

**Efectos de las Apoidea nativas sobre la polinización y rendimiento de huertos de palto a escala local y de paisaje en la Región Metropolitana, Chile.**

Tesis entregada a la  
Universidad de Chile  
en cumplimiento parcial de los requisitos  
para optar al Grado de Doctor(a) en Ciencias  
con Mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por

Laura Camila Pérez Giraldo

Mayo, 2021

Director de Tesis: Dr. Rodrigo Medel  
Co-Directora de Tesis: Sharon Rodriguez

**FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE  
INFORME DE APROBACION  
TESIS DE DOCTORADO**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por la candidata.

Laura Camila Pérez Giraldo

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 14 de Julio de 2020.

Director/a de Tesis:

Dr. Rodrigo Medel .....

Co-Director/a de Tesis:

Sharon Rodriguez .....

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dra. Alejandra González .....

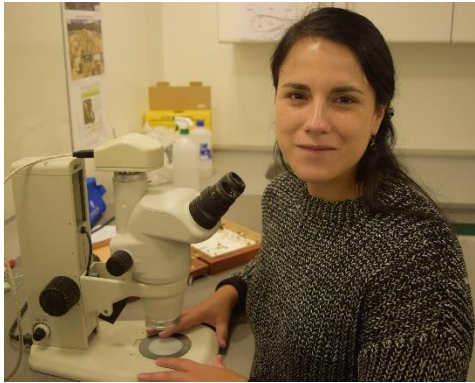
Dra. Mary Kalin .....

Dr. Luis Flores .....

*A mis abuelos y mis padres*

“La ciencia ha eliminado las distancias, pregonaba Melquíades. dentro de poco, el hombre podrá ver lo que ocurre en cualquier lugar de la tierra, sin moverse de su casa.”

Cien años de soledad, Gabriel García Márquez.



Nací en Colombia, ahí me gradué como Bióloga en la Universidad Javeriana. En el 2014 llegué a Chile, para estudiar mi Magister en Ciencias Biológicas en la universidad de Chile terminando el 2016, en el mismo año comienzo mi Doctorado en Ecología y Evolución en el laboratorio de ecología evolutiva de la Universidad de Chile.

Desarrolle mi tesis doctoral investigando el impacto del diseño de paisajes agrícolas en el servicio de polinización por abejas nativas, con el objetivo de promover la incorporación de la biodiversidad en los agroecosistemas. Mi enfoque está en las diferentes áreas como la agroecología, la biodiversidad, las interacciones planta-insecto y el modelado de paisajes multifuncionales.

## **Agradecimientos**

Agradezco a mis padres y a mi hermano por su apoyo incondicional y permanente durante este trayecto de mi vida.

A Harold por su comprensión y apoyo constante en estos últimos años donde me ha acompañado en mis alegrías y sacrificios.

A mi profesor el Dr. Rodrigo Medel por su guía y apoyo en la realización de este trabajo.

A Sharon, Isabel y Leslie porque son parte fundamental de esta tesis y porque sin su apoyo y colaboración no hubiera podido alcanzar este objetivo.

A Alberto Alaniz por su colaboración en el desarrollo del primer capítulo.

Y a Chile porque me permitió trabajar con personas maravillosas, conocer paisajes diferentes y compartir la cultura de un nuevo país.

## Contenido

<b>Resumen</b>	1
<b>Abstract</b>	3
<b>Introducción</b>	5
<b>Hipótesis</b>	9
<b>Objetivos</b>	10
<b>1. Capítulo 1:</b>	11
Native bees in Mediterranean semi-arid agroecosystems: unravelling the effects of biophysical habitat, floral resource, and honeybees.	
1.1 Abstract.....	11
1.2 Introduction .....	12
1.3 Materials and Methods .....	15
1.4 Results .....	21
1.5 Discussion and conclusions.....	23
1.6 References.....	30
1.7 Table.....	40
1.8 Figure.....	43
1.9 Appendices.....	49

<b>2. Capítulo 2:</b>	61
<p>Variaciones en la tasa de visita de abejas nativas por efecto del ingreso de colmenas de <i>Apis mellifera</i> para polinizar huertos comerciales de palto de la zona central de Chile.</p>	
2.1 Abstract.....	61
2.2 Introducción.....	62
2.3 Materiales y Métodos.....	65
2.4 Resultados.....	71
2.5 Discusión .....	73
2.6 Conclusiones.....	78
2.7 Referencias.....	80
2.8 Tablas .....	86
2.9 Figuras .....	89
2.10 Apéndices.....	100
<b>3. Capítulo 3:</b>	102
<p>Importancia de las abejas nativas en los servicios de polinización en el cultivo de palto (<i>Persea americana</i> Mill.) de la región de Chile central.</p>	
3.1 Abstract.....	102
3.2 Introducción.....	103
3.3 Materiales y Métodos.....	106
3.4 Resultados.....	111

3.5 Discusión .....	112
3.6 Conclusiones.....	115
3.7 Referencias.....	117
3.8 Tablas.....	125
3.9 Figuras .....	126
3.10 Apéndices.....	131
<b>Discusión y Conclusiones</b>	137
<b>Bibliografía</b>	141



## Lista de Tablas

### Capítulo 1:

Table 1. Description of remote sensing derived variables of habitat estimated at the plot level. Variables include topographic attributes, spatial patch metrics, land cover (habitat types) and abiotic habitat (habitat structure, disturbance and climate).....40

Table 2. Significant ( $p < 0.05$ ) model-averaged coefficients of the best-supported ( $\Delta AIC < 2$ ) GLMM explaining taxonomic and functional variables of bee assemblages in the studied plots. Predictor codes correspond to those of habitat variables explained in Table 1, including their interactions ( $\times$ ) with the abundance of honeybees (Patch area with honeybee as area $\times$ Honey; Richness of plants with honeybees as Plant richness  $\times$ Honey). The detailed full list of coefficients and candidate GLMM are provided in Table A2.....42

### Capítulo 2:

Tabla 1. Superficie total de uso, cobertura de suelo y número de colmenas ingresadas según tipo de paisaje, para los tres huertos analizados.....86

Tabla 2. Comparación de las métricas de redes entre cada uno de los momentos de ingreso de las colmenas a los huertos (Antes, durante y después) de las redes de interacción planta-polinizador. Para las métricas de redes, se reportaron los valores no corregidos. Las comparaciones fueron realizadas por medio de GLMMs, usando cada

uno de los huertos como variable aleatorias. La significancia fue obtenida mediante la tasa de verosimilitud para comparar los modelos con y sin la variable ingreso de colmenas, los  $p < .05$  están indicados en negro.....87

Tabla 3. Correlación de Spearman entre las variables de abejas nativas y las variables de vegetación natural para cada huerto. Los valores corresponden a las significancias de  $p$  para cada variable. Las variables en verde son las que tienen una mayor correlación y presentan una significancia de  $p < .05$  y las variables en rojo que presentan una significancia  $p < .01$  fueron tomadas como variables con una correlación débil.....88

#### **4. Capítulo 3:**

Tabla 1. Coeficientes promediados del GLM para la distancia a la vegetación natural y la especie de polinizador (abejas nativas y *A. mellifera*) sobre las tasas de visita de *P. americana*. (Código de significancia.: ‘\*\*’ 0.01, ‘\*\*\*’ 0.001, ver modelos candidatos Tabla A2).....125

## Lista de Figuras

### Capítulo 1:

Figure 1. Study area with the three landscape units (1.2 km diameter circles) located in a semi-arid Mediterranean agricultural landscape in central Chile.....44

Figure 2. Remote-sensing derived variables of land cover, abiotic habitat, topography and spatial patch metrics characterizing one of the three landscapes included in this study.....45

Figure 3. Predictions from Generalized Linear Mixed-effects Model (GLMM) for the effects of habitat conditions (Table 1) on taxonomic (species richness, Shannon diversity and flower visitation rate) and functional (pollen specialization is quantified as the percentage of oligolectic species) variables of native bees as well as the abundance of honeybees.....46

Figure 4. Predictions from GLMM for the variation in honeybee abundance, taxonomic richness of native bees and Inter-tegular distance with distance to native forest and distance to citrus crops.....47

Figure 5. Bivariate contour plots of GLMM predicting the flower visitation rate (left and centre plots) and Inter-tegular distance (right plot) of native bee species as functions of the interaction of honeybee abundance with habitat variables (patch size

and flowering plant richness). Response variable is described in the upper part of the graph (green letters). Black contour lines are labelled with the response variable value, while yellow-dark brown colour gradient indicates a low to high gradient of the response variable (darker brown = high values; lighter yellow= low values) ....48

## Capítulo 2:

Figura 1. Área de estudio con las tres unidades de paisaje estudiadas ubicadas en la zona de Chile central que tiene una característica de un paisaje mediterráneo semiárido.....91

Figura 2. Gráfico de barras que muestra la tasa de visita de abejas nativas durante tres momentos diferentes en un paisaje agrícola (Antes del ingreso de las colmenas, Durante la permanencia de las colmenas, después que son retiradas las colmenas) para cada uno de los paisajes agrícolas estudiados (A. Mallarauco1; B. Mallarauco2; C. Cuncumen). Las líneas indican el error estándar (SE). Para cada momento, las letras indican valores que difieren significativamente (ANOVA MR, luego prueba de Tukey: P valor <0.05).....92

Figura 3. Gráfico de barras que muestra la diversidad de flores (índice de Shannon) en tres momentos diferentes en un paisaje agrícola (Antes del ingreso de las colmenas, Durante la permanencia de las colmenas, Después que son retiradas las colmenas) para cada uno de los paisajes agrícolas estudiados (A. Mallarauco1; B. Mallarauco2; C. Cuncumen). Las líneas indican el error estándar (SE). Para cada momento, las letras

indican valores que difieren significativamente (ANOVA MR, luego prueba de Tukey: P valor <0.05).....93

Figura 4. Índice de similitud por mes de la composición de la comunidad vegetal. Dendograma del índice de Bray de similitud comunitaria estimado de los datos de riqueza y abundancia de plantas de cada lugar muestreado (0=totamente disímil; 1=Idéntico).....94

Figura 5. Modelos de ecuaciones estructurales para el efecto del ingreso de colmenas de *A. mellifera* sobre la diversidad de abejas nativas (A. Mallarauco1; B. Mallarauco2; C. Cuncumen). Por simplicidad las rutas de las covarianzas fueron omitidas para presentar el diagrama; Las correlaciones positivas se muestran en color negro y las correlaciones negativas en color rojo.).....95

Figura 6. Redes de interacción mensual de abejas nativas para cada huerto (A. Mallarauco1; B. Mallarauco2; C. Cuncumen). Cada nodo de la red mensual representa una especie de abeja o planta diferente. Cada vínculo entre los nodos de planta y abejas representa una visita de polinización. Los enlaces entre las redes mensuales muestran las interacciones registradas en ambas redes mensuales. Las áreas sombreadas más claras demarcan las redes de polinizadores de cada mes, mientras que las áreas más oscuras demarcan los enlaces presentes entre las redes mensuales.....96

Figura 7. Comparación de las métricas de redes entre cada uno de los momentos de

ingreso de las colmenas a los huertos (Antes, durante y después) de las redes de interacción planta-polinizador para todos los huertos estudiados. La comparación observada es de los valores no corregidos. Los gráficos representan el error estándar y media de todas las métricas. Los asteriscos denotan una diferencia significativa entre las temporadas dada por los GLMMs.....99

### Capítulo 3:

Figura 1. Box plot de la tasa de visita para abejas nativas y *A. mellifera* en flores de Palto. Las líneas indican el error estándar (SE), las letras indican valores que difieren significativamente (ANOVA, luego prueba de Tukey: P valor <0.05).....127

Figura 2. Modelo lineal (GLM) para el efecto de la distancia de la vegetación nativa sobre la tasa de visita de abejas nativas (línea clara) y *A. mellifera* (línea oscura) en *P. americana*. Los valores de las tasas de visita están transformados usando la transformación BOX-COX.....128

Figura 3. Valores medios de la eficiencia de polinización para diferentes especies de abejas nativas, referidas a el número de granos de polen depositados por minuto. Las líneas indican el error estándar (SE). Para cada especie, las letras indican valores que difieren significativamente (ANOVA, luego prueba de Tukey: P valor<0.05). Los valores de las eficiencias de polinización están transformados usando la transformación BOX-COX.....129

Figura 4. Índice de servicio de polinización (PSI) cuantificado por la diferencia entre enjaulados abiertos y los diferentes tratamientos de exclusión con los grupos funcionales de abejas en la relación rendimiento-cuaja. Las líneas corresponden al error estándar (SE) de los datos.....130

## Resumen

La diversidad de Apoidea nativas está estrechamente asociada a las condiciones del paisaje circundante a los huertos. Sin embargo, la medida en que las variables del hábitat influyen en la magnitud del proceso de polinización parecen depender de variables locales como la composición de las especies de polinizadores y el huerto específico involucrado. Este trabajo pretende determinar el efecto de las abejas nativas y *Apis mellifera* sobre la polinización y rendimiento de tres huertos de palto (*Persea americana* Mill) en la Región Metropolitana de Chile, tanto a escala local como de paisaje. Para esto se estudiaron tres agroecosistemas con diferentes estructuras de paisaje, con el fin de indagar la forma en que la configuración del paisaje y sus características impactan sobre diversidad taxonómica, rasgos funcionales y tasa de visita de las comunidades de abejas nativas y su relación con *A. mellifera*. Además, se estudió la influencia del ingreso de colmenas de *A. mellifera* en la polinización de la flora circundante a huertos de palto. Finalmente, se estimó cuán similares son las abejas nativas y *A. mellifera* en términos de eficiencia de polinización y rendimiento para huertos comerciales de palto. En cada huerto se registró la tasa de visita de abejas nativas y *A. mellifera* a la vegetación circundante y a los huertos de palto, por último mediante el método de exclusión de insectos se contabilizó la cantidad de los frutos producidos como efecto directo de la intervención de las abejas nativas. Nuestros resultados indican una alta diversidad taxonómica de abejas en hábitats sem-naturales, con temperaturas superficiales más altas y cerca de los cultivos de cítricos. Como era de esperar, la tasa de visitas de abejas fue mayor en sitios con alta riqueza de especies



de plantas con flores y alta abundancia de abejas. Sin embargo, las visitas de abejas a la flora circundante disminuyeron con la presencia de colmenas de *A. mellifera*. Finalmente, *A. mellifera* mostró una tasa de polinización más baja en comparación con los grupos de abejas nativas en huertos de palto. Sin embargo, *A. mellifera* visitó más flores de palto que las abejas nativas, en parte porque las colmenas se introducen masivamente en los cultivos para aumentar los rendimientos. En conclusión, se encontró que un manejo adecuado del paisaje agrícola permite regular el descenso de la biodiversidad de abejas nativas y al mismo tiempo incrementar el número de polinizadores en los cultivos. La saturación de los cultivos con de colmenas de *A. mellifera* podría estar afectando los rendimientos, lo que sugiere que un manejo adecuado de las colmenas autogestionadas puede incrementar la población de abejas nativas, lo que a su vez puede mejorar los rendimientos de palto. Este estudio contribuye a la idea general de integrar todas las variables en un modelo sostenible de producción agrícola, donde la estructura del hábitat mejora los servicios ambientales de las abejas nativas para la producción de huertos de palta en la zona de Chile central, un área en gran parte modificada por la perturbación humana.

## Abstract

The diversity of native Apoidea is closely associated with the landscape structure that surrounds the orchards. However, the extent to which habitat variables influence the magnitude of the pollination process seems to depend on local variables such as the pollinator species composition and the specific orchard involved. This work aims to determine the effect of native bees and *Apis mellifera* on pollination and yield of three avocado (*Persea americana* Mill) orchards in the Chilean Metropolitan Region, both at local and landscape scales. To this end, three agroecosystems with different landscape structure were studied to inquire into the way landscape configuration influence bee taxonomic diversity, functional traits, and visitation rate of native bee communities and *A. mellifera*. In addition, the influence of *A. mellifera* hives on the pollination of plant species surrounding the avocado orchards were studied. Finally, native bees and *A. mellifera* were compared in terms of their pollination efficiency and yield for commercial avocado orchards. At each orchard, the surrounding vegetation was recorded and bee visitation rate on avocado individuals was recorded at increasing distance from the border, at the las using the insect exclusion method to count the amount of fruit produced as a direct effect of the intervention of native bees. Our results indicate a higher bee taxonomic diversity in semi-natural habitats at high surface temperatures and near citrus crops. As expected, bee visitation rate was higher in sites with high flowering plant species richness and high bee abundance. However, bee visits to the surrounding flora decreased with the presence of *A. mellifera* hives. Finally, *A. mellifera* showed a lower pollination rate compared to native bee groups in avocado crops. However, *A. mellifera* visited more

avocado flowers than native bees, in part because hives are massively introduced to crops for yield increase. In conclusion, we found that proper management of the agricultural landscape can regulate the decline of native bee biodiversity and at the same time increase the number of pollinators in the crops. The saturation of crops with *A. mellifera* hives may affecting yields, suggesting that an adequate management of self-managed hives may increase native bee population numbers, which in turn may improve avocado yields. This study contributes to the overall idea of integrating all the variables in a sustainable model of agricultural production, where habitat structure improves the environmental services of native bees for the production of avocado orchards in central Chile, an area largely modified by human disturbance.

## Introducción

Las superficies de cultivos dependientes de polinización han aumentado en los últimos años, estresando la capacidad del servicio de polinización a nivel global, debido a una falta de stock de polinizadores en los agroecosistemas (Aizen et al. 2019). Un ejemplo es la disponibilidad de polinizadores autogestionados como *A. mellifera* que crece a una velocidad menor que la de las necesidades humanas, mientras que por otra parte se ha observado con preocupación el declive de las comunidades de polinizadores nativos en varias regiones del mundo (IPBES 2019). Esto genera una problemática que debe ser abordada para aumentar la seguridad alimentaria actual. Hoy en día es necesario mantener y aumentar las comunidades de polinizadores existentes mediante la generación de estrategias sustentables para su manejo y conservación (Aizen et al. 2019).

Una de las principales causas de la pérdida de polinizadores es la homogeneización del paisaje asociada a la expansión de los monocultivos (Ghazali et al. 2016). Esta dinámica afecta a polinizadores como las abejas, las cuales requieren de un stock de recursos (e.g. flores nativas) a nivel de paisaje para su desarrollo y alimentación (Baños, Torres, Tormos, Gayubo & Asís 2019, Montero-Castaño, Ortiz-Sánchez & Vilà 2016). Sin embargo, falta aún información acerca de cuáles son las características y recursos a nivel de paisaje que permitirían sostener los ensambles de polinizadores nativos en mosaicos agrícola-naturales, como también las condiciones que permiten la coexistencia con especies introducidas como *A. mellifera* (Aizen & Harder 2009; Medel, Aizen &

Regino 2009; Donkersley *et al.* 2017), ya que el uso de colmenas para polinización produce un efecto sinérgico con la homogenización del paisaje que reduce aún más la diversidad de abejas nativas por exclusión competitiva (Aizen & Harder 2009; Geslin *et al.* 2017; González-Varo, & Vilà 2017).

La reducida abundancia de abejas nativas en el ambiente y la creciente demanda de colmenas de *A. mellifera* en la agricultura, atrae un mayor flujo de polinizadores manejados en los agroecosistemas durante la época de floración de los cultivo (Geslin *et al.* 2017). Como consecuencia, los paisajes se ven afectados por el agotamiento de recursos y la pérdida de diversidad de polinizadores nativos (Torné-Nogera *et al.* 2016). Diversos estudios demuestran que la introducción masiva de colmenas en los ecosistemas afecta la abundancia y riqueza de las abejas nativas locales (Suana *et al.* 2019; Geldmann and González-Varo, 2018; Gelsin *et al.* 2017; Lindström *et al.* 2016), aunque aún no se entiende bien el origen del proceso ya que depende de variables como la diversidad local, el tipo de hábitat, las relaciones existentes entre las especies de planta-polinizador, entre otras (Sørensen *et al.* 2020). Conforme la demanda alimentaria crece y se requiere de mayor rendimiento y superficie de cultivos, estas problemáticas se han intensificado (Aizen, Garibaldi, Cunningham, & Klein 2009).

La abeja de miel es el polinizador más utilizado a nivel global, particularmente en cultivos que tienen floraciones intensas en breves periodos de tiempo (Isaacs *et al.* 2017). Al ser un polinizador generalista, *A. mellifera* es usada en una amplia gama de cultivos (Garibaldi *et al.* 2013; Isaacs *et al.* 2017), sin embargo, no ha demostrado adecuadamente ser un polinizador eficiente. Estudios muestran, que las abejas nativas en comparación con *A. mellifera* mejoran el rendimiento de ciertos cultivos ya que la deposición de polen

compatible en el estigma de las flores es más eficiente (Garibaldi et al. 2013; Liu et al. 2020). Es por ello que en países europeos y Estados Unidos se están utilizando especies de abejas nativas solitarias como polinizadores: *Megachile rotundata* (Megachilidae) y *Nomia melanderi* (Halictidae) en alfalfa, y *Osmia lignari* (Megachilidae) asociadas a árboles frutales (Isaacs et al. 2017). Esto no significa que todos los polinizadores que interactúan con un cultivo tienen la misma eficiencia, pero sí que varias especies pueden tener eficiencias comparables (Garibaldi et al. 2017). Identificar la eficiencia de especies con diversos rasgos funcionales contribuiría a disminuir el déficit de polinización de algunos agroecosistemas, manteniendo un número adecuado de *A. mellifera* en zonas donde hay una baja abundancia de polinizadores nativos (Liu et al. 2020).

Tener un ensamble diverso de abejas aumenta la estabilidad del servicio de polinización, contribuyendo a maximizar la producción de los cultivos (Garibaldi et al. 2013). Sin embargo, cada vez es más claro el riesgo de un déficit de este servicio, sobre todo en aquellos cultivos que dependen de polinización, como es el caso del palto (*Persea americana* Mill.), un frutal de expansión creciente a nivel mundial (Dymond et al. 2021). El palto tiene como característica una floración dicógamo-sincrónica, donde sus flores hermafroditas, se abren como femeninas y masculinas en diferentes momentos, fomentando la polinización cruzada (Ish-Am et al. 2011). Los rendimientos de este frutal aumentan cuando es polinizado por insectos, en comparación con tratamientos de exclusión (Dymond et al. 2021). Se ha informado de la eficiencia de polinización de *A. mellifera* debido a su alta abundancia (Peña and Carabalí 2018), pero son pocos los estudios que se conocen acerca de la contribución de abejas nativas al servicio de

polinización del palto (Ish-Am et al., 2011).

El palto tiene como característica, que la abundancia de polinizadores nativos en particular abejas nativas que lo visitan es baja (Dymond et al. 2021), lo cual lo hace ideal para evaluar la coexistencia de polinizadores nativos y manejados, además dado que su principal forma de exportación está basada en monocultivos (Sommauga and May 2020) se puede evaluar si la proximidad a zonas de vegetación natural beneficia la polinización. En este estudio evaluamos el servicio de polinización prestado por diferentes especies de abejas nativas y *A. mellifera*, a la producción de palto en Chile. La zona de Chile central se caracteriza por tener una gran cantidad de superficies plantadas de este frutal, debido a su clima mediterráneo, convirtiéndolo en uno de los cultivos de mayor importancia económica del país (ODEPA y CIREN 2020). Los productores intentan maximizar sus rendimientos aumentando el número de colmenas por hectárea, sin embargo, los rendimientos obtenidos son menores comparado a los de otros países de la región (Amare, Oostendorp and Pradhan 2019), pudiendo ser causa de un déficit de polinización. En este sentido, en este trabajo se plantean las siguientes preguntas de investigación: 1) ¿Qué variables del hábitat explican mejor la diversidad taxonómica, rasgos funcionales y tasa de visita de las comunidades de abejas nativas y su relación con *A. mellifera*?, 2) ¿Qué influencia tiene el ingreso de colmenas de *A. mellifera* sobre la polinización de abejas nativas a la flora circundante de huertos comerciales de palto? y 3) ¿Cuán similares son las abejas nativas y *A. mellifera* en términos de eficiencia de polinización y rendimiento para huertos comerciales de palto?.

## **HIPÓTESIS**

### **Hipótesis 1**

Se espera que la diversidad taxonómica, los rasgos funcionales y la tasa de visita de abejas nativas tengan una correlación positiva con variables del hábitat que tengan una mayor configuración espacial de los recursos florales aledaños a huertos comerciales de palto y con una menor abundancia de *A. mellifera*.

### **Hipótesis 2**

Se espera que el ingreso de colmenas de *A. mellifera* para polinizar tengan una influencia negativa en la diversidad taxonómica y la tasa de visita de abejas nativas en la flora circundante a huertos comerciales de palto.

### **Hipótesis 3**

Se espera que huertos de palto cercanos a vegetación natural tengan diferencias significativas entre la abundancia, la eficiencias de polinización y los rendimientos de palto obtenidos entre diferentes grupos taxonómicos de abejas nativas y *A. mellifera*.



## **OBJETIVOS**

### **Objetivo General:**

Determinar el efecto de las abejas nativas y *A. mellifera* sobre la polinización y rendimiento de huertos comerciales de palto en la Región Metropolitana, a escala local y de paisaje.

### **Objetivos Específicos:**

1. Evaluar el efecto de la configuración del paisaje en las comunidades de abejas nativas y manejadas, a través de la estimación de la riqueza de especies y la configuración espacial de los recursos florales.
2. Identificar la influencia del ingreso de colmenas de *A. mellifera* sobre la polinización de Apoidea nativas a la flora circundante en huertos de palto.
3. Estimar la eficiencia de polinización de Apoidea nativas y de la abeja de miel y su relación con el rendimiento en los huertos del palto.

## **CAPÍTULO 1**

### **Native bees in Mediterranean semi-arid agroecosystems: unravelling the effects of biophysical habitat, floral resource, and honeybees.**

#### **1.1 Abstract**

The sustainable provision of pollination services in large regions of the Nearctic and Neotropics usually involves the coexistence of a rich assemblage of native bees and introduced bees in the same agroecosystem. This requires identifying biotic and abiotic conditions that improve the quality of semi-natural habitats surrounding agricultural crops aiming to enhance native bee survival. Here we unravel the contribution of habitat conditions, diversity of flowering plants, and honeybees abundance to the taxonomic diversity, flower visitation rates and functional trait distribution of native bees. We selected three 1.2km diameter experimental landscapes in a Mediterranean semi-arid agroecosystem of Central Chile, where wild bees, honeybees, and flowering plants were sampled in 83 squared plots. The effects of eleven remote-sensing indexes characterizing the habitat conditions, and their interactions with honeybee abundance were analysed. Native bees were taxonomically richer in semi-natural habitats, with higher surface temperatures and near citrus crops. The flower visitation rates of native bees were positively affected by canopy closure and decreased in sites with a higher terrain slope. Highlands had lower honeybee abundance and native bees were more specialized. We found higher flower visitation rates of native bees on large patches with low abundance of honeybees and small patches with high abundance of honeybees. Visitation rate was also higher in sites with high flowering plant richness and with high abundance of

honeybees. These findings suggest that native bees and honeybees differ in their habitat USE and flowering resources. This partitioning may enhance, coexistence between these pollinator groups. We suggest that management of Mediterranean agroecosystems be focused on increasing forest canopy closure on the remnants of semi-natural habitats, while maintaining the floral diversity near crops and highlands.

**Keywords:** Native bee diversity; *Apis mellifera*; functional traits; native bee diversity; canopy closure; temperature; citrus crops.

## **1.2 Introduction**

The abrupt decline of bee population is of great concern for food security and sustainable management. In fact, three-quarters of fruit, vegetable, and seed production rely on pollinating insects like bees (Potts et al., 2010). Wild bees provide a pollination service either additive or synergistic to that offered by honeybees (*Apis mellifera*), which becomes increasingly important as honeybee populations decrease (Garibaldi et al., 2013; Winfree et al., 2018). The conservation of a diverse assemblage of wild bees, in terms of species and functional traits (e.g., body size and tongue length), may contribute to enhance crop pollination (Dicks et al., 2016; Winfree et al., 2018), while supporting a high diversity of native plant species (Coutinho et al., 2018; Fründ et al., 2013; Garibaldi et al., 2013).

Semi-natural habitats surrounding croplands serve as reservoirs of bee diversity and potential sources of pollinators for nearby cultivated crops. Hence maintaining or restoring those habitats is a strategy for sustainable agriculture (Kratschmer et al., 2018; Riojas-López et al., 2019). Human-induced land use change causes the loss and

fragmentation of habitats that serve for nesting, resting, and reproduction habitat of pollinating insects. This process detrimentally, affects population persistence of pollinators impoverishing species assemblages (Kratschmer et al., 2018; Potts et al., 2010; Teuling et al., 2017). The degradation of semi-natural habitats remaining in human - modified landscapes exerts additional negative effects on populations of pollinating insects and their interactions with plants, but these effects may be less evident and often result from different environmental drivers (Carman and Jenkins, 2016; Potts et al., 2010).

Anthropogenic habitat disturbances may cause a reduction in resource availability intensification of negative interactions with other species (such as exotic species), and detrimental changes in environmental conditions (e. g. microclimate stress or intensive agriculture), which ultimately causes a decrease in individual fitness and population size of wildlife (IPCC, 2015; Mortelliti et al., 2011). The effects of habitat degradation are often difficult to quantify (Kratschmer et al., 2018), which generates uncertainties when aiming to ensure the pollination service offered by wild bees based on the improvement of foraging and nesting habitat conditions (Dainese et al., 2018; Knapp et al., 2019). Bees are more abundant and diverse in flower-rich sites that provide pollen and nectar, but also in habitat fragments where they find suitable nesting or oviposition microhabitats (Kohler et al., 2008; Kratschmer et al., 2018). However, other biotic and abiotic factors may determine habitat suitability for wild bees. First, the availability of floral resources may decrease for wild pollinators as competition with honeybees and other commercial pollinators increases, as evidenced by increased levels of niche overlap between native and exotic bee species (Trillo et al., 2019). Second, habitat structure, and biophysical

conditions (e.g., local climate) indirectly affect bees through affecting abundance and phenology of their host plants. However, these factors also exert direct influences on their life history, behaviour, reproduction, and mortality, which become more marked as climate change progresses (Andersson et al., 2017; Nielsen et al., 2017). Since insects are particularly sensitive to variations in abiotic factors like temperature and humidity due to their mostly ectothermic physiology, the structural properties of vegetation (e.g., canopy closure) play an important role in providing them with protection against extreme thermal conditions (da Silva et al., 2017). Degraded habitats usually support a reduced taxonomic diversity of bees, but also act as ecological filters for functional traits, ultimately undermining the pollination service (Hopfenmüller et al., 2014). Therefore, assessing the role of semi-natural habitats as reservoirs of wild bee diversity in agricultural landscapes requires assessing how introduced pollinators and habitat conditions limit the use of foraging and nesting resources.

In this study we identify the major ecological drivers of habitat quality for native bees in a Mediterranean semi-arid agroecosystem of Central Chile, a region with high diversity of native pollinating insects (Montalva and Ruz, 2010) but also characterized by intensive agricultural land use regimes (Hernández et al., 2016). Conventional agriculture in Central Chile relies on the use of commercial exotic pollinators, like honeybees and bumblebees, whose populations have spread and naturalized in native sclerophyllous forest and shrubland (Montalva et al., 2011). In this sense, the identification of habitat conditions that ensure the provision of pollinators for adjacent farm crops becomes challenging, especially when Central Chile is considered as a region increasingly prone to

drought (Garreaud et al., 2019). Sustainable agriculture in this semi-arid region involves promoting the coexistence of exotic pollinators with a rich assemblage of native bees. The achievement of this sustainability goal rests on identifying suitable habitat conditions for native bees, but, in addition, it is critical to determine how different exotic and native bees are in terms of habitat and floral resource requirements. Here, we address habitat quality by combining remote-sensing estimates of habitat conditions (e.g. biophysical) with field measurements of floral resource availability and data on native and exotic honeybees visiting flowering plants. Specifically, we address the following questions:

1. What habitat variables explain the taxonomic diversity, functional traits, and flower visitation rates of bees?
2. How important are flowering plants in explaining the taxonomic diversity, functional traits, and flower visitation rates of bees in avocado crops?
3. How important are honeybees and their interactions with habitat conditions in explaining the taxonomic diversity, functional traits, and flower visitation rates by bees?
4. How similar are native bees and honeybees in terms of their use of available floral resources?

### **1.3 Materials and methods**

#### **Study area**

The study was performed in agricultural landscapes of Central Chile (33° 39`S, 71°14`W), a Mediterranean semi-arid zone with mean annual temperature of 14 °C and where rain

(mean rainfall: 360 mm yr<sup>-1</sup>) is concentrated during the austral winter while summers are extremely dry and hot (Sarricolea et al., 2017). Agricultural landscapes include a mosaic of fruit crops (mostly citrus, avocado, strawberry, melon, tomato, and apple) and semi-natural habitats, including sclerophyllous forest and shrubland (see below; Fig. 1). Honeybees are the most abundant non-native pollinators of fruit trees in the study area. Shrubland, the dominant natural vegetation cover type, is a heterogeneous habitat that includes *Acacia caven* savanna (with acacia trees scattered across prairies), in addition to dense and sparse sclerophyllous shrubs, dominated by evergreen species such as *Lithraea caustica*, *Baccharis paniculata*, and *Colliguaja odorifera* (Armesto and Pickett, 1985).

### **Selection of sampling units**

Three non-overlapping 1.2 km diameter agricultural landscapes were selected for our study, based on the dispersion distances of European Apoidea species with size similar to that of native species (Fig. 1; Gathmann and Tschardt, 2002). Land cover classes (habitat types) were characterized in each landscape using high-resolution Google Earth (WorldView 2, Geoeye and Spot 5) images, analyzed in two steps. First, an object-based classification (segmentation procedure) in the Orfeo package of Qgis 3.0 (Grizonnet et al., 2017) to determine the polygons, and then a photointerpretation in Qgis 3.0 calibrated with a field campaign to classify these polygons into ten categories (forest, shrubland, grassland, water bodies, citrus crops, avocado crop, annual crops, bare soil, roads and built area).

### **Sampling of bees and flowering plants**

Bee sampling was conducted once a month during the austral spring (from September to November 2017), thus adjusting sampling dates to the phenology of wild and fruit plants. Wild bees, honeybees, and flowering plants were sampled in  $10 \times 10\text{m}$  squared plots randomly distributed across patches of semi-natural habitats (sclerophyllous forest and shrubland) identified from the land cover classification map (see above). Sampling was conducted on 83 plots (26, 31 and 26 plots in the landscapes), separated by more than 100 m from each other. The small size of the plots ( $100 \text{ m}^2$ ) provided intensive (unbiased) observations of flower visitation rate, while controlling for the total number of open flowers locally available for species. In addition, the plot size was consistent with the spatial resolution of the remote sensing imagery employed (see below). All native and exotic flowering plants within the plots were identified at the species level, and their phenology was monitored along the study period. The taxonomic diversity of flowering plants was calculated in each plot as: A) Chao's species richness index which determines the total species richness and deals with potential sample-size bias and, B) Shannon diversity index that takes the relative abundance of taxonomic units into consideration (Gotelli and Colwell, 2011).

Plots were sampled between 10:00 and 16:00 hours local time, during days with sunny weather conditions and air temperatures above  $18 \text{ }^\circ\text{C}$ , thus ensuring the samples to be comparable in terms of weather conditions. Observation sessions were conducted by two trained observers who counted all the bee's flower visits on ten focal flowering plants. The criterion used to select the focal flowering plants was based on ensuring the representation of most of native and exotic species present in the plot, thus avoiding replicating the same plant species in the sampled plot. Wild bees were collected with



sweep nets after being observed visiting the flowers of focal plants. The collected bee individuals were identified at the species level in the laboratory.

Based on the collected data, we estimated the following variables that were later specified as response variables in statistical models (see Data analysis section):

1) Taxonomic diversity of native bee species, including Chao's species richness index and Shannon's diversity index.

2) Flower visitation rate of native bees, measured as the number of native bees visit recorded visiting the number open flowers recorded in each plot during the sampling period, totalizing a sampling effort of 18 hours per plot (6 hr / month per 3 month). Similarly, the abundance of honeybees was quantified as the total number of honeybees visiting the number open flowers recorded in each plot.

3) Community-weighted means of four functional response traits of native bees were recorded in each plot, including size-corrected linear morphological measurements and the volumetric proportions of eight generalized prey items. Response traits are considered as the traits that modulate the occurrence and abundance of species in relation with environmental filters (Gabriel et al., 2018; Wood et al., 2015). We selected bee traits linked with dispersal, trophic and specialization behaviours (Cane, 1987; Greenleaf et al., 2007), including tongue length (mm), pollen specialization (oligolectic vs. polylectic)(Michener 2007), pollen transport (thorax vs. metasoma), and inter-regular distance (mm).

### **Habitat variables**

A number of biophysical and structural habitat variables (hereafter referred to as “habitat” variables) was estimated to characterize the biotic and abiotic environmental conditions

in each sampling plot. We particularly focused on variables considered to be important for bees, aiming to represent vegetation characteristics, disturbances, habitat structure and composition, climate and physiography (Andersson et al., 2017; Elias et al., 2017; Hopfenmüller et al., 2014). The biophysical characterization of ecosystems (Pettorelli et al., 2017) was performed using different remote sensing products accessed and processed in Google Earth Engine, a cloud based-platform for managing geospatial information without processing limits (Gorelick et al., 2017). To reduce the bias arising from using only one satellite image/product, we used the median during the sampling year, but for some indexes we also included information for the last two years to capture the history of each pixel. In addition, cloudy images were discarded. All biophysical and structural habitat variables included in this study are detailed in Table 1, including: wildness index (WI), surface temperature, vegetation humidity (Normalized difference water index NDWI), fire disturbances (Burned area index; BAI), canopy closure (Vegetation continuous fields; VCF) and vigor of vegetation (Normalized difference vegetation index; NDVI) (Fig. 2). We also included additional topographic variables and spatial patch metrics (Table 1). Metrics of individual patches of sclerophyllous forest and shrubland (shape, area, perimeter and edge distance) and distances of these patches to different habitat types were estimated based on the land cover classification, in addition to the elevation, slope and exposition of the terrain in each plot, estimated using different remote sensing data (Table 1; Fig. 2).

### **Data analysis**

We used Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) to test for the effects of habitat

variables (Table 1), flowering plants and honeybee abundance on the taxonomic diversity, mean functional traits and flower visitation rates of native bees quantified in each plot. Aiming to address the third research question we included additive and interaction terms of honeybee abundance with habitat variables. Significant honeybees  $\times$  habitat interactions were interpreted using contour biplots. Using the *dispersion\_glm* function of the R package *blmeco* we found over dispersion in discrete response variables. Thus, GLMM with Gaussian and Negative Binomial distributed errors were implemented using *lmer* and *glmer.nb* functions of the R package *lme4*, with the landscape unit being included as a random effect (intercept) aiming to reduce spatial autocorrelation. The *Dredge* function of the MuMIn package in R was applied to determine the best models built with all possible combinations of explanatory variables. Models were selected based on the Akaike's information Criterion corrected for small sample sizes (AICc), ranking them using the AICc differences ( $\Delta$ AICc) from the best model and Akaike weights ( $\omega$ ). Models with  $\Delta$ AICc  $<$  2 were considered to be equally supported by the data. Variance inflation factors (VIF), implemented with the *vif* function of the R package *car*, and Spearman correlations ( $r_s$ ) were used to test for multicollinearity in the predictors. Thus, models containing collinear variables ( $r_s > 0.70$  and  $VIF > 3$ ) were excluded from model selection. We checked for absence of spatial autocorrelation in the residuals of best-supported models using the Moran's I statistic (i.e, no Moran's I test was found to be significant; Table A1). All predictors were standardized to obtain comparable effect sizes. The *model.avg* function in the MuMIn R package was used to estimate the significance (p-value) and AIC-weighted importance of each model-averaged coefficient.

We combined Principal Component Analysis (PCA) and Hierarchical Cluster

Analysis (HCA) to determine how similar native bees and honeybees are in the use of flowering plant species. First, we ordered bee species according to the plant species visited by them using a PCA on standardized flower visitation data. PCA allows us to reduce the data dimensionality (i.e., multiple species of plants) into a set of few uncorrelated factors, thus facilitating the interpretation of results. Loading variables that exceed a value of 0.5 were considered as “significant” in any of the factors of the PCA. The explained variance ( $R^2$ ) and the  $\cos^2$  of each variable on the PCA were used as goodness-of-fit criteria. Factors with an eigenvalue greater than the unity were considered significant and used in the HCA (see above). Second, we performed an HCA using mean’s method, which calculates the distance between two clusters as the mean of the dissimilarity between the points in one cluster and those in the other cluster, separating the groups by the gain in inertia. PCA and HCA were performed using the FactoMiner and factoextra packages in R.

#### **1.4 Results**

Regarding abundance, were collected 334 bee individuals (59% were native and 41% were honeybees) while visiting 379 individual flowering plants belonging to 39 species, and then classified into 21 bee species. The plant species most visited by native bee species were *Alonsoa meridionalis*, *Solanum crispum*, *Podanthus mitique*, *Cryptocarya alba*, *Escallonia pulverulenta*, *Flourensia thurifera* and *Alstroemeria pulchra*. Honeybees were observed visiting 26 plant species, while *Ruizanthedella mutabilis* was the native bee species visiting more plant species (8 plant species) (Fig. A3).

#### **Effects of habitat variables and flowering plants**

Habitat variables affected both native bees and honeybees, as shown by the best supported GLMM (Table 2; see the best supported models and their averaged coefficients in Tables A1 and A2, respectively). The taxonomic richness and Shannon diversity of native bees decreased in sloping habitats (slp) and increased as the habitat became more pristine, i.e., with large wildness Index (WI) values (Fig. 3). The richness of native bees also increased with higher surface temperatures (temp; Table 2; Fig. 3). The flower visitation rate of native bees markedly decreased with the slope of the terrain and increased with canopy closure (vcf; Table 2; Fig. 3). The abundance of honeybees increased with habitat elevation (srtm; Table 2; Fig. 3). The functional attributes of native bees were also affected by altitude, with bees increasing their pollen specialization, but decreasing the pollen load carried in their metasoma at higher altitudes (Table 2). Honeybees and native bees were also affected by the distance to certain habitat types. First, the abundance of honeybees increased with distance to sclerophyllous forests (ed; Table 2; Fig. 4) Second, the taxonomic richness and inter-tegular distance of native bees decreased with distance to citrus crops (cd; Table 2; Fig. 4).

### **Effects of honeybees**

We did not find support for an additive effect of honeybees on native bees. Instead, foraging activity and functional traits of native bees were affected by the interactions of honeybee abundance with habitat variables (Table 2; Fig 5). The flower visitation rate of native bees was found to be high in large habitat patches (> 50 ha) that present a low abundance of honeybees (< 1 ind/plot), but also in small patches (<10 ha) with high abundances of honeybees (> 6 ind/plot). Flower visitation rates reached the lowest levels

(< 2 visits/plot) at large patches (> 30 ha) with high abundances (> 4 ind/plot) of honeybees (Fig 5). We found the opposite pattern for the interaction between honeybee abundance and richness of flowering plants, according which native bees are expected to have higher flower visitation rates (>4 visits/plot) at habitats rich in flowering plants (>5 species/plot) and with high abundance of honeybees (Fig 5). Recorded native bees had, on average, higher inter-tegular distances in large patches (> 50 ha) and in presence of high abundances of honeybees (> 6 ind/plot).

### **Flower resource use similarity between native bees and honeybees**

Principal Component Analysis (PCA) showed that the two first explained approximately 58.7% of the total variance of the relation of bee and flower assemblages (Fig. A1; Tables A4 and A5). The first component, which explained 46.4% of the variance, showed a negative association of 19 species of native bees with honeybees in terms of the plant species visited. The second component, which explained 12.3% of the variance showed the native bee, *Ruizanthedella mutabilis* (Halictidae) to be negatively associated with honeybees and 15 native bee species. Honeybees contributed 87.71% of the variance of the first component, while the rest of the species contributed with less than 1% (Table A4). The native bees, *R. mutabilis* (77.83%) and *Ruizanthedella cerdai* (5.67%) made the greatest contribution to the second component, while the other bee species contributed with less than 2%. A 46.2% of the plants visited by honeybees were exotic ones, while 60% of the plants visited by *R. mutabilis* were also exotic (Fig. A1). Hierarchical Cluster Analysis (HCA) identified six groups of bee species with different flower preferences (Fig. A2). HCA showed that honeybees exhibit marked foraging differences with the

native bee species (Fig. A2). However, *R. mutabilis* was classified by HCA to be different from the other native bee species, followed by a third cluster composed of *A. gayi* and *C. cyanopygus*. Besides, we identified three more clusters, two of them composed of only one species and a third composed of the other 15 native bee species (Fig. A2).

## 1.5 Discussion

Habitat quality for native bees was a composite variable that included the availability of flowering resources and other habitat conditions (e.g., biophysical variables), but that also covaries with the abundance of honeybees. Our findings are consistent in suggesting that both native bees and honeybees differ in their patterns of habitat use in the landscape, while at fine-grained levels they exhibit segregation in the use of flowering resources.

The availability of flowering plants and habitat conditions were important predictors of the taxonomic diversity, community functional traits and flower visitation rates of native bee species. The positive influence of canopy closure on flower visitation rates suggests that the conservation of seminatural habitat remnants (forests) be considered among the actions to be implemented for the sustainable management of Mediterranean agroecosystems. Canopy closure would contribute in enhancing suitability of local climate conditions for bees in warm climatic regimes like Mediterranean ones, offering them with an opportunity to adjust their body temperature to physiological requirements during foraging and reproductive activities (Coutinho et al., 2018; Papanikolaou et al., 2017). Stressful microclimate conditions from the openness of forest or shrubland may result in reduced survival, reproduction and movement rates. However, warm conditions benefited richness of native bee species, as shown by previous studies

reporting the same pattern (Fründ et al., 2013). Sclerophyllous forest and shrubland vegetation in central Chile have been used for raising cows and goats, causing increased erosion and herbivory. Besides, these habitats have historically been affected by fires and fuelwood extraction (Schulz et al., 2010). Moreover, our results support that the wildness of vegetation prevailing in semi-natural habitats in Central Chile acts as an important driver of habitat quality, being responsible for a rich assemblage of native bee species. Our results also reveal spatial components of habitat quality, with an impoverishment of the native bee assemblage in sites located far (>1 km) from citrus crops. Native bees benefit from citrus crops from which they obtain alternative floral resources (Grajales-Conesa et al., 2013). Crops surrounded by native forest may be particularly favoured by a taxonomically diverse pool of bee species that eventually pollinate the flowers of cultivated plants (Riojas-López et al., 2019). Functional characteristics of native bees were also associated with habitat conditions. We showed that bee species located near citrus crops tend to be larger, which suggests that under certain environmental conditions the body size could have an effect for bees. Oligolectic bees were more concentrated at higher elevations, while polylectic species preferred lowlands areas. This suggests that specialist species find suitable flowering plant species in highlands, while generalist bees are favoured by a broader offer of flowering plants in lowland sites and closer to the agricultural crops. Our findings suggest that the management of Mediterranean agroecosystems consider the differences of functional response traits between native bee species. First, conservation of oligolectic bees should be focused on the ecological maintenance and restoration of semi-natural habitats in highlands. Second, small-size native bees are probably not benefited from available flowering resource near citrus crops,



contrasting with the large-sized ones, which highlights the importance of semi-natural lowland habitats surrounding citrus crops.

We found that native bees and honeybees co-occurred in lowlands of the valleys, where croplands and the native habitats surrounding croplands should offer a broad spectrum of food resources for both type of species, as found in previous studies for native bees (Grajales-Conesa et al., 2013). In this sense, the generalist behaviour of honeybees in relation to their use of habitat and floral resources could represent a potential threat to specialist native bees, arising mainly from resource competition and the potential transmission of pathogens (Stout and Morales, 2009). However, the foraging activity of native bees was more intense in sites with high floral resources and high abundance of honeybees, indicating that a high amount of flower resources reduces competition levels, offsetting a numeric increase in honeybees. Additionally, the large native bees occupying the large patches with a high abundance of honeybees indicate that the spatial overlap between honeybees and large-sized bees in large patches not necessarily results in high competition levels, probably due to a high availability of floral resources in those large habitat remnants.

Honeybees were the most frequent bee species observed feeding on flowering plants, including 65% of plant species. The generalist behaviour of honeybees (Benelli et al., 2017) and their higher competitive ability respect to the native bees make them successful pollinators of a broad spectrum of floral resources (González-Varo and Vilà, 2017). The introduction of honeybees in cultivated areas promotes the spread of their populations across the adjacent semi-natural habitats (González-Varo and Vilà, 2017).

About half of the flowering plants visited by honeybees were introduced plants, unlike the native bee species that visited native plant flowers. The proportionally larger use of the introduced flowering plants as feeding resources by honeybees, as compared to native bees could generate a reduction on the niche overlap between honeybees and native bees (e.g., A4), which is a necessary condition for species coexistence (Fründ et al., 2013). The generalist behaviour of honeybees and the adoption of pollination practices based on the use of hives within crops may explain their high abundance at low altitudes. However, we observed a reduced honeybee abundance in sites near sclerophyllous forests, which raises evidence against the invasion of semi-natural forest ecosystems by honeybees.

Native bee species were heterogeneous in terms of their flower visitation rates and preferences for flowering plants. *R. mutabilis* was the most frequent native bee species visiting a great variety of flowering plants (Fig. A3), which is consistent with its polylectic nature. However, the ability of some species of Halictidae to switch its preference to the flowering plants with larger availability under different habitat conditions (Polidori et al., 2010) could suggest that *R. mutabilis* behaves as a habitat generalist. Previous studies show higher abundance of Halictidae bees, like *R. mutabilis*, in structurally less complex landscapes (Morrison et al., 2017), as typically observed in agricultural landscapes where honeybees are the main pollinators (Hendrix et al., 2018).

### **Implications for landscape management**

The quality of an ecosystem service is frequently associated with the biological diversity of the ecosystem (Daily et al., 2009; Dawson and Martin, 2015), a relation supported by

the hypotheses of assurance of resources and biotic resistance (Tilman et al., 2014). Numerous studies support the importance of native bees as providers of pollination services in agroecosystems (Kremen, 2018; Schöb et al., 2018), highlighting the value of the bee diversity (Wang et al., 2009). In this sense, our study provides new insights for the sustainable landscape-scale planning focused on agricultural areas surrounded by semi-natural Mediterranean habitats. Remnants of native sclerophyllous forest were found to be key ecosystems for the conservation of both native bee-plant interactions and bee populations of individual bee species. Semi-natural less disturbed habitats support a great diversity of native bees due to the presence of high-quality nesting areas and areas rich in floral resources, among other factors (Evans et al., 2018). The accelerated replacement of native sclerophyllous forest by avocado crops in areas where traditional agriculture had not been adopted (i.e., highland areas) is a major concern for the conservation of natural habitats in this Mediterranean region (Alaniz, 2019). This pattern of land use change may cause adverse impacts on the specialized species of native bees that inhabit highlands, which in turn may not benefit from the flowering resources provided by avocado crops, thus compelling farmers to use honeybees.

Wildness index and forest canopy cover had a profound impact on the activity and richness of native bees in the vicinity of cultivated areas. Preserving the functional diversity of bees promotes the pollination of the native flora (Fig. 4) while causing pollination spillover-effects from bees dispersing to nearby crops (Goulson et al., 2015). Here, we suggest the high abundance and diversity of native bees found along the borders of agricultural lowlands in the valley may result in bee species providing pollination

services while relaxing the need to overpopulate crops with honeybees. Functionally and taxonomically diverse assemblages of native bees should be highly effective in providing pollination service to croplands given that different bee species are expected to partition the timing of their visits, as predicted by the resource assurance hypothesis (Garibaldi et al., 2013).

The use of beehives of honeybees for the pollination of crops is a common practice despite of having negative impacts on native bees living in natural habitats by competitive displacing (González-Varo and Vilà, 2017). However, sustainable agricultural practices should minimize negative interactions between native bees and honeybees by maintaining or restoring semi-natural habitats that act as reservoirs of native bee species. Since the XVI century, natural sclerophyllous habitats in Mediterranean semi-arid agroecosystems of central Chile have been lost due to the spread of intensive agriculture, and, more recently, by the increase of urban areas. In this region, agricultural lowlands and highland semi-natural habitats have historically co-occurred, with the latter being degraded, among other reasons by cattle overgrazing and firewood collection (Alaniz, 2019). Native bees in central Chile are vulnerable to the regional decrease in rainfall, which will possibly lead to an impoverishment of floral resources. Therefore, landscape planning intended to the functional integration of semi-natural habitats with agricultural practices are needed to achieve the conservation of native bee communities.

## 1.6 References

- Alaniz, A., 2019. Chile: environmental history, perspectives and challenges, Nova Science Publishers Inc, New York, USA.
- Andersson, P., Koffman, A., Sjödin, N.E., Johansson, V., 2017. Roads may act as barriers to flying insects: species composition of bees and wasps differs on two sides of a large highway. *Nat. Conserv.* 18, 47–59. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.18.12314>
- Armesto, J., Pickett, S., 1985. A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 58, 9–17.
- Benelli, G., Benvenuti, S., Scaramozzino, P.L., Canale, A., 2017. Food for honeybees? Pollinators and seed set of *Anthyllis barba-jovis* L. (Fabaceae) in arid coastal areas of the Mediterranean basin. *Saudi J. Biol. Sci.* 24, 1056–1060. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2017.01.018>
- Cane, J.H., 1987. Estimation of Bee Size Using Intertegular Span (Apoidea). *J. Kansas Entomol. Soc.* 60, 145–147.
- Carman, K., Jenkins, D.G., 2016. Comparing diversity to flower-bee interaction networks reveals unsuccessful foraging of native bees in disturbed habitats. *Biol. Conserv.* 202, 110–118. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.08.030>
- Coutinho, J.G. da E., Garibaldi, L.A., Viana, B.F., 2018. The influence of local and

- landscape scale on single response traits in bees: A meta-analysis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 256, 61–73. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.025>
- da Silva, M.A., Ferreira, N. da S., Teixeira-Souza, V.H. da S., Maia-Silva, C., de Oliveira, F. de A., Hrcir, M., 2017. On the thermal limits for the use of stingless bees as pollinators in commercial greenhouses. *J. Apic. Res.* 56, 81–90. <https://doi.org/10.1080/00218839.2016.1260380>
- Daily, G.C., Polasky, S., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Mooney, H.A., Pejchar, L., Ricketts, T.H., Salzman, J., Shallenberger, R., 2009. Ecosystem services in decision making: Time to deliver. *Front. Ecol. Environ.* 7, 21–28. <https://doi.org/10.1890/080025>
- Dainese, M., Riedinger, V., Holzschuh, A., Kleijn, D., Scheper, J., Steffan-Dewenter, I., 2018. Managing trap-nesting bees as crop pollinators: Spatiotemporal effects of floral resources and antagonists. *J. Appl. Ecol.* 55, 195–204. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12930>
- Dawson, N., Martin, A., 2015. Assessing the contribution of ecosystem services to human wellbeing: A disaggregated study in western Rwanda. *Ecol. Econ.* 117, 62–72.
- Dicks, L. V., Viana, B., Bommarco, R., Brosi, B., Arizmendi, C., Cunningham, S.A., Galetto, L., Hill, R., Lopes, V., Pires, C., Taki, H., 2016. What governments can do to safeguard pollination services. *Science* (80-. ). 354, 14–15.
- Elias, M.A.S., Borges, F.J.A., Bergamini, L.L., Franceschinelli, E. V, Sujii, E.R., 2017. Climate change threatens pollination services in tomato crops in Brazil. *Agric.*

Ecosyst. Environ. 239, 257–264.

<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.026>

Evans, E., Smart, M., Cariveau, D., Spivak, M., 2018. Wild, native bees and managed honey bees benefit from similar agricultural land uses. *Agric. Ecosyst. Environ.* 268, 162–170. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.09.014>

Fründ, J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Tschardtke, T., 2013. Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology* 94, 2042–2054. <https://doi.org/10.1890/12-1620.1>

Gabriel, J., Alejandro, L., Felipe, B., 2018. Agriculture , Ecosystems and Environment The influence of local and landscape scale on single response traits in bees : A. *Agric. Ecosyst. Environ.* 256, 61–73. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.025>

Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C., Carvalheiro, L.G., Harder, L.D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N.P., Dudenhöffer, J.H., Freitas, B.M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., Hipólito, J., Holzschuh, A., Howlett, B., Isaacs, R., Javorek, S.K., Kennedy, C.M., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Motzke, I., Munyuli, T., Nault, B.A., Otieno, M., Petersen, J., Pisanty, G., Potts, S.G., Rader, R., Ricketts, T.H., Rundlöf, M., Seymour, C.L., Schüepp, C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Tschardtke, T., Vergara, C.H., Viana, B.F., Wanger, T.C., Westphal, C., Williams, N., Klein, A.M., 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance.

- Science (80-. ). 340, 1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>
- Garreaud, R., Boisier, J., Rondanelli, R., Montecinos, A., Sepúlveda, H., Veloso Aguila, D., 2019. The Central Chile Mega Drought (2010–2018): A climate dynamics perspective. *Int J Climatol.* 1–19. <https://doi.org/10.1002/joc.6219>
- Gathmann, A., Tschardt, T., 2002. Foraging ranges of solitary bees. *J. Anim. Ecol.* 71, 757–764. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00641.x>
- González-Varo, J.P., Vilà, M., 2017. Spillover of managed honeybees from mass-flowering crops into natural habitats. *Biol. Conserv.* 212, 376–382. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.018>
- Gorelick, N., Hancher, M., Dixon, M., Ilyushchenko, S., Thau, D., Moore, R., 2017. Google Earth Engine: Planetary-scale geospatial analysis for everyone. *Remote Sens. Environ.* 202, 18–27. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.06.031>
- Gotelli, N., Colwell, R., 2011. Estimating species richness, in: *Frontiers in Measuring Biodiversity*. pp. 39–54.
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., Rotheray, E.L., 2015. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science (80-. ).* 347. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>
- Grajales-Conesa, J., Meléndez Ramírez, V., Cruz-López, L., Sánchez, D., 2013. Native Bees in Blooming Orange (*Citrus Sinensis*) and Lemon (*C. Limon*) Orchards in



Yucatán, Mexico. *Acta Zoológica Mex.* 29, 437–440.

Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., Kremen, C., 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153, 589–596. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>

Greze, A.A., Zaviezo, T., Gardiner, M.M., Alaniz, A., 2019. Urbanization filters coccinellids composition and functional trait distributions in greenspaces across greater Santiago, Chile. *Urban For. Urban Green.* <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ufug.2019.01.002>

Grizonnet, M., Michel, J., Poughon, V., Inglada, J., Savinaud, M., Cresson, R., 2017. Orfeo ToolBox: open source processing of remote sensing images. *Open Geospatial Data, Softw. Stand.* 2, 15. <https://doi.org/10.1186/s40965-017-0031-6>

Hansen, M.C., Potapov, P. V, Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V, Goetz, S.J., Loveland, T.R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O., Townshend, J.R.G., 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* (80-. ). 342, 850–853. <https://doi.org/10.1126/science.1244693>

Hendrix, S.D., Forbes, A.A., MacDougall, C.E.D., 2018. Variation in the phylogenetic diversity of wild bees at produce farms and prairies. *Agric. Ecosyst. Environ.* 259, 168–173. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.005>

Hernández, Á., Arellano, E. C., Morales-Moraga, D., & Miranda, M. D. (2016).

- Understanding the effect of three decades of land use change on soil quality and biomass productivity in a Mediterranean landscape in Chile. *CATENA*, 140, 195–204. doi:10.1016/j.catena.2016.01.029
- Hopfenmüller, S., Steffan-Dewenter, I., Holzschuh, A., 2014. Trait-Specific Responses of Wild Bee Communities to Landscape Composition, Configuration and Local Factors. *PLoS One* 9, 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104439>
- IPCC, 2015. IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories. Inst. Glob. Environ. Strateg. Japan. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.12.032>
- Knapp, J.L., Shaw, R.F., Osborne, J.L., 2019. Pollinator visitation to mass-flowering courgette and co-flowering wild flowers: Implications for pollination and bee conservation on farms. *Basic Appl. Ecol.* 34, 85–94. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.09.003>
- Kohler, F., Verhulst, J., Van Klink, R., Kleijn, D., 2008. At what spatial scale do high-quality habitats enhance the diversity of forbs and pollinators in intensively farmed landscapes? *J. Appl. Ecol.* 45, 753–762. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01394.x>
- Kratschmer, S., Pachinger, B., Schwantzer, M., Paredes, D., Guernion, M., Burel, F., Nicolai, A., Strauss, P., Bauer, T., Kriechbaum, M., Zaller, J.G., Winter, S., 2018. Tillage intensity or landscape features: What matters most for wild bee diversity in vineyards? *Agric. Ecosyst. Environ.* 266, 142–152.

<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.07.018>

Kremen, C., 2018. The value of pollinator species diversity. *Science* (80-. ). 359, 741–742. <https://doi.org/10.1126/science.aar7614>

McGarigal, K., Cushman, S., Ene, E., 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. *Comput. Softw. Progr. Prod.* by authors Univ. Massachusetts, Amherst.

Michener, C. D. 2007. *Bees of the World*. (M. Johns Hopkins University Press, Baltimore & USA., Eds.) (2007th ed.). Baltimore, United States Of America.

Montalva, J., Dudley, L., Arroyo, M.K., Retamales, H., Abrahamovich, A.H., 2011. Geographic distribution and associated flora of native and introduced bumble bees (*Bombus* spp.) in Chile. *J. Apic. Res.* 50, 11–21. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.50.1.02>

Montalva, J., Ruz, L., 2010. Actualización De La Lista Sistemática De Las Abejas Chilenas (Hymenoptera: Apoidea). *Rev. Chil. Entomol.* 35, 15–52.

Morales, C.L., Arbetman, M.P., Cameron, S.A., Aizen, M.A., 2013. Rapid ecological replacement of a native bumble bee by invasive species. *Front. Ecol. Environ.* 11, 529–534. <https://doi.org/10.1890/120321>

Morrison, J., Izquierdo, J., Plaza, E.H., González-Andújar, J.L., 2017. The role of field margins in supporting wild bees in Mediterranean cereal agroecosystems: Which

biotic and abiotic factors are important? *Agric. Ecosyst. Environ.* 247, 216–224.

<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.047>

Mortelliti, A., Amori, G., Capizzi, D., Cervone, C., Fagiani, S., Pollini, B., Boitani, L.,

2011. Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on the distribution of two arboreal rodents. *J. Appl. Ecol.* 48, 153–162.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01918.x>

Nielsen, A., Reitan, T., Rinvoll, A.W., Brysting, A.K., 2017. Effects of competition and

climate on a crop pollinator community. *Agric. Ecosyst. Environ.* 246, 253–260.

<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.006>

Papanikolaou, A.D., Kuhn, I., Frenzel, M., Kuhlmann, M., Poschlod, P., Potts, S.G.,

Roberts, S.P.M., Schweiger, O., 2017. Wild bee and floral diversity co-vary in response to the direct and indirect impacts of land use. *Ecosphere* 8.

<https://doi.org/10.1002/ecs2.2008>

Pettorelli, N., Schulte to Bühne, H., Tulloch, A., Dubois, G., Macinnis-Ng, C., Queirós,

A.M., Keith, D.A., Wegmann, M., Schrodt, F., Stellmes, M., Sonnenschein, R.,

Geller, G.N., Roy, S., Somers, B., Murray, N., Bland, L., Geijzendorffer, I., Kerr,

J.T., Broszeit, S., Leitão, P.J., Duncan, C., El Serafy, G., He, K.S., Blanchard, J.L.,

Lucas, R., Mairota, P., Webb, T.J., Nicholson, E., 2017. Satellite remote sensing of ecosystem functions: opportunities, challenges and way forward. *Remote Sens. Ecol. Conserv.* 71–93.

<https://doi.org/10.1002/rse2.59>

- Polidori, C., Alice, R., Valeria, B., Trombino, L., Marta, D., 2010. Floral Resources and Nesting Requirements of the Ground-Nesting Social Bee, *Lasioglossum malachurum* (Hymenoptera: Halictidae), in a Mediterranean Semiagricultural Landscape. *Psyche A J. Entomol.* 2010. <https://doi.org/10.1155/2010/851947>
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25, 345–353. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Riojas-López, M.E., Díaz-Herrera, I.A., Fierros-López, H.E., Mellink, E., 2019. The effect of adjacent habitat on native bee assemblages in a perennial low-input agroecosystem in a semiarid anthropized landscape. *Agric. Ecosyst. Environ.* 272, 199–205. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.11.019>
- Sarricolea, P., Herrera-Ossandon, M., Meseguer-Ruiz, Ó., 2017. Climatic regionalisation of continental Chile. *J. Maps* 13, 66–73. <https://doi.org/10.1080/17445647.2016.1259592>
- Schöb, C., Brooker, R.W., Zuppinger-Dingley, D., 2018. Evolution of facilitation requires diverse communities. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 1381–1385. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0623-2>
- Schulz, J.J., Cayuela, L., Echeverria, C., Salas, J., Rey Benayas, J.M., 2010. Monitoring land cover change of the dryland forest landscape of Central Chile (1975–2008). *Appl. Geogr.* 30, 436–447. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2009.12.003>

- Stout, J.C., Morales, C.L., 2009. Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* 40, 388–409. <https://doi.org/10.1051/apido/2009023>
- Teuling, A.J., Taylor, C.M., Meirink, J.F., Melsen, L.A., Miralles, D.G., van Heerwaarden, C.C., Vautard, R., Stegehuis, A.I., Nabuurs, G.-J., de Arellano, J.V.-G., 2017. Observational evidence for cloud cover enhancement over western European forests. *Nat. Commun.* 8, 14065. <https://doi.org/10.1038/ncomms14065>
- Tilman, D., Isbell, F., Cowles, J.M., 2014. Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45, 471–493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Trillo, A., Montero-Castaño, A., González-Varo, J.P., González-Moreno, P., Ortiz-Sánchez, F.J., Vilà, M., 2019. Contrasting occurrence patterns of managed and native bumblebees in natural habitats across a greenhouse landscape gradient. *Agric. Ecosyst. Environ.* 272, 230–236. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.11.018>
- Wang, X., Liu, H., Li, X., Song, Y., Chen, L., Jin, L., 2009. Correlations between Environmental Factors and Wild Bee Behavior on Alfalfa (*Medicago sativa*) in Northwestern China. *Environ. Entomol.* 38, 1480–1484. <https://doi.org/10.1603/022.038.0516>
- Winfree, R., Reilly, J.R., Bartomeus, I., Cariveau, D.P., Williams, N.M., Gibbs, J., 2018. Species turnover promotes the importance of bee diversity for crop pollination at

regional scales. *Science* (80- ). 359, 791–793.  
<https://doi.org/10.1126/science.aao2117>

Wood, S.A., Karp, D.S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., Palm, C.A., 2015.  
Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends  
Ecol. Evol.* 30, 531–539. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.013>

## 1.7 Table

**Table 1:** Description of remote sensing derived variables of habitat estimated at the plot level. Variables include topographic attributes, spatial patch metrics, land cover (habitat types) and abiotic habitat (habitat structure, disturbance and climate).

<b>Variable (code)</b>	<b>Description</b>
<b>Elevation (srtm)</b>	Meters above sea level, based on SRTM version 3.0 of NASA (pixel resolution of 30 m), which capture the topography of the land surface with a radar-type active sensor (ALOS Palsar sensor).
<b>Exposition (asp)</b>	Solar exposition, estimated as the orientation of the topography with respect to north (expressed in degrees).
<b>Slope (slp)</b>	Slope of the land calculated using the difference in elevation between two pixels (expressed in degrees) and generated with the “Relief” tool of QGis.
<b>Wildness index (WI)</b>	Each land cover class is assigned to a level of wildness, as based on Grez et al., (2019) from the most (0) to the least disturbed (15) habitat: Buildings, roads, bare soil, annual crops, avocados, citrus crops, grape orchards, linear vegetation, grassland, open scrubland, mid-open scrubland, close scrubland, open forest, mid-open forest and close forest.
<b>Distances to Forest (fd), Shrubland (sd), citrus crops (cd), Avocado (ad) and Building (bd).</b>	Distance of the plot to the edge of different land cover classes using Qgis 3.0
<b>Patch shape (shp), area (area), perimeter (edg) and edge distance (ed)</b>	Metrics of semi-natural habitat patches estimated with Fragstat 4.2.1 (McGarigal et al., 2012)
<b>Normalized Difference Vegetation Index (ndvi)</b>	Index for the vigor of the vegetation based on the chlorophyll balance reflected in the infrared portion of the electromagnetic spectrum (36 images processed)



<b>Normalized Difference Water Index (ndwi)</b>	Vegetation humidity index sensitive to the amount of liquid water in the canopy calculated as the normalized difference between the near and middle infrared, with values from -1 to 1; higher values indicate greater humidity of the canopy. We used images generated since 2015, to generate a more robust index (147 images processed)
<b>Burned Area Index (bai)</b>	Index that shows perturbations associated with the occurrence of fires from the spectral distance between the red and near infrared in relation to a spectral reference point associated with charcoal (burned vegetation). We considered fires from the year 2013, which allowed including the history of fire perturbations of each pixel (180 images processed)
<b>Vegetation continuous fields (vcf)</b>	Index of canopy closure, equivalent to aerial biomass, including vegetation canopy cover of more than 5 m height expressed as the percentage of canopy closure (0 to 100). This product was generated based on a time series of Landsat 7 satellite images and phenological analyses of the world, which is available in the Global Forest Change platform (Hansen et al., 2013)
<b>Surface temperature (temp)</b>	Surface temperature detected using infrared (degrees Kelvin). We generated the mean of the thermal 13 infrared band of the satellite product “L1T Radiance” of Aster, which estimates the surface temperature expressed in degrees Kelvin. We used the median of the 13 band for the study months (54 images processed)

**Table 2.** Significant ( $p < 0.05$ ) model-averaged coefficients of the best-supported ( $\Delta AIC < 2$ ) GLMM explaining taxonomic and functional variables of bee assemblages in the studied plots. Predictor codes correspond to those of habitat variables explained in Table 1, included their interactions ( $\times$ ) with the abundance of honeybees (Patch area with honeybee as area $\times$ Honey; Richness of plants with honeybees as Plant richness  $\times$ Honey). The detailed full list of coefficients and candidate GLMM are provided in Table A2.

Response variables	Predictors								
	Edge distance (ed)	Wildness Index (WI)	Distance to citrus crop (cd)	Slope (slp)	Elevation (srtm)	Temperature (temp)	Canopy closure (vcf)	area $\times$ Honey	Plant richness $\times$ Honey
Honeybee abundance	(0.62)*				(-0.27)*				
Taxonomic Flower visitation rate of native bees				(-0.99)**			(0.72)**	(-0.66)***	(0.004)*
Richness of native bees		(0.93)*	(-0.29)*	(-0.39)**		(0.35)*			
Shannon diversity of native bees		(0.87)*		(-0.33)**					
Function Inter-tegular distance			(-0.24)*					(0.18)*	
Tongue length									
Pollen specialization					(0.62)*				
Pollen transport					(-0.58)*				

0.01  $\leq$  p < 0.05\*, 0.001  $\leq$  p < 0.01\*\*, p < 0.001\*

## 1.8 Figure

**Fig. 1.** Study area with the three landscape units (1.2 km diameter circles) located in a semi-arid Mediterranean agricultural landscape in central Chile.

**Fig. 2.** Remote-sensing derived variables of land cover, abiotic habitat, topography and spatial patch metrics characterizing one of the three landscapes included in this study.

**Fig. 3.** Predictions from Generalized Linear Mixed-effects Model (GLMM) for the effects of habitat conditions (Table 1) on taxonomic (species richness, Shannon diversity and flower visitation rate) and functional (pollen specialization is quantified as the percentage of oligolectic species) variables of native bees as well as the abundance of honeybees.

**Fig. 4.** Predictions from GLMM for the variation in honeybee abundance, taxonomic richness of native bees and Inter-tegular distance with distance to native forest and distance to citrus crops.

**Fig. 5.** Bivariate contour plots of GLMM predicting the flower visitation rate (left and centre plots) and Inter-tegular distance (right plot) of native bee species as functions of the interaction of honeybee abundance with habitat variables (patch size and flowering plant richness). Response variable is described in the upper part of the graph (green letters). Black contour lines are labelled with the response variable value, while yellow-dark brown colour gradient indicates a low to high gradient of the response variable (darker brown = high values; lighter yellow = low values).



Figure 1

Figure 2

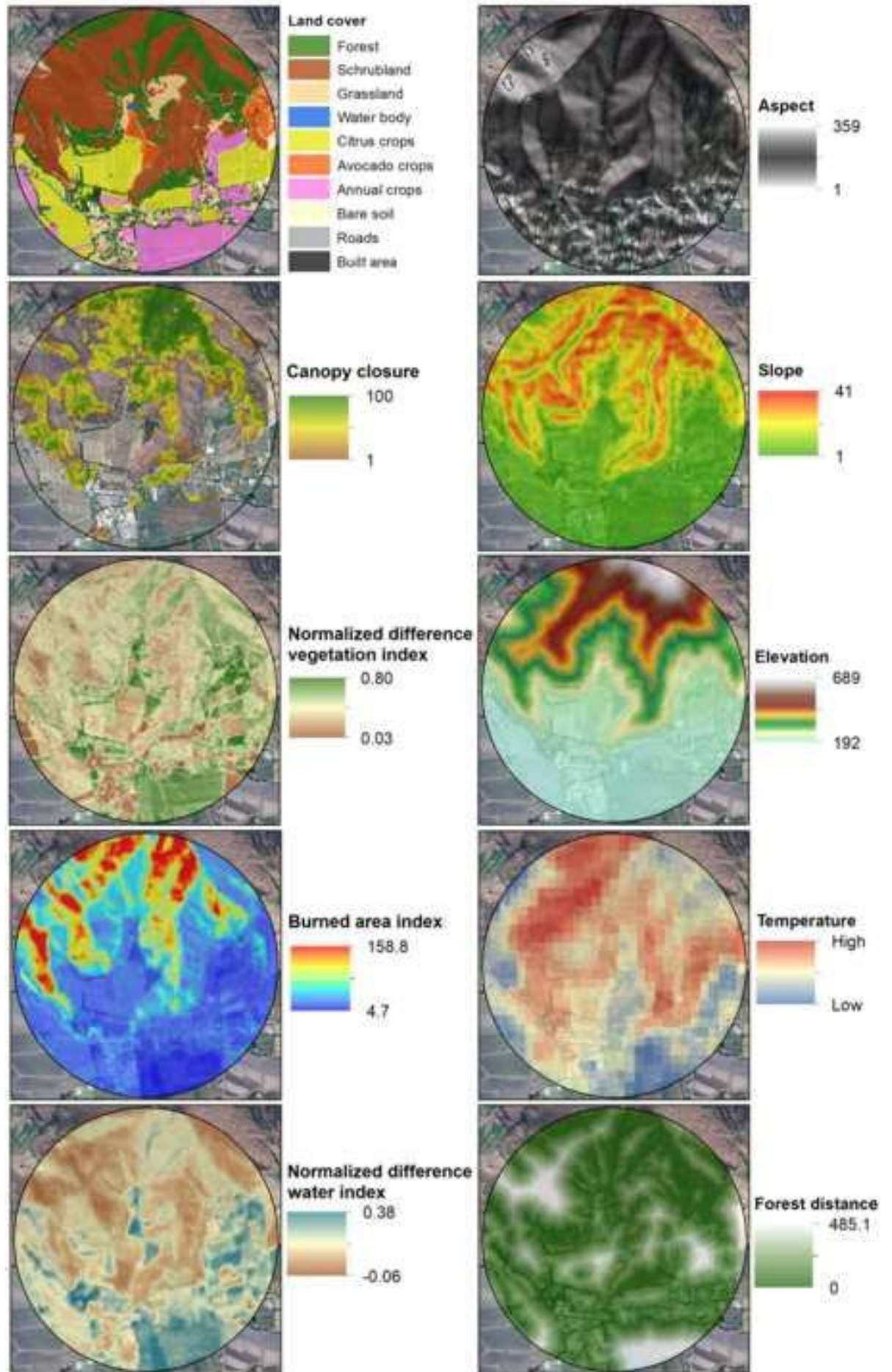


Figure 3

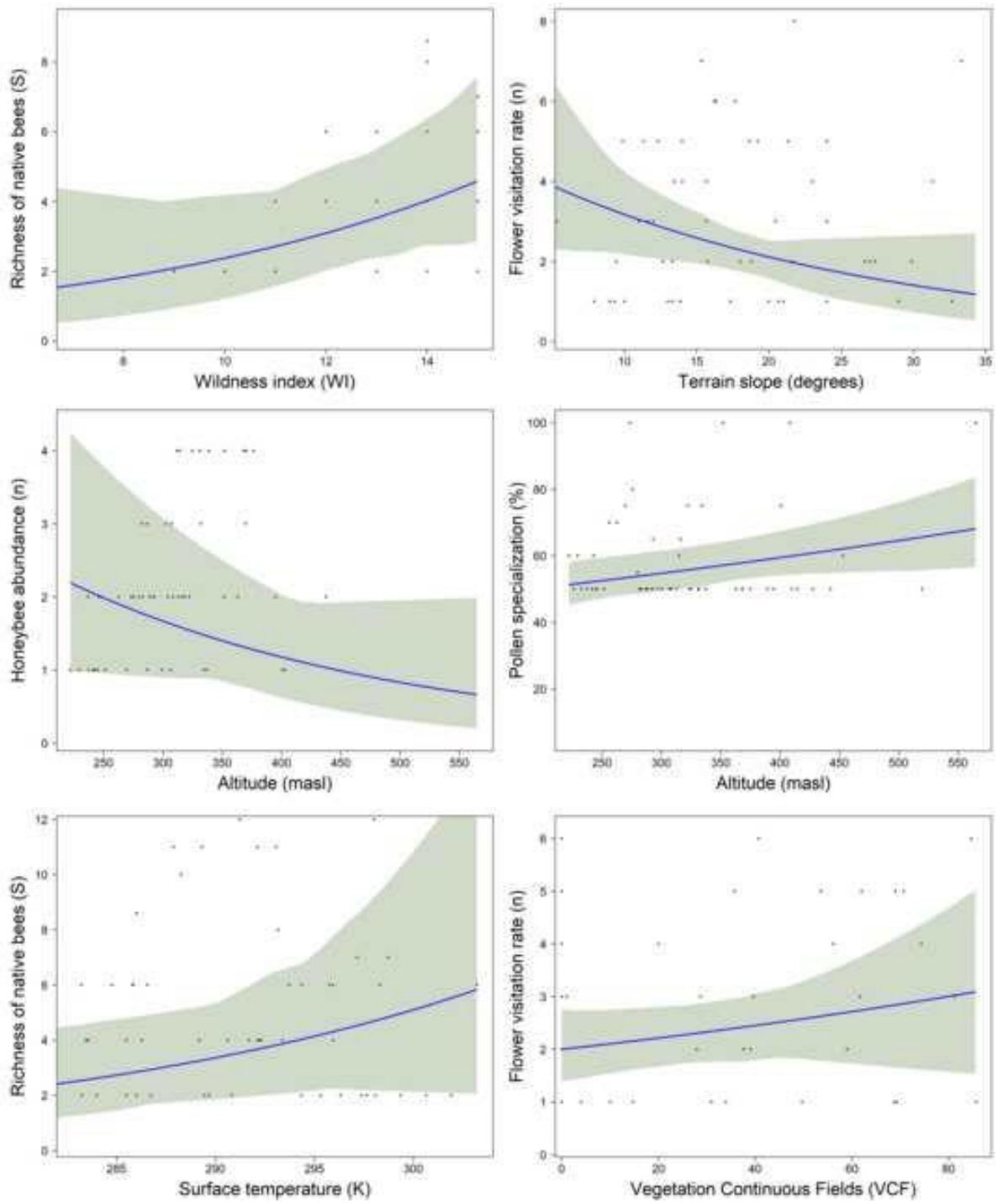


Figure 4

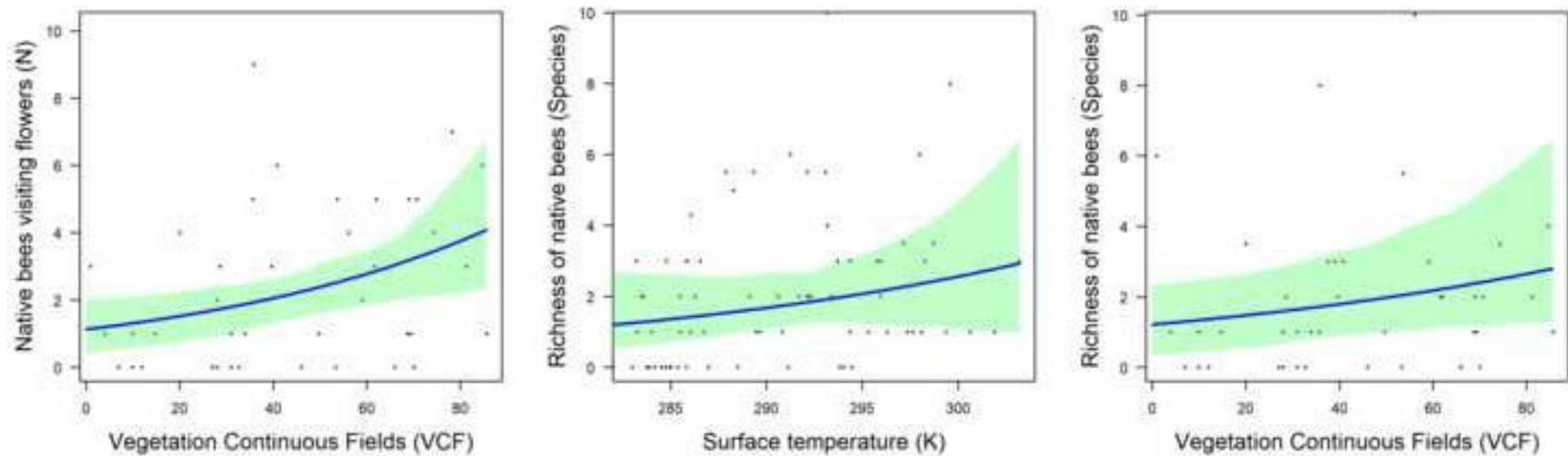
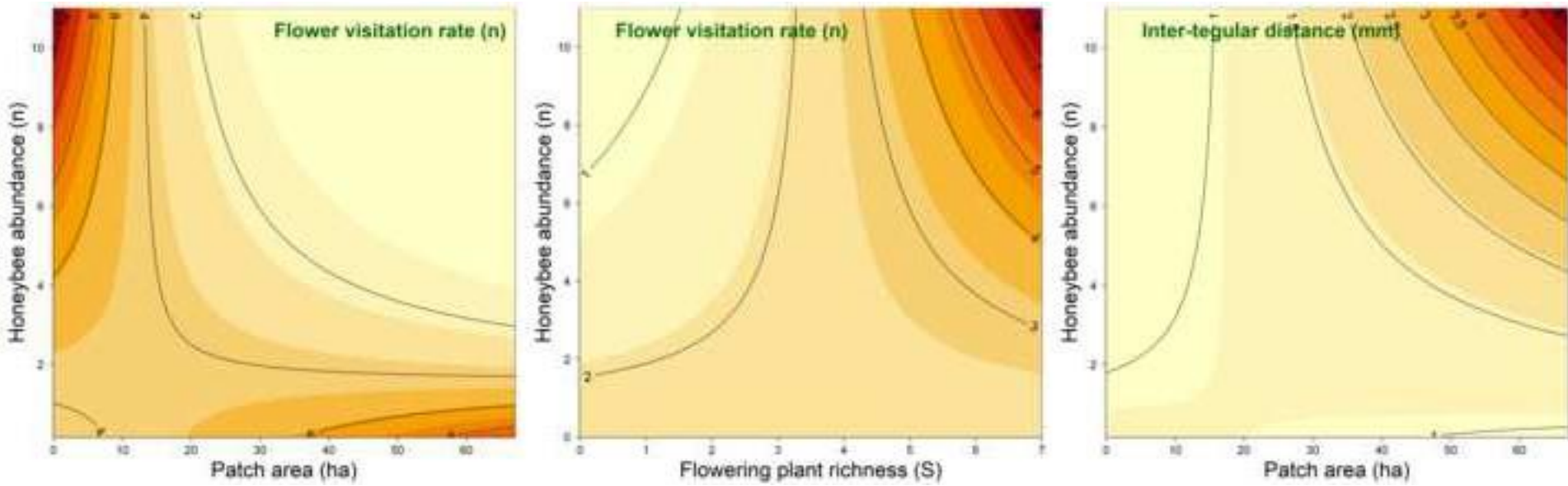


Figure 5





## 1.9 Appendices

**Table A1.** Moran's I testing spatial autocorrelation in the residuals of best supported candidate GLMM (Table A2).

Response	Moran I statistic	P-value
Honeybee abundance	-0.040	0.745
Flower visitation rate	-0.012	0.496
Shannon diversity of native bees	0.001	0.375
Richness of native bees	0.039	0.104
Inter-tegular distance	0.013	0.276
Tongue length	-0.033	0.694
Pollen specialization	-0.043	0.767
Pollen transport	0.001	0.379

**Table A2.** Best supported candidate GLMM ( $\Delta AIC_c < 2$ ) for the taxonomic diversity, flower visitation rates and functional trait distribution of native bee species (see response variables). Marginal and conditional regression coefficients (R<sup>2</sup><sub>m</sub> and R<sup>2</sup><sub>c</sub>, respectively) are provided in addition to degrees of freedom (df). Model predictors are described in Table 1 (see variable codes). Symbol “×” denotes interaction between variables.

Model	df	R <sup>2</sup> <sub>m</sub>	R <sup>2</sup> <sub>c</sub>	logLik	AIC <sub>c</sub>	ΔAIC	Weight	Response
cd+ed+ri_plant+srtm	6	0.317	0.408	-143.6	300.3	0	0.02	Honeybee abundance
cd+ed+srtm	5	0.356	0.463	-145.0	300.9	0.59	0.01	Honeybee abundance
ed+ri_plant+srtm	5	0.272	0.346	-145.2	301.1	0.79	0.01	Honeybee abundance
cd+ed+srtm+vcf	6	0.29	0.382	-144.0	301.1	0.84	0.01	Honeybee abundance
ed+ri_plant+srtm+temp	6	0.327	0.434	-144.1	301.2	0.96	0.01	Honeybee abundance
ed+srtm	4	0.249	0.323	-146.4	301.3	1.05	0.01	Honeybee abundance
cd+ed+ndwi+srtm	6	0.202	0.459	-144.2	301.5	1.21	0.01	Honeybee abundance
ed+ri_plant+slp+srtm	6	0.221	0.517	-144.2	301.5	1.26	0.01	Honeybee abundance
ed+srtm+temp	5	0.18	0.392	-145.5	301.7	1.46	0.01	Honeybee abundance
cd+ed+fd+srtm	6	0.307	0.379	-144.5	302.2	1.91	0.01	Honeybee abundance
Area+slp+vcf+Area×Honey	5	0.271	0.296	-180.5	374.1	0.00	0.45	Flower visitation rate
Area+ri_plant+Area:Honey+Honey:ri_plant	6	0.301	0.33	-185.2	383.6	1.49	0.03	Flower visitation rate
cd+WI+slp+Honey×WI	6	0.239	0.26	-14.8	45.1	0	0.05	Shannon diversity of native bees
WI+slp+temp+Honey×WI	5	0.298	0.322	-14.8	45.2	0.09	0.04	Shannon diversity of native bees
WI+slp+Honey×WI	6	0.331	0.358	-16.2	45.4	0.36	0.04	Shannon diversity of native bees
fd+WI+slp+Honey×WI	5	0.262	0.282	-15.2	46.0	0.89	0.03	Shannon diversity of native bees
cd+WI+slp	6	0.263	0.325	-16.9	46.8	1.72	0.02	Shannon diversity of native bees
WI+slp	6	0.291	0.362	-18.1	47.0	1.96	0.02	Shannon diversity of native bees
WI+slp+temp	4	0.234	0.285	-80.1	173.2	0.00	0.02	Richness of native bees
cd+WI+slp	6	0.255	0.283	-80.5	174.1	0.85	0.01	Richness of native bees
WI+sd+slp+temp	6	0.283	0.315	-79.3	174.2	0.95	0.01	Richness of native bees
slp+temp+vcf	6	0.225	0.248	-80.6	174.3	1.05	0.01	Richness of native bees
WI+slp+temp+vcf	6	0.279	0.304	-79.4	174.3	1.11	0.01	Richness of native bees
cd+ndvi+slp+vcf	6	0.31	0.339	-79.5	174.5	1.25	0.01	Richness of native bees
WI+ndvi+slp+temp	6	0.258	0.258	-79.6	174.6	1.38	0.01	Richness of native bees
cd+WI+ndvi+slp	5	0.229	0.234	-79.6	174.6	1.4	0.01	Richness of native bees
cd+slp+vcf	7	0.276	0.276	-80.8	174.6	1.41	0.01	Richness of native bees
cd+ndvi+slp	6	0.25	0.25	-80.8	174.7	1.45	0.01	Richness of native bees
cd+WI+sd+slp	6	0.24	0.251	-79.6	174.7	1.48	0.01	Richness of native bees
cd+WI+slp+vcf	7	0.269	0.269	-79.7	174.8	1.61	0.01	Richness of native bees
fd+WI+slp+temp	7	0.266	0.266	-79.7	174.9	1.71	0.01	Richness of native bees

ndvi+slp+temp	6	0.238	0.244	-80.9	175.0	1.77	0.01	Richness of native bees
ndvi+slp+temp+vcf	7	0.266	0.266	-79.8	175.1	1.9	0.01	Richness of native bees
asp+ri_plant+sd	6	0.235	0.244	4.5	4.7	0.00	0.01	Inter-tegular distance
asp+sd	7	0.264	0.264	2.8	5.5	0.83	0.01	Inter-tegular distance
asp+cd+ri_plant+sd	7	0.264	0.264	5.3	5.7	0.96	0.01	Inter-tegular distance
asp+cd	7	0.263	0.263	2.7	5.8	1.09	0.01	Inter-tegular distance
asp+cd+sd	6	0.255	0.264	3.9	5.8	1.11	0.01	Inter-tegular distance
cd	6	0.253	0.253	1.4	5.9	1.25	0	Inter-tegular distance
Area+cd+Area×Honey	7	0.267	0.281	3.7	6.3	1.62	0	Inter-tegular distance
asp	6	0.251	0.251	1.2	6.4	1.7	0	Inter-tegular distance
asp+fd+ri_plant+sd	7	0.272	0.274	4.9	6.4	1.73	0	Inter-tegular distance
asp+bai+ri_plant+sd	7	0.273	0.273	4.9	6.5	1.76	0	Inter-tegular distance
cd+vcf	7	0.262	0.275	2.4	6.5	1.77	0	Inter-tegular distance
asp+cd+fd	7	0.271	0.271	3.6	6.5	1.83	0	Inter-tegular distance
cd+sd	6	0.248	0.248	2.3	6.5	1.84	0	Inter-tegular distance
Area+asp+cd+Area×Honey	6	0.247	0.247	4.9	6.5	1.84	0	Inter-tegular distance
asp+ri_plant+sd+shp	7	0.27	0.27	4.9	6.6	1.88	0	Inter-tegular distance
cd+ri_plant+sd	7	0.269	0.269	3.5	6.6	1.94	0	Inter-tegular distance
Area+asp+ri_plant+sd	7	0.261	0.271	4.8	6.7	1.97	0	Inter-tegular distance
ed+slp+temp×Honey	6	0.232	0.249	37.2	-60.7	0.00	0.02	Tongue length
ed+WI+slp+temp×Honey	7	0.261	0.266	38.1	-59.8	0.82	0.01	Tongue length
ed+WI+ndvi+temp×Honey	6	0.28	0.32	38.0	-59.7	0.94	0.01	Tongue length
ed+WI+temp×Honey	5	0.203	0.289	36.7	-59.7	0.97	0.01	Tongue length
ed+temp×Honey	7	0.345	0.345	35.3	-59.4	1.23	0.01	Tongue length
ed+WI+ndwi+temp×Honey	5	0.273	0.273	37.8	-59.3	1.36	0.01	Tongue length
ed+sd+slp+temp×Honey	6	0.308	0.308	37.6	-58.9	1.73	0.01	Tongue length
ed+shp+slp+temp×Honey	4	0.235	0.235	37.6	-58.9	1.76	0.01	Tongue length
cd+ed+slp+temp×Honey	4	0.141	0.253	37.6	-58.8	1.84	0.01	Tongue length
ed+slp+temp+temp×Honey	7	0.317	0.331	37.5	-58.8	1.92	0.01	Tongue length
srtm	7	0.287	0.327	42.9	-77.0	0.00	0.01	Pollen specialization
bai+cd+srtm+vcf	5	0.263	0.263	46.6	-76.9	0.08	0.01	Pollen specialization
shp+srtm+Honey×shp	6	0.298	0.298	45.0	-76.3	0.7	0.01	Pollen specialization
ndwi+srtm	5	0.262	0.262	43.5	-75.9	1.07	0.01	Pollen specialization
bai+srtm	7	0.293	0.327	43.5	-75.9	1.12	0.01	Pollen specialization
shp+srtm	6	0.296	0.296	43.5	-75.9	1.12	0.01	Pollen specialization
bai+ed+ndwi+srtm	7	0.295	0.333	46.0	-75.7	1.25	0	Pollen specialization
bai+cd+srtm	5	0.179	0.179	44.6	-75.6	1.36	0	Pollen specialization
bai+ndwi+srtm	6	0.201	0.201	44.6	-75.6	1.37	0	Pollen specialization
bai+cd+ndwi+srtm	4	0.121	0.121	45.8	-75.4	1.62	0	Pollen specialization
srtm+temp	4	0.12	0.12	43.3	-75.3	1.63	0	Pollen specialization
cd+srtm	6	0.201	0.201	43.2	-75.2	1.75	0	Pollen specialization
temp	5	0.158	0.158	42.0	-75.2	1.78	0	Pollen specialization
ndvi+srtm	6	0.198	0.198	43.2	-75.2	1.82	0	Pollen specialization
slp+srtm	4	0.117	0.117	43.2	-75.1	1.83	0	Pollen specialization
sd+srtm	4	0.118	0.136	43.2	-75.1	1.83	0	Pollen specialization
bai+srtm+vcf	6	0.196	0.196	44.4	-75.1	1.84	0	Pollen specialization
bai+ed+srtm	5	0.155	0.155	44.4	-75.1	1.91	0	Pollen specialization
bai+shp+srtm+Honey×shp	6	0.195	0.195	45.7	-75.0	1.95	0	Pollen specialization
cd+srtm+vcf	5	0.153	0.153	-3.0	19.8	0.00	0.03	Pollen transport
cd+WI+srtm	6	0.192	0.192	-3.7	21.1	1.31	0.01	Pollen transport
cd+srtm	4	0.109	0.109	-5.0	21.3	1.52	0.01	Pollen transport
bd+cd+srtm+vcf	4	0.161	0.27	-2.6	21.4	1.67	0.01	Pollen transport
bd+cd+srtm	7	0.275	0.275	-3.9	21.5	1.7	0.01	Pollen transport
cd+WI+shp+srtm	5	0.186	0.302	-2.6	21.5	1.77	0.01	Pollen transport
cd+shp+srtm+vcf	5	0.171	0.269	-2.6	21.6	1.82	0.01	Pollen transport
cd+WI+srtm+vcf	5	0.173	0.264	-2.7	21.6	1.87	0.01	Pollen transport

**Table A3.** Averaged coefficients of the best supported GLMM for the taxonomic diversity, flower visitation rates and functional trait distribution of native bee species (see response variables). Model predictors are described in Table 1 (see candidate models in Table S1).

Predictor	Estimate	Std.Error	p-value	Importance	Response
cd	0.27	0.22	0.231	0.68	Honeybee abundance
ed	0.20	0.09	0.027	0.62	Honeybee abundance
ri_plant	-0.13	0.09	0.133	0.27	Honeybee abundance
srtm	-0.25	0.12	0.034	0.27	Honeybee abundance
vcf	-0.10	0.10	0.333	0.25	Honeybee abundance
temp	-0.26	0.18	0.143	0.20	Honeybee abundance
ndwi	-0.09	0.10	0.373	0.15	Honeybee abundance
slp	-0.09	0.11	0.406	0.15	Honeybee abundance
fd	0.12	0.08	0.158	0.14	Honeybee abundance
bd	0.07	0.10	0.471	0.14	Honeybee abundance
ndvi	0.00	0.09	0.968	0.13	Honeybee abundance
Area	-0.04	0.11	0.756	0.12	Honeybee abundance
sd	0.00	0.09	0.988	0.11	Honeybee abundance
lc	0.09	0.10	0.379	0.09	Honeybee abundance
shp	-0.07	0.12	0.566	0.09	Honeybee abundance
asp	0.01	0.10	0.932	0.09	Honeybee abundance
bai	0.08	0.13	0.529	0.08	Honeybee abundance
Area	0.03	0.07	0.686	1.00	Flower visitation rate
slp	-0.23	0.08	0.005	1.00	Flower visitation rate
vcf	0.21	0.07	0.005	0.72	Flower visitation rate
Area×Honey	-0.29	0.07	0.000	0.66	Flower visitation rate
Honey×tmp	0.11	0.07	0.107	0.03	Flower visitation rate
ri_plant	0.04	0.08	0.579	0.02	Flower visitation rate
Honey×ri_plant	0.19	0.08	0.014	0.00	Flower visitation rate
cd	-0.06	0.03	0.111	0.93	Shannon diversity of native bees
lc	0.09	0.03	0.013	0.87	Shannon diversity of native bees
slp	-0.11	0.04	0.003	0.33	Shannon diversity of native bees
Honey×lc	-0.07	0.03	0.05	0.23	Shannon diversity of native bees
temp	0.05	0.04	0.204	0.16	Shannon diversity of native bees
fd	0.04	0.03	0.251	0.15	Shannon diversity of native bees
sd	0.03	0.03	0.38	0.13	Shannon diversity of native bees
ndvi	0.04	0.04	0.249	0.10	Shannon diversity of native bees
ri_plant	0.02	0.03	0.543	0.10	Shannon diversity of native bees
vcf	0.03	0.04	0.413	0.09	Shannon diversity of native bees
shp	0.01	0.03	0.752	0.09	Shannon diversity of native bees
srtm	-0.03	0.04	0.487	0.08	Shannon diversity of native bees
Area	-0.02	0.04	0.67	0.08	Shannon diversity of native bees
asp	0.01	0.04	0.784	0.07	Shannon diversity of native bees
ed	-0.01	0.04	0.715	0.07	Shannon diversity of native bees
bd	0.00	0.04	0.934	0.07	Shannon diversity of native bees
bai	-0.02	0.04	0.618	0.07	Shannon diversity of native bees
ndwi	0.00	0.04	0.985	0.07	Shannon diversity of native bees
lc	0.14	0.07	0.058	0.93	Richness of native bees
slp	-0.22	0.08	0.005	0.39	Richness of native bees
temp	0.17	0.08	0.033	0.35	Richness of native bees
cd	-0.16	0.07	0.028	0.29	Richness of native bees
sd	0.09	0.07	0.222	0.28	Richness of native bees
vcf	0.12	0.08	0.111	0.27	Richness of native bees
ndvi	0.12	0.07	0.104	0.17	Richness of native bees
fd	0.03	0.08	0.654	0.14	Richness of native bees

bai	0.01	0.09	0.947	0.09	Richness of native bees
srtm	-0.02	0.09	0.864	0.09	Richness of native bees
ri_plant	0.02	0.07	0.808	0.09	Richness of native bees
shp	0.02	0.08	0.765	0.09	Richness of native bees
Area	0.01	0.08	0.947	0.09	Richness of native bees
bd	-0.03	0.08	0.746	0.09	Richness of native bees
ed	0.03	0.08	0.666	0.08	Richness of native bees
ndwi	-0.01	0.08	0.902	0.08	Richness of native bees
asp	0.02	0.08	0.776	0.05	Richness of native bees
asp	0.07	0.03	0.053	0.50	Inter-tegular distance
ri_plant	-0.05	0.03	0.184	0.47	Inter-tegular distance
sd	0.05	0.03	0.117	0.33	Inter-tegular distance
cd	-0.08	0.04	0.021	0.24	Inter-tegular distance
Area	0.03	0.03	0.475	0.19	Inter-tegular distance
Area×Honey	0.06	0.03	0.045	0.18	Inter-tegular distance
fd	-0.04	0.03	0.297	0.17	Inter-tegular distance
bai	-0.02	0.04	0.661	0.17	Inter-tegular distance
vcf	0.04	0.03	0.308	0.16	Inter-tegular distance
shp	0.04	0.03	0.282	0.13	Inter-tegular distance
srtm	0.02	0.03	0.577	0.13	Inter-tegular distance
ndvi	-0.03	0.03	0.34	0.12	Inter-tegular distance
lc	0.03	0.03	0.451	0.11	Inter-tegular distance
temp	0.03	0.04	0.514	0.11	Inter-tegular distance
bd	0.02	0.03	0.636	0.11	Inter-tegular distance
ed	0.01	0.03	0.805	0.10	Inter-tegular distance
slp	0.02	0.03	0.621	0.10	Inter-tegular distance
ndwi	0.00	0.03	0.987	0.09	Inter-tegular distance
ed	-0.03	0.02	0.167	0.42	Tongue length
slp	0.03	0.02	0.118	0.34	Tongue length
tmp×Honey	0.11	0.07	0.106	0.32	Tongue length
lc	0.03	0.02	0.179	0.32	Tongue length
ndvi	-0.02	0.02	0.363	0.26	Tongue length
ndwi	-0.01	0.02	0.66	0.20	Tongue length
sd	-0.01	0.02	0.677	0.20	Tongue length
shp	0.03	0.02	0.127	0.19	Tongue length
cd	-0.01	0.02	0.522	0.16	Tongue length
temp	0.02	0.02	0.254	0.13	Tongue length
asp	-0.01	0.02	0.593	0.12	Tongue length
Area	0.01	0.02	0.721	0.11	Tongue length
fd	-0.02	0.02	0.297	0.11	Tongue length
vcf	0.00	0.02	0.985	0.11	Tongue length
bai	0.01	0.02	0.643	0.10	Tongue length
bd	0.00	0.02	0.968	0.10	Tongue length
srtm	0.02	0.02	0.261	0.10	Tongue length
ri_plant	0.00	0.02	0.847	0.09	Tongue length
srtm	0.04	0.02	0.033	0.62	Pollen specialization
bai	-0.03	0.02	0.184	0.31	Pollen specialization
cd	-0.02	0.02	0.43	0.26	Pollen specialization
vcf	0.01	0.02	0.457	0.25	Pollen specialization
shp	0.01	0.02	0.408	0.18	Pollen specialization
Honey×shp	-0.03	0.02	0.098	0.17	Pollen specialization
ndwi	0.02	0.02	0.357	0.15	Pollen specialization
ed	0.01	0.02	0.508	0.14	Pollen specialization
temp	0.03	0.02	0.212	0.14	Pollen specialization
ndvi	0.01	0.02	0.484	0.14	Pollen specialization
slp	-0.01	0.02	0.5	0.13	Pollen specialization
sd	0.01	0.02	0.559	0.12	Pollen specialization

bd	0.00	0.02	0.815	0.10	Pollen specialization
cd	0.10	0.15	0.494	0.70	Pollen transport
srtm	-0.10	0.04	0.017	0.58	Pollen transport
vcf	-0.06	0.04	0.106	0.34	Pollen transport
lc	-0.05	0.04	0.217	0.23	Pollen transport
bd	-0.04	0.04	0.385	0.21	Pollen transport
shp	-0.03	0.04	0.401	0.16	Pollen transport
sd	0.01	0.04	0.813	0.15	Pollen transport
ndvi	-0.03	0.04	0.5	0.14	Pollen transport
slp	0.01	0.04	0.872	0.12	Pollen transport
ed	0.01	0.04	0.813	0.12	Pollen transport
ri_plant	0.02	0.04	0.636	0.11	Pollen transport
bai	-0.03	0.05	0.592	0.10	Pollen transport
fd	0.04	0.04	0.341	0.10	Pollen transport
Area	0.00	0.04	0.97	0.10	Pollen transport
temp	-0.10	0.06	0.14	0.10	Pollen transport
ndwi	-0.01	0.04	0.845	0.09	Pollen transport
asp	-0.01	0.04	0.774	0.09	Pollen transport
Area	-0.01	0.02	0.731	0.12	Pollen specialization
asp	-0.01	0.02	0.686	0.12	Pollen specialization
ri_plant	0.00	0.02	0.829	0.11	Pollen specialization
lc	0.00	0.02	0.923	0.11	Pollen specialization
fd	0.00	0.02	0.985	0.11	Pollen specialization

**Table A4.** Summary of the results of the PCA analysis for bees. The correlations of each bee species with each component are shown (Dim), along with the percentage contributions of each variable (ctr) (Contribution > 50 appears with a \*) and the quality of the representation of the families in each component (cos2) (Cos2 > 0.5 appears with a \*). Negative correlations and loadings are indicated in red.

Species	Dimension 1			Dimension 2		
	Dim	ctr	Cos <sup>2</sup>	Dim	ctr	Cos <sup>2</sup>
<i>Ruizanthedella mutabilis</i>	1.10	0.32	0.01	*8.85	*77.83	*0.92
<i>Ruizanthedella cerdai</i>	-1.10	0.32	0.02	-2.39	5.67	0.11
<i>Alloscirtetica tristigata</i>	0.97	0.25	0.03	1.38	1.90	0.06
<i>Colletes seminitidus</i>	-0.30	0.02	0.01	-1.38	1.89	0.11
<i>Cadeguala occidentalis</i>	0.15	0.01	0.00	-1.31	1.70	0.10
<i>Caupolicana hirsuta</i>	-0.88	0.20	0.06	-1.21	1.45	0.11
<i>Apis mellifera</i>	*18.25	*87.71	*0.99	-1.04	1.07	0.00
<i>Lasioglossum sp1.</i>	-1.29	0.44	0.04	0.98	0.96	0.02
<i>Leioproctus mourei</i>	-1.53	0.62	0.10	-0.65	0.42	0.02
<i>Leioproctus kalen</i>	-1.56	0.64	*0.51	-0.60	0.35	0.07
<i>Caenohalictus cyanopygus</i>	-1.38	0.50	0.05	0.59	0.34	0.01
<i>Isepeolus luctuosus</i>	-1.09	0.32	0.09	-0.58	0.33	0.02
<i>Acamptopoeum submetallicum</i>	-0.77	0.15	0.04	-0.50	0.25	0.02
<i>Megachile pollinosa</i>	-1.32	0.46	0.31	-0.48	0.23	0.04
<i>Manuelia gayi</i>	-1.16	0.36	0.12	-0.45	0.21	0.02
<i>Diadasia chilensis</i>	-1.51	0.60	*0.51	-0.43	0.18	0.04
<i>Lasioglossum sp2.</i>	-1.46	0.56	0.19	-0.39	0.15	0.01
<i>Alloscirtetica gayi</i>	-1.04	0.28	0.03	0.33	0.11	0.00
<i>Callistochlora chloris</i>	-1.52	0.61	*0.55	-0.32	0.10	0.02
<i>Pseudosarus virescens</i>	-1.30	0.45	0.18	-0.24	0.06	0.01
<i>Manuelia gayatina</i>	-1.24	0.40	0.25	-0.17	0.03	0.00

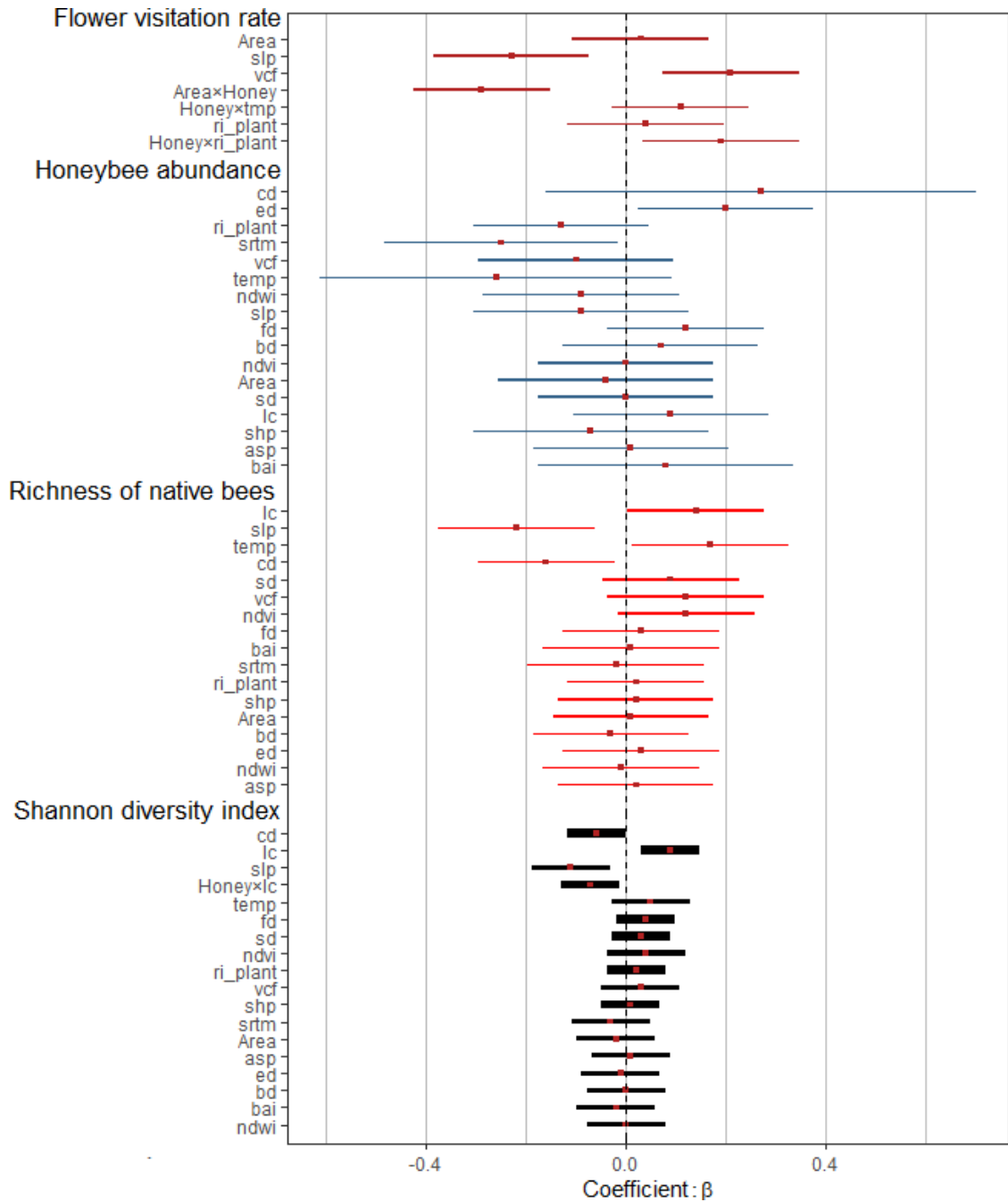
**Table A5.** Summary of the results of the PCA analysis for plants. The correlations of each bee species with each component are shown (Dim), along with the percentage contributions of each variable (ctr) (Contribution > 50 appears with a \*) and the quality of the representation of the families in each component (cos2) (Cos2 > 0.5 appears with a \*). Negative correlations and loadings are indicated in red.

Species	Native/ Exotic	Dimension 1			Dimension 2		
		Dim	ctr	Cos <sup>2</sup>	Dim	ctr	Cos <sup>2</sup>
<i>Anthemis cotula</i>	Exotic	0.08	0.04	0.01	0.78	12.60	*0.60
<i>Brassica nigra</i>	Exotic	0.32	0.56	0.10	0.87	15.91	*0.76
<i>Brassica rapa</i>	Exotic	0.98	5.35	*0.97	-0.11	0.25	0.01
<i>Carduus pycnocephalus</i>	Exotic	0.98	5.35	*0.97	-0.11	0.25	0.01
<i>Cirsium vulgare</i>	Exotic	0.21	0.24	0.04	0.00	0.00	0.00
<i>Conium maculatum</i>	Exotic	0.06	0.02	0.00	0.93	17.91	*0.86
<i>Eschscholzia californica</i>	Exotic	0.88	4.32	*0.78	-0.13	0.37	0.02
<i>Eupatorium glechonophyllum</i>	Exotic	-0.07	0.03	0.00	0.10	0.22	0.01
<i>Fumaria agraria</i>	Exotic	0.96	5.08	*0.92	-0.05	0.05	0.00
<i>Hypochaeris radicata</i>	Exotic	0.67	2.50	0.45	-0.12	0.32	0.02
<i>Hirschfeldia incana</i>	Exotic	0.96	5.09	*0.92	-0.10	0.19	0.01
<i>Marrubium vulgare</i>	Exotic	0.98	5.35	*0.97	-0.11	0.25	0.01
<i>Raphanus raphanistrum</i>	Exotic	0.97	5.21	*0.94	-0.14	0.39	0.02
<i>Silybum marianum</i>	Exotic	0.98	5.36	*0.97	-0.06	0.07	0.00
<i>Trifolium glomeratum</i>	Exotic	0.85	4.03	*0.73	-0.09	0.18	0.01
<i>Verbascum thapsus</i>	Exotic	0.98	5.35	*0.97	-0.11	0.25	0.01
<i>Alstroemeria aurea</i>	Native	0.43	1.01	0.18	0.00	0.00	0.00
<i>Alstroemeria ligtu</i>	Native	-0.07	0.02	0.00	0.63	8.20	0.39
<i>Alstroemeria pulchra</i>	Native	-0.06	0.02	0.00	0.03	0.03	0.00
<i>Alonsoa meridionalis</i>	Native	-0.07	0.03	0.01	-0.32	2.10	0.10
<i>Chaetanthera chilensis</i>	Native	0.76	3.17	*0.57	0.59	7.35	0.35
<i>Clarkia tenella</i>	Native	0.67	2.49	0.45	-0.12	0.31	0.02
<i>Conanthera campanulata</i>	Native	-0.04	0.01	0.00	0.45	4.17	0.20
<i>Cryptocarya alba</i>	Native	-0.09	0.04	0.01	-0.20	0.84	0.04
<i>Escallonia pulverulenta</i>	Native	-0.08	0.04	0.01	-0.07	0.10	0.00
<i>Flourensia thurifera</i>	Native	-0.07	0.03	0.01	0.06	0.08	0.00
<i>Loasa triloba</i>	Native	0.80	3.56	*0.64	-0.22	1.01	0.05
<i>Loasa tricolor</i>	Native	0.85	3.96	*0.72	-0.21	0.90	0.04
<i>Lobelia excelsa</i>	Native	0.62	2.15	*0.39	-0.05	0.04	0.00
<i>Oxalis rosea</i>	Native	0.56	1.72	0.31	0.50	5.17	0.25
<i>Pasithea caerulea</i>	Native	0.84	3.87	*0.70	0.42	3.68	0.18

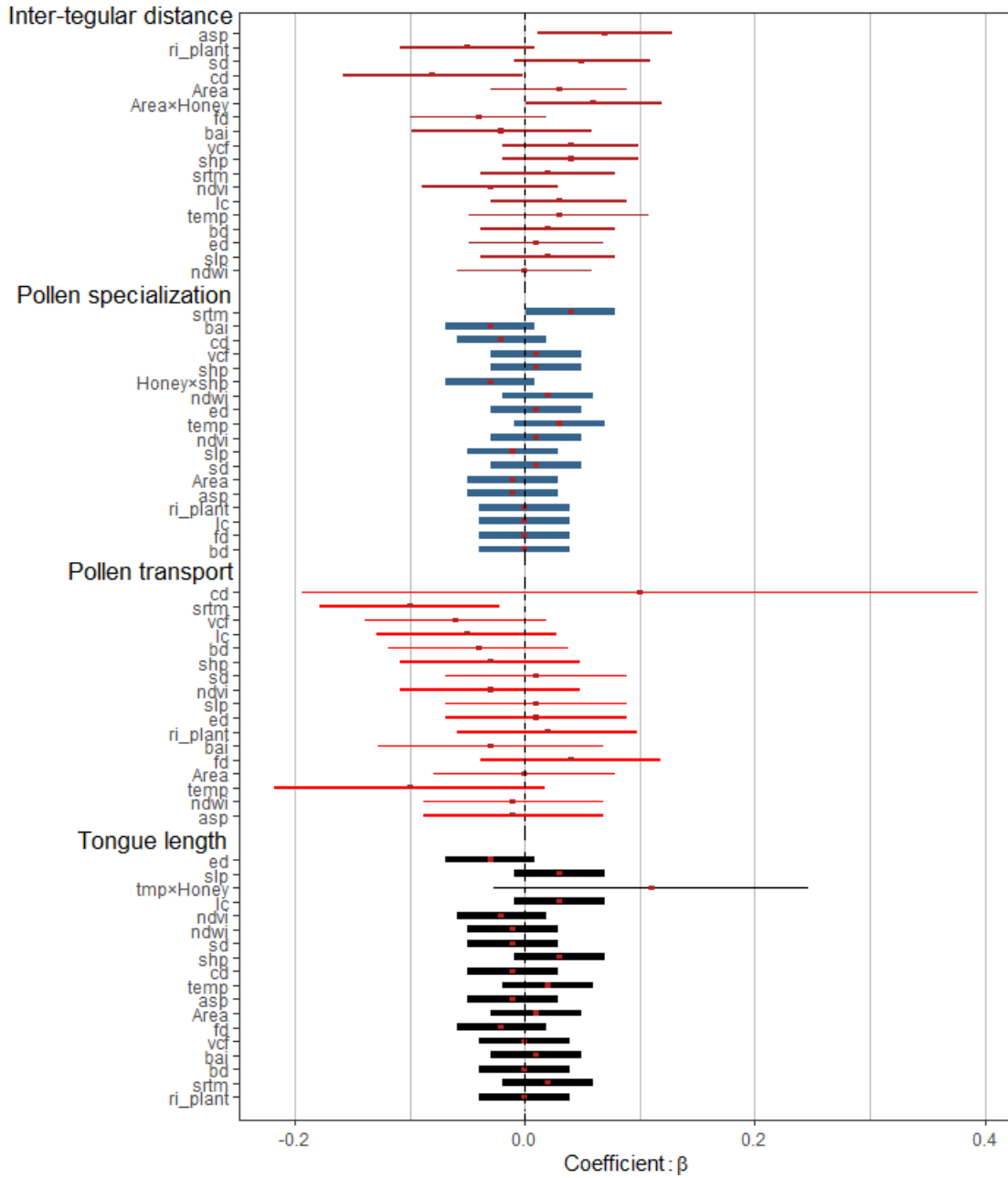
<i>Podanthus mitiqui</i>	Native	-0.06	0.02	0.00	-0.25	1.30	0.06
<i>Retanillia trinervia</i>	Native	0.70	2.68	0.48	-0.30	1.84	0.09
<i>Quillaja saponaria</i>	Native	0.67	2.52	0.46	0.68	9.56	0.46
<i>Schizanthus pinnatus</i>	Native	0.98	5.35	*0.97	-0.11	0.25	0.01
<i>Solanum crispum</i>	Native	0.18	0.18	0.03	-0.34	2.34	0.11
<i>S. arvalis</i>	Native	0.84	3.86	*0.70	-0.14	0.39	0.02
<i>Tecophilaea violiflora</i>	Native	0.98	5.35	*0.97	-0.11	0.25	0.01
<i>Trichocline aurea</i>	Native	0.86	4.06	*0.73	0.21	0.89	0.04



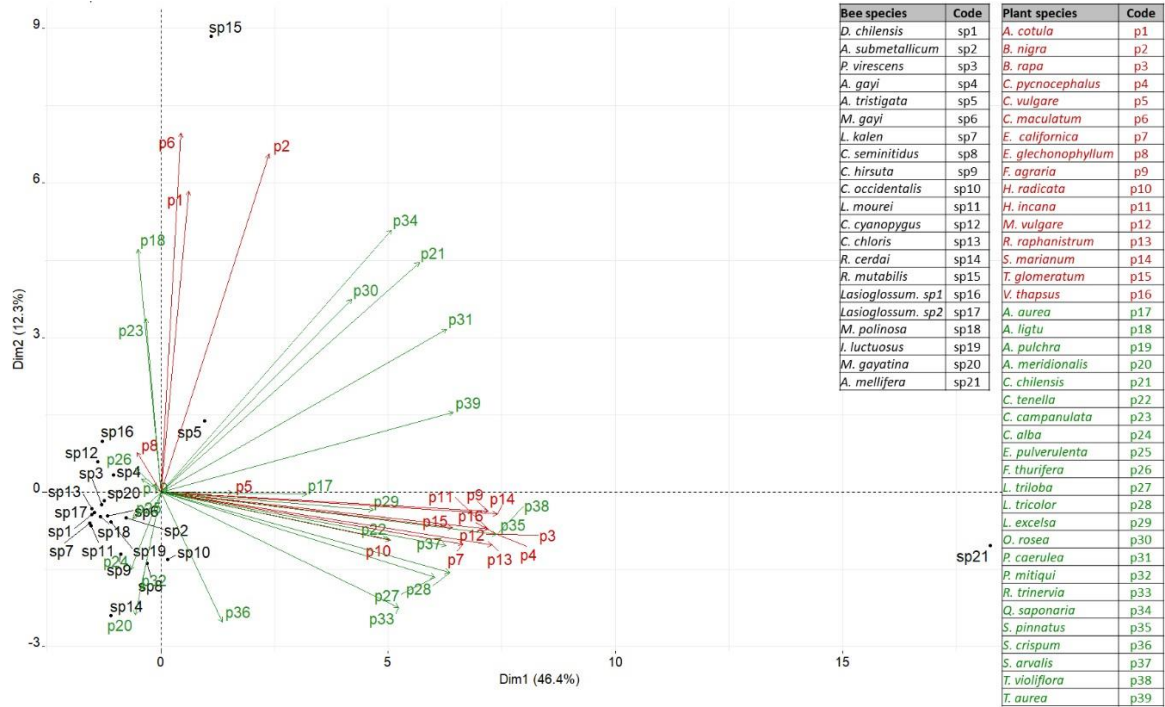
**Figure A1.** Effect size of predictor coefficients on taxonomic variables of bees derived from GLMM.



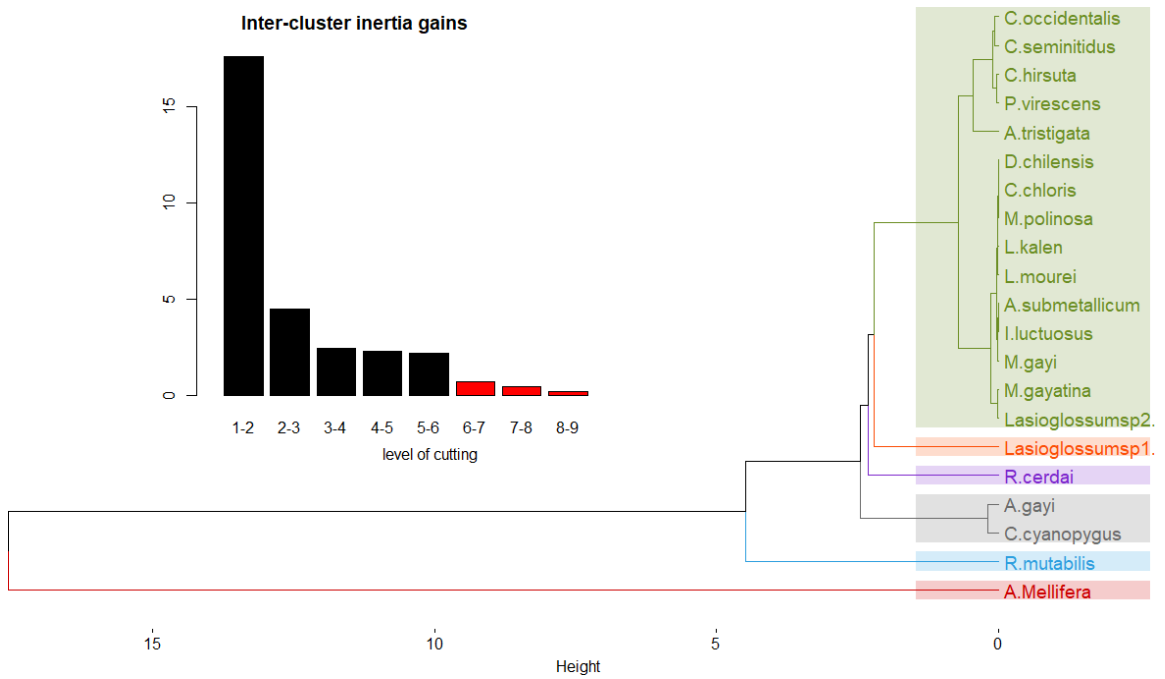
**Figure A2.** Effect size of predictor coefficients on functional variables of bees derived from GLMM.



**Figure A3.** Bi-plot of PCA analysis ordering the assemblage of native bee species and honeybees in two dimensions (components 1 and 2) explained by flowering plants species. Direction vectors for the native flora are indicated in green and exotic flora in red. The location of each species (black point) along the component reflects the correlation with the component. Weights and contribution of the variables are given in Table A5 and A6.



**Figure A4.** Hierarchical Cluster Analysis (HCA) grouping bee species into species groups with distinctive preferences by floral resources (see Fig. A1). Six groups were identified by HCA, with honeybees (*Apis mellifera*) in the first group and the other five groups composed by native bee species.



## **CAPÍTULO 2:**

### **Variaciones en la tasa de visita de abejas nativas por efecto del ingreso de colmenas de *Apis mellifera* para polinizar huertos comerciales de la zona central de Chile.**

#### **2.1 Abstract**

The use of hives for crop pollination has been a common practice for centuries. However, the effect of *Apis mellifera* on native bees has been only recently examined in the literature. In this work, we studied whether the visitation rate of native bees is affected by the presence of *A. mellifera*. We used a before/after design, based upon the entry and withdrawal of beehives to three avocado crops located in the central Mediterranean zone of Chile. Each site has a different landscape composition and structure and a variable number of beehives introduced. We sampled wild bees and flowering plants from September to November 2017, before the introduction of hives to crops, during the permanence of hives, and after the hives were removed from avocado crops. The flower visitation rate of native bees was lower in crops showing a higher extent of pollination-dependent crops, during the month the hives remained in the orchard, as compared with the other orchards. Additionally, the diversity of interactions revealed by analyses of pollination networks differed during and after beehive removal, but not before and after beehive removal. This finding suggests that the diversity of interactions shown by native bees changes according to the presence or absence of beehives. The diversity of native bees seems to be constrained in the presence of *A. mellifera* and relaxed in their absence. The natural vegetation surrounding crops could mitigate the detrimental impact of beehives on native bees as they provide additional resources leading to reduced

competition. We suggest that successful beehive introduction to avocado orchards needs to consider resource availability across the landscape, as nectar and pollen of native plants may determine the final result of beehive introduction for crop yield.

**Keywords:** Competition, Honeybee, Seminatural habitats, Visitation rate, Wild bees.

## 2.2 Introducción

*Apis mellifera* es el polinizador más utilizado a nivel global, particularmente en cultivos que tienen una alta productividad y floraciones masivas en breves periodos de tiempo (Garibaldi et al. 2017; Isaacs et al. 2017). Al ser un polinizador generalista y que se puede manejar, la abeja melífera es usada en una amplia gama de cultivos con una alta efectividad de polinización (Garibaldi et al. 2013; Isaacs et al. 2017; Klein et al. 2018), sin embargo, en años recientes se ha planteado el riesgo de la introducción masiva de colmenas sobre la diversidad de polinizadores nativos (Henry and Rodet 2018; Requier et al. 2019; Aizen et al. 2020). El traslado de colmenas a los huertos para polinizar es una práctica común que deriva en un aumento rápido en la densidad de *A. mellifera*, desconociendo si esto afecta el comportamiento y la diversidad de polinizadores nativos que visitan las flores silvestres (Mallinger, Gaines-Day and Gratton 2017).

Los polinizadores nativos, especialmente las abejas nativas son responsables del 78% de la reproducción de las angiospermas, convirtiéndolas en uno de los polinizadores más importantes en la naturaleza (Ollerton, Winfree and Tarrant 2011). Se ha demostrado que contribuyen significativamente a la polinización de cultivos (Potts et al. 2016; Blaauw and Isaacs 2014; Russo and Danforth. 2017; Schut et al. 2017), favoreciendo la producción

agrícola de al menos 41 cultivos diferentes (Garibaldi et al. 2013). Es por ello que en algunos países europeos y en Estados Unidos se utilizan especies de abejas nativas como polinizadores (Isaacs et al. 2017), aunque es difícil depender de los polinizadores nativos para la producción agrícola debido a su limitada abundancia, a la dificultad para su crianza y a su sensibilidad a los cambios ambientales (Klein et al. 2007).

La limitada abundancia de abejas nativas en el ambiente y la creciente demanda de cultivos dependientes de polinización hace necesario el uso frecuente de colmenas de *A. mellifera* en la agricultura, evidenciándose un mayor flujo de polinizadores manejados en los agroecosistemas durante la época de floración de los cultivo (Geslin et al. 2017). Esto trae como consecuencia que los paisajes se vean afectados por el agotamiento de recursos y la pérdida de diversidad de polinizadores nativos (Torné-Nogera et al. 2016). Diversos estudios demuestran que la introducción masiva de colmenas en los ecosistemas afecta la abundancia y riqueza de las abejas nativas locales (Suana et al. 2019; Geldmann and González-Varo, 2018; Gelsin et al. 2017; Lindström et al. 2016), aunque aún no se entiende bien el origen del proceso ya que depende de variables como la diversidad local, el tipo de hábitat, las relaciones existentes entre las especies de planta-polinizador, entre otras (Sørensen et al. 2020).

El comportamiento de forrajeo generalista de *A. mellifera* puede modificar los patrones espaciales de distribución de abejas silvestres, mediante la competencia por explotación, donde el competidor superior altera indirectamente la adecuación biológica de otros competidores al monopolizar y agotar los recursos disponibles (Gelsin et al. 2017; Mallinger, Gaines-Day and Gratton, 2017), por lo que la competencia por explotación

entre las abejas podría ser el impulsor más común de la presencia de especies a través del espacio y el tiempo (Henry and Rodet 2018). Sin embargo, el grado de competencia puede depender de la disponibilidad de los recursos, de la composición del paisaje y de la densidad de ambos competidores. En algunos casos la coexistencia entre *A. mellifera* y abejas nativas es posible dependiendo de la diversidad de los recursos disponibles en el ambiente (Mallinger, Gaines-Day and Gratton, 2017).

La composición del paisaje podría mitigar el efecto de la introducción de las colmenas en los agroecosistemas debido a que paisajes agrícolas más diversos en flora tendrían una alta disponibilidad de recursos para mantener una diversidad elevada de polinizadores, lo cual beneficiaría no solo la riqueza de las comunidades sino también su estructura y función (Doleza et al. 2019; Paterson, Cottenie and MacDougall, 2019; Rodríguez et al. 2021). Con la expansión de los sistemas agrícolas, las abejas nativas se ven restringidas a buscar alimento y refugio en hábitat cercanos a los cultivos, convirtiéndolos en lugares saturados que mantienen una alta abundancia de polinizadores con una densidad limitada de recursos, entender el papel de distintos elementos en los agroecosistemas podría ayudarnos a conservar la diversidad de polinizadores nativos y disminuir el efecto de prácticas agrícolas (como la introducción masiva de colmenas).

En este estudio identificamos los principales efectos que tendría el ingreso y la densidad de las colmenas de *A. mellifera* destinadas a polinización de cultivos, sobre el comportamiento de visita de abejas nativas a la flora local de tres agroecosistemas Mediterráneos semi-áridos de Chile Central. Para esto medimos la tasa de visita de abejas nativas en tres tiempos diferentes: antes del ingreso de las colmenas a los huertos, durante



el periodo que permanecen las colmenas y después del retiro de las colmenas de los huertos. La zona de Chile central se caracteriza por la presencia de bosque esclerófilo y matorrales además de tener una expansión reciente de las áreas cultivadas especialmente de cultivos dependientes de la polinización para la producción de fruta. En Chile, *A. mellifera* fue introducida en la época de la conquista por los europeos para la producción de miel, y eventualmente, fue usada y valorada por los agricultores para la polinización de cultivos. Durante los periodos de floración de diversos frutales se ingresan aproximadamente diez colmenas por hectárea para maximizar las producciones agrícolas (ODEPA 2015).

En este sentido, averiguar el efecto que tiene el ingreso de colmenas en paisajes agrícolas durante el periodo de floración de los huertos se vuelve necesario, especialmente cuando la región de Chile central está siendo afectada por una sequía prolongada (Serrano-Notivoli et al. 2020) que puede disminuir los recursos disponibles para las abejas nativas. Lograr la coexistencia de abejas nativas y manejadas es un desafío que podría ayudar a la sostenibilidad de los agroecosistemas en el futuro. Es por ello que, asumiendo que existe un efecto de *A. mellifera* sobre las abejas nativas, pretendemos identificar si se registra una variación en la tasa de visita de polinizadores nativos (específicamente abejas nativas) durante la temporada de ingreso y retiro de las colmenas a los huertos en floración, y si la temporada de ingreso y retiro de colmenas afecta las interacciones planta-polinizador existentes. Para esto abordaremos la calidad del hábitat combinando percepciones remotas y mediciones de campo de la disponibilidad de recursos florales, y datos funcionales y taxonómicos de abejas nativas en tres periodos de tiempo.

## **2.3 Materiales y métodos**

### **Sitios y periodos de estudio**

Los datos se colectaron en tres huertos comerciales de palto (*Persea americana* Mill.) con similares tipos de vegetación, pero con diferentes porcentajes de área cultivada. Los tres lugares se encuentran localizados en la región central de Chile, caracterizada por ser una zona Mediterránea semi-árida con una temperatura anual de 14 °C y una precipitación promedio de 360 mm yr<sup>-1</sup>. En esta zona existe una gran variedad de plantaciones de árboles frutales (cítricos, paltos, ciruelos, almendros, y cerezos) y coberturas naturales tales como bosque y matorrales esclerófilos compuestos de especies como *Lithraea caustica*, *Peumus boldus*, *Quillaja saponaria*, *Cryptocarya alba*, *Beilschmiedia miersii* entre otras especies (Donoso & Promis 2013). En los últimos años esta zona se ha caracterizado por el aumento de monocultivos dependientes de polinización que ocupan largas extensiones de áreas naturales (ODEPA 2020). A continuación, describimos cada uno de los sitios de estudio donde se recopilamos los datos.

#### **Huerto Santa Victoria (Mallarauco 1)**

La vegetación natural es representativa de un bosque esclerófilo característico de la zona de Chile central, además de presencia de cultivos, en su mayoría cítricos y palto. Los datos fueron colectados durante septiembre 2019 a noviembre 2019. El huerto tiene una extensión total de 101 hectáreas (9 ha de palto plantadas, ubicado en la Región Metropolitana, comuna de Melipilla: 71° 3'0.90"O, 33°34'30.08"S). El muestreo se realizó en un radio de 1.2 kilómetros debido a previas estimaciones en el rango de vuelo de los

géneros de las abejas que se encuentran en Chile y que oscilan entre 1000m y 5000m (Smith et al. 2016, Borges et al. 2020) asociado al tamaño corporal de las abejas nativas. Además, se aseguró que cada sitio de estudio tuviera una distancia tal que se evitara el solapamiento entre ellos. En cada uno de los huertos las colmenas para polinizar se ingresaron durante la segunda semana de octubre y se retiraron al cumplir 3 semanas en los huertos. Para este huerto en particular se ingresaron 80 colmenas de *A. mellifera* para polinización de palto.

#### **Huerto Santa Teresa (Mallarauco 2)**

La vegetación natural es representativa de un bosque esclerófilo característico de la zona de Chile central, además presenta cultivos de cítricos y palto. Los datos fueron colectados durante septiembre 2019 a noviembre 2019. El huerto tiene una extensión total de 131 hectáreas (22 ha de palto plantadas, ubicado en la Región Metropolitana, comuna de Melipilla: 71° 1'13.43"O, 33°34'15.51"S). En este huerto se ingresaron 300 colmenas de *A. mellifera* para polinización de palto.

#### **Huerto Santa Sofía (Cuncumen)**

La vegetación natural es representativa de un bosque esclerófilo característico de la zona de Chile central. Los datos fueron colectados durante septiembre 2019 a noviembre 2019. El huerto tiene una extensión total de 188 hectáreas (180 ha de palto plantadas, ubicado en la Región Metropolitana, comuna de Melipilla: 71°22'39.17"O, 33°43'43.27"S). Este huerto se caracteriza además por tener cultivos de cítricos, almendro, nogales y vides. Para palto, se ingresaron 1200 colmenas de *A. mellifera* para polinizar.

### **Colecta de Abejas.**

El muestreo fue desarrollado durante la primavera y verano austral (septiembre a diciembre 2017), durante tres momentos diferentes: 1 mes antes del ingreso de las colmenas en los predios agrícolas, durante la permanencia de las colmenas a los predios y 1 mes después del retiro de las colmenas de los campos agrícolas. Las abejas nativas fueron muestreadas dentro de plots de 10x10m distribuidos aleatoriamente dentro de los huertos (ver Rodríguez et al. 2021). La diversidad de plantas con flores se midió en cada parcela como: A) Índice de Chao, que determina la riqueza total de especies y trata con el sesgo potencial del tamaño de la muestra y, B) el índice de diversidad de Shannon que toma en consideración la abundancia relativa de unidades taxonómicas (Gotelli y Colwell 2011).

Todos los muestreos se llevaron a cabo entre las 10:00 y las 16:00 hrs., durante días soleados y temperatura alrededor de 18°C, esto para asegurar que los datos fueran comparables en términos de condiciones climáticas. Las sesiones de observación fueron realizadas por observadores entrenados que contaron todas las visitas de las abejas en diez plantas con flores focales. Todas las abejas silvestres fueron recolectadas con red entomológica después de ser observadas visitando las flores de las plantas focales. Los individuos de abejas recolectados se identificaron a nivel de especie en laboratorio.

Basados en los datos colectados, nosotros estimamos las siguientes variables que luego se especificaron como variables de respuesta:

1) Diversidad taxonómica de las especies de abejas nativas, incluido el Índice de riqueza de especies de Chao e Índice de diversidad de Shannon.

2) Tasa de visita de abejas nativas a las flores, medida como el número total de abejas nativas registradas visitando el número de flores abiertas por especie registradas en cada parcela durante el período de muestreo, totalizando un esfuerzo de muestreo de 18 horas por parcela (6 h / mes por 3 meses).

## **Análisis de Datos**

### *Efectos de la introducción de colmenas*

Usamos un análisis de medidas repetidas (ANOVA) con el paquete “car” de R, para evaluar si la introducción de colmenas en los huertos en tres momentos diferentes (antes, durante y después) afecta la tasa de visita de abejas nativas, se probaron cada uno de los supuestos para el análisis y se evaluó que los datos tuvieran una significancia de  $p < .05$ . Las tasas de visitas fueron normalizadas dividiéndolas por el mayor número de colmenas por hectárea que tienen los huertos durante el mes de ingreso de las colmenas.

Para verificar si existía una correlación entre las variables de paisaje, diversidad de plantas, tasa de visitas y diversidad de abejas nativas por huerto. Se realizó un análisis de correlación de Pearson's ( $P < 0.05$ ) usando el paquete ggpubr de R.

Además, utilizamos un modelo de ecuaciones estructurales (SEM) en AMOS v.26 para explorar las relaciones causales entre el ingreso de colmenas de *A. mellifera*, las abejas nativas, los factores abióticos y la vegetación natural. Construimos tres modelos diferentes para cada uno de los huertos en estudio, de cada huerto seleccionamos el mejor modelo eliminando las rutas que no son informativas. Evaluamos la bondad de ajuste de nuestros modelos por medio de la prueba de chi-cuadrado ( $X^2$ ), del error cuadrático medio

de aproximación (RMSEA) y el índice de ajuste comparativo (CFI).

#### *Efectos de la disponibilidad de recursos florales*

Se evaluó mediante un análisis de medidas repetidas (ANOVA) con el paquete “car” de R si había un efecto de los meses muestreados sobre la diversidad de flores disponible para las abejas nativas. A partir de este resultado se calculó el grado de similitud de la diversidad de plantas usando el paquete BiodiversityR, comparando el número de especies por sitio y por momento con el índice de Bray, y con esto se realizó un dendograma.

#### *Redes de interacción y disponibilidad de recursos*

Se construyeron redes de interacción planta polinizador para cada uno de los momentos medidos (antes, durante y después del ingreso de las colmenas a los huertos) y para cada lugar de estudio. Para cada red se estimaron métricas que ilustran diferentes propiedades estructurales de las redes de interacción. El nestedness cuantifica el grado de interacción entre cada una de las especies de la red, este índice se cuantificó como la temperatura de anidamiento de la matriz y mediante el índice  $W_{nodf}$  que ilustra si el núcleo de la red contiene una alta frecuencia de interacciones. La especialización se estimó a través del índice  $H_2'$ , que describe si las especies restringen sus interacciones al azar. El índice de Modularidad cuantifica la prevalencia de las interacciones con un subset de especies en la comunidad, se calculó usando el algoritmo QuanBiMo. Todas las métricas fueron calculadas usando el paquete “BIPARTITE” en R.

Debido a que las métricas de las redes se ven afectadas por el tamaño de la red y

la forma, para comparar entre redes se hizo necesario realizar correcciones del modelo nulo con transformaciones  $z$ , que cuantifican las diferencias entre las métricas observadas y las derivadas del modelo nulo. La transformación  $z$ , es el valor medio de la métrica obtenida mediante múltiples aleatorizaciones donde se resta el valor observado y se divide por la desviación estándar de los valores en todas las redes obtenidas aleatoriamente. Este procedimiento corrige las métricas observadas fijando propiedades de la red que pueden verse influenciadas por el muestreo (Dalsgaard et al. 2017). En este trabajo se usaron los modelos nulos de Vaznull y Patefield. Para cada métrica se realizaron 10000 simulaciones, y se estimó la significancia de cada métrica como  $p < .05$ .

Se uso un modelo lineal generalizado mixto (GLMMs) para contrastar cada uno de los índices según el momento de ingreso de las colmenas dentro de cada uno de los huertos. Se consideraron cada una de las métricas como variables respuesta, como efecto fijo el ingreso de las colmenas (antes, durante y después), y como efecto aleatorio, cada uno de los huertos muestreados, para esto usamos el paquete “lme4” en R. Se comprobó si el ingreso de las colmenas tenía un efecto significativo sobre las métricas de las redes utilizando una prueba de máxima verosimilitud comparando el modelo con y sin el efecto fijo, usando el paquete “” de R (Souza et al. 2018).

## **2.4 Resultados**

Se colectó un total de 196 especímenes de abejas nativas (Hymenoptera: Apoidea), distribuidas en las 5 familias existentes en Chile, 14 géneros y 16 especies. Halictidae fue la familia más abundante con 4 especies (84 individuos), seguida por Colletidae (4 especies, 58 individuos), Apidae (3 especies, 35 individuos), Andrenidae (4 especies, 12

individuos) y Megachilidae (1 especie, 7 individuos).

### **Efectos de la introducción de colmenas**

En todos los huertos estudiados se instalaron 10 colmenas de *A. mellifera* por hectárea para polinizar los cultivos de palto (Tabla 1). En Mallarauco 1 no se observan diferencias en la tasa de visitas en los muestreos realizados (Fig. 2A) ( $F_3 = 0.670$ ,  $P = 0.517$ ), en Mallarauco 2 se observa una disminución en la tasa de visitas después del retiro de colmenas (Fig. 2B) ( $F_2 = 4.272$ ,  $P = 0.021$ ) y en Cuncumen se observó que existe una diferencia en la tasa de visita antes de la introducción de las colmenas y después del retiro de estas de los huertos, momento en el que se registró un aumento en la tasa de visita de las abejas nativas a la flora nativa circundante al cultivo (Fig. 2C) ( $F_3 = 3.709$ ,  $P = 0.038$ ).

Del SEM encontramos que en Mallarauco 1 se produjo un modelo de ruta final que relacionaba el ingreso de las colmenas y la vegetación natural, con un ajuste estable para nuestros datos (Modelo fit:  $\chi^2 = 5.8$ ,  $p = 0.669$ , RMSEA = 0.00, CFI = 1; Fig. 5A), en Mallarauco 2 se produjo un modelo que relacionaba en mayor medida la vegetación natural con la diversidad de abejas nativas (Modelo fit:  $\chi^2 = 9.519$ ,  $p = 0.658$ , RMSEA = 0.00, CFI = 1; Fig. 5B), y por último en Cuncúmen se produjo un modelo que relaciona negativamente el ingreso de colmenas de *A. mellifera* con la diversidad y la tasa de visitas de abejas nativas (Modelo fit:  $\chi^2 = 5.957$ ,  $p = 0.819$ , RMSEA = 0.00, CFI = 1; Fig. 5C).

### **Efectos de la disponibilidad de recursos florales**

Para evaluar si la disponibilidad de los recursos florales puede estar interviniendo en las tasas de visita de las abejas nativas, se comparó la diversidad de recursos florales presentes



en cada momento de muestreo. Se observa que en todos los huertos hay diferencias en la diversidad de los recursos florales, disminuyendo la diversidad a medida que la temporada de floración del palto avanza. (Fig. 3) ( $F_4= 9.807$ ,  $P<0.001$ ;  $F_5= 14.041$ ,  $P<0.001$ ;  $F_6= 10.122$ ,  $P<0.001$ ).

El índice de similitud por sitio (Fig. 4) muestra que los sitios fueron muy similares en abundancia y riqueza de especies de plantas: Mallarauco 1 y Mallarauco 2 tienen mayor similitud de especies que Cuncumen, sin embargo, se observa que los meses de muestreo se agrupan entre sí. El índice de similitud por mes muestra una clara separación entre antes, durante y después del ingreso de las colmenas de *A. mellifera*, por tanto, a medida que pasa la temporada disminuye la diversidad de plantas en los lugares muestreados.

Por último, los análisis de correlación realizados con variables ambientales y de diversidad floral para cada huerto estudiado (Tabla 3), muestran que Mallarauco 1 y Mallarauco 2 presentan una mayor correlación de la diversidad de abejas con las variables ambientales y de recursos disponibles, mientras que en Cuncumen no se presenta esta correlación.

### **Redes de interacción y disponibilidad de recursos**

Todas las redes de interacción fueron menos modulares y especializadas (Fig. 7; Tabla 2). Después que son retiradas las colmenas de los huertos las redes tienen una menor especialización que antes del ingreso y durante la permanencia de las colmenas, esto a lo largo de todas las comunidades estudiadas (Tabla 2). La modularidad fue mayor durante la permanencia de las colmenas en los huertos y menor después que las colmenas fueron retiradas de éstos, el anidamiento medido por el índice wNODF de las redes fue mayor antes y después del ingreso de las colmenas comparado con el mes que las colmenas

estaban dentro de los huertos. Por último, se observa que existen interacciones que permanecen durante más de un muestreo en las comunidades (Fig. 6).

## **2.5 Discusión**

Este trabajo se centró en determinar si existen variaciones en la tasa de visita de abejas nativas durante la temporada de ingreso y retiro de las colmenas de *A. mellifera* a los huertos frutales en floración. Nuestros análisis muestran que en dos de los tres huertos seleccionados hay variaciones de la tasa de visita antes y después del ingreso de las colmenas, aunque en particular en el huerto de Cuncumen, se pudo revelar mediante el modelo causal (SEM), un efecto negativo del ingreso de las colmenas sobre la tasa de visita de abejas nativas y sobre la diversidad de abejas nativas. Esto podría deberse a la introducción de un mayor número de colmenas para polinizar (1200) por tener más hectáreas de palto que requieren polinización. Geslin et al. en 2017 indican que la introducción de colmenas de especies manejadas como *A. mellifera* puede afectar las comunidades de planta-polinizador en los ecosistemas ya que la competencia por recursos aumenta debido a que *A. mellifera* es una especie supergeneralista que puede llegar a acaparar los recursos florales disponibles en el ambiente. Esto también explicaría el hecho de que la tasa de visita aumente al eliminar la presión producida por la introducción masiva de colmenas. En este sitio, el ingreso de colmenas comienza desde principios de agosto debido a la presencia de cultivos de almendro, cerezo y palto, y al finalizar la floración del palto las colmenas son retiradas del sector, disminuyendo la presión de competencia sobre las comunidades de abejas nativas. Se ha calculado que 40 colmenas establecidas en pastizales silvestres durante 3 meses recolectan el polen equivalente a cuatro millones

de abejas silvestres (Cane and Tepedino 2016). Esto supone una presión constante por recursos, que cuando disminuye, puede aumentar la abundancia de abejas nativas en los agroecosistemas. Sin embargo, en paisajes homogéneos con pocos recursos florales disponibles, al incorporar de forma masiva colmenas de *A. mellifera*, la abundancia de abejas nativas puede ser afectada negativamente ya que estas especies evitarían buscar alimento en áreas con altas densidades de abeja de miel debido al agotamiento de los recursos (Herbertsson et al. 2016). En este sentido, con el modelo SEM se evidencio que en Cuncumen la vegetación natural tiene un efecto negativo sobre la diversidad de abejas nativas ya que, en los meses con menor diversidad de vegetación natural hay una mayor diversidad de abejas nativas (al disminuir la presencia de *A. mellifera*), momento en que las comunidades de abejas nativas se relajan y se reorganiza espacialmente para buscar recursos al final de la temporada donde comienza a disminuir la flora disponible, aumentando la tasa de visita en un mes cuando los recursos florales son escasos. Es por ello que los factores abióticos, como la temperatura, tienen un efecto positivo sobre las abejas nativas en el mismo modelo (Fig. 5C), ya que la temperatura es mayor en los meses que son retiradas las colmenas de los huertos.

Cuando analizamos los resultados obtenidos para los otros dos huertos de estudio (Mallarauco 1 y Mallarauco 2), notamos que las variaciones de la tasa de visita observadas se relacionan a la diversidad de la flora natural que hay dentro de cada huerto. El comportamiento de forrajeo de las abejas nativas puede estar influenciado por la diversidad y distribución de la flora en los agroecosistemas y se ha descrito que la variación estacional en la disponibilidad de recursos florales es un factor que influye en

la diversidad de los polinizadores, encontrándose que durante la estación seca se reducen las comunidades de abejas nativas significativamente (Rabeling et al. 2019), Chile se caracteriza por tener un clima Mediterráneo con estaciones marcadas durante el año, al final de la primavera se presenta una temperatura media anual de 18°C, y comienza a disminuir la diversidad floral debido a las altas temperaturas y bajas precipitaciones, y a medida que cambia la estación hay un recambio de especies florales y de especies de abejas nativas características de la zona (Armesto and Pickett, 1985). En este sentido, en nuestros resultados del modelo SEM para Mallarauco 2 (Fig. 5B) se observa que, si bien el ingreso de colmenas afecta negativamente la tasa de visitas de las abejas nativas, no afecta la diversidad de éstas debido a que este efecto es modulado por la diversidad de vegetación natural, que tiene un efecto positivo mayor sobre la diversidad de abejas nativas indicando que a medida que la diversidad floral en Mallarauco 2 disminuye, la tasa de visita de abejas nativas también disminuye.

A diferencia de Cuncumen, Mallarauco 1 y 2 se caracterizan por presentar un número menor de hectáreas de cultivos dependientes de polinización (Tabla 1). Cuando analizamos los modelos SEM para Mallarauco 1 (Fig. 5A), evidenciamos que la tasa de visita tiene una correlación positiva con la vegetación natural (debido a que en este huerto hay una mayor extensión de flora natural), y las colmenas tienen un efecto positivo sobre la vegetación natural ya que son ingresadas en el mes donde la diversidad de vegetación natural es mayor. Diversos autores describen que tener hábitats diversificados aumenta la polinización de los agroecosistemas favoreciendo la coexistencia de abejas nativas y manejadas por una oferta mayor de recursos disponibles en el ambiente (Pywell et al.

2015; Agüero et al 2017; Evans et al. 2018; Decourtye et al. 2019). Esta coexistencia puede ser constante en el espacio y tiempo teniendo recursos suficientes que ayuden a mantener densidades óptimas de polinizadores, como en Mallarauco 1, donde se introducen aproximadamente 80 colmenas para polinizar, y no se observó variación en la tasa de visita durante la temporada de ingreso y retiro de colmenas para polinización. Se ha descrito que densidades de 3,1 a 3,5 colmenas por km<sup>2</sup> parece no afectar las comunidades de abejas nativas (Dewenter and Tschardtke 2000; Torné-Nogera et al. 2016), lo que explicaría nuestros resultados donde en huertos con una menor densidad de colmenas no se observa una variación de la tasa de visita de abejas nativas, ya que todos los huertos estudiados tienen el mismo tamaño (aproximadamente 4 km<sup>2</sup>). Pero además es necesario contar con hábitats seminaturales que tengan áreas ricas en recursos florales y áreas con hábitat de anidación como bosques, para poder sustentar una alta diversidad de abejas nativas y un número adecuado de colmenas de *A. mellifera* (Evans et al. 2018).

Por último, para evaluar si la temporada de ingreso y retiro de las colmenas tiene un efecto sobre las interacciones planta-polinizador, analizamos las redes de interacción durante este tiempo y encontramos que las redes de interacción durante el ingreso de las colmenas en cada uno de los lugares estudiados tienen un alto grado de especialización, debido a la competencia que genera el ingreso masivo de colmenas y la consecuente alta demanda por recursos florales, mientras que cuando se retiran las colmenas de los huertos, el grado de especialización tiende a disminuir, ya que la riqueza floral es menor y hay una distensión en la comunidad de abejas, lo que aumenta el número de interacciones, en particular en Cuncumen, huerto donde ingresan mayor número de colmenas para

polinización. La condición generalista de *A. mellifera* puede alterar la estructura y dinámica de las redes de interacción planta-polinizador de las especies nativas de una zona (Valido, Rodríguez-Rodríguez and Jordano 2014), lo que puede ser visible en el cambio del grado de especialización que sufren las redes antes del ingreso de las colmenas y después del retiro de éstas de los sectores estudiados.

En cuanto al anidamiento se observa que durante el ingreso de las colmenas la matriz es menos anidada esto quiere decir que es más inestable ya que presenta menos conexiones entre especies, mientras que cuando las colmenas no están dentro de los huertos el anidamiento medido por el índice Wnodf de la red aumenta, lo cual hace que la red sea más estable, se ha sugerido que el Wnodf se encuentra relacionado al aumento en el número de individuos que participan en las interacciones (Valido, Rodríguez-Rodríguez and Jordano 2019). Es posible que la baja especialización y el alto grado de anidamiento de las especies, tenga que ver con una menor disponibilidad de recursos y mayor abundancia de abejas nativas en la fecha en la que las colmenas son retiradas de los huertos.

Son pocos los estudios que existen acerca de las consecuencias que tiene *A. mellifera* sobre las redes nativas de interacción de planta-polinizador, pero se ha descrito que esta especie interactúa como una especie invasora en las redes de polinización (Valido, Rodríguez-Rodríguez and Jordano 2019). En algunos estudios se ha indicado que cuando *A. mellifera* es retirada de las redes de interacción, el anidamiento disminuye y aumenta la modularidad (Geslin et al. 2017), sin embargo, nuestros resultados indican que, al ser retiradas las colmenas, el anidamiento aumenta lo cual puede deberse a la

escasez de recursos al final de la temporada de primavera.

## **2.6 Conclusiones**

Cada año se producen más alimentos y en la agricultura mundial han aumentado los cultivos que dependen de los polinizadores, y con ello el uso de colmenas de *A. mellifera*, sin embargo, se debe asegurar la polinización de cultivos teniendo en cuenta los potenciales efectos que tendría el uso masivo de colmenas sobre los agroecosistemas (IPBES 2016; Geldmann and González-Varo 2018). En este sentido, nuestros resultados proporcionan evidencia circunstancial de un posible efecto negativos de la introducción masiva de colmenas de *A. mellifera* para polinizar sobre la conducta de forrajeo de las abejas nativas en agroecosistemas de Chile: evidenciamos una disminución en la tasa de visitas de abejas nativas a los remanentes de flora nativa de huertos donde introducen una densidad alta de colmenas. El uso de colmenas para polinizar es común en la zona central, pero para limitar el impacto del ingreso temporal de *A. mellifera* a los cultivos deben considerarse los atributos físicos del paisaje y con esto la capacidad de carga de los ecosistemas, determinando las densidades de polinizadores que puede soportar el ambiente, ya que un exceso de competidores podría causar la pérdida de especies de abejas nativas.

La densidad de colmenas ingresadas a cada huerto está directamente relacionada con las hectáreas de cultivos dependientes de polinización, y en este sentido es importante diversificar las áreas cultivadas para mitigar los efectos negativos de prácticas agrícolas (como la introducción de colmenas) sobre la biodiversidad de plantas y polinizadores y con ello proteger a las abejas nativas dada su relación con la vegetación nativa y su

contribución a la polinización de cultivos (IPBES 2019). Dependiendo de un polinizador a futuro implica riesgos para nuestra seguridad alimentaria, por lo que generar estrategias para una coexistencia entre las diferentes especies de abejas es fundamental para la sustentabilidad de los agroecosistemas a nivel mundial.

## 2.7 Referencias

- Aizen, M. A., Arbetman, M. P., Chacoff, N. P., Chalcoff, V. R., Feinsinger, P., Garibaldi, L. A., ... Vanbergen, A. J. (2020). Invasive bees and their impact on agriculture. *Advances in Ecological Research*. doi:10.1016/bs.aecr.2020.08.001
- Agüero, J.I., Rollin, O., Torretta, J.P., Aizen, M.A., Requier, F., Garibaldi, L.A. (2018). Impactos de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales. *Ecosistemas* 27(2): 60-69. Doi.: 10.7818/ECOS.1365
- Atsumoto, T. M., & Amazaki, K. Y. (2013). Distance from migratory honey bee apiary



- effects on community of insects visiting flowers of pumpkin, 66(1), 103–108.
- Armesto, J., Pickett, S. (1985). A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 58, 9–17.
- Blaauw, B. R., & Isaacs, R. (2014). Flower plantings increase wild bee abundance and the pollination services provided to a pollination-dependent crop. *Journal of Applied Ecology*, 51(4), 890–898. doi:10.1111/1365-2664.12257
- Borges, R.C., Padovani, K., Imperatriz-Fonseca, V.L. et al. (2020). A dataset of multi-functional ecological traits of Brazilian bees. *Sci Data* 7, 120. doi.org/10.1038/s41597-020-0461-3
- Cane, J. H., & Tepedino, V. J. (2016). Gauging the Effect of Honeybee Pollen Collection on Native Bee Communities. *Conservation Letters*, 10(2), 205–210. doi:10.1111/conl.12263
- Decourtye, A., Alaux, C., Le Conte, Y., & Henry, M. (2019). Toward the protection of bees and pollination under global change: Present and future perspectives in a challenging applied science. *Current Opinion in Insect Science*. doi:10.1016/j.cois.2019.07.008
- Dolezal, A. G., St, A. L., Zhang, G., Toth, A. L., & Neal, M. E. O. (2019). Native habitat mitigates feast – famine conditions faced by honeybees in an agricultural landscape, 1–9. doi:10.1073/pnas.1912801116
- Evans, E., Smart, M., Cariveau, D., & Spivak, M. (2018). Wild, native bees and managed honeybees benefit from similar agricultural land uses. *Agriculture*,

Ecosystems & Environment, 268, 162–170.

Garibaldi, L. A., Steffan-dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R.,  
Cunningham, S. A., ... Carvalheiro, L. G. (2013). Set of Crops Regardless of  
HoneyBee Abundance, 1608. doi:10.1126/science.1230200

Garibaldi, L. A., Requier, F., Rollin, O., & Andersson, G. K. S. (2017). Towards an  
integrated species and habitat management of crop pollination. *Current  
Opinion in Insect Science*, 21, 105–114.

Geldmann, J., & González-Varo, J. P. (2018). Conserving honeybees does not help  
wildlife. *Science*, 359(6374), 392393. doi:10.1126/science.aar2269

Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M., Ropars, L.,  
Rollin, O., Thébault, E & Vereecken, N. J. (2017). Massively Introduced  
Managed Species and Their Consequences for Plant–Pollinator Interactions.  
*Advances in Ecological Research*, 147–199.

Herbertsson, L., Lindström, S. A. M., Rundlöf, M., Bommarco, R., & Smith, H. G.  
(2016). Competition between managed honeybees and wild bumblebees  
depends on landscape context. *Basic and Applied Ecology*, 17(7), 609–616.

Henry, M., & Rodet, G. (2018). Controlling the impact of the managed honeybee on  
wild bees in protected areas. *Scientific Reports*, 8(1). doi:10.1038/s41598-018-  
27591-y

IPBES (2019). Summary for Policymakers of the Global Assessment Report on  
Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science-Policy

Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn: IPBES.

Isaacs, R., Williams, N., Ellis, J., Pitts-singer, T.L., Bommarco, R. & Vaughan, M.

(2017). Integrated crop pollination: combining strategies to ensure stable and sustainable yields of pollination-dependent crops. *Basic and Applied Ecology*, 22, 44–60. doi: 10.1016/j.baae.2017.07.003

Lindström, S. A. M., Herbertsson, L., Rundlöf, M., Bommarco, R., & Smith, H. G.

(2016). Experimental evidence that honeybees depress wild insect densities in a flowering crop. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1843), 20161641.

Klein, A.-M., Boreux, V., Fornoff, F., Mupepele, A.-C., & Pufal, G. (2018). Relevance

of wild and managed bees for human well-being. *Current Opinion in Insect Science*, 26, 82–88.

Klein, A., Vaissie, B. E., Cane, J. H., Steffan-dewenter, I., Cunningham, S. A.,

Kremen, C., & Cedex, A. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(October 2006), 303–313. doi:10.1098/rspb.2006.3721

Mallinger, R. E., Gaines-Day, H. R., & Gratton, C. (2017). Do managed bees have

negative effects on wild bees?: A systematic review of the literature. *PLoS ONE*, 12, 1–32. Retrieved from 10.1371/journal.pone.0189268.

ODEPA (2020). Evolución de la fruticultura chilena en los últimos 20 años. Javiera

Pefaur Lepe.

- ODEPA (2015). Informe final estudio estratégico de la cadena apícola Chile.
- Paterson, C., Cottenie, K., & Macdougall, A. S. (2019). Restored native prairie supports abundant and species-rich native bee communities on conventional farms, 27(6), 1291– 1299. doi:10.1111/rec.12987
- Potts, S. G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H. T., Aizen, M. A., Biesmeijer, J. C., Breeze, T. D., ... Vanbergen, A. J. (2016). Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, 540(7632), 220–229. doi:10.1038/nature20588
- Pywell, R. F., Heard, M. S., Woodcock, B. A., Hinsley, S., Ridding, L., Nowakowski, M., & Bullock, J. M. (2015). Wildlife-friendly farming increases crop yield: evidence for ecological intensification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1816).
- Requier, F., Garnery, L., Kohl, P. L., Njovu, H. K., Pirk, C. W. W., Crewe, R. M., & Steffan-Dewenter, I. (2019). The Conservation of Native Honeybees Is Crucial. *Trends in Ecology & Evolution*. doi:10.1016/j.tree.2019.04.008
- Rabeling, S.C., Lim, J.L., Tidon, R., Neff, J.L., Simpson, B.B., & Pawar, S. (2019). Seasonal variation of a plant-pollinator network in the Brazilian Cerrado: Implications for community structure and robustness. *PLoS ONE* 14(12): e0224997. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224997>
- Rodríguez, S., Pérez-Giraldo, L. C., Vergara, P. M., Carvajal, M. A., & Alaniz, A. J. (2021). Agriculture, Ecosystems and Environment Native bees in Mediterranean

semi-arid agroecosystems: Unravelling the effects of biophysical habitat, floral resource, and honeybees. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 307 (November 2020). doi:10.1016/j.agee.2020.107188

Russo, L., & Danforth, B. (2017). Pollen preferences among the bee species visiting apple (*Malus pumila*) in New York. *Apidologie* **48**, 806–820. doi:10.1007/s13592-017-0525-3.

Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120, 321–326. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x.

Schut, L., Tyedmers, P., Chris Cutler, G., & Melathopoulos, A. (2017). Is early pollination to lowbush blueberry an ecosystem service or disservice? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 239, 368–375. doi:10.1016/j.agee.2017.01.035

Serrano-Notivoli, R., Tejedor, E., Sarricolea, P., Mesenguer-Ruiz, O., Vuille, M., Fuentealba, M., & de Luis, M. (2020). Hydroclimatic variability in Santiago (Chile) since the 16th century. *International Journal of Climatology*, 1–16. <https://doi.org/10.1002/joc.6828>.

Smith, J. P., Heard, T. A., Beekman, M., & Gloag, R. (2016). Flight range of the Australian stingless bee *Tetragonula carbonaria* (Hymenoptera: Apidae). *Austral Entomology*, 56(1), 50–53. doi:10.1111/aen.12206

Sørensen, P. B., Strandberg, B., Bruus, M., Kjær, C., Larsen, S., Hansen, R. R., ...

- Strandberg, M. (2020). Modelling risk of competitive effects from honeybees on wild bees. *Ecological Indicators*, 118, 106749. doi:10.1016/j.ecolind.2020.106749
- Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2000). Resource overlap and possible competition between honeybees and wild bees in central Europe. *Oecologia*, 122(2), 288–296. doi:10.1007/s004420050034
- Suana, A., Alves, A., & Luiz, A. (2019). The influence of the exotic *Apis mellifera* and the related migratory apiculture on the reproductive success of some Brazilian native plant species. *Journal of Arid Environments*, 164, 1–6. doi:10.1016/j.jaridenv.2019.02.001
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Osorio, S., & Bosch, J. (2016). Collateral effects of beekeeping: Impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic and Applied Ecology*, 17(3), 199–209. doi:10.1016/j.baae.2015.11.004
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M. C. & Jordano, P. (2014). Impacto de la introducción de la abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae) en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). *Ecosistemas* 23, 58–66.
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M.C. & Jordano, P. (2019). Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Sci Rep* 9, 4711. doi.org/10.1038/s41598-019-41271-5

## 2.8 TABLAS

**Tabla 1.** Superficie total de uso, cobertura de suelo y número de colmenas ingresadas según tipo de paisaje, para los tres huertos analizados.

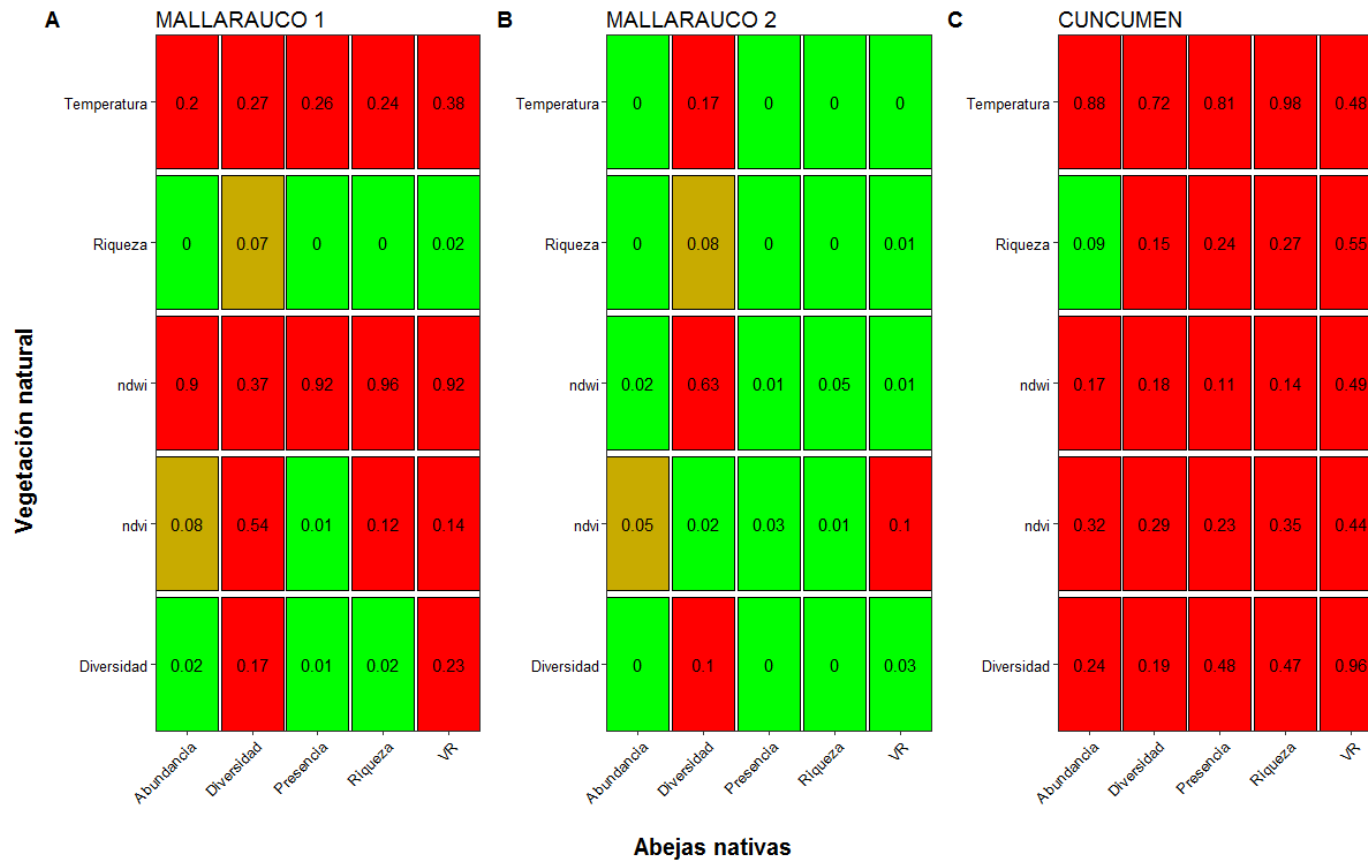
	<b>Vegetación natural (Ha)</b>	<b>Cultivo Palto (Ha)</b>	<b>Número de colmenas ingresadas</b>
Mallarauco1	92.6	9	80
Mallarauco2	18.2	22	300
Cuncumen	32.1	180	1200

**Tabla 2.** Comparación de las métricas de redes entre cada uno de los momentos de ingreso de las colmenas a los huertos (Antes, durante y después) de las redes de interacción planta-polinizador. Para las métricas de redes, se reportaron los valores no corregidos. Las comparaciones fueron realizadas por medio de GLMMs, usando cada uno de los huertos como variable aleatorias. La significancia fue obtenida mediante la tasa de verosimilitud para comparar los modelos con y sin la variable ingreso de colmenas, los  $p < .05$  están indicados en negro.

<b>Test de verosimilitud</b>				
<b>Variable</b>				
<b>Respuesta</b>	<b>Estimado</b>	<b>SE</b>	<b>X<sup>2</sup></b>	<b>p-valor</b>
Métrica de red				
Modularidad Q	0.4344	0.033	2.06	0.355
Especialización H <sub>2</sub> '	0.38	0.037	8.77	<b>0.012</b>
wNODF	12.98	3.26	14.13	<b>8.00e<sup>-04</sup></b>



**Tabla 3.** Correlación de Spearman entre las variables de abejas nativas y las variables de vegetación natural para cada huerto. Los valores corresponden a las significancias de  $p$  para cada variable. Las variables en verde son las que tienen una mayor correlación y presentan una significancia de  $p < .05$  y las variables en rojo que presentan una significancia  $p < .01$  fueron tomadas como variables con una correlación débil.



## 2.9 FIGURAS

**Fig 1.** Área de estudio con las tres unidades de paisaje estudiadas ubicadas en la zona de Chile central que tiene una característica de un paisaje mediterráneo semiárido.

**Fig 2.** Gráfico de barras que muestra la tasa de visita de abejas nativas durante tres momentos diferentes en un paisaje agrícola (Antes del ingreso de las colmenas, Durante la permanencia de las colmenas, Después que son retiradas las colmenas) para cada uno de los paisajes agrícolas estudiados (A. Mallarauco1; B. Mallarauco2; C. Cuncumen). Las líneas indican el error estándar (SE). Para cada momento, las letras indican valores que difieren significativamente (ANOVA MR, luego prueba de Tukey: P valor <0.05).

**Fig 3.** Gráfico de barras que muestra la diversidad de flores (índice de Shannon) en tres momentos diferentes en un paisaje agrícola (Antes del ingreso de las colmenas, Durante la permanencia de las colmenas, Después que son retiradas las colmenas) para cada uno de los paisajes agrícolas estudiados (A. Mallarauco1; B. Mallarauco2; C. Cuncumen). Las líneas indican el error estándar (SE). Para cada momento, las letras indican valores que difieren significativamente (ANOVA MR, luego prueba de Tukey: P valor <0.05).

**Fig 4.** Índice de similitud por mes de la composición de la comunidad vegetal. Dendograma del índice de Bray de similitud comunitaria estimado de los datos de riqueza y abundancia de plantas de cada lugar muestreado (0=totalmente disímil; 1=Idéntico).

**Fig 5.** Modelos de ecuaciones estructurales para el efecto del ingreso de colmenas de *A.mellifera* sobre la diversidad de abejas nativas (A. Mallarauco1; B. Mallarauco2; C. Cuncumen). Por simplicidad las rutas de las covarianzas fueron omitidas para presentar el diagrama; Las correlaciones positivas se muestran en color negro y las correlaciones

negativas en color rojo.

**Fig 6.** Redes de interacción mensual de abejas nativas para cada huerto (A. Mallarauco1; B. Mallarauco2; C. Cuncumen). Cada nodo de la red mensual representa una especie de abeja o planta diferente. Cada vínculo entre los nodos de planta y abejas representa una visita de polinización. Los enlaces entre las redes mensuales muestran las interacciones registradas en ambas redes mensuales. Las áreas sombreadas más claras demarcan las redes de polinizadores de cada mes, mientras que las áreas más oscuras demarcan los enlaces presentes entre las redes mensuales.

**Fig 7.** Comparación de la modularidad, anidamiento y especialización entre cada uno de los momentos de ingreso de las colmenas a los huertos (Antes, durante y después) de las redes de interacción planta-polinizador para todos los huertos estudiados. La comparación observada es de los valores no corregidos. Los gráficos representan el error estándar y media de todas las métricas. Los asteriscos denotan una diferencia significativa entre las temporadas dada por los GLMMs.

Figura 1

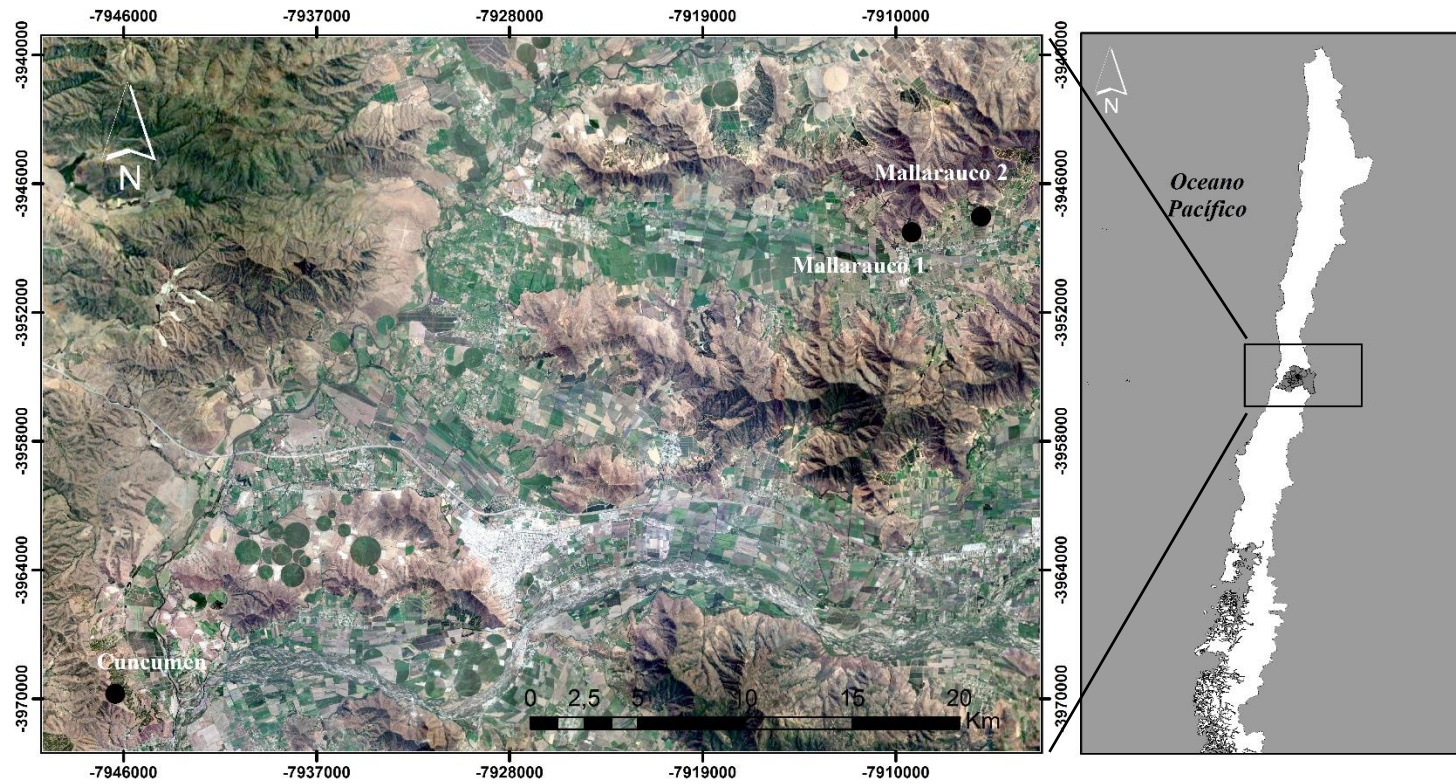


Figura 2

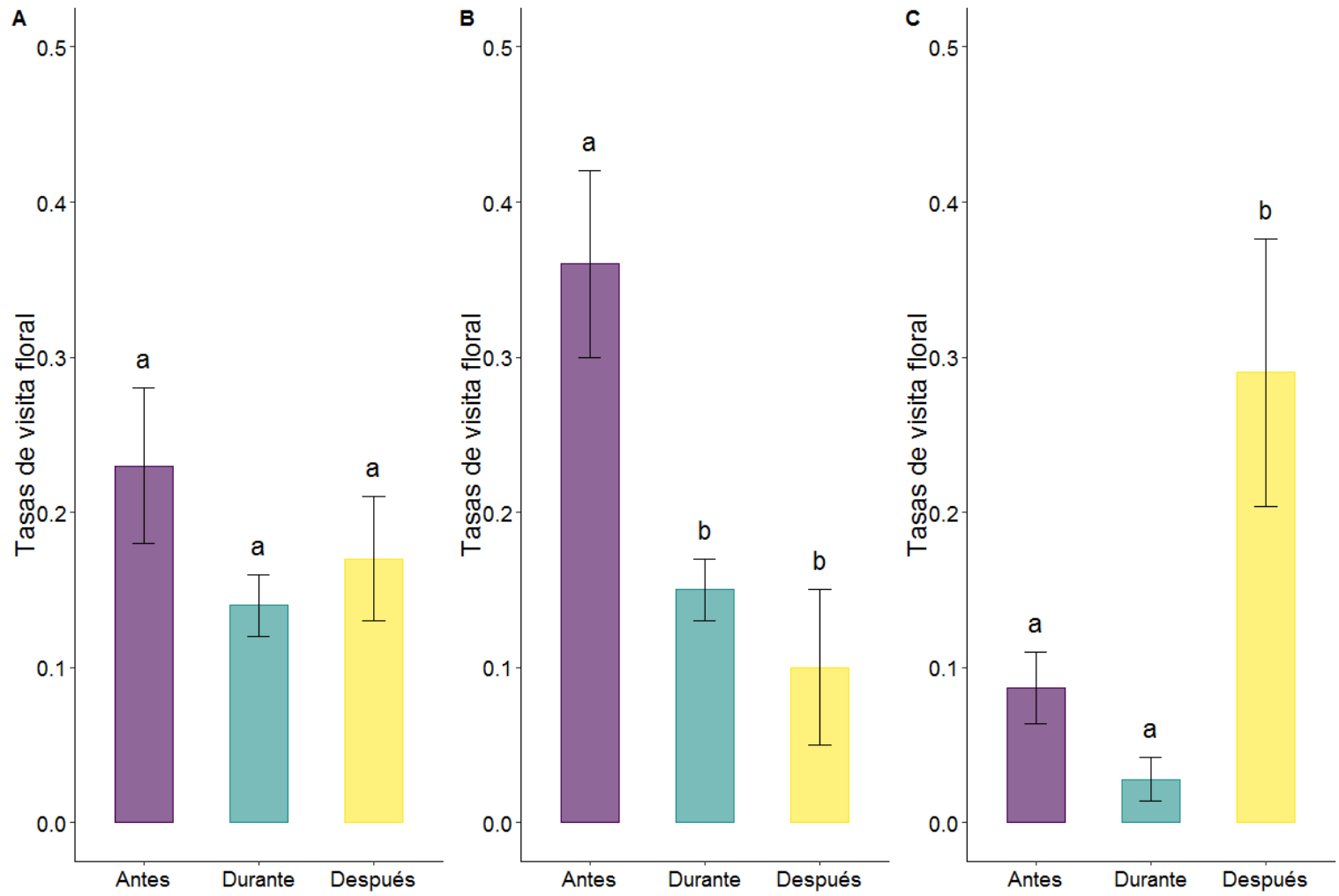


Figura 3

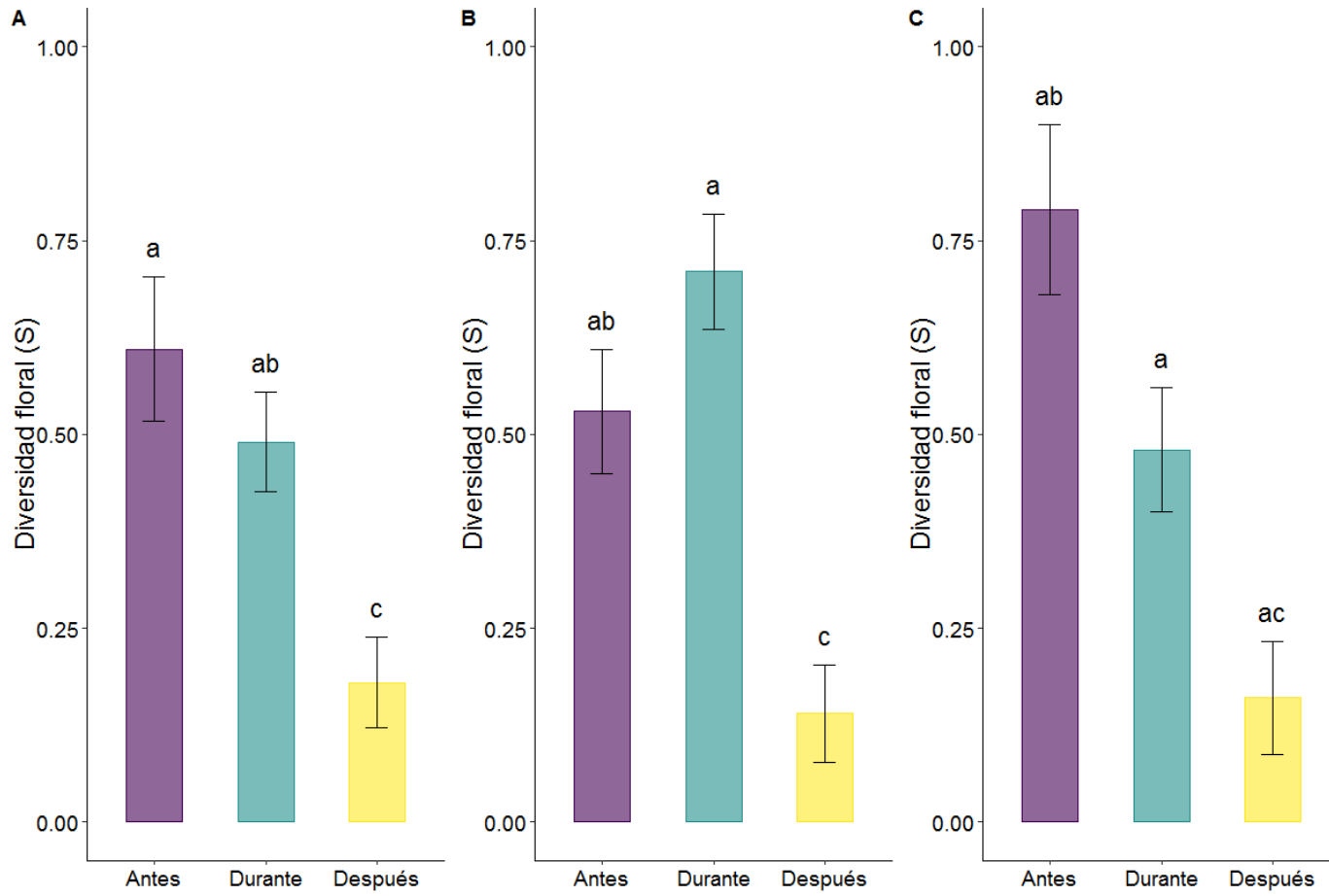


Figura 4

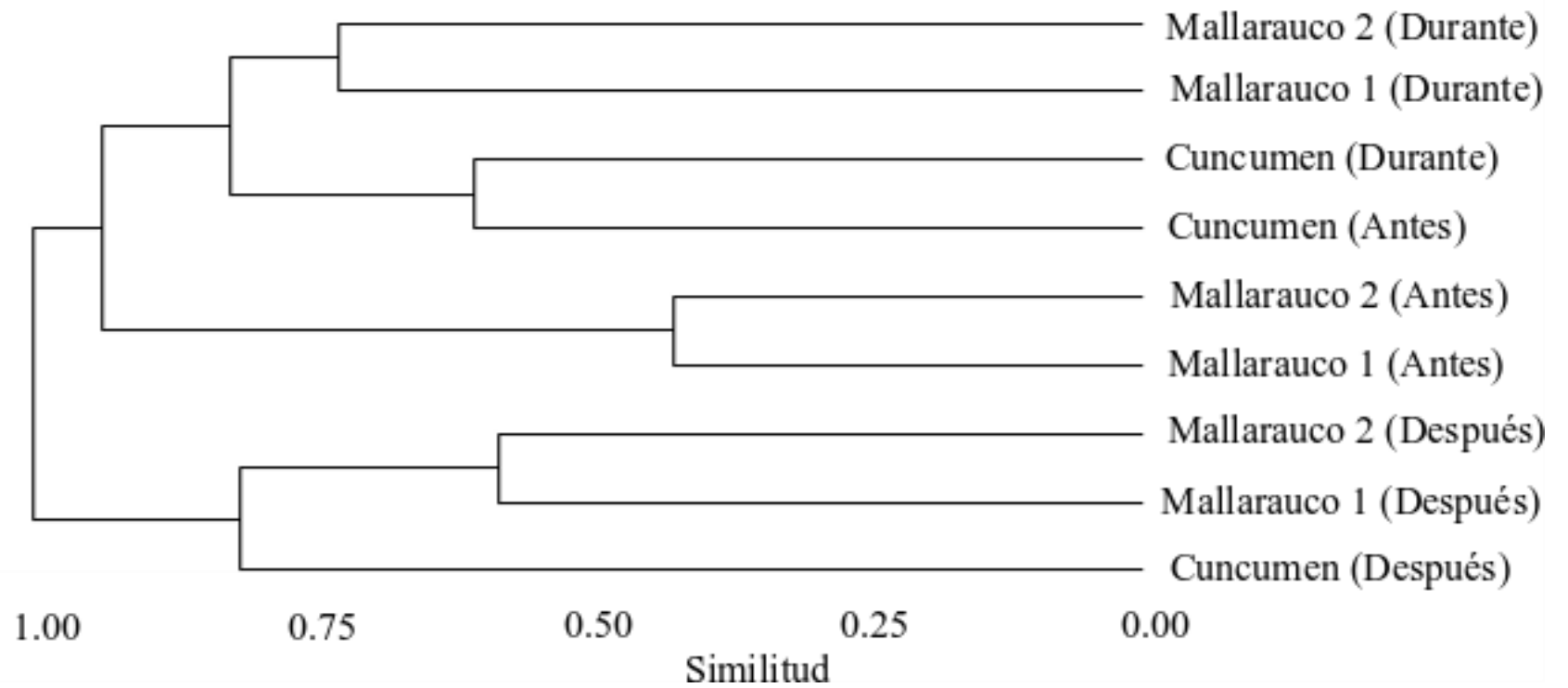


Figura 5

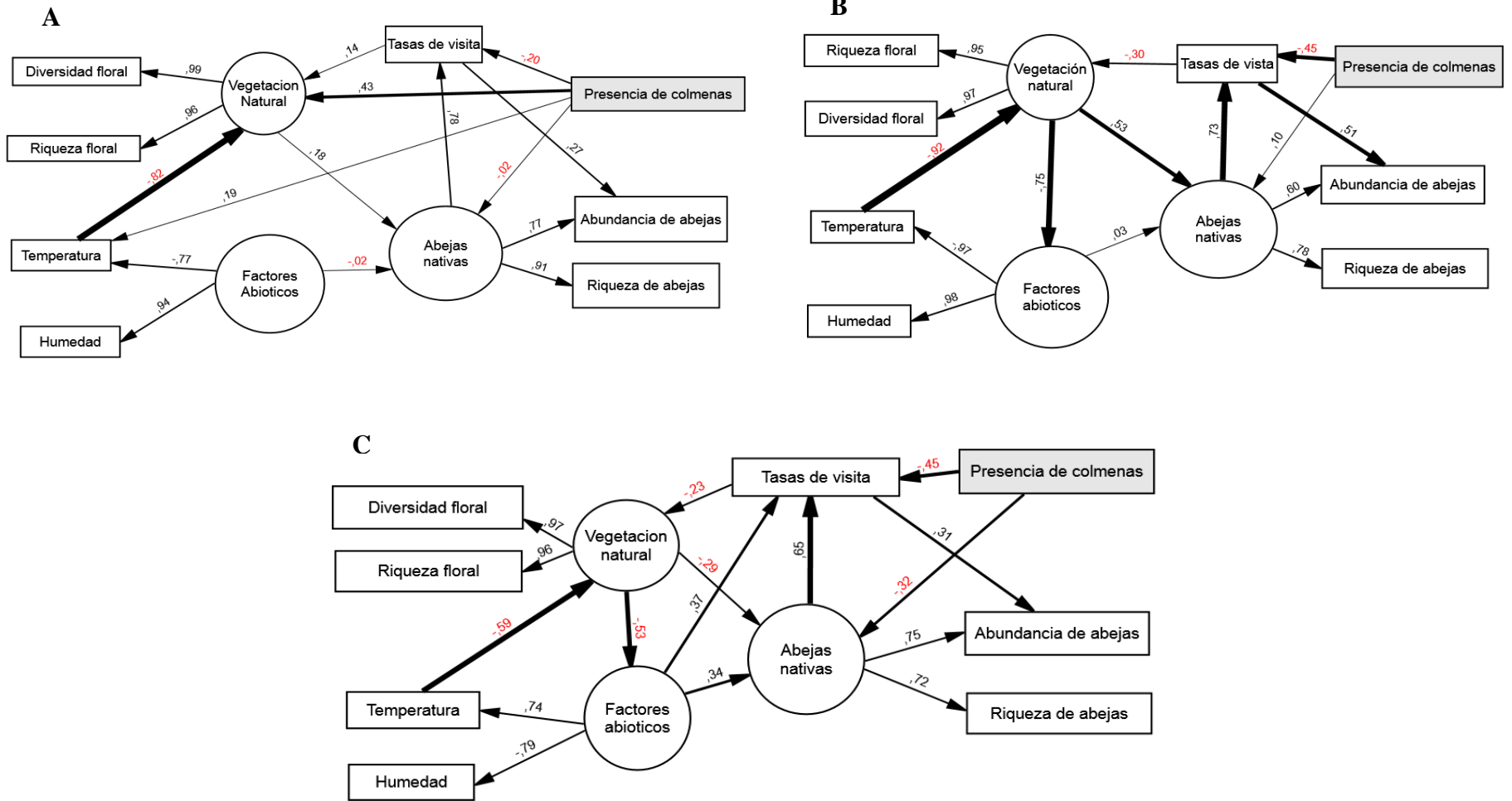
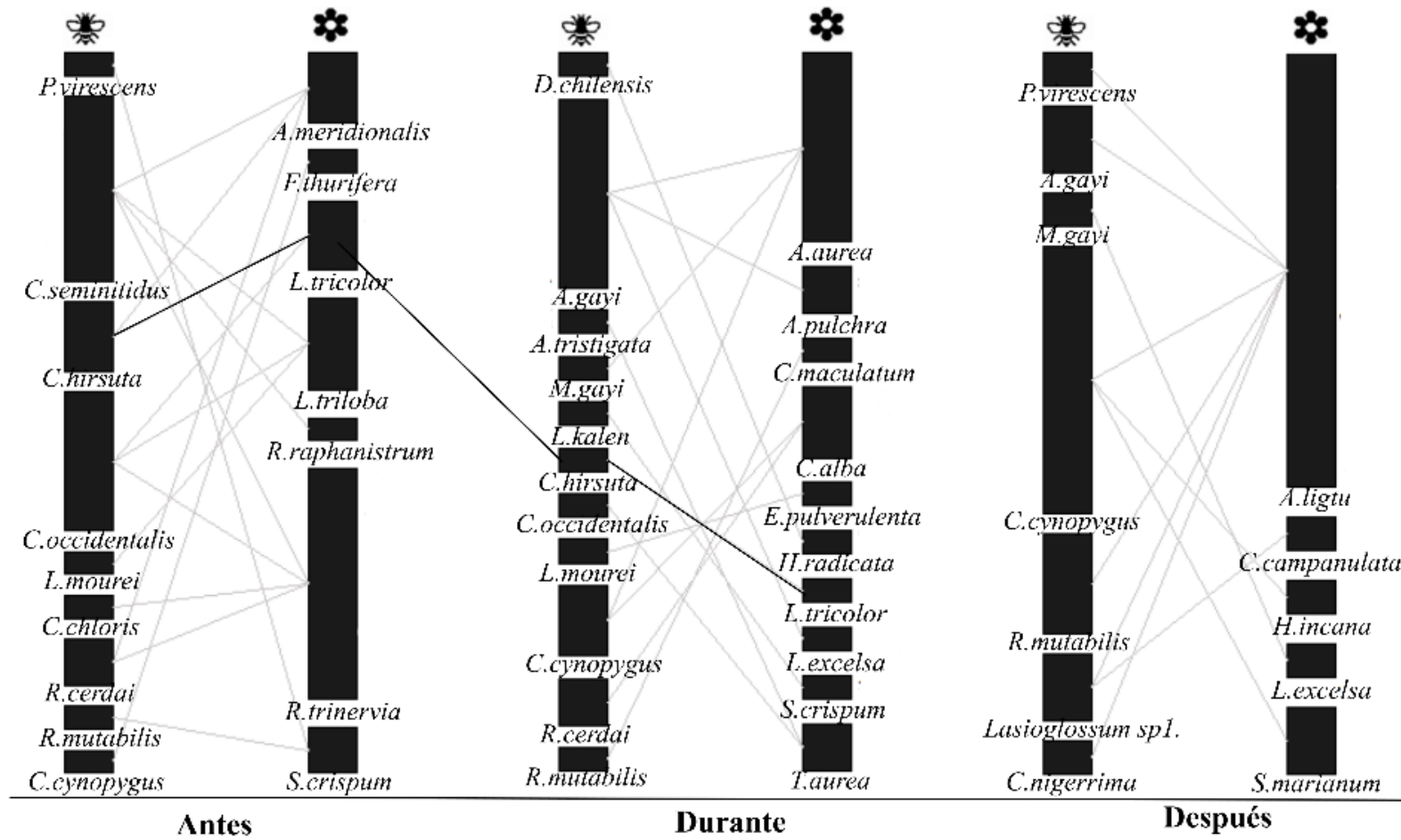


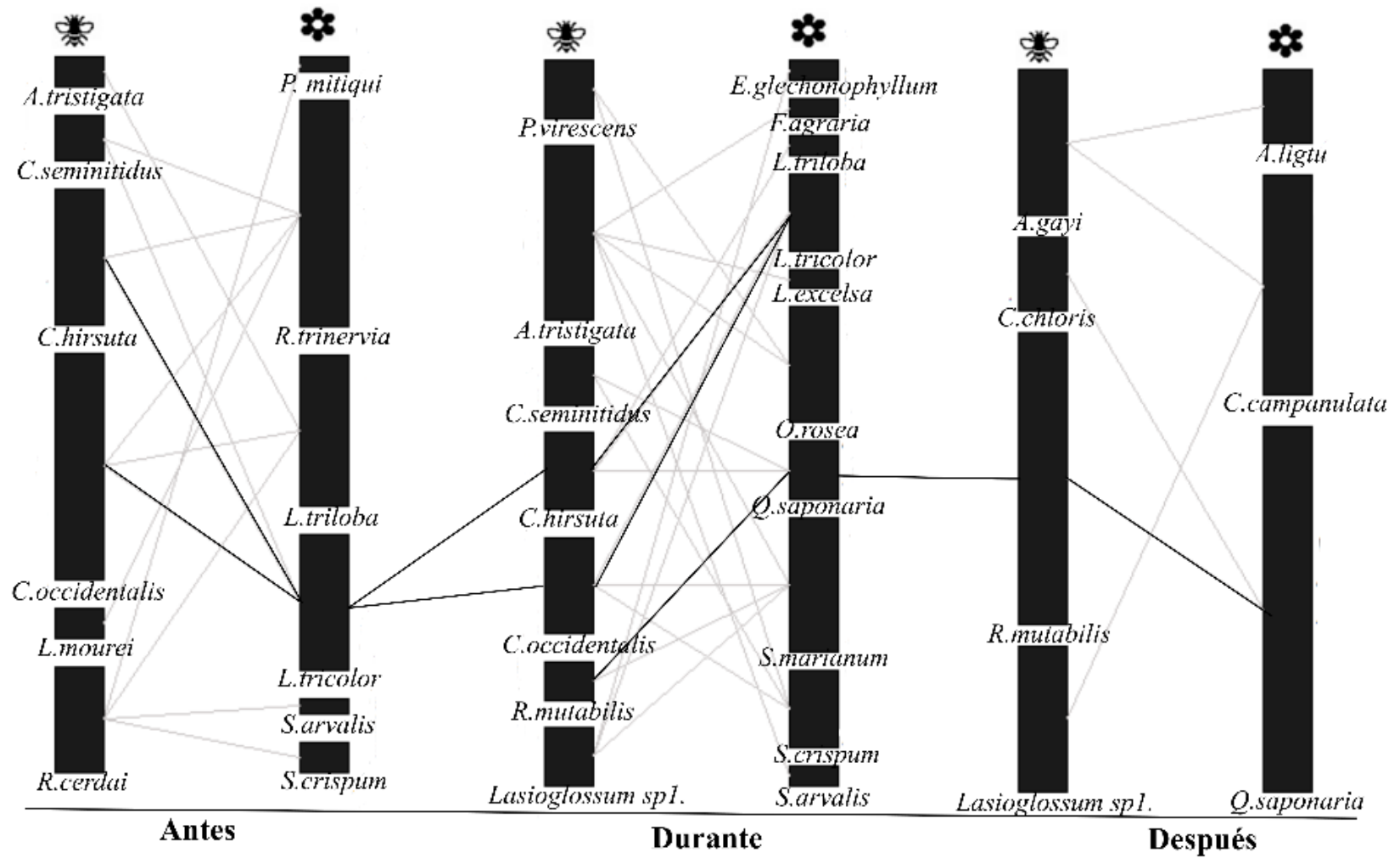


Figura 6

A



B



C

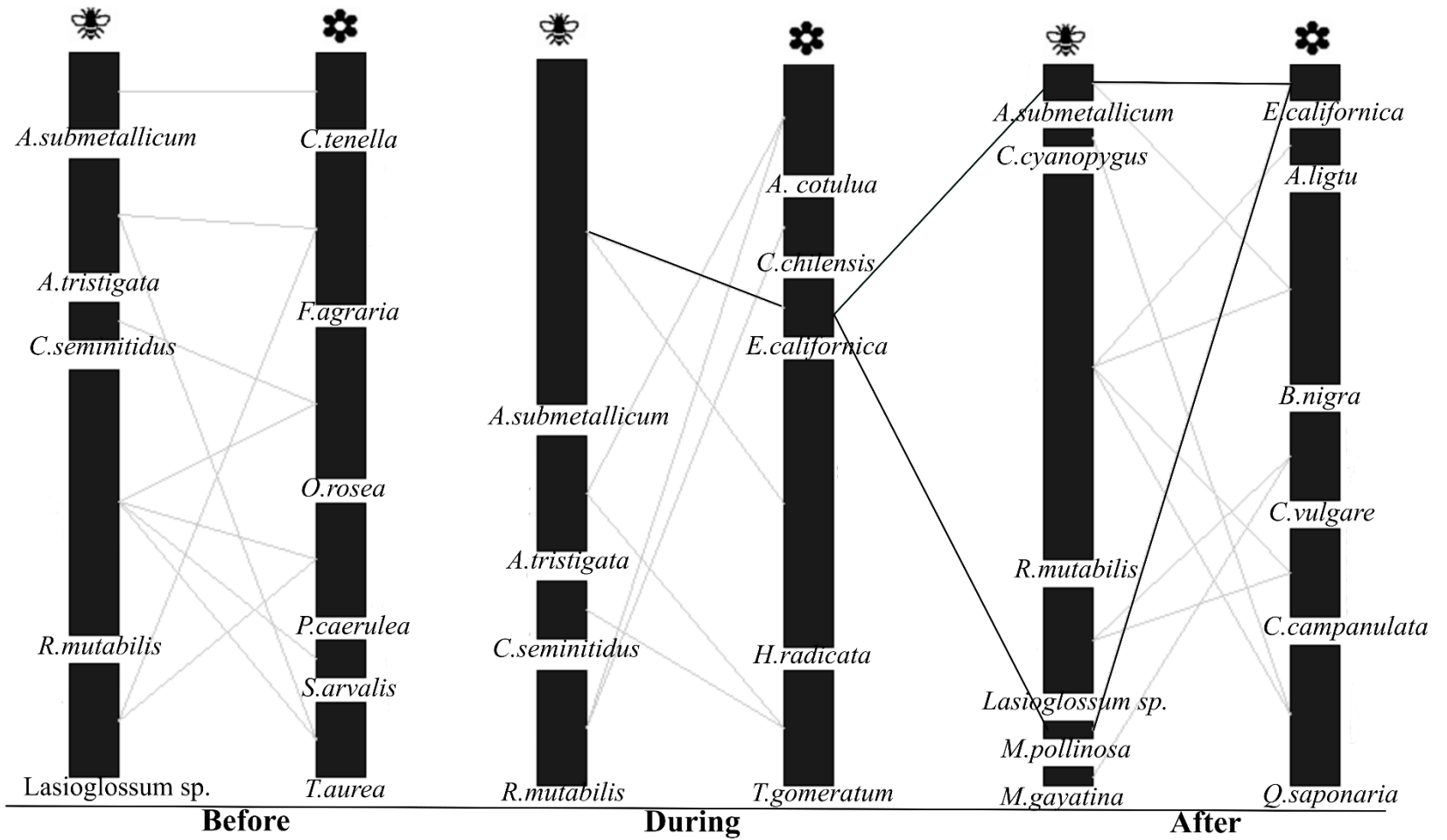
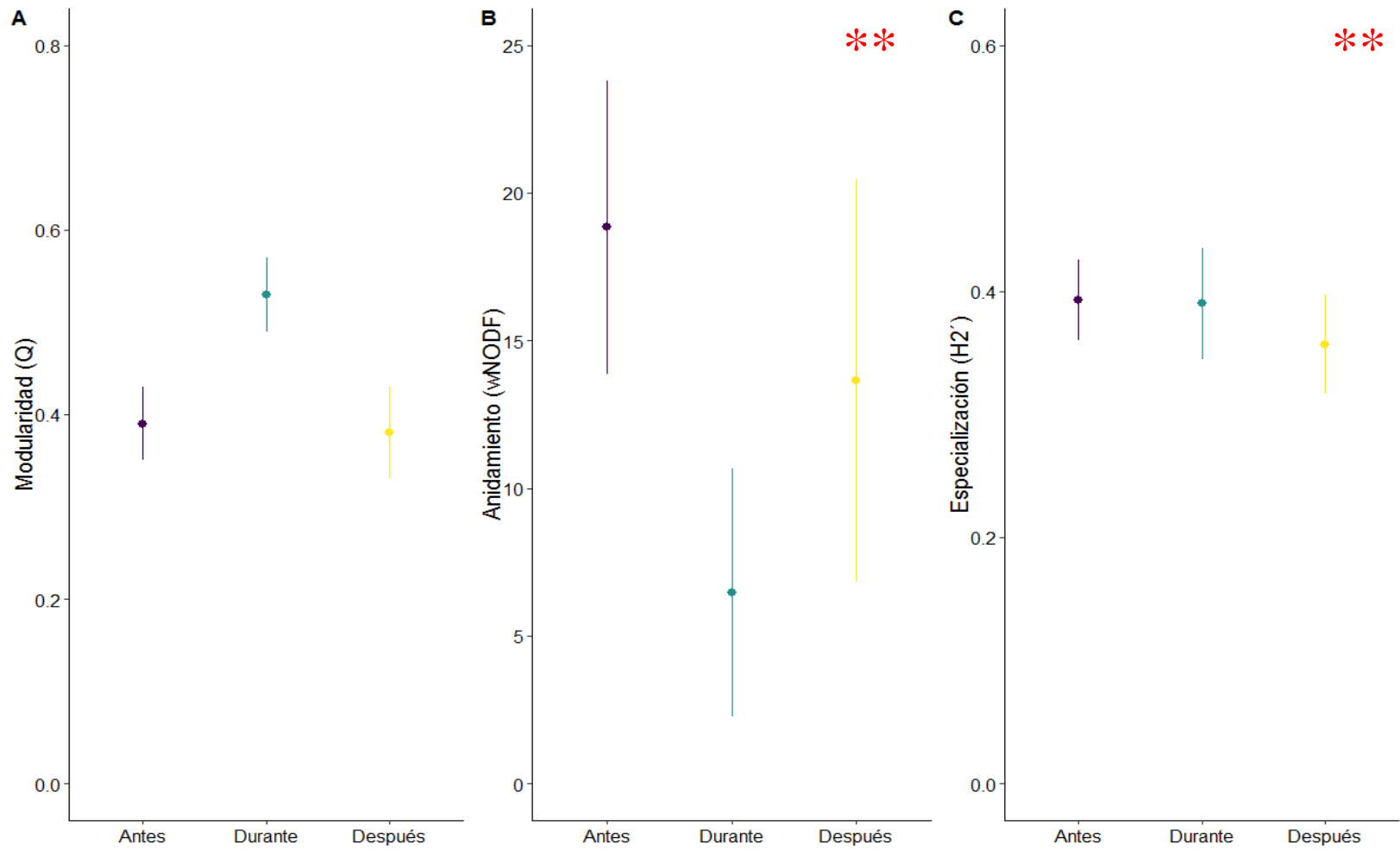


Figura 7



## 2.10 Apéndice

**Tabla A1.** Ajuste estadístico de los modelos del ingreso de las colmenas de *A. mellifera* en relación a las comunidades de abejas, la vegetación natural y factores abióticos en los tres huertos de estudio.

Huerto	Bondad de ajuste			
	AIC	RMSEA	CFI	$\chi^2$ (P-valor)
Mallarauco 1	77,809	0	1	0,669
Mallarauco 2	73,519	0	1	0,658
Cuncumen	73,957	0	1	0,819

**Tabla A2.** Métricas de red para las redes de planta-polinizador de los tres sitios de estudio, que muestran los valores para la temporada antes, durante y después del ingreso de las colmenas (Septiembre-Noviembre 2019).

Métricas	Temporalidad	No. de plantas	No. de polinizadores	Especialización $H2'$			Modularidad $Q$			Anidamiento $Wnodf$		
				Especialización $H2'$	$\Delta Vaznull$ $H2'$	$\Delta Patefield$ $H2'$	Modularidad $Q$	$\Delta Vaznull$ $Q$	$\Delta Patefield$ $Q$	Anidamiento $Wnodf$	$\Delta Vaznull$ $Wnodf$	$\Delta Patefield$ $Wnodf$
Cuncumen	Completa	15	8	0,64	0,21	0,41	0,48	0,11	0,18	9,96	-1,69	-12,26
	Antes	7	5	0,46	0,08	0,29	0,46	0,024	0,09	14	0,06	5,3
	Durante	5	4	0,48	0,21	0,4	0,51	0,09	0,15	0	-1,2	-15,8
	Después	6	6	0,42	0,24	0,5	0,36	0,07	0,14	20	-0,92	-17,49
Mallarauco 1	Completa	19	17	0,42	0,026	0,248	0,59	0,03	0,29	8,27	-0,27	-0,68
	Antes	7	9	0,35	0,032	0,14	0,4	-0,04	0	13,74	-0,16	-3,08
	Durante	10	11	0,35	0,14	0,38	0,62	-0,02	0,07	5	0,07	-2,79
	Después	5	7	0,37	-0,09	0,03	0,3	-0,34	0,02	20,96	0,05	-2,03
Mallarauco 2	Completa	14	11	0,44	0,08	0,242	0,44	0,06	0,14	12,97	-1,83	-10,41
	Antes	6	6	0,37	0,007	0,22	0,32	0,014	0,1	28,8	-0,47	-14,61
	Durante	10	7	0,34	0,05	0,16	0,46	0,027	0,06	14,39	0,29	3,5
	Después	3	4	0,28	0,421	0,61	0,48	0,09	0,17	0	-1,04	-13,87
JUNTOS	Antes	14	12	0,45	0,11	0,22	0,42	0,05	0,13	13,46	-1,91	-30,04
	Durante	21	15	0,46	0,04	0,27	0,63	-0,16	0,16	5,72	-0,5	-5,14
	Después	10	11	0,49	0,08	0,28	0,5	0,13	0,36	18,58	-0,85	4,7

## CAPÍTULO 3

### **Importancia de las abejas nativas en el servicio de polinización del cultivo de palto (*Persea americana* Mill.) en Chile central.**

#### **3.1 Abstract**

While *Apis mellifera* is by far the European bee most widely used for crop pollination, this does not necessarily imply it is an efficient pollinator. Several factors may determine the efficiency of this species, which often interact in complex ways. For example, landscape structure, the abundance of native pollinators, the timing of beehive release, the crop species involved, and the accuracy of bees in pollen deposition onto stigmas may result in variable efficiency. Avocado is one of the crops with the greatest expansion in recent years in Chile and producers attempt to maximize yields by increasing the amount of hives per hectare. In the present study, we examine bee efficiency in avocado crops under different conditions in an attempt to estimate the factors affecting bee efficiency. More specifically, the efficiency of native and managed bees was estimated at variable distance from the edge of the avocado crop and examined whether differences translated into harvest-related production variables. This work was performed in two avocado crops located in the central Mediterranean zone of Chile. Sampling was performed from October to November 2018-2019 throughout the flowering season of the avocado. We recorded pollination efficiency, visitation rate, and assessed the presence of compatible pollen grains on flower stigmas. In addition, we performed a pollinator exclusion experiment to evaluate the harvest-related pollination service. Results indicate that *A. mellifera* visited significantly more avocado flowers than native bees. However, this result may be a simple

effect of the massive introduction of beehives to crops. On a specific basis, the native bee species *Ruizanthedella mutabilis* and *Colletes seminitidus* show a relatively high pollination efficiency as compared to other native species. Regarding pollination service, our study revealed that *A. mellifera* had a lower pollination service index in avocado compared to other groups of native bees. This study provides evidence that native bees contribute to avocado crop yields and that proximity to surrounding vegetation located outside crops influence pollinator visitation rate. As native bees may be more efficient pollinators than *A. mellifera* on an individual basis, conservation of semi-natural habitats on agricultural lands seems to be a sustainable strategy to increase avocado production in this system.

**Keywords:** Honeybee, Efficiency, Pollination service, Size bee, Visitation rate.

### **3.2 Introducción**

La polinización es un servicio ecosistémico crítico dado su papel esencial en el sostenimiento de la producción de alimentos, ya que más de las tres cuartas partes de la producción de frutales, hortalizas y semillas a nivel mundial dependen en cierta medida de la polinización (Bartomeus et al. 2014), en particular aquella mediada por abejas (Eilers, Kremen, Greenleaf, Garber & Klein 2011). Se ha estimado que las abejas visitan alrededor del 90% de los cultivos más importantes contribuyendo a aumentar su rendimiento debido a que pueden transportar una gran cantidad de granos de polen y también a que son una especie abundante en la naturaleza (Klein et al. 2018; Decourtye et al. 2019), llegando incluso a mejorar la producción agrícola al aumentar el cuajado de frutos y semillas (Marzinzig et al. 2018; Layek et al. 2021).



*Apis mellifera* (L.) es la abeja europea más utilizada a nivel a global para la polinización, debido a que es una especie manejada, social y generalista lo que la convierte en un polinizador ideal para cultivos de floraciones intensas y alta productividad (Vanbergen, Espíndola and Aizen 2017; Garibaldi et al. 2017). Sin embargo, no necesariamente es un polinizador eficiente, ya que los huertos suelen saturarse con colmenas para maximizar los rendimientos (Rollin and Garibaldi 2019), aunque sabemos que la eficiencia de polinización de una especie no está únicamente determinada por su abundancia en el ambiente, sino también por la cantidad de granos de polen compatibles depositados en el estigma en una visita floral (Bartholomé and Lavorel 2019). En este sentido, se ha determinado que las abejas nativas (es decir no-*Apis* spp), en comparación con *A. mellifera*, mejoran el rendimiento de ciertos cultivos ya que la deposición de polen compatible en el estigma de las flores es más eficiente (Garibaldi et al. 2013; Liu et al. 2020), lo cual no significa que todos los polinizadores que interactúan con un cultivo tienen la misma eficiencia, pero sí que varias especies pueden tener eficiencias comparables (Garibaldi et al. 2017). En algunos frutales el aumento en la riqueza de especies de abejas nativas tiene una correlación positiva con el cuajado de frutos y semillas (Kremen 2018; Winfree et al. 2018), por lo que identificar la eficacia de diferentes especies de abejas puede ayudar a conservar y mantener ensambles diversos y abundantes de polinizadores que ayuden a aumentar las producciones agrícolas.

Conocer la eficiencia de cada especie de polinizador por sí sola no basta para disminuir los déficit de polinización de un cultivo, también es necesario saber cuál es la distribución de los polinizadores dentro de los agroecosistemas para identificar áreas

donde se requiera introducir especies como *A. mellifera* (Liu et al. 2020). Por ejemplo, a menor distancia de los cultivos a zonas de vegetación natural hay un mayor número de polinizadores, y a medida que la distancia aumenta la diversidad y abundancia de polinizadores gradualmente disminuye, lo cual genera que la productividad agrícola se pueda ver afectada (Devkota, Dos Santos and Blochtein 2021). Poder contar con toda esta información ayuda a la creación de estrategias de sustentabilidad de los servicios de polinización y enfrentar de buena forma las consecuencias del cambio climático.

Sin embargo, existe el riesgo de un déficit en el stock de polinizadores, sobre todo en aquellos cultivos que dependen de polinización (Aizen 2019), como es el caso del palto (*Persea americana* Mill.), un cultivo de expansión creciente a nivel mundial (Dymond et al. 2021). El palto tiene como característica una floración dicógamo-sincrónica, lo que significa que sus flores son hermafroditas, pero se abren como femeninas y masculinas en diferentes momentos, condición que fomenta la polinización cruzada (Ish-Am & Lahav 2011) e incrementa el rendimientos del cultivo cuando es polinizado por insectos en comparación con tratamientos donde son excluidos los polinizadores (Dymond et al. 2021). Sin embargo, existe una condición en este cultivo que se da como resultado de las temperaturas, donde puede haber flores masculinas y femeninas abiertas al mismo tiempo, lo que permite la transferencia de polen en árboles del mismo cultivar este proceso se le conoce como polinización cercana (Davenport 1986).

El palto tiene como característica, que la abundancia de polinizadores nativos en particular abejas nativas que lo visitan es baja (Dymond et al. 2021), se ha informado de la eficiencia de polinización de *A. mellifera* debido a su alta abundancia (Peña and

Carabalí 2018), pero son pocos los estudios que se conocen acerca del efecto de la contribución y distribución de polinizadores silvestres al servicio de polinización del palto (Ish-Am et al. 2011). Por otra parte, dado que su principal forma de exportación está basada en monocultivos (Sommauga and May 2020) se puede evaluar si la proximidad a zonas de vegetación natural y la coexistencia entre polinizadores nativos y manejados beneficia la polinización. En este estudio evaluamos el servicio de polinización prestado por diferentes especies de abejas nativas y *A. mellifera*, a la producción de palto en Chile. La zona de Chile central se caracteriza por tener una gran cantidad de superficies plantadas de este frutal, debido a su clima mediterráneo, convirtiéndolo en uno de los cultivos de mayor importancia económica (ODEPA y CIREN 2020). Los productores intentan maximizar sus rendimientos aumentando el número de colmenas por hectárea, sin embargo, los rendimientos obtenidos son menores comparado a los de otros países de la región (Amare, Oostendorp and Pradhan 2019). En este sentido, los objetivos de este estudio fueron: 1) Evaluar si la distancia desde el borde a la vegetación natural afecta la tasa de visita de abejas nativas y *A. mellifera*, 2) Comparar la eficiencia de polinización en palto entre diferentes especies de abejas nativas y 3) Comparar el índice de polinización relacionado al rendimiento del cultivo de palto en diferentes grupos de abejas nativas y *A. mellifera* mediante la exclusión de polinizadores.

### **3.3 Materiales y métodos**

#### **Sitio de estudio y periodos**

Este estudio fue desarrollado en la comuna de Melipilla (Región Metropolitana, Chile), en la temporada de floración del palto (octubre-noviembre), entre los años 2018 y 2019,

y se dividió en dos experimentos: i) Cuantificación de la eficiencia de polinización a través del conteo de la carga polínica y el registro de la tasa de visita de las abejas a las flores de palto, y ii) Cuantificación del servicio de polinización de abejas nativas y *A. mellifera* mediante un experimento de exclusión de polinizadores. El experimento i fue desarrollado durante el año 2018 en dos huertos comerciales de palto Mallarauco 2 (71° 1'13.43"O, 33°34'15.51"S) y Cuncumen (71°22'39.17"O, 33°43'43.27"S), mientras que el experimento ii solo se desarrolló en el huerto de Cuncumen, durante las temporadas del 2018 y 2019. Los experimentos se desarrollaron a lo largo de todo el periodo de floración del frutal, en días soleados y de poco viento, con temperaturas de alrededor de 18 °C. Los sitios de estudio seleccionados se caracterizan por tener diferentes estructuras de paisaje con el fin de contar con variabilidad en la heterogeneidad. Para mayor detalle de la descripción de los sitios de estudio se sugiere revisar Rodríguez et al. (2020).

### **Cuantificación de la eficiencia por la tasa de visita de *Apis mellifera* y abejas nativas**

En cada huerto se seleccionaron 20 árboles de palto (var. Hass) de acuerdo a un gradiente de distancia desde la vegetación natural al interior de los huertos. En cada árbol se observó y registró las visitas florales tanto de *A. mellifera* como de abejas nativas durante 5 minutos por cada cara de exposición de los árboles seleccionados, en dos periodos por día (AM y PM). Todos los muestreos se llevaron a cabo entre las 9:00 y las 18:00 hrs, durante días soleados y temperaturas cercanas a los 18 °C, para asegurar que los datos obtenidos fueran comparables en términos de condiciones climáticas. Durante cada uno de los periodos de observación se registró el número de flores abiertas por árbol, el número de flores visitadas, y el número y especie de los visitantes florales. Para cada árbol

muestreado se calculó la tasa de visita: tomando el número total de visitas de abejas a flores en cada árbol durante el período de muestreo, dividido por el número de flores abiertas observadas y multiplicado por el total de tiempo de observación alcanzando un esfuerzo de muestreo de 100 minutos por árbol. La tasa de visita se calculó por separado para abejas nativas y *A. mellifera*.

### **Cuantificación de la eficiencia de abejas nativas por el conteo de la carga polínica**

Se colectó un total de 29 ejemplares de abejas nativas en las flores de árboles polinizantes de palto (var. Edranol). En laboratorio, a cada espécimen colectado se le extrajo el polen que tenían adherido al cuerpo (descartando aquellas áreas del cuerpo donde el polen no está disponible para polinización) mediante el método de la gelatina glicerizada (Ospina-Torres et al., 2015). Posteriormente, las muestras fueron montadas y observadas con un microscopio marca Nikon a 40X. El conteo de polen se realizó usando una cámara de Neubauer.

### **Cuantificación del servicios de polinización por exclusión de polinizadores**

Se utilizó el método de enmallado floral que consiste en excluir los polinizadores y comparar su rendimiento con flores abiertas (sin exclusión) para registrar déficit en la producción de fruta debido a la ausencia de polinizadores (Delaplane et al. 2013). Este método permite además comparar si existen diferencias en los rendimientos entre jaulas de exclusión con diferentes especies de polinizadores y jaulas abiertas, estimando su contribución a la producción de los cultivos (Fründ et al. 2013, Liu et al. 2020).

Para estimar la contribución de abejas nativas y *A. mellifera* a la producción de

paltas, establecimos 12 mallas de exclusión (cada una de 4 x 5 x 5 m= 100 m<sup>3</sup>) con diferentes especies de abejas clasificándolas de acuerdo al tamaño corporal (Fig. A1; ver Rodriguez et al. 2020). Se aplicó un experimento de presión en el que, durante dos días de cada semana de la temporada de floración, se ingresó el mismo número de abejas en cada malla. El número total de abejas por mallas fue de 15± 6.002 (media ± SD). Las abejas ingresadas a las mallas se colectaron en flores de palto cercanas.

Cada uno de los tratamientos fue diseñado de acuerdo al tamaño corporal de las abejas (grande, mediano, pequeño y *A. mellifera* como grupo independiente), con el fin de evaluar los efectos de un grupo de abejas nativas independientemente de su especie. Los tratamientos se asignaron aleatoriamente a cada malla (8 jaulas con abejas; 2 jaulas con polinización cercano y dos jaulas abiertas; Tabla A1).

En cada malla se aplicó un insecticida natural para asegurar que no hubiese insectos antes de que se cerraran. Regularmente fueron eliminados todos los insectos dentro de las mallas a excepción de las abejas de los tratamientos (para más detalle ver apéndice A1).

### **Análisis de datos**

El análisis de datos lo dividimos en tres etapas. Primero se analizó la tasa de visita de *A. mellifera* y abejas nativas a las flores de palto, usando un análisis de varianza (ANOVA) con el paquete “car” de R, para evaluar si existen diferencias significativas en las tasas de visita de abejas nativas y *A. mellifera*. Se probó que los datos cumplieran con todos los supuestos y tuvieran una significancia de  $p < .05$ . A continuación se procedió a verificar si la distancia a la vegetación natural tiene un efecto sobre las tasa de visita de cada uno

de los grupos evaluados, mediante modelos lineales (GLM) usando del software R (función “glm”, y una distribución de errores Gaussianos). Se aplicó la función *Dredge* del paquete “MuMIn” en R para determinar los mejores modelos construidos con las combinaciones de variables explicativas posibles. Se seleccionaron en base al criterio de información de Akaike, clasificándolos, usando las diferencias AICc ( $\Delta AICc$ ) del mejor modelo y el peso de Akaike. Los modelos con  $\Delta AICc < 2$  se consideraron igualmente respaldados por los datos. Para cumplir los supuestos de los modelos las tasas de visita fueron transformadas mediante una transformación BOX-COX.

El segundo análisis fue cuantificar la eficiencia de polinización mediante la carga polínica para lo cual se calculó la eficiencia de polinización por especie (número de granos de polen colectados por unidad de tiempo). Las eficiencias de polinización se estimaron mediante de la siguiente fórmula (ver Liu et al 2020):

$$Ep = p * v_i * N$$

Donde  $p$  representa el número de granos de polen compatible transportado por especie,  $v$  es el número de flores visitadas por especie por unidad de tiempo ( $i$ ) y  $N$  el número de individuos colectados por árbol. El producto de  $p$  y  $v$  es la eficiencia de polinización para una especie. Usamos ANOVA de una-vía para probar la eficiencia de polinización entre las especies (donde nuestra variable respuesta es la eficiencia de polinización por especie ( $Ep$ ), seguido de una prueba de Tukey post-hoc. Usamos una transformación Box-Cox en la eficiencia de polinización para cumplir con los supuestos de distribución normal de los datos.

En el tercer análisis se cuantificó el servicio de polinización (PSI) de los grupos

funcionales de abejas nativas y *A. mellifera* mediante la diferencia entre los rendimientos en mallas abiertas ( $Y_o$ ) y mallas cerradas ( $Y_c$ ), en relación con el rendimiento en las jaulas abiertas (Pantoja et al. 2014):

$$PSI = \frac{Y_o - Y_c}{Y_o}$$

Se realizó un ANOVA para evaluar si existían diferencias entre los tratamientos. Todos los cálculos se realizaron en R con el paquete “car”. Todos los modelos se validaron comprobando si cumplían con los supuestos estadísticos para las pruebas.

### 3.4 Resultados

#### **Cuantificación de la eficiencia por la tasa de visita de *Apis mellifera* y abejas nativas**

Se registró un total de 2980 flores visitadas de *P. americana.*, considerando solo las abejas nativas y *A. mellifera*. Las flores de palto atrajeron cuatro especies de abejas nativas pertenecientes a dos familias (Colletidae y Halictidae): *Cadeguala occidentalis*, *Caupolicana hirsuta*, *Ruizantheda mutabillis* y *Colletes seminitidus*, además de *A. mellifera*. La mayoría de las visitas registradas fueron realizadas por *A. mellifera* (2652 visitas, 88%), y el restante fue realizado por abejas nativas (328 visitas, 12%). Se observó que existen diferencias en la tasa de visita entre abejas nativas y *A. mellifera* (Fig. 1) ( $F_{47,483}$ ;  $P < 0.001$ ).

Los análisis de GLM indicaron que había un efecto de la distancia de la flora circundante sobre la tasa de visita de las abejas en los paltos (Tabla 1; vea los modelos mejor soportados en la Tabla A2). Con el aumento de la distancia se registró una disminución en la tasa de visita de abejas nativas y *A. mellifera* a los paltos (Fig. 2).



### **Estimación de la eficiencia de abejas nativas por el conteo de la carga polínica**

Se estimó la eficiencia de polinización para todas las especies de abejas nativas registradas. La eficiencia de polinización fue más alta para *R. mutabilis* (número de grano de polen registrado fue de 420,8) seguido de *C. seminitidus* (122.40), *C. occidentalis* (68.91) y *C. hirsuta* (3.027). El resultado del ANOVA mostró que hubo diferencias significativas en la eficiencia entre las diferentes especies de abejas nativas ( $F_{10,969}$ ;  $P < 0,001$ ). La prueba de Tukey post-hoc reveló que *R. mutabilis* y *C. seminitidus* diferían en las eficiencias con respecto a *C. occidentalis* y *C. hirsuta* (Fig. 3).

### **Estimación del servicios de polinización por enjaulados Frutales**

Cuando se comparó el enmallado de árboles con exclusión total de polinizadores, el rendimiento en este tratamiento fue un 68% ( $\pm 3.23\%$  SEM) menor del rendimiento en relación con las mallas abiertas (sin exclusión de polinizadores). El servicio de polinización relacionado a las especies de abejas (estimado por la suma de la tasa de visita de cada una a las flores de palto) y los enjaulados realizados por grupo funcional mostraron que las abejas medianas tienen el PSI más alto ( $0.51 \pm 0.26$ ), seguido de las abejas grandes ( $0.44 \pm 0.19$ ) y después *A. mellifera* ( $0.13 \pm 0.09$ ). Las abejas pequeñas fueron las que mostraron menor PSI ( $0.09 \pm 0.09$ ). No obstante, se observó una alta producción por polinización cercana en las jaulas donde estaban excluidos todos los polinizadores ( $0.55 \pm 0.16$ ). Al realizar los análisis de varianza (ANOVA) no se encontraron diferencias entre los tratamientos ( $F_{1,571}$ ;  $P = 0.23$ ) (Fig. 4).

### **3.5 Discusión**

El palto al igual que otros frutales necesita de la polinización, ya que ésta aumenta la probabilidad de cuaja y disminuye el aborto floral (Ish-Am & Lahav 2011; Afik, Dag, and Shafir, 2006). Los estudios en este frutal registran diversas especies de polinizadores incluida *A. mellifera* (Can-Alonzo *et al.* 2005; Mulwa, Kahuthia-Gathu and Kasina 2019; Monzón *et al.* 2020), sin embargo, rara vez se ha evaluado y comparado la eficiencia de polinización de las diferentes especies de abejas que lo visitan. Aquí primero cuantificamos la tasa de visita de las abejas a los cultivos y observamos que *A. mellifera* visitó significativamente más flores de palto que las abejas nativas, sin embargo, esto puede deberse a que, al igual que en otros cultivos, en el palto se introducen masivamente colmenas para aumentar los rendimientos (Garibaldi *et al.* 2013; Peña and Carabalí 2018).

Considerando que la tasa de visita también depende de las características del paisaje agrícola (Bartholomé and Lavorel 2019), registramos que la proximidad de los cultivos a la vegetación natural favorece la tasa de visita de abejas nativas y *A. mellifera*, lo que podría sugerir que hay una disminución gradual de polinizadores dentro de los agroecosistemas que estaría afectando los rendimientos de los monocultivos. Se ha observado que los cultivos ubicados lejos de áreas naturales tienen más probabilidades de sufrir déficit de polinización comparado con cultivos cercanos a áreas naturales (Garibaldi 2011; Joshi *et al.* 2016). En los últimos años se ha visto un mercado potencial en la producción de palto, llevando a que en diversos países de Latinoamérica se aumenten las hectáreas plantadas de este frutal (Nayik and Gull 2020), lo que trae como consecuencia el desarrollo de extensas plantaciones que degradan los hábitats naturales. Aquí pudimos demostrar que la tasa de visita de los polinizadores es mayor en zonas cercanas a la

vegetación natural, lo que corroboraría que la diversificación de hábitats seminaturales beneficia tanto a los polinizadores nativos como a los manejados (MacInnis et al. 2020).

A la hora de evaluar la eficiencia de polinización, especies nativas de abejas como *R. mutabilis* y *C. seminitidus* presentan una eficiencia relativamente alta, esto debido a que son especies abundantes en los cultivos de palto (Rodríguez et al. 2021). *C. occidentalis* y *C. hirsuta* mostraron una eficiencia de polinización menor, lo que puede deberse a que la tasa de visita de estas especies es más baja debido a la temporalidad y la flora seminatural circundante que regulan la aparición de ciertos ensambles de abejas nativas en los huertos: por ejemplo, especies de abejas más grandes como las mencionadas, están más asociadas a lugares de mayor cobertura arbórea (MacInnis, Buddlea and Forrest 2020). Otra de las razones asociadas es que estas especies tienen un hábito más especialista en el uso de los recursos, prefiriendo visitar flores nativas y por ende encontrándose más distantes a las zonas de los cultivos debido a la búsqueda de estos recursos florales (Michener 2007; Rodríguez et al. 2021).

Por último, aun cuando no pudimos encontrar diferencias significativas entre los índices de polinización de los diferentes grupos funcionales de abejas y *A. mellifera*, al comparar el índice de *A. mellifera* con el de las abejas nativas, encontramos que la primera tiene un índice de polinización menor en el palto comparado con otros grupos de abejas, lo cual se asemeja a los resultados de otras investigaciones que han demostrado que *A. mellifera* más que ser eficiente a la hora de polinizar tiene la ventaja de ser muy abundante en los cultivos agrícolas (Zhang et al. 2015; Eeraerts et al. 2019; Földesi et al. 2020). Al observar los valores medios del índice de polinización de diferentes grupos funcionales de abejas encontramos que especies de tamaño mediano y grande tienen índices de

polinización relativamente mayores en comparación a grupos de abejas de tamaño pequeño y *A. mellifera*. Se ha descrito que abejas de tamaño grande depositan más polen por visita que otras especies de abejas (Földesi et al. 2020), además este grupo de abejas se beneficia de hábitats seminaturales y se ven menos afectadas por hábitats degradados ya que pueden volar mayores distancias (MacInnis et al. 2020).

Aquí también se encontro un aporte importante de la polinización cercana, se ha descrito que factores climáticos como las bajas temperaturas generan algún grado de grado de superposición de floración entre "Hass", lo que resulta en polinización cercana entre árboles 'Hass', en huertos ubicados en zonas costeras como en California, la tasa de polinización por la superposición floral es alta (Garner 2008). Una característica que se esta presentando en los huertos en Chile y que ha sido poco estudiada.

En este trabajo dimos un nuevo enfoque a una metodología para medir la eficiencia de polinización mediante exclusión que puede ayudar a evaluar la contribución que tienen diferentes ensambles de abejas nativas a la producción agrícola y de esta forma complementar y fomentar la coexistencia de *A. mellifera* con polinizadores nativos.

### **3.6 Conclusiones**

El aumento de la actividad agrícola ha resultado en una perdida continua del número de abejas nativas lo cual está comprometiendo los rendimientos de cultivos a nivel mundial (Aizen and Harder 2009; Garibaldi 2013). En este estudio proporcionamos evidencia que las abejas nativas están contribuyendo al rendimiento de los cultivos de palto, y que las zonas cercanas a las áreas naturales tienen una mayor tasa de visita, lo cual indicaría que mantener hábitats naturales dentro de los cultivos ayudaría a sostener un conjunto

abundante y diverso de polinizadores de los cultivos. Prácticas como conservar los remanentes de bosque cercanos o la creación de franjas de borde pueden ser útiles para disminuir el déficit de polinización y aumentar los rendimientos de los agroecosistemas.

También pudimos observar que las abejas nativas son tan eficientes como las abejas manejadas, y que tienen el potencial de ser mejores polinizadores para este tipo de agroecosistemas. Sin embargo, es importante mantener ensambles diversos para estabilizar el servicio ecosistémico de polinización y evita la redundancia en los ecosistemas, haciendo que cambios bruscos en el ambiente sean mejor amortiguados, aumentando la seguridad alimentaria en un futuro (Oliver *et al.* 2015).

Una de las dificultades con cultivos que dependen de polinización es la saturación del paisaje con colmenas de *A. mellifera* ya que esto podría estar afectando los rendimientos del palto, proponemos la creación de estrategias sustentables para el manejo de colmenas autogestionadas para polinización, lo que aumentaría el tamaño de poblaciones locales de abejas nativas que tienen un potencial como polinizadores de este tipo de frutales, considerando que no necesariamente el polinizador más abundante es el más eficiente, y que un conjunto diverso de polinizadores puede mejorar la productividad de los agroecosistemas y aumentar la resiliencia a los cambios ambientales, como lo pudimos ver en el desarrollo de este trabajo.

### 3.7 Referencias

- Afik, O., Dag, A., & Shafir, S. (2006). The effect of avocado (*Persea americana*) nectar composition on its attractiveness to honey bees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 37(3), 317–325. doi:10.1051/apido:2005064
- Amare, M., Mariara, J., Oostendorp, R., & Pradhan, M. (2019). The impact of smallholder farmers' participation in avocado export markets on the labor market, farm yields, sales prices, and incomes in Kenya. *Land Use Policy*, 88, 104168. doi:10.1016/j.landusepol.2019.104168
- Aizen, M. A., & Harder, L. D. (2009). The Global Stock of Domesticated Honey Bees Is Growing Slower Than Agricultural Demand for Pollination. *Current Biology*, 19(11), 915–918. doi:10.1016/j.cub.2009.03.071
- Aizen, M. A., Aguiar, S., Biesmeijer, J. C., Garibaldi, L. A., Inouye, D. W., Jung, C., ... Seymour, C. L. (2019). Global agricultural productivity is threatened by increasing pollinator dependence without a parallel increase in crop diversification. *Global Change Biology*. doi:10.1111/gcb.14736
- Bartholomé, O., & Lavorel, S. (2019). Disentangling the diversity of definitions for the pollination ecosystem service and associated estimation methods. *Ecological Indicators*, 107, 105576. doi:10.1016/j.ecolind.2019.105576
- Bartomeus, I., Potts, S. G., Steffan-Dewenter, I., Vaissière, B. E., Woyciechowski, M., Krewenka, K. M., ... Bommarco, R. (2014). Contribution of insect pollinators

to crop yield and quality varies with agricultural intensification. *PeerJ*, 2, e328. doi:10.7717/peerj.328

Can-Alonzo, C., Quezada-Euán, J. J. G., Xiu-Ancona, P., Moo-Valle, H., Valdovinos-Nunez, G. R., & Medina-Peralta, S. (2005). Pollination of “criollo” avocados (*Persea americana*) and the behaviour of associated bees in subtropical Mexico. *Journal of Apicultural Research*, 44(1), 3–8. doi:10.1080/00218839.2005.11101138

Campbell, J. W., Stanley-Stahr, C., Bammer, M., Daniels, J. C., & Ellis, J. D. (2019). Contribution of bees and other pollinators to watermelon (*Citrullus lanatus* Thunb.) pollination. *Journal of Apicultural Research*, 1–7. doi:10.1080/00218839.2019.1614271

Decourtye, A., Alaux, C., Le Conte, Y., & Henry, M. (2019). Toward the protection of bees and pollination under global change: Present and future perspectives in a challenging applied science. *Current Opinion in Insect Science*. doi:10.1016/j.cois.2019.07.008

Delaplane, K. S., Dag, A., Danka, R. G., Freitas, B. M., Garibaldi, L. A., Goodwin, R. M., & Hormaza, J. I. (2013). Standard methods for pollination research with *Apis mellifera*. *Journal of Apicultural Research*, 52(4), 1–28. doi:10.3896/ibra.1.52.4.12

Devkota, K., dos Santos, C.F. & Blochtein, B. (2021). Higher richness and abundance of flower-visiting insects close to natural vegetation provide contrasting

effects on mustard yields. *J Insect Conserv* 25, 1–11.

<https://doi.org/10.1007/s10841-020-00279-3>

Dymond, K., Celis-Diez, J.L., Potts, S. G., Howlett, B. G., Willcox, B. K., & Garratt,

M. P. D. (2021). The role of insect pollinators in avocado production: A global review. *Journal of Applied Entomology*. doi:10.1111/jen.12869

Eilers, E. J., Kremen, C., Smith Greenleaf, S., Garber, A. K., & Klein, A.-M. (2011).

Contribution of Pollinator-Mediated Crops to Nutrients in the Human Food Supply. *PLoS ONE*, 6(6), e21363. doi:10.1371/journal.pone.0021363

Eeraerts, M., Vanderhaegen, R., Smagghe, G., & Meeus, I. (2019). Pollination

efficiency and foraging behaviour of honey bees and non- Apis bees to sweet cherry. *Agricultural and Forest Entomology*. doi:10.1111/afe.12363

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Martin, J.-

L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14, 101–112. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x

Földesi, R., Howlett, B. G., Grass, I., & Batáry, P. (2020). Larger pollinators deposit

more pollen on stigmas across multiple plant species – a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*. doi:10.1111/1365-2664.13798

Fründ, J., Dormann, C. F., Holzschuh, A., & Tschardtke, T. (2013). Bee diversity

effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology*, 94(9), 2042–2054. doi:10.1890/12-1620.1



- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J. M., Bommarco, R., Cunningham, S. A., ... Klein, A. M. (2011). Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters*, 14(10), 1062–1072. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01669.x
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., ... Klein, A. M. (2013). Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science*, 339(6127), 1608–1611. doi:10.1126/science.1230200
- Garibaldi, L. A., Requier, F., Rollin, O., & Andersson, G. K. (2017). Towards an integrated species and habitat management of crop pollination. *Current Opinion in Insect Science*, 21, 105–114. doi:10.1016/j.cois.2017.05.016
- Hoehn, P., Tschamtkke, T., Tylianakis, J. M., & Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1648), 2283–2291. doi:10.1098/rspb.2008.0405
- Ish-Am, G., & Lahav, E. (2011). Evidence for a major role of honeybees (*Apis mellifera*) rather than wind during avocado (*Persea americana* Mill.) pollination. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 86(6), 589–594. doi:10.1080/14620316.2011.11512808
- Joshi, N. K., Otieno, M., Rajotte, E. G., Fleischer, S. J., & Biddinger, D. J. (2016).

- Proximity to Woodland and Landscape Structure Drives Pollinator Visitation in Apple Orchard Ecosystem. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4. doi:10.3389/fevo.2016.00038
- Klein, A.-M., Boreux, V., Fornoff, F., Mupepele, A.-C., & Pufal, G. (2018). Relevance of wild and managed bees for human well-being. *Current Opinion in Insect Science*, 26, 82– 88. doi:10.1016/j.cois.2018.02.011
- Kremen, C. (2018). The value of pollinator species diversity. *Science*, 359(6377), 741– 742. doi:10.1126/science.aar7614
- Layek, U., Kundu, A., Bisui, S., & Karmakar, P. (2021) Impact of managed stingless bee and western honey bee colonies on native pollinators and yield of watermelon: A comparative study. *Annals of Agricultural Sciences*. doi.org/10.1016/j.aogas.2021.02.004
- Lázaro, A., & Alomar, D. (2019). Landscape heterogeneity increases the spatial stability of pollination services to almond trees through the stability of pollinator visits. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. doi:10.1016/j.agee.2019.02.009
- Liu, R., Chen, D., Luo, S., Xu, S., Xu, H., Shi, X., & Zou, Y. (2020). Quantifying pollination efficiency of flower-visiting insects and its application in estimating pollination services for common buckwheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 301, 107011. doi:10.1016/j.agee.2020.107011
- Martins, K. T., Gonzalez, A., & Lechowicz, M. J. (2015). Pollination services are

- mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200, 12–20. doi:10.1016/j.agee.2014.10.018
- MacInnis, G., Buddle, C. M., & Forrest, J. R. K. (2020). Small wild bee abundance declines with distance into strawberry crops regardless of field margin habitat. *Basic and Applied Ecology*. doi:10.1016/j.baae.2020.02.007
- Marzinzig, B., Brünjes, L., Biagioni, S., Behling, H., Link, W., & Westphal, C. (2018). Bee pollinators of faba bean (*Vicia faba* L.) differ in their foraging behaviour and pollination efficiency. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 264, 24–33. doi:10.1016/j.agee.2018.05.003
- Monzón, V. H., Avendaño-Soto, P., Araujo, R. O., Garrido, R., & Mesquita-Neto, J. N. (2020). Avocado crops as a floral resource for native bees of Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 93(1). doi:10.1186/s40693-020-00092-x
- Mulwa, J., Kahuthia-Gathu, R., & Kasina, M. (2019). Avocado (*Persea americana*) yield as influenced by pollinators in Murang'a County, Kenya. *J. Agri. Res. Adv.* 01(03):34-41.
- Nayik, G. A., & Gull, A. (Eds.). (2020). *Antioxidants in Fruits: Properties and Health Benefits*. doi:10.1007/978-981-15-7285-2
- ODEPA y CIREN (2020). *Catastro frutícola Región Metropolitana, principales resultados*. Oficina de estudios y planificación agraria (ODEPA) y Centro de Información y recursos naturales (CIREN). Documento electrónico disponible

en [www.odepa.cl](http://www.odepa.cl).

Oliver, T. H., Heard, M. S., Isaac, N.J. B., Roy, D. B., Procter, D., Eigenbrod, F., Bullock, J. M. (2015). Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(11), 673–684. doi:10.1016/j.tree.2015.08.009

Ospina-Torres, R., Montoya Pfeiffer, P. M., Parra-H, A., Solarte, V., & Otero, J. T. (2015). Interaction networks and the use of floral resources by male orchid bees (Apidae: Euglossini) in a primary rain forest from the biogeographic Chocó Region (Colombia). *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 63 (3).

Pantoja, A., Smith-Pardo, A., García, A., Sáenz, A., & Rojas, F. (2014). Principios y avances sobre polinización como servicio ambiental para la agricultura sostenible en países de Latinoamérica y El Caribe. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura - FAO. Santiago, Chile.

Peña, J. F., & Carabalí, A. (2018). Effect of honey bee (*Apis mellifera* L.) density on pollination and fruit set of avocado (*Persea americana* Mill.). Cv. Hass. *Journal of Apicultural Science*, 62(1), 5–14. <https://doi.org/10.2478/jas-2018-0001>

Raderschall, C. A., Bommarco, R., Lindström, S. A. M., & Lundin, O. (2021). Landscape crop diversity and semi-natural habitat affect crop pollinators,

- pollination benefit and yield. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 306, 107189. doi:10.1016/j.agee.2020.107189
- Rollin, O., & Garibaldi, L.A. (2019) Impacts of honeybee density on crop yield: a meta- analysis. *J. Appl. Ecol.*, 56 (5). Doi: 10.1111/1365-2664.13355
- Rodríguez, S., Pérez- Giraldo, L. C., Vergara, P. M., Carvajal, M. A., & Alaniz, A. J. (2021). *Agriculture, Ecosystems and Environment* Native bees in Mediterranean semi-arid agroecosystems: Unravelling the effects of biophysical habitat, floral resource , and honeybees, 307 (November 2020). doi:10.1016/j.agee.2020.107188
- Sommaruga, R. and Eldridge, H.M. (2021), Avocado Production: Water Footprint and Socio-economic Implications. *EuroChoices*. <https://doi.org/10.1111/1746-692X.12289>
- Vanbergen, A. J., Espíndola, A., & Aizen, M. A. (2017). Risks to pollinators and pollination from invasive alien species. *Nature Ecology & Evolution*, 2(1), 16–25. doi:10.1038/s41559-017-0412-3
- Winfree, R., Reilly, J. R., Bartomeus, I., Cariveau, D. P., Williams, N. M., & Gibbs, J. (2018). Species turnover promotes the importance of bee diversity for crop pollination at regional scales. *Science*, 359(6377), 791–793. doi:10.1126/science.aao2117
- Zhang, H., Huang, J., Williams, P. H., Vaissière, B. E., Zhou, Z., Gai, Q., ... An, J. (2015). Managed Bumblebees Outperform Honeybees in Increasing Peach

Fruit Set in China: Different Limiting Processes with Different Pollinators.

PLOS ONE, 10(3), e0121143. doi:10.1371/journal.pone.012114

Zou, Y., Xiao, H., Bianchi, F. J. J. A., Jauker, F., Luo, S., & van der Werf, W. (2017).

Wild pollinators enhance oilseed rape yield in small-holder farming systems in China. BMC Ecology, 17(1). doi:10.1186/s12898-017-0116

### 3.8 TABLAS

**Tabla 1.** Coeficientes promediados del GLM para la distancia a la vegetación natural y la especie de polinizador (abejas nativas y *A. mellifera*) sobre la tasa de visita a *P. americana*. (Código de significancia.: '\*\*' 0.01, '\*\*\*' 0.001, ver modelos candidatos Tabla A2).

	<b>Estimado</b>	<b>Error std.</b>	<b>z-valor</b>	<b>Pr(&gt; z )</b>
Intercepto	6,122	0,41	14,927	< 2e-16 ***
Especies	-3,415	0,377	-9,047	1,09e-10***
Distancia a la vegetación natural	-0,013	0,006	-2,1	0,043*

### 3.9 FIGURAS

**Fig 1.** Box plot de la tasa de visita para abejas nativas y *A. mellifera* en flores de palto. Las líneas indican el error estándar (SE), las letras indican valores que difieren significativamente (ANOVA, luego prueba de Tukey: P valor <0.05).

**Fig 2.** Modelo lineal (GLM) para el efecto de la distancia de la vegetación nativa sobre la tasa de visita de abejas nativas (línea clara) y *A. mellifera* (línea oscura) en *P. americana*. Los valores de las tasas de visita están transformados usando la transformación BOX-COX.

**Fig 3.** Valores medios de la eficiencia de polinización para diferentes especies de abejas nativas, referidas a el número de granos de polen depositados por minuto. Las líneas indican el error estándar (SE). Para cada especie, las letras indican valores que difieren significativamente (ANOVA, luego prueba de Tukey: P valor <0.05). Los valores de la eficiencia de polinización están transformados usando BOX-COX.

**Fig 4.** Índice de servicio de polinización (PSI) cuantificado por la diferencia entre enmallados abiertos y los diferentes tratamientos de exclusión con los tamaños corporales de abejas en la relación rendimiento-cuja. Las líneas corresponden al error estándar (SE) de los datos.



Figura 1

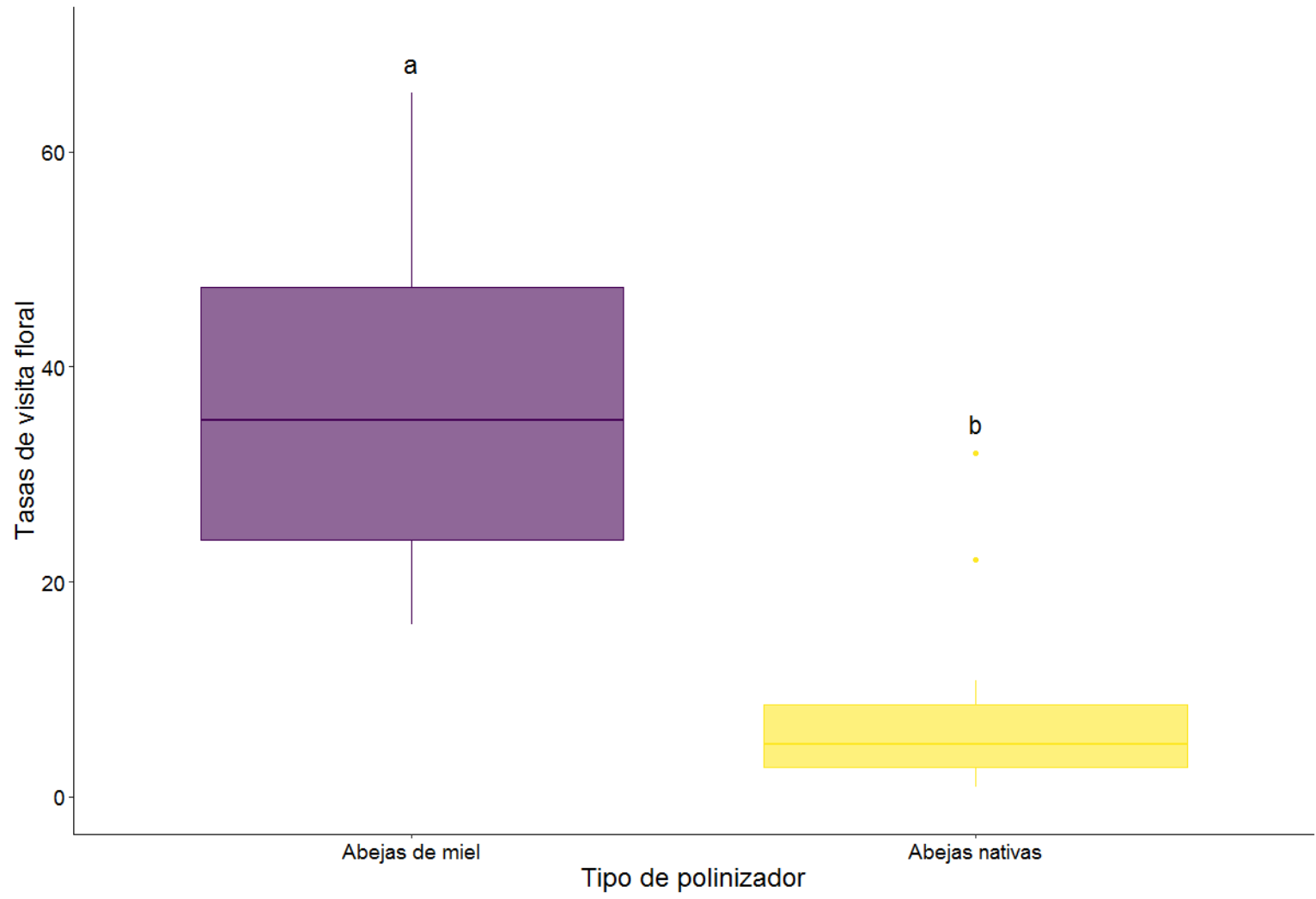


Figura 2

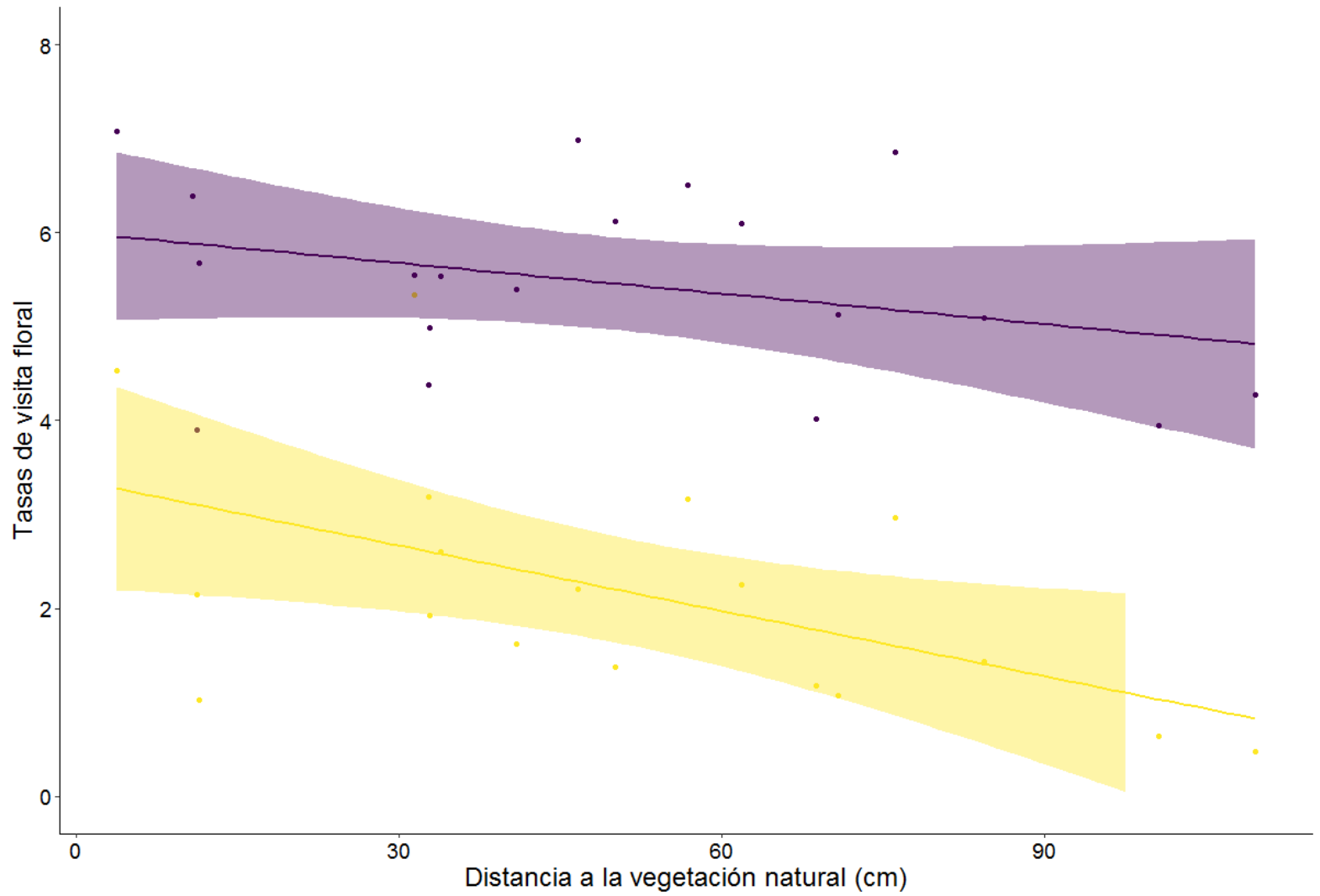


Figura 3

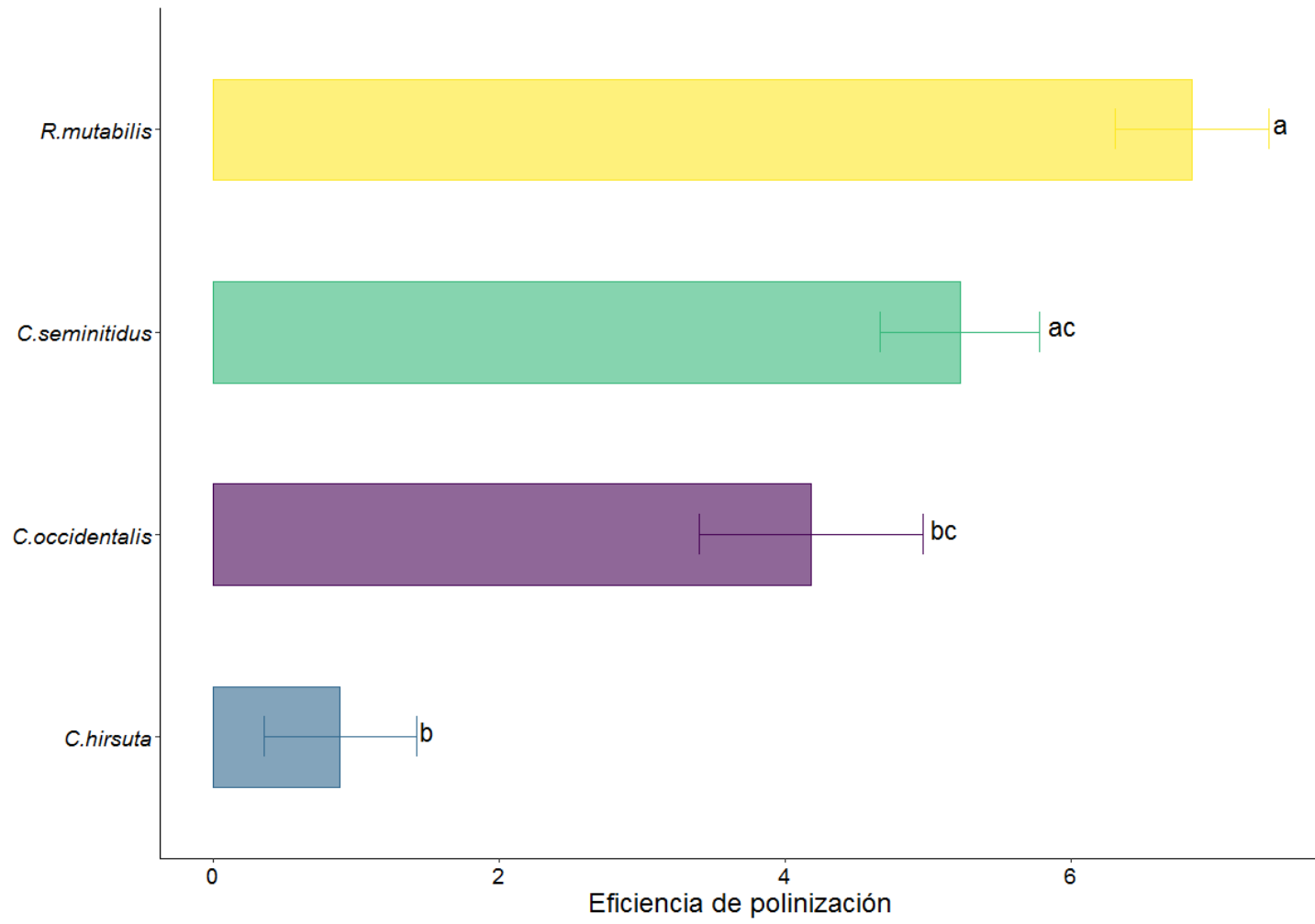
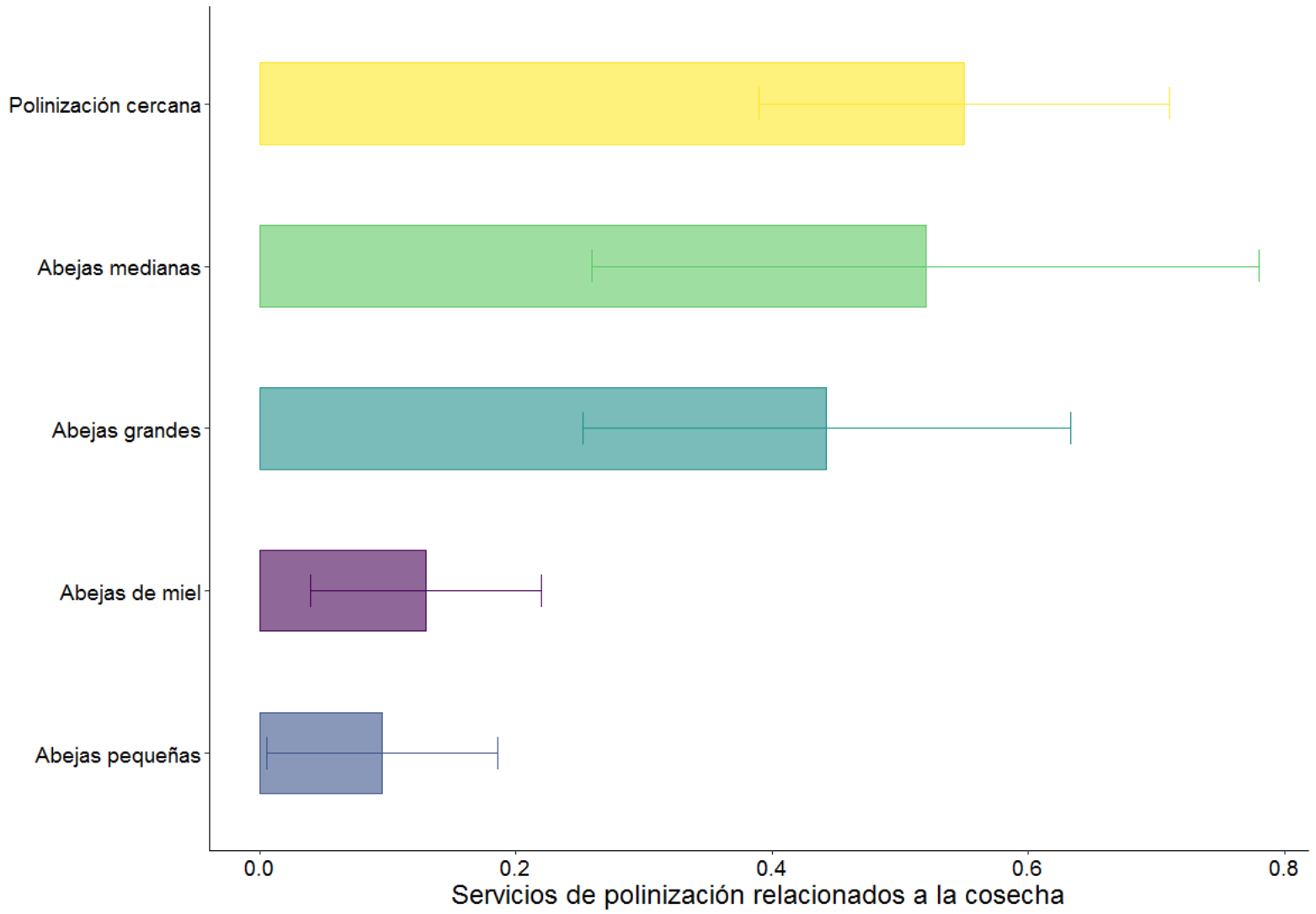


Figura 4



### 3.10 Apéndices

**Apéndice A1:** Método de estimación del servicio de polinización por exclusión de polinizadores

#### *Enmallado de árboles frutales*

El palto tiene una floración dicógamo-sincrónica lo cual hace que sea necesario que existan dos variedades en los huertos para la polinización cruzada: una variedad comercial (var. Hass en Chile) y una variedad polinizante (var. Edranol en Chile). En este trabajo se procedió a colocar dentro de una malla la variedad comercial y la variedad polinizante para asegurar el transporte de polen de las abejas de un árbol a otro. En el caso del tratamiento de polinización cercana se colocaron en una misma malla dos árboles de la variedad comercial. Para seleccionar los árboles que debían ser enmallados se aseguró que todos tuvieran el mismo manejo y estuvieran en el mismo sector del campo, además que las distancias de plantación fueran iguales entre tratamientos. Se enmallaron 10 árboles, más 2 árboles adicionales que fueron los controles abiertos (estos cumplieron con las mismas características de los árboles enmallados), para un total de 6 tratamientos experimentales (5 mallas y 2 controles abiertos).

#### *Comunidad de polinizadores*

Se seleccionaron tres tamaños corporales de abejas para introducir a las mallas (Tabla A2), con el fin de evaluar la contribución de un grupo de polinizadores y no de una especie, debido a la baja abundancia de abejas nativas que encontramos visitando el palto. Los tamaños se seleccionaron de acuerdo a la distancia intertegular de las especies (ver.

Rodriguez et al. 2020). Todas las abejas introducidas en las mallas se colectaron en arboles de la variedad polinizante cercanos a los experimentos. A cada malla se le asignó un tratamiento de manera aleatoria al inicio de cada temporada para controlar el efecto malla. Para una mejor visualización los tratamientos evaluados se muestran en la Tabla A2.

### ***Colecta de frutos***

Las colectas se realizaron al año siguiente de cada temporada, debido a que el desarrollo de las paltas demora un año. Se contaron todos los frutos producidos de los árboles de la variedad comercial por tratamiento.

**Fig A1.** Experimentos de exclusión desarrollados. A) Vista lateral de uno de los tratamientos. B) Vista general de la ubicación del experimento.



**Fig A2.** Flores de palto (*Persea Americana*). A) Flor en apertura masculina con las anteras expuestas. B) Flor en apertura femenina con el estigma expuesto.





**Tabla A1.** Descripción general de los tratamientos de exclusión en cultivos de *P. americana*.

<b>Número de tratamiento</b>	<b>Tratamiento</b>	<b>Tamaño de abejas (ITD)</b>	<b>Var. árbol</b>
1, 2	Abejas grandes	3 mm - 5 mm	Hass y Edranol
3, 4	Abejas medianas	1,1 mm - 2,9mm	Hass y Edranol
5, 6	Abejas pequeñas	0.1 - 1 mm	Hass y Edranol
7, 8	<i>A. mellifera</i>		Hass y Edranol
9,10	Polinización cercana	Sin polinizadores	Hass-Hass
11	Abierto		Hass
12	Abierto		Hass

**Tabla A2.** GLM candidatos mejor apoyados ( $AICc < 2$ ) para la distancia a la vegetación natural y la especie de polinizador (abejas nativas y *A. mellifera*) sobre la tasa de visita a *P. americana*. Se proporcionan los coeficientes de regresión (Pseudo R<sup>2</sup>), además de los grados de libertad (df).

Modelo	df	Pseudo R <sup>2</sup>	logLik	AICc	delta	weight
d~Especie+Distancia	4	0.711	-58,121	125,5	0	0,604
d~Especie	3	0.67	-60,375	127,5	2	0,222
d~Especie*Distancia	5	0.712	-58,039	128	2,5	0,173

## Discusión General y Conclusiones

En el presente estudio se esperaba averiguar qué variables del hábitat explicaban mejor la diversidad taxonómica, rasgos funcionales y tasa de visita de las comunidades de abejas nativas y su relación con *A. mellifera*. Nuestros hallazgos indicaron que la calidad del hábitat para las abejas nativas fue una variable compuesta que incluyó la disponibilidad de recursos de floración y otras condiciones del hábitat (por ejemplo, variables biofísicas), pero que también covaría con la abundancia de abejas y además sugieren que tanto las abejas nativas como las abejas melíferas difieren en sus patrones de uso del hábitat en el paisaje, mientras que a niveles más finos exhiben segregación en el uso de los recursos florales.

Se evidenció la importancia de mantener los remanentes de coberturas boscosas a nivel de paisaje para fortalecer las interacciones planta-abeja nativa. Estudios respaldan la importancia de la movilidad de polinizadores desde coberturas naturales hacia los agroecosistemas (Blaauw & Isaacs 2014; Isbell 2017; Kremen 2018; Winfree 2018; Schöb, Brooker & Zuppinger-Dingley 2018). Se destaca aquí la importancia de la diversidad de abejas en la función de polinización (Wang *et al.* 2009), respaldando la calidad ambiental del bosque a nivel de paisaje para la mantención de abejas nativas.

Al estudiar la influencia que tiene el ingreso de las colmenas de *A. mellifera* en la polinización de la flora circundante a huertos de palto, como era de esperar las visitas de abejas a la flora circundante disminuyeron con la presencia de colmenas de *A. mellifera*.

En Chile, es común el uso de colmenas de *A. mellifera* para polinización de cultivos, sin embargo, su presencia afecta significativamente las interacciones de los ensambles de abejas en coberturas naturales, ya que éstas concentran ampliamente los recursos del paisaje, desplazando a las abejas nativas (González-Varo & Vilà 2017). Aquí, evidenciamos una disminución en la tasa de visitas de abejas nativas a los remanentes de flora nativa de huertos en los que se introducen una alta densidad de colmenas. Al usar colmenas de polinizadores manejados se deben considerar los atributos físicos del paisaje y con esto la capacidad de carga de los ecosistemas, determinando las densidades de polinizadores que puede soportar el ambiente, ya que un exceso de competidores podría causar la pérdida de especies de abejas nativas. Depender de un polinizador a futuro implica riesgos para nuestra seguridad alimentaria, por lo que generar estrategias para una coexistencia entre las diferentes especies de abejas es fundamental para la sustentabilidad de los agroecosistemas a nivel mundial.

Finalmente, se estimó cuán similares son las abejas nativas y *A. mellifera* en términos de eficiencia de polinización y rendimiento para huertos comerciales de palto, evidenciando que *A. mellifera* mostró una tasa de polinización más baja en comparación con los grupos de abejas nativas en huertos de palto. Sin embargo, *A. mellifera* visitó más flores de palto que las abejas nativas, en parte porque las colmenas se introducen masivamente en los cultivos para aumentar los rendimientos. El palto, al igual que otros frutales, necesita de la polinización, ésta aumenta la probabilidad de cuaja y disminuye el aborto floral (Ish-Am & Lahav 2011; Afik, Dag, & Shafir, 2006). Estudios realizados en este frutal registran diversas especies de polinizadores incluida *A. mellifera* como

visitantes florales (Can-Alonzo *et al.* 2005; Mulwa, Kahuthia-Gathu and Kasina 2019; Monzón *et al.* 2020). En este trabajo comprobamos que las abejas nativas están contribuyendo a la polinización del palto y que especies nativas como *R. mutabilis* y *C. seminitidus* abundantes en los cultivos de palto (Rodriguez *et al.* 2021), presentan una eficiencia relativamente alta de polinización. También registramos que la proximidad de los cultivos a la vegetación natural favorece la tasa de visita de abejas nativas y *A. mellifera*, lo que podría sugerir que hay una disminución gradual de polinizadores dentro de los agroecosistemas que estaría afectando el rendimiento de los monocultivos ya que algunas especies de abejas por ejemplo, están más asociadas a lugares de mayor cobertura arbórea (MacInnisa, Buddlea and Forrest 2020). Conservar áreas naturales en los huertos cercanas a los cultivos podría mitigar el déficit de polinización que afectan la producción agrícola en algunos lugares.

Al comparar el índice de servicio de polinización de *A. mellifera* con el de las abejas nativas, observamos que *A. mellifera* presenta un índice menor en palto comparado con otros grupos de abejas, lo que es contrasta con investigaciones que han demostrado que *A. mellifera*, más que ser eficiente a la hora de polinizar, tiene la ventaja de ser abundante en los cultivos agrícolas (Zhang *et al.* 2015; Eeraerts *et al.* 2019; Földesi *et al.* 2020).

En conclusión un manejo adecuado del paisaje ayuda a regular el descenso de la biodiversidad de abejas nativas, y al mismo tiempo, incrementar el número de polinizadores en los cultivos. El ingreso de colmenas a huertos frutales afecta la disponibilidad de recursos en el sistema y por ende la diversidad de abejas nativas. Es

importante mantener ensambles diversos polinizadores para estabilizar el servicio ecosistémico de polinización y evitar la redundancia en los ecosistemas, haciendo que cambios bruscos en el ambiente sean amortiguados, aumentando la seguridad alimentaria en un futuro (Oliver *et al.* 2015). Una de las dificultades con cultivos que dependen de polinización es la saturación de colmenas de *A. mellifera* ya que esto podría afectar el rendimiento, es por lo que nosotros proponemos el desarrollo y la implementación de estrategias sustentables del manejo de colmenas autogestionadas para polinización, lo que derivaría en un aumento del tamaño de poblaciones locales de abejas nativas que tienen un potencial como polinizadores. Un enfoque integrado del agroecosistema permitiría tomar mejor decisiones para aumentar la productividad de los cultivos, favoreciendo la sustentabilidad de los servicios ecosistémicos asociados a la agricultura.

## Bibliografía

- Afik, O., Dag, A., & Shafir, S. (2006). The effect of avocado (*Persea americana*) nectar composition on its attractiveness to honey bees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 37(3), 317–325. doi:10.1051/apido:2005064
- Aizen, M. A., Garibaldi, L. A., Cunningham, S. A., & Klein, A. M. (2009). How much does agriculture depend on pollinators? Lessons from long-term trends in crop production. *Annals of Botany*, 103(9), 1579–1588. doi:10.1093/aob/mcp076
- Aizen, M. A., & Harder, L. D. (2009). Report: The Global Stock of Domesticated Honeybees Is Growing Slower Than Agricultural Demand for Pollination. *Current Biology*, 19(11), 915–918. doi:10.1016/j.cub.2009.03.071
- Aizen, M. A., Aguiar, S., Biesmeijer, J. C., Garibaldi, L. A., Inouye, D. W., Jung, C., ... Seymour, C. L. (2019). Global agricultural productivity is threatened by increasing pollinator dependence without a parallel increase in crop diversification. *Global Change Biology*. doi:10.1111/gcb.14736
- Amare, M., Mariara, J., Oostendorp, R., & Pradhan, M. (2019). The impact of smallholder farmers' participation in avocado export markets on the labor market, farm yields, sales prices, and incomes in Kenya. *Land Use Policy*, 88, 104168. doi:10.1016/j.landusepol.2019.104168
- Baños, L., Torres, F., Tormos, J., Gayubo, S. F., & Asís, J. D. (2013). Comparison of two Mediterranean crop systems : Polycrop favours trap-nesting solitary bees over monocrop, 14, 255–262. doi:10.1016/j.baae.2012.12.008

- Blaauw, B. R., & Isaacs, R. (2014). Flower plantings increase wild bee abundance and the pollination services provided to a pollination-dependent crop. *Journal of Applied Ecology*, 51, 890–898. doi:10.1111/1365-2664.12257
- Can-Alonzo, C., Quezada-Euán, J. J. G., Xiu-Ancona, P., Moo-Valle, H., Valdovinos-Nunez, G. R., & Medina-Peralta, S. (2005). Pollination of “criollo” avocados (*Persea americana*) and the behaviour of associated bees in subtropical Mexico. *Journal of Apicultural Research*, 44(1), 3–8. doi:10.1080/00218839.2005.11101138
- Donkersley, P., Rhodes, G., Pickup, R. W., Jones, K. C., Power, E. F., Wright, G. A., & Wilson, K. (2017). Nutritional composition of honey bee food stores vary with floral composition. *Oecologia*, 185(4), 749–761. doi:10.1007/s00442-017-3968-3
- Dymond, K., Celis-Diez, J.L., Potts, S. G., Howlett, B. G., Willcox, B. K., & Garratt, M. P. D. (2021). The role of insect pollinators in avocado production: A global review. *Journal of Applied Entomology*. doi:10.1111/jen.12869
- Eeraerts, M., Vanderhaegen, R., Smagghe, G., & Meeus, I. (2019). Pollination efficiency and foraging behaviour of honey bees and non- Apis bees to sweet cherry. *Agricultural and Forest Entomology*. doi:10.1111/afe.12363
- Földesi, R., Howlett, B. G., Grass, I., & Batáry, P. (2020). Larger pollinators deposit more pollen on stigmas across multiple plant species – a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*. doi:10.1111/1365-2664.13798
- Ghazali, A., Asmah, S., Syafiq, M., Yahya, M. S., Aziz, N., Tan, L. P., Azhar, B.



- (2016). Effects of monoculture and polyculture farming in oil palm smallholdings on terrestrial arthropod diversity. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 19(2), 415– 421. doi:10.1016/j.aspen.2016.04.016
- Isbell, F., Adler, P. R., Eisenhauer, N., Fornara, D., Kimmel, K., Kremen, C., Polley, H. W. (2017). Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems, 871– 879. doi:10.1111/1365-2745.12789
- Ish-Am, G., & Lahav, E. (2011). Evidence for a major role of honeybees (*Apis mellifera*) rather than wind during avocado (*Persea americana* Mill.) pollination. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 86(6), 589–594. doi:10.1080/14620316.2011.11512808
- Kremen, C. (2018). The value of pollinator species diversity. *Science*, 359(6377), 741– 742. doi:10.1126/SCIENCE.AAR7614
- Lindström, S. A. M., Herbertsson, L., Rundlöf, M., Bommarco, R., & Smith, H. G. (2016). Experimental evidence that honeybees depress wild insect densities in a flowering crop. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1843), 20161641.
- Garibaldi, L. A., Steffan-dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., ... Carvalheiro, L. G. (2013). Set of Crops Regardless of Honeybee Abundance, 1608. doi:10.1126/science.1230200
- Garner, L., Ashworth, V., Clegg, M., & Lovatt, C. (2008). The impact of outcrossing on yields of “Hass” avocado. *Journal Amer.Soc.Hort.Sci*, 133(5): 648-652.
- Geldmann, J., & González-Varo, J. P. (2018). Conserving honey bees does not help

wildlife. *Science*, 359(6374), 392393. doi:10.1126/science.aar2269

- Geslin, B., Aizen, M. A., Garcia, N., Pereira, A., Vaissière, B. E., & Garibaldi, L. A. (2017). The impact of honey bee colony quality on crop yield and farmers profit in apples and pears. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 248, 153– 161. doi:10.1016/j.agee.2017.07.035
- González-Varo, J. P., & Vilà, M. (2017). Spillover of managed honeybees from mass-flowering crops into natural habitats. *Biological Conservation*, 212(June), 376–382. doi:10.1016/j.biocon.2017.06.018
- IPBES (2019). Summary for Policymakers of the Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn: IPBES.
- Isaacs, R., Williams, N., Ellis, J., Pitts-singer, T.L., Bommarco, R. & Vaughan, M. (2017). Integrated crop pollination: combining strategies to ensure stable and sustainable yields of pollination-dependent crops. *Basic and Applied Ecology*, 22, 44–60. doi: 10.1016/j.baae.2017.07.003
- Liu, R., Chen, D., Luo, S., Xu, S., Xu, H., Shi, X., & Zou, Y. (2020). Quantifying pollination efficiency of flower-visiting insects and its application in estimating pollination services for common buckwheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 301, 107011. doi:10.1016/j.agee.2020.107011
- MacInnis, G., Buddle, C. M., & Forrest, J. R. K. (2020). Small wild bee abundance declines with distance into strawberry crops regardless of field margin

- habitat. *Basic and Applied Ecology*. doi:10.1016/j.baae.2020.02.007
- Medel, R., Aizen, M., & Regino, Z. (Eds.). (2009). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal* (Primera ed). Santiago de Chile. doi:10.15713/ins.mmj.3
- Michener, C. D. 2007. *Bees of the World*. (M. Johns Hopkins University Press, Baltimore & USA., Eds.) (2007th ed.). Baltimore, United States Of America.
- Montero-castaño, A., Ortiz-Sánchez, F. J., & Vilà, M. (2016). Agriculture, Ecosystems and Environment Mass flowering crops in a patchy agricultural landscape can reduce bee abundance in adjacent shrublands, 223, 22–30. doi:10.1016/j.agee.2016.02.019
- Monzón, V. H., Avendaño-Soto, P., Araujo, R. O., Garrido, R., & Mesquita-Neto, J. N. (2020). Avocado crops as a floral resource for native bees of Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 93(1). doi:10.1186/s40693-020-00092-x
- Mulwa, J., Kahuthia-Gathu, R., & Kasina, M. (2019). Avocado (*Persea americana*) yield as influenced by pollinators in Murang'a County, Kenya. *J. Agri. Res. Adv.* 01(03):34-41.
- Oliver, T. H., Heard, M. S., Isaac, N.J. B., Roy, D. B., Procter, D., Eigenbrod, F., Bullock, J. M. (2015). Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(11), 673–684. doi:10.1016/j.tree.2015.08.009
- Rodríguez, S., Pérez- Giraldo, L. C., Vergara, P. M., Carvajal, M. A., & Alaniz, A. J.

- (2021). Native bees in Mediterranean semi-arid agroecosystems: Unravelling the effects of biophysical habitat, floral resource, and honeybees, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 307 (November 2020). doi:10.1016/j.agee.2020.107188
- Schöb, C., Brooker, R. W., & Zuppinger-Dingley, D. (2018). Evolution of facilitation requires diverse communities. *Nature Ecology & Evolution*. doi:10.1038/s41559-018-0623-2
- Sørensen, P. B., Strandberg, B., Bruus, M., Kjær, C., Larsen, S., Hansen, R. R., ... Strandberg, M. (2020). Modelling risk of competitive effects from honeybees on wild bees. *Ecological Indicators*, 118, 106749. doi:10.1016/j.ecolind.2020.106749
- Suana, A., Alves, A., & Luiz, A. (2019). The influence of the exotic *Apis mellifera* and the related migratory apiculture on the reproductive success of some Brazilian native plant species. *Journal of Arid Environments*, 164, 1–6. doi:10.1016/j.jaridenv.2019.02.001
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Osorio, S., & Bosch, J. (2016). Collateral effects of beekeeping: Impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic and Applied Ecology*, 17(3), 199–209. doi:10.1016/j.baae.2015.11.004
- Wang, X., Liu, H., Li, X., Song, Y., Chen, L., & Jin, L. (2009). Correlations between Environmental Factors and Wild Bee Behavior on Alfalfa (*Medicago sativa*) in Northwestern China. *Environ. Entomol.*, 38(5), 1480–1484.

doi:10.1603/022.038.0516

Winfree, R., Reilly, J. R., Bartomeus, I., Cariveau, D. P., Williams, N. M., & Gibbs, J. (2018). Species turnover promotes the importance of bee diversity for crop pollination at regional scales. *Science*, 359(6377), 791–793. doi:10.1126/science.aao2117

Zhang, H., Huang, J., Williams, P. H., Vaissière, B. E., Zhou, Z., Gai, Q., ... An, J. (2015). Managed Bumblebees Outperform Honeybees in Increasing Peach Fruit Set in China: Different Limiting Processes with Different Pollinators. *PLOS ONE*, 10(3), e0121143. doi:10.1371/journal.pone.012114

## **Financiamiento**

Mis estudios fueron financiados por: ANID-PFCHA/Doctorado Nacional 2016-21161525.

Este Proyecto fue financiado por: Fundación Fraunhofer Chile Research y Bayer Bee Care Center.