios, y en sitios que no son ecológicamente comparables, se puede concluir que a través del tiempo, las redes de interacción planta-abeja se tornaron más anidadas por pérdida no aleatoria de interacciones, sesgada en desmedro de aquellas entre abejas y plantas especialistas. Sin embargo, se destaca como diferencia del presente estudio una nueva dimensión de cambio, representada por la rotación de especies dentro de la región que permite, además de la pérdida, la adición de especies e interacciones.

Bibliografía

Aizen, M.A., L. A. Garibaldi, S.A. Cunningham, and A. M. Klein. 2008. Long-Term Global Trends in Crop Yield and Production Reveal No Current Pollination Shortage but Increasing Pollinator Dependency. *Current Biology* 18(20):1572–75.

Anders Christian Jensen-Haarup & Peter Jørgensen after bees in Argentina. (s.f). Consultado el 03 de agosto de 2021, en <http://biographies.melipona.org/>.

Ashworth, L., Aguilar, R., Galetto, L., and Aizen, M. A. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation?. *Journal of Ecology*, 92(4), 717-719.

Atmar, W., and Patterson, B. D. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, 96(3), 373-382.

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., and Olesen, J. M. 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9383-9387.

Beckett, S.J. 2016. Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society open science*.

Blüthgen, N., Menzel, F., and Blüthgen, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6(1), 9.

Brèthes, J. 1910. Himenópteros argentinos. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 20: 205-316.

Burkle, L. A., Marlin, J. C., and Knight, T. M. 2013. Plant–pollinator interactions over 120 years: loss of species, co-occurrence, and function. *Science* 339 (6127): 1611-1615.

Chacoff, N. P., D. P. Vázquez, S. B. Lomáscolo, É. L. Stevani, J. Dorado, and B. Padrón. 2012. Evaluating Sampling Completeness in a Desert Plant–Pollinator Network. *Journal of Animal Ecology* 81(1): 190–200.

Codes, M. I., Robledo S. B., y Schegnfet M. A. 2007. ¿Hay dicotomía entre el desarrollo sostenible, el turismo, la minería, la extracción de agua mineral y otras actividades en una reserva natural? *Universidad Nacional de Cuyo, Facultad de Filosofía y Letras*.

Dalmaso, A. D., Carretero, E. M., Videla, F., Puig, S., y Candia, R. 1999. Reserva Natural Villavicencio (Mendoza, Argentina). Plan de Manejo. *Multequina*, (8), 11-50.

Dicks, L. V., Breeze, T. D., Ngo, H. T., Senapathi, D., An, J., Aizen, M. A., Basu, P., Buchori, D., Galetto, L., Garibaldi, L. A., Gemmill-Herren, B., Howlett, B. G., Imperatriz-Fonseca, V. L., Johnson, S. D., Kovács-Hostyánszki, A., Kwon, Y. J., Lattorff, H. M. G., Lungharwo, T., Seymour, C. L., Potts, S. G. 2021. A global-scale expert assessment of drivers and risks associated with pollinator decline. *Nature Ecology and Evolution*, 1-9.

Friese, H. 1910. Zur Bienenfauna des südlichen Argentinien (Hym.). Zool. Jahrb. Abt. Syst., Geographie und Biologie der Tiere 29: 641-660 (650).

Friese, H. 1912. Neue und wenig bekannte Bienen Süd-Afriliens.(Hym.).

Guimarães Jr, P. R., De Aguiar, M. A., Bascompte, J., Jordano, P., and Dos Reis, S. F. 2005. Random initial condition in small Barabasi-Albert networks and deviations from the scale-free behavior. Physical Review E, 71(3).

Guimarães Jr, P. R., and Guimarães, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. Environmental Modelling and Software, 21(10), 1512-1513.

He, F., and Hubbell, S. P. 2011. Species-area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. Nature, 473(7347), 368-371.

Herrera, J. M., E. F. Ploquin, P. Rasmont, y J. R. Obeso. 2018. Climatic Niche Breadth Determines the Response of Bumblebees (*Bombus* Spp.) to Climate Warming in Mountain Areas of the Northern Iberian Peninsula. Journal of Insect Conservation 22(5):771-79.

INDEC- Censo 2010 - Consultado el 23 de julio de 2021, en <https://www.indec.gob.ar/indec/web/Nivel4-CensoProvincia-999-999-50-000-2010>

Instituto de Botánica Darwinion. Consultado el 19 de agosto de 2021, en <http://www.darwin.edu.ar/proyectos/floraargentina/fa.htm>

Jensen-Haarup, A. C. 1906. Flora og Fauna: 89-102.

Jensen-Haarup, A. C. 1908. Biological Researches amongst the Argentine Bees with Special Reference to Flowers They Visit. Flora Og Fauna 1908: 95–107.

Jørgensen, P. 1909a. Beobachtungen über Blumenbesuch, Biologie, Verbreitung usw. Der Bienen von Mendoza. (Hym.). Teil I. Deutsche Entomologische Zeitschrift, 1909(1): 53-65.

Jörgensen, P. 1909b. Beobachtungen über Blumenbesuch, Biologie, Verbreitung usw. Der Bienen von Mendoza. (Hym.). Teil II. Deutsche Entomologische Zeitschrift, 1909(2): 211-227.

Jörgensen, P. 1912a. Revision der Apiden der Provinz Mendoza, Republic Argentina (Hym.). Zoologisches Jahrbuch, Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 32: 89-162.

Jörgensen, P. 1912b. Berichtigungen und Ergänzungen zur "Revision der Apiden der Provinz Mendoza, Republica Argentina (Hym.)". Zoologisches Jahrbuch, Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 33: 643-644.

Jordano, P., Vázquez, D., y Bascompte, J. 2009. Redes complejas de interacciones planta-animal. En: Medel, R.; Zamora, R.; Aizen, M. y Dirzo, R. (eds). Interacciones planta-animal y la conservación de la biodiversidad. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.17-41.

Lacoste Gargantini, P., y Jiménez Cabrera, D. 2013. Transporte internacional y actores subnacionales: la provincia de Mendoza y la resurrección del ferrocarril trasandino entre Argentina y Chile. Si somos americanos, 13(1), 65-92.

LLIFLE 2013-2021. Encyclopedia of living forms. Consultado el 17 de julio de 2021, en <http://www.llifle.com/Encyclopedia/CACTI/>

Martínez, A. 1916. Consideraciones sobre los resultados del tercer censo nacional. En: A. Martínez, F. Latzina y E. Lahitte (Eds.). Tercer Censo Nacional. Buenos Aires. Talleres gráficos de L. J. Rosso. pgs. 64-85.

Martínez Carretero, E. 1984. El incendio de la vegetación en la Precordillera mendocina III. Los pastizales disclimáticos de la Quebrada de Villavicencio.

Moure J. S. , D. Urban and G. A. R. Melo. 2012. Colletini Lepeletier, 1841. In Moure, J. S., Urban, D. and Melo, G. A. R. (Orgs). Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the

Neotropical Region - online version. Consultado el 19 de agosto de 2021, en <http://www.moure.cria.org.br/catalogue>

Oyarzabal, M., Clavijo, J. R., Oakley, L. J., Biganzoli, F., Tognetti, P. M., Barberis, I. M., Maturo, H. M., Aragón, M. R., Campanello, P. I., Prado, D. E., Oesterheld, M., y Leon, R. J. C. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28(1):040–063.

Ploquin, Emilie F., José M. Herrera, and José R. Obeso. 2013. Bumblebee community homogenization after uphill shifts in montane areas of northern Spain. *Oecologia* 173(4):1649-60.

R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Roig, F. A., E. Martínez Carretero, y E. Méndez. 1996. Mapa de vegetación de la Provincia de Mendoza. Argentina Recursos y problemas ambientales de la zona árida. 1ra parte II, Prog. Cooperación para la Investigación. Consultado el 07 de julio de 2021, en <https://www.mendoza-conicet.gob.ar/ladyot/catalogo/cdandes/g0408.htm>

Rödder, D., T. Schmitt, P. Gros, W. Ulrich, and J. C. Habel. 2021. Climate Change Drives Mountain Butterflies towards the Summits. *Scientific Reports* 11(1): 14382.

Schrottky, C. 1903. Énumération des hyménoptères connus jusqu'ici de la République Argentine, de L'Uruguay et du Paraguay. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 55, 80–91, 118–124, 176–186.

Tropicos.org. 2021. Missouri Botanical Garden. Consultado el 19 de agosto de 2021, en <https://tropicos.org>.

Vachal, J. 1908. Espèce nouvelle ou litigieuses d'Apidae du haut bassin du Parana et des régions contiguës et délimitation d'une nouvelle sous-famille Diphaglossinae. *Revue d'Entomologie (Caen.)*27: 221-244.

Vachal, J. 1909. Espèce nouvelle ou litigieuses d'Apidae du haut bassin du Parana et des régions contiguës et délimitation d'une nouvelle sous-famille Diphaglossinae. *Revue d'Entomologie (Caen.)*28: 5-64.

Valentin Ş., and T. M. Knight. 2020. R package for bootstrapping indices of ecological networks. Zenodo.

Valiente-Banuet, A., M. A. Aizen, J. M. Alcántara, J. Arroyo, A. Cocucci, M. Galetti, M. B. García, D. García, J. M. Gómez, and P. Jordano. 2015. Beyond Species Loss: The Extinction of Ecological Interactions in a Changing World. *Functional Ecology* 29(3):299–307.

Vázquez, D. P., and Aizen, M. A. 2006. Community-wide patterns of specialization in plant–pollinator interactions revealed by null models. *Plant–pollinator interactions: from specialization to generalization*, 200-219.

ANEXO

Notas biográficas de Anders Christian Jensen-Haarup y Peter Jörgensen

Anders Christian Jensen-Haarup nació el 8 de enero de 1863 en Nim, cerca de Horsens, Dinamarca y falleció el 30 de enero de 1934 en Silkeborg-Dinamarca. Fue un entomólogo danés especializado en himenópteros. En septiembre de 1904 viajó a la provincia de Mendoza-Argentina en una expedición de observación y recolección de insectos. En 1905 regresó a Dinamarca para estudiar, ordenar e identificar los especímenes recolectados. En otoño de 1906 Jensen-Haarup realizó un segundo viaje a Argentina, esta vez acompañado de su amigo Peter Jörgensen. Jensen-Haarup publicó una serie de relatos populares de su viaje a Argentina, describiendo la flora y la fauna del país, además de sus obras entomológicas. Sus 15 relatos de viajes populares se publicaron en la revista danesa de historia natural "Flora og fauna", y parte de sus diarios se editaron como partes del libro "I Sydamerika: Skildringer fra det vestlige Argentina". København. 1906. 128 pp. and Af min sydamerikanske Dagbog (1904-07). Silkeborg. 1911. 112 pp. La mayor parte de su colección se encuentra en el Museo de Historia Natural de Dinamarca, Universidad de Copenhague (A. C. Jensen-Haarup, 2021).

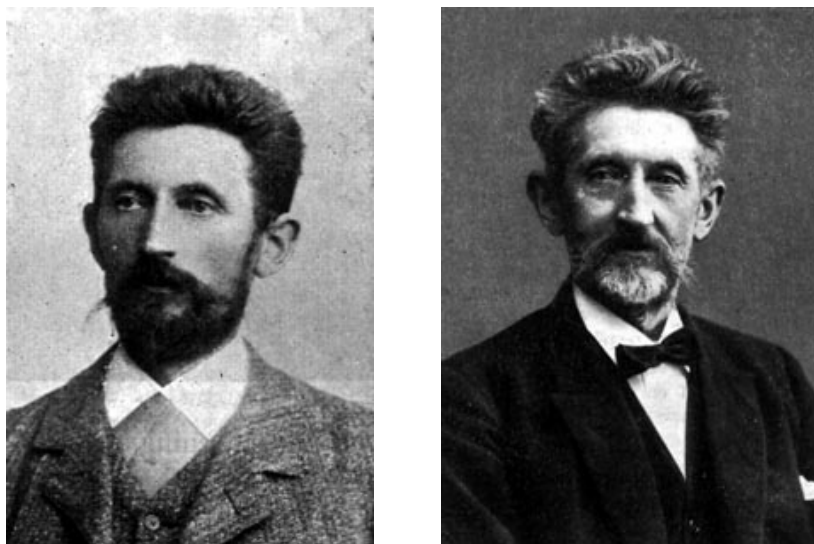


Fig. 1. Anders Christian Jensen-Haarup (A. C. Jensen-Haarup, 2021).

Peter Jörgensen, nació el 3 de agosto de 1870 en Sønderby, Dinamarca, y fue asesinado en junio de 1937 en Villarrica, Paraguay. Fue profesor de inglés y alemán en Copenhague en 1889. En 1892 contrajo tuberculosis, y en 1906 viajó con Jensen-Haarup a la provincia de Mendoza-Argentina, con la esperanza de que el clima árido andino fuera beneficioso para su salud.

Jörgensen y Jensen-Haarup hicieron extensas colecciones de insectos, que fueron vendidos (entre otros al entomólogo alemán Heinrich Friese) para cubrir sus gastos de viaje o fueron enviados a especialistas para su identificación. El naturalista continuó residiendo por muchos años en América del Sur. Pasó sus últimos años en Villarica, Paraguay, donde se dedicó a la investigación de su colección entomológica y se convirtió en coleccionista de plantas para varios museos estadounidenses.

La extensa actividad de recolección de Jörgensen en regiones poco estudiadas, y sus meticulosas descripciones de especímenes, dieron como resultado que él mismo y especialistas de todo el mundo, con quienes mantuvo correspondencia, describieran numerosas especies nuevas. Heinrich Friese describió 143 nuevos taxones de abejas argentinas recolectados en parte por Jörgensen y Jensen-Haarup. También, el zoólogo británico-estadounidense Theodore Dru Alison Cockerell recibió especímenes de Jörgensen y erigió nuevas especies basadas en ellos. Hoy, una pequeña fracción de sus colecciones se conserva en el Museo Zoológico de la Universidad de Copenhague y otra parte en el Museo Americano de Historia Natural en Nueva York. (A. C. Jensen-Haarup, 2021).

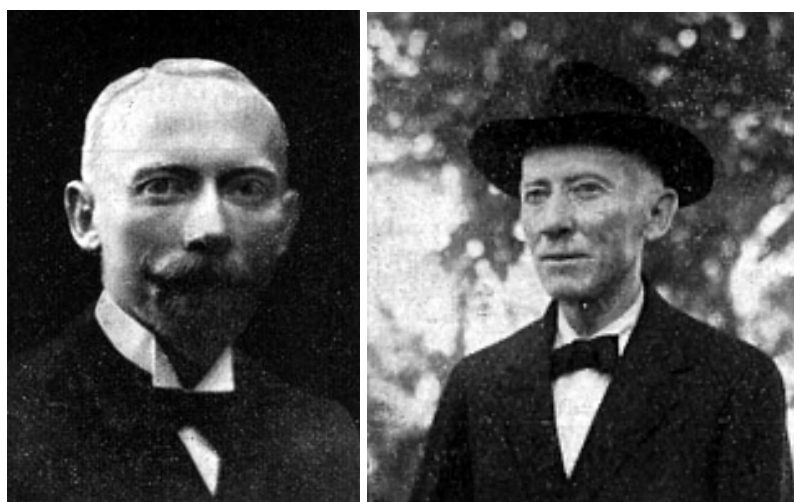


Fig. 2. Peter Jörgensen (A. C. Jensen-Haarup, 2021).

Tablas y figuras

Tabla 1. Detalla de forma cronológica la cantidad de especies encontradas en Mendoza a partir del primer registro histórico en 1876 y hasta 1908, con sus respectivos autores, año de publicación, año de colecta, y en algunos casos la cantidad de especímenes muestreados.

| Autor | Año de publicación | Año de colecta | Especímenes | Especies acumuladas |
|---------------|--------------------|---------------------|-------------|---------------------|
| Schrottky | 1903 | 1876 | | 3 |
| Schrottky | 1903 | 1879 | | 4 |
| Schrottky | 1903 | 1886 | | 5 |
| Schrottky | 1903 | 1902 | | 6 |
| Jensen-Haarup | 1906 | 1904 - 1905 | | 49 |
| Friese | 1906 | oct 1906 - mar 1907 | 2000 | 115 |
| Joergensen | 1909a | oct 1907 - jun 1908 | 4000 | 140 |
| Vachal | 1908, 1909 | 1907 | | 154 |
| Brèthes | 1910 | 1907 | | 159 |
| Friese | 1910 | 1908 | | 161 |
| Joergensen | 1912a | sep 1908 | 45 | 167 |
| Joergensen | 1912a | oct 1098 | 1057 | 229 |
| Joergensen | 1912b | 1908 | | 235 |

MAPA DE VEGETACION

FIDEL ANTONIO ROIG, EDUARDO MARTINEZ CARRETERO-EDUARDO MENDEZ

REFERENCIAS



Fig. 3: Mapa de vegetación de la provincia de Mendoza y sus referencias.

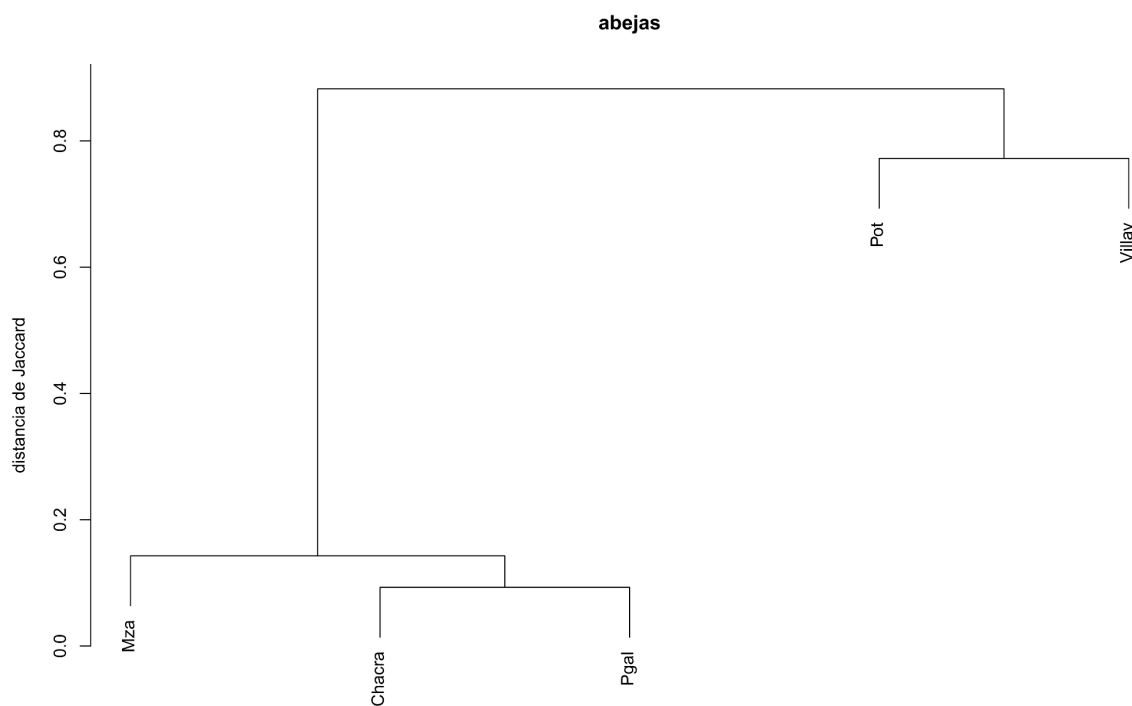


Fig. 4A. Análisis de agrupamiento de comunidades de acuerdo a la composición de especies de abejas.

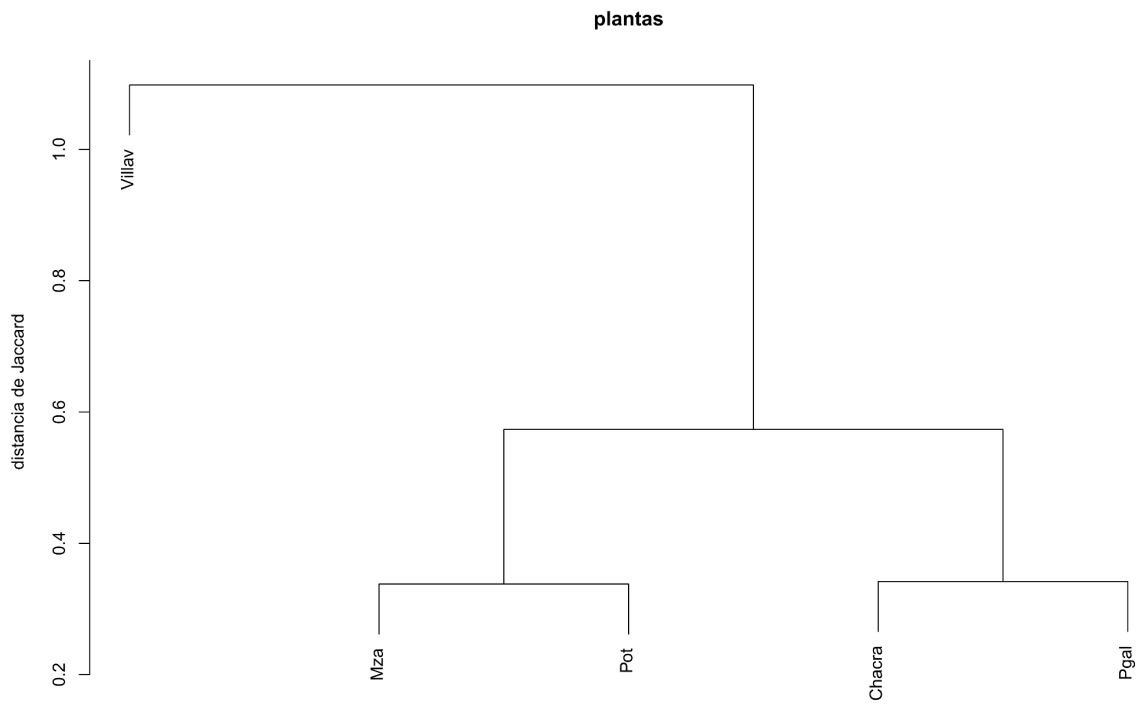


Fig. 4B. Análisis de agrupamiento de comunidades de acuerdo a la composición de especies de plantas.

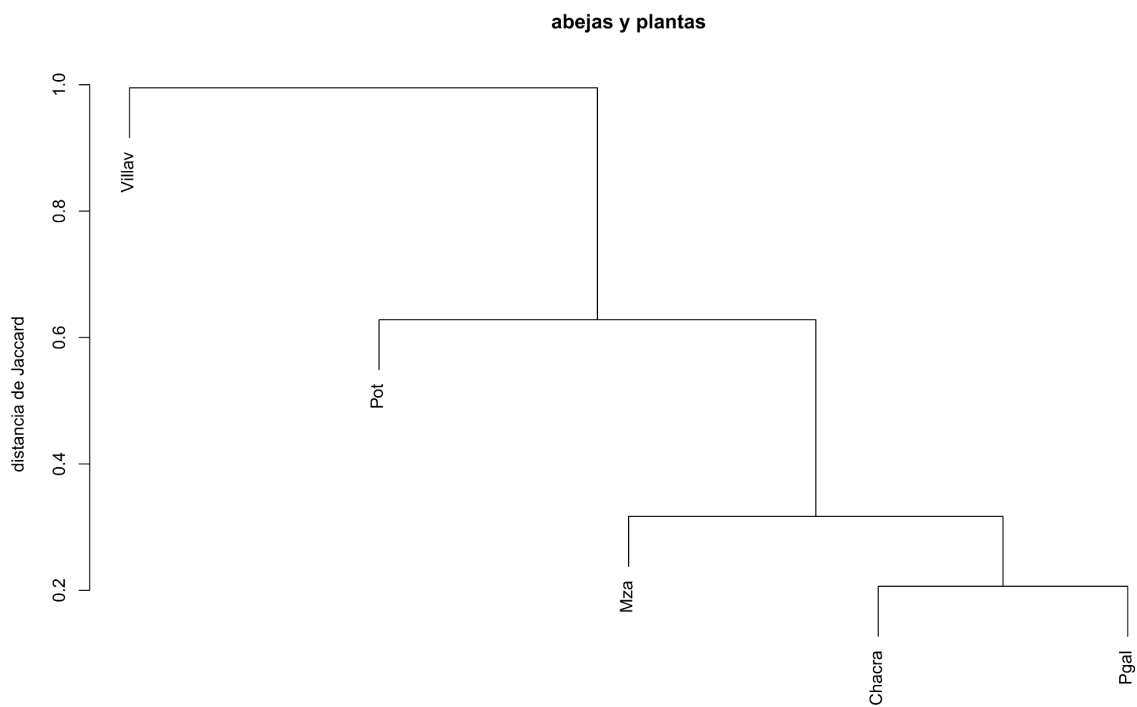


Fig. 4C. Análisis de agrupamiento de comunidades de acuerdo a la composición de especies de abejas y plantas conjuntamente.

Tabla 2A) Se indican las especies de abejas pertenecientes a Potrerillos, a Villavicencio y las que comparten.

| ABEJAS | | |
|------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|
| EXCLUSIVAS POTRERILLOS | EXCLUSIVAS DE VILLAVICENCIO | EN COMÚN |
| <i>Alloscirtetica_gilva</i> | <i>Alloscirtetica_brethesi</i> | <i>Acamptopoeum_argentinum</i> |
| <i>Arhysosage_ochracea</i> | <i>Alloscirtetica_sp.</i> | <i>Alloscirtetica_segmentaria</i> |
| <i>Biglossa_thoracica</i> | <i>Ananthidium_inerme</i> | <i>Anthidium_rubripes</i> |
| <i>Calliopsis_argentina</i> | <i>Anthidium_andinum</i> | <i>Apis_mellifera</i> |
| <i>Callonychium_flaviventre</i> | <i>Anthidium_decaspilum</i> | <i>Arhysosage_bifasciata</i> |
| <i>Centris_nigripes</i> | <i>Anthidium_friesei</i> | <i>Augochloropsis_argentina</i> |
| <i>Centris_nigriventris</i> | <i>Anthidium_vigintipunctatum</i> | <i>Bombus_opifex</i> |
| <i>Colletes_clematidis</i> | <i>Bicolletes_abdominalis</i> | <i>Centris_brethesi</i> |
| <i>Colletes_furfuraceus</i> | <i>Bicolletes_friesei</i> | <i>Centris_lyngbyei</i> |
| <i>Colletes_glycyrrhizae</i> | <i>Biglossidia_chalybaea</i> | <i>Centris_muralis</i> |
| <i>Colletes_schrottkyi</i> | <i>Biglossidia_robertsi</i> | <i>Colletes_bicolor</i> |
| <i>Doeringiella_bipunctata</i> | <i>Caenohalictus_sp.</i> | <i>Colletes_lycii</i> |
| <i>Doeringiella_crassicornis</i> | <i>Centris_vardyorum</i> | <i>Colletes_sp.</i> |
| <i>Doeringiella_joergenseni</i> | <i>Chilicola_inermis</i> | <i>Colletes_vachali</i> |
| <i>Doeringiella_potrerillensis</i> | <i>Chilicola_triconnata</i> | <i>Holmbergeria_cristariae</i> |
| <i>Epanthidium_bicoloratum</i> | <i>Coelioxys</i> | <i>Leptometriella_nigra</i> |
| <i>Epanthidium_confusum</i> | <i>Coelioxys_chilensis</i> | <i>Megachile_argentina</i> |
| <i>Isepeolus_luctuosus</i> | <i>Coelioxys_inconspicua</i> | <i>Megachile_nigella</i> |
| <i>Lithurgopsis_rufiventris</i> | <i>Coelioxys_jorgenseni</i> | <i>Megachile_gomphrenae</i> |
| <i>Megachile_burmeisteri</i> | <i>Colletes_araucariae</i> | <i>Melissoptila_tandilensis</i> |
| <i>Megachile_catamarcensis</i> | <i>Colletes_cognatus</i> | <i>Mesonychium_jenseni</i> |
| <i>Neagapostemon_jenseni</i> | <i>Colletes_petropolitanus</i> | <i>Psaenythia_rubripes</i> |
| <i>Nomiocolletes_joergenseni</i> | <i>Diadasia_baraderensis</i> | <i>Svastrides_zebra</i> |

| | | |
|---------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------|
| <i>Psaenythia_bifasciata</i> | <i>Diadasia_patagonica</i> | <i>Xylocopa_atamisquensis</i> |
| <i>Psaenythia_picta</i> | <i>Dialictus</i> | |
| <i>Ptilothrix_nigerrima</i> | <i>Isepeolus_vachali</i> | |
| <i>Ptilothrix_tricolor</i> | <i>Isepeolus_viperinus</i> | |
| <i>Sphecodes_cordillerensis</i> | <i>Liphantus_inornatus</i> | |
| <i>Themnosoma_metallicum</i> | <i>Liphantus_nigriceps</i> | |
| | <i>Lonchopria_sp.</i> | |
| | <i>Megachile_hoffmannseggiae</i> | |
| | <i>Megachile_joergenseni</i> | |
| | <i>Megachile_luteipes</i> | |
| | <i>Megachile_leucografa</i> | |
| | <i>Melectoides_cockerelli</i> | |
| | <i>Melectoides_sp.</i> | |
| | <i>Psaenythia_philanthoides</i> | |
| | <i>Pseudagapostemon_joergenseni</i> | |
| | <i>Svastra_flavitaris</i> | |
| | <i>Svastrides_bauni</i> | |
| | <i>Thygather_aethiops</i> | |
| | <i>Trichothurgus_albiceps</i> | |
| | <i>Trichothurgus_laticeps</i> | |
| | <i>Willinkapis_chalybaea</i> | |
| | <i>Xylocopa_splendidula</i> | |

Tabla 2B) Se indican las especies de plantas pertenecientes a Potrerillos, a Villavicencio y las que comparten.

| PLANTAS | | |
|------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------|
| EXCLUSIVAS DE POTRERILLOS | EXCLUSIVAS DE VILLAVICENCIO | EN COMÚN |
| <i>Acacia</i> | <i>Acantholippia_seriphioides</i> | <i>Aloysia_gratissima</i> |
| <i>Acacia_furcatispina</i> | <i>Arjona_longifolia</i> | <i>Argemone_subfusiformis</i> |

| | | |
|---------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|
| <i>Adesmia_gracilis</i> | <i>Baccharis_crispa</i> | <i>Capparis_atamisquea</i> |
| <i>Adesmia_muricata</i> | <i>Bougainvillea_spinosa</i> | <i>Cereus_aethiops</i> |
| <i>Althaea_officinalis</i> | <i>Bredemeyera_microphylla</i> | <i>Clematis_montevidensis</i> |
| <i>Anthemis_cotula</i> | <i>Buddleja_mendozensis</i> | <i>Condalia_microphylla</i> |
| <i>Atriplex_lampa</i> | <i>Centaurea_melitensis</i> | <i>Echinopsis_leucantha</i> |
| <i>Baccharis_effusa</i> | <i>Centaurea_solstitialis</i> | <i>Erodium_cicutarium</i> |
| <i>Baccharis_glutinosa</i> | <i>Cerastium_arvense</i> | <i>Geoffroea_decorticans</i> |
| <i>Baccharis_junceae</i> | <i>Descurainia</i> | <i>Larrea_divaricata</i> |
| <i>Baccharis_salicifolia</i> | <i>Dipyrena_glaberrima</i> | <i>Lecanophora_heterophylla</i> |
| <i>Baccharis_spartioides</i> | <i>Elaeagnus_angustifolia</i> | <i>Lycium_chilense</i> |
| <i>Baccharis_vulneraria</i> | <i>Erodium</i> | <i>Lycium_gilliesianum</i> |
| <i>Bidens_pilosa</i> | <i>Helenium_donianum</i> | <i>Opuntia_sulphurea</i> |
| <i>Bredemeyera_colletioides</i> | <i>Hoffmannseggia_eremophila</i> | <i>Senna_aphylla</i> |
| <i>Bulnesia_retama</i> | <i>Hysterionica_jasionoides</i> | <i>Solanum_elaeagnifolium</i> |
| <i>Cactaceae</i> | <i>Larrea_cuneifolia</i> | <i>Zuccagnia_punctata</i> |
| <i>Caesalpinia_gilliesii</i> | <i>Larrea_nitida</i> | |
| <i>Calendula_officinalis</i> | <i>Lippia_turbinata</i> | |
| <i>Campanula</i> | <i>Lycium</i> | |
| <i>Cirsium_lanceolatum</i> | <i>Lycium_tenuispinosum</i> | |
| <i>Convolvulus_arvensis</i> | <i>Menodora_decemfida</i> | |
| <i>Conyza_bonariensis</i> | <i>Mentzelia_albescens</i> | |
| <i>Cucumis_anguria</i> | <i>Monttea_aphylla</i> | |
| <i>Cucurbita_pepo</i> | <i>Opuntia</i> | |
| <i>Cuscuta_racemosa</i> | <i>Mirabilis_ovata</i> | |
| <i>Cyclolepis_genistoides</i> | <i>Thymophylla_pentachaeta</i> | |
| <i>Cynara_cardunculus</i> | <i>Petunia_axillaris</i> | |
| <i>Delphinium</i> | <i>Philibertia_gilliesii</i> | |
| <i>Dipsacus_fullonum</i> | <i>Eriosyce_strausiana</i> | |
| <i>Echinopsis_spachiana</i> | <i>Polygala_stenopetala</i> | |
| <i>Erysimum_cheiri</i> | <i>Prosopis_flexuosa</i> | |
| <i>Flaveria_bidentis</i> | <i>Proustia_cuneifolia</i> | |
| <i>Foeniculum_vulgare</i> | <i>Pyrrhocactus</i> | |

| | | |
|---------------------------------|-----------------------------|--|
| <i>Glycyrrhiza astragalina</i> | <i>Ruta chalepensis</i> | |
| <i>Grindelia</i> | <i>Salvia cuspidata</i> | |
| <i>Grindelia chiloensis</i> | <i>Schinus fasciculata</i> | |
| <i>Grindelia pulchella</i> | <i>Senecio pinnatus</i> | |
| <i>Gymnocalycium gibbosum</i> | <i>Spartium junceum</i> | |
| <i>Hoffmannseggia falcaria</i> | <i>Sphaeralcea miniata</i> | |
| <i>Hyalis argentea</i> | <i>Echinopsis strigosa</i> | |
| <i>Ipomoea purpurea</i> | <i>Tribulus terrestris</i> | |
| <i>Iris sp</i> | <i>Echinopsis candicans</i> | |
| <i>Juglans regia</i> | <i>Verbascum thapsus</i> | |
| <i>Ludwigia peruviana</i> | | |
| <i>Lycium boerhaviifolium</i> | | |
| <i>Lycium ciliatum</i> | | |
| <i>Maihueniopsis ovata</i> | | |
| <i>Malus domestica</i> | | |
| <i>Marrubium vulgare</i> | | |
| <i>Medicago sativa</i> | | |
| <i>Opuntia anacantha</i> | | |
| <i>Otholobium higerilla</i> | | |
| <i>Parkinsonia aculeata</i> | | |
| <i>Parkinsonia praecox</i> | | |
| <i>Parthenium hysterophorus</i> | | |
| <i>Pascaliala glauca</i> | | |
| <i>Phacelia pinnatifida</i> | | |
| <i>Physalis viscosa</i> | | |
| <i>Pirus comunnis</i> | | |
| <i>Pitreaea cuneato</i> | | |
| <i>Prosopis</i> | | |
| <i>Prosopis alpataco</i> | | |
| <i>Prosopis campestris</i> | | |
| <i>Prosopis strombulifera</i> | | |
| <i>Prunus persica</i> | | |

| | | |
|----------------------------------|--|--|
| <i>Pseudabutilon_virgatum</i> | | |
| <i>Psoralea</i> | | |
| <i>Pterocactus_tuberosus</i> | | |
| <i>Salix_babylonica</i> | | |
| <i>Salix_humboldtiana</i> | | |
| <i>Salvia_cuspidata</i> | | |
| <i>Schinus_polygama</i> | | |
| <i>Senecio_filaginoides</i> | | |
| <i>Senecio_goldsackii</i> | | |
| <i>Senecio_pintan</i> | | |
| <i>Senecio_platensis</i> | | |
| <i>Senecio_subulatus</i> | | |
| <i>Solanum_atriplicifolium</i> | | |
| <i>Solanum_triflorum</i> | | |
| <i>Sphaeralcea</i> | | |
| <i>Sphaeralcea_bonariensis</i> | | |
| <i>Sphaeralcea_collina</i> | | |
| <i>Sphaeralcea_mendocina</i> | | |
| <i>Spinoliva_ilicifolia</i> | | |
| <i>Tagetes_filifolia</i> | | |
| <i>Tagetes_minuta</i> | | |
| <i>Tamarix_africana</i> | | |
| <i>Tanacetum_vulgare</i> | | |
| <i>Taraxacum_officinale</i> | | |
| <i>Tephrocactus_articulatus</i> | | |
| <i>Tessaria_absinthioides</i> | | |
| <i>Thelesperma_megapotamicum</i> | | |
| <i>Echinopsis_strigosa</i> | | |
| <i>Tricomaria_usillo</i> | | |
| <i>Trixis_cacalioides</i> | | |
| <i>Ulnesia_retama</i> | | |
| <i>Verbena_bonariensis</i> | | |

| | | |
|------------------------------|--|--|
| <i>Verbena_ceratophylla</i> | | |
| <i>Verbesina_encelioides</i> | | |
| <i>Viola_odorata</i> | | |
| <i>Vitis_vinifera</i> | | |
| <i>Wedelia_glauca</i> | | |
| <i>Ximenia_americana</i> | | |