

Ecología Austral 33:693-707 Diciembre 2023 Asociación Argentina de Ecología https://doi.org/10.25260/EA.23.33.3.0.2180

Disponibilidad espacio-temporal de recursos melíferos en la Región Andino-Norpatagónica, Argentina

Grecia S. de Groot¹; Suyai Svampa²; Marcelo A. Aizen¹; Reto Schmucki³ & Carolina L. Morales^{1,⊠}

¹ Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medio Ambiente, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue). San Carlos de Bariloche, Argentina. ² Universidad Nacional de Río Negro. San Carlos de Bariloche, Argentina. ³ UK Centre for Ecology and Hydrology. Wallingford, UK.

Resumen. La apicultura en la Región Andino-Norpatagónica es una actividad productiva de pequeña escala, con gran potencial de desarrollo. Conocer la distribución espacio-temporal de las especies de plantas melíferas, que aportan a la nutrición de las colmenas de Apis mellifera, es esencial para planificar dicho desarrollo. Ásimismo, clasificar las comunidades vegetales en unidades de flora melífera puede ser una herramienta de manejo apícola y del paisaje, ya que permite determinar dónde y cuándo se encuentran disponibles los recursos florales. Realizamos una revisión bibliográfica exhaustiva de la distribución, por comunidad vegetal y momento de floración, de las especies de plantas melíferas en la Región Andino-Norpatagónica. Luego, caracterizamos la riqueza y la composición de especies melíferas en cada comunidad y, a partir de su similitud, identificamos unidades de flora melífera y sus curvas de floración. En total, identificamos 72 familias botánicas, 191 géneros y 254 especies melíferas (114 nativas y 140 exóticas). Las especies melíferas se distribuyeron en 20 comunidades vegetales, concentrando la mayor riqueza las unidades antrópica y árida. En general, la mayor riqueza de especies en flor ocurre entre noviembre y enero, con un pico de ~170 especies entre diciembre y enero. La mayor disponibilidad de recursos florales en áreas antrópicas sugiere que la actividad apícola podría acotarse a dichos ambientes, restringiendo la presión sobre ambientes naturales. Sin embargo, el número elevado de plantas exóticas que utiliza Apis mellifera evidencia la importancia de planificar y monitorear con cuidado la actividad apícola, registrando la ubicación de apiarios, el número de colmenas y sus efectos potenciales sobre los polinizadores nativos y la polinización de las especies de plantas melíferas.

[Palabras clave: Apis mellifera, néctar, polen, riqueza, plantas exóticas, apicultura sustentable]

Abstract. Spatiotemporal availability of melliferous resources in northwestern Argentine Patagonia. Beekeeping in northwestern Argentine Patagonia is a small-scale production with great potential for development. Knowledge of the spatial and temporal distribution of the foraging plants that contribute to the nutrition of Apis mellifera hives is essential to plan and support this development. Classification of plant communities into units of melliferous flora can be a helpful tool for beekeeping and landscape management, informing beekeepers where and when the floral resources are available. We review the distribution in plant communities and the flowering time of melliferous species found in north-western Argentine Patagonia. We then characterize the richness and composition of melliferous species in these communities and we identify melliferous flora units and their flowering curves (phenology) based on their similarity. We identified a total of 72 botanical families, 191 genera and 254 melliferous species (114 native and 140 exotic). Melliferous species were distributed across 20 plant communities, with the greatest richness in anthropogenic and arid units. In general, the greatest richness of flowering species occurs between November and January, with a peak of nearly 170 species flowering between December and January. The increased availability of floral resources in anthropogenic areas would suggest that we should promote the development of beekeeping in these areas and restrict the pressure on natural environments. However, the large number of exotic plant species used by Apis mellifera highlights the importance of carefully planning and monitoring beekeeping development, recording the location of apiaries and the number of hives, as well as the potential effects on native pollinators and pollination of melliferous plant species.

[Keywords: Apis mellifera, nectar, pollen, richness, exotic plant species, sustainable beekeeping]

Introducción

La abeja melífera (Apis mellifera L.) —un insecto eusocial supergeneralista, domesticado y cosmopolita – presenta en climas templadofríos un ciclo anual de desarrollo poblacional asociado a la estacionalidad y al alimento disponible (Doeke et al. 2015). Al final de la temporada estival, cuando las condiciones climáticas son adversas para forrajear y los recursos disminuyen, la colmena reduce casi por completo su actividad, consumiendo durante el invierno las reservas de miel y pan de polen acumuladas (Winston 1991). A medida que el fotoperíodo se extiende, la reina reinicia la ovipostura a una baja tasa diaria que se incrementa gradualmente hasta alcanzar un máximo coincidente con el pico de floración o 'flujo de néctar' (Seeley and Visscher 1985; Massaccesi 2002). Las colmenas más productivas son las que alcanzan una población suficientemente grande antes del pico de floración, lo cual les permite recolectar una cantidad mayor de recursos florales (i.e., polen o néctar) (Harbo 1986). De esta forma, tanto la supervivencia al invierno como el desarrollo poblacional y la productividad de una colmena están asociadas de manera directa a los recursos florales disponibles en su entorno a lo largo de la temporada de forrajeo. Por este motivo, conocer la distribución espacio-temporal de los recursos florales que consume la abeja melífera es esencial, a nivel productivo, y para lograr un manejo apícola sustentable.

Las abejas forrajeras recolectan polen y néctar de las flores, cuya composición y concentración de nutrientes es variable entre especies. El néctar, principal fuente de carbohidratos, es necesario para cubrir los requerimientos energéticos asociados al vuelo y a la regulación de la temperatura interna de la colmena. La concentración de azúcares varía entre plantas nectaríferas; puede oscilar, generalmente, entre 25 y 40%, aunque puede alcanzar valores extremos de 5 y 75% (Huang 2010). El polen, fuente principal de proteínas, lípidos, vitaminas y minerales, es el alimento fundamental para el desarrollo de nuevos individuos (Nicolson 2011). La cantidad de proteína en el polen varía entre 2.5 y 61% del peso seco según la especie (Roulston et al. 2000). El valor nutricional y la cantidad de polen consumido influyen sobre la producción de cría y la longevidad de las obreras (Brodschneider and Crailsheim 2010). Debido a la variabilidad nutricional y fenológica entre plantas, el acceso a recursos

florales diversos a lo largo de la temporada de forrajeo puede cubrir los requerimientos nutricionales de los individuos (Schmidt et al. 1987) y de la colmena en cada etapa de su desarrollo (Filipiak et al. 2017). Para ser potencialmente explotados en algún momento de la temporada productiva, dichos recursos deben encontrarse dentro del radio de forrajeo de las abejas. En consecuencia, la diversidad de alimento disponible para la abeja melífera tiene una dimensión espacial y otra temporal.

La composición y la riqueza de especies de plantas melíferas disponibles para las abejas depende de las comunidades vegetales o de los tipos de ambientes que componen el paisaje que rodea los apiarios (en adelante, con 'comunidad vegetal' se referirá tanto al tipo de vegetación como de ambiente). El radio promedio de forrajeo de *Apis mellifera* es 1.5 km desde la colmena, pudiendo llegar hasta 10 km de distancia en función de las características del entorno, el tipo de recurso floral buscado (i.e., néctar o polen) y el momento de la temporada (Beekman and Ratnieks 2000; Steffan-Dewenter and Kuhn 2003; Couvillon et al. 2015). En paisajes simplificados, la distancia promedio de vuelo en busca de polen es mayor que en paisajes heterogéneos, caracterizados por una mayor proporción de áreas seminaturales y campos de cultivo más pequeños (Beekman and Ratnieks 2000; Steffan-Dewenter and Kuhn 2003). Dado que muchas especies de plantas están presentes en más de un tipo de ambiente, aquellas comunidades vegetales con similitudes en su flora melífera podrían cumplir una función similar como proveedoras de alimento para las abejas. El agrupamiento de dichas comunidades vegetales similares en unidades funcionales del paisaje (i.e., unidades de flora melífera) puede ser una herramienta de manejo útil al permitir evaluar y predecir de manera más sencilla la disponibilidad espacial de recursos florales en paisajes heterogéneos.

A su vez, la disponibilidad de alimento depende del momento y de la duración de la floración de cada especie melífera (i.e., fenología de floración), dando lugar a variaciones temporales en la oferta de recursos florales (Ogilvie and Forrest 2017). Se ha sugerido que la complementación de nicho determinada por las diferencias en la fenología de floración o en la variación en el valor nutricional de los recursos florales cumple un rol relevante en el crecimiento poblacional de las abejas (Blüthgen and

Klein 2011). Asimismo, la estructura del paisaje y las actividades humanas afectan la distribución temporal y espacial de dichos recursos. Paisajes con poca diversidad de comunidades vegetales, como las áreas donde se desarrolla agricultura extensiva, presentan una oferta muy abundante de un único recurso alimenticio, en general, durante un breve lapso, entre largos períodos de escasez de alimento. Esta alternancia tan marcada en la disponibilidad de recursos afecta la supervivencia de las colmenas y su productividad (Requier et al. 2017; de Groot et al. 2021). Por el contrario, paisajes con comunidades vegetales diversas pueden proveer recursos florales en forma continua durante la temporada de actividad de la abeja melífera (Danner et al. 2016). Además, existen evidencias del comportamiento de aprendizaje y generalización (i.e., asociación de recursos florales similares) de las abejas a partir de percepciones visuales, olfativas y gustativas (Pietrantuono et al. 2019). Por lo tanto, el conocimiento del período de floración de cada especie melífera y de las curvas de floración de las distintas comunidades vegetales es fundamental para comprender el comportamiento de forrajeo de las abejas y poder identificar los períodos de escasez y abundancia de alimento.

En la Argentina, uno de los principales países productores y exportadores de miel a nivel mundial (FAOSTAT 2022), la apicultura se desarrolla en 13 provincias fitogeográficas (MAGyP 2022; Cabrera 1971). El centroeste del país, dominado por la provincia fitogeográfica pampeana, es históricamente la región más productiva y con mayor desarrollo tecnológico; concentra 67% de los productores y 80% de las colmenas de todo el país (RENAPA 2022; ver también de Groot et al. 2021). Sin embargo, en los últimos años, regiones extra-pampeanas (e.g., el Norte Grande Argentino, Cuyo y el norte de la Patagonia) se desarrollaron considerablemente (Bedascarrasbure 2011) a partir de valorar su flora melífera y por la presencia de ambientes 'más saludables' para las abejas, como los que preservan una mayor proporción de hábitats naturales y con menor exposición a pesticidas (ver, sin embargo, Bogo et al. 2023).

En particular, en la Región Andino-Norpatagónica, la apicultura de pequeña escala es una actividad en desarrollo creciente (Bedascarrasbure 2011; Baquero et al. 2013), asociada a la vegetación de las provincias fitogeográficas Subantártica y Patagónica (Cabrera 1971). El clima determina un período productivo concentrado entre septiembre y febrero, abarcando en su mayoría la estación seca. Sin embargo, la región se caracteriza por inviernos largos, fríos y lluviosos. En este contexto, el acceso a recursos florales diversos y abundantes es un requisito para que las colmenas se desarrollen durante la temporada y produzcan excedentes de miel tanto para ser cosechados como para ser acumulados como reservas por las abejas, de forma tal que las colmenas puedan sobrevivir al invierno.

Trabajos previos caracterizaron los recursos florales que utiliza A. mellifera en la región, a partir de identificar los granos de polen presentes en las mieles (Forcone et al. 2005; Forcone and Muñoz 2009; Aloisi et al. 2013; Patrignani et al. 2018) y de estudios ecológicos y botánicos en los que se registraron a campo las especies vegetales visitadas en busca de polen o néctar (e.g., Forcone and Kutschker 2006). En este trabajo profundizamos dicho conocimiento analizando la disponibilidad espacial y temporal de recursos melíferos en la región. En particular, realizamos una revisión bibliográfica exhaustiva de registros de ocurrencia y momento de floración de las especies de plantas utilizadas por *Apis mellifera* como fuente de alimento, con el objetivo de 1) caracterizar las comunidades vegetales presentes en la Región Andino-Norpatagónica según la riqueza, el origen (i.e., nativas y exóticas) y la composición de especies de plantas melíferas; 2) identificar unidades de flora melífera a partir del agrupamiento de comunidades vegetales similares en su composición de especies melíferas, y 3) describir la oferta de especies melíferas nativas y exóticas, en general y por unidad de flora melífera, a lo largo de la temporada de actividad apícola, a partir de la fenología de floración individual de cada especie. Este trabajo brindará una herramienta para caracterizar el paisaje y estimar la distribución espacial y temporal de potenciales recursos florales para la alimentación de la abeja melífera en la región.

Materiales y Métodos

Área de estudio

La Región Andino-Norpatagónica argentina está ubicada entre ~39° y ~45° latitud sur, al oeste de las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut (Kahle and Wickham 2013) (Figura 1). En su extremo occidental, la cordillera de los Andes forma un límite natural con Chile.

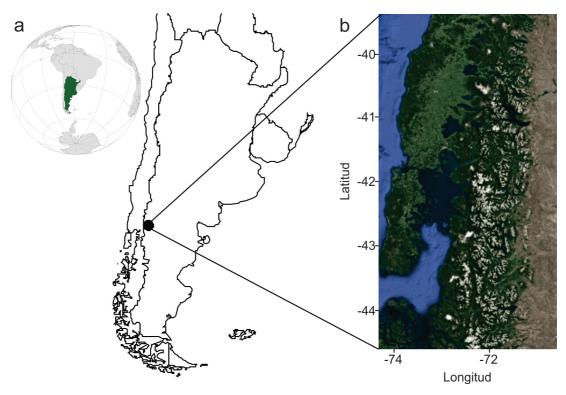


Figura 1. a) Región Andino-Norpatagónica, Argentina, y referencia global. b) Imagen satelital de la región donde se aprecia el gradiente de vegetación oeste-este a través del gradiente de coloración verde oscuro-marrón que caracterizan la transición bosque-estepa a escala regional.

Figure 1. a) North-western Patagonia, Argentina, and global reference. b) Satellite image of the region where the west-east vegetation gradient can be seen through the dark green-brown color gradient that characterizes the forest-steppe transition on a regional scale.

El clima es templado-frío y, dada la escasa altura del cordón montañoso en esta latitud (en general, por debajo de 3500 m s. n. m.), la región recibe la influencia del anticiclón del Pacífico Sur, con el 70% de las precipitaciones concentradas entre abril y octubre. Esto determina un gradiente marcado oeste-este de reducción de precipitaciones en un limitado espacio geográfico (~60 km), desde 4000 mm anuales en los faldeos orientales de los Andes hasta 600 mm en la Estepa Patagónica argentina (Hijmans et al. 2005).

La vegetación corresponde a las provincias fitogeográficas Subantártica (hacia el oeste, caracterizada por la presencia de bosques, con ingresiones de selva valdiviana), Patagónica (hacia el este, caracterizada por estepas de arbustos y herbáceas) y Altoandina (en las altas cumbres) (Cabrera 1971). En las laderas de las montañas occidentales, entre 1000 y 1200 m s. n. m., se desarrollan bosques de coihue (*Nothofagus dombeyi*), como especie dominante del distrito valdiviano, asociado en ocasiones a ulmos (*Eucryphia cordifolia*) y alerces (*Fitzroya cupressoides*) (Cabrera 1971).

Asimismo, puede formar amplios ecotonos con especies típicas del bosque caducifolio como el ñire (Nothofagus antarctica) o la lenga (Nothofagus pumilio) (Ezcurra et al. 2014). En el límite oriental de la provincia subantártica predominan especies del género Nothofagus, como el ñire y la lenga, junto al ciprés de la cordillera (Austrocedrus chilensis). Hacia el este del bosque de ciprés, y a menores altitudes, se encuentran matorrales de radal (Lomatia hirsuta) y maitén (Maytenus boaria), este último frecuentemente asociado con laura (Schinus patagonicus), ñire, palo piche (Fabiana imbricata), retamo (Diostea juncea) y chacay (Discaria trinervis) (Cabrera 1971). El estrato arbustivo está formado principalmente por la caña colihue (*Chusquea culeou*). En las costas de los lagos son comunes los bosques de mirtáceas dominados por el arrayán (Luma apiculata) y la pitra (Myrceugenia exsucca). El descenso brusco de las precipitaciones hacia el este genera un ecotono caracterizado por la cercanía en el espacio de comunidades vegetales típicas de las provincias fitogeográficas Subantártica y Patagónica (Kitzberger 2012). En la Estepa Patagónica son muy abundantes las especies en cojín como el neneo (Azorella prolifera) o Brachyclados caespitosus, junto a otras especies abundantes como Senecio filaginoides, Mulguraea tridens y Nassauvia glomerulosa (Cabrera 1971; Jobbágy et al. 1996). Habitan la región comunidades edáficas asociadas a las napas de agua conocidas como mallines, cuya vegetación es sobre todo herbácea.

La Región Andino-Norpatagónica tiene una población de ~300000 habitantes distribuidos en áreas urbanas y parajes rurales (UNESCO 2020), lo que determina la presencia de áreas sometidas a distintos usos del suelo inmersas en una matriz natural. En 2007 la región fue designada como Reserva de Biósfera por UNESCO, abarcando una superficie de ~23200 km² que incluye cinco parques nacionales y numerosas reservas provinciales y municipales (UNESCO 2020; Reserva de Biósfera Andino-Norpatagónica). Las actividades agropecuarias predominantes son la ganadería, la explotación forestal de especies exóticas (e.g., Pinus ponderosa, P. contorta, P. radiata, Pseudotsuga menziesii) y en menor medida nativas (N. antarctica, N. pumilio y A. chilensis), y los cultivos frutales en la Comarca Andina del paralelo 42° (Baquero et al. 2013), donde se cultivan frutas finas como la frambuesa, con 50% de la superficie cultivada (Gómez Riera et al. 2014). La apicultura se desarrolla a pequeña escala (5-10 colmenas por apiario), en general, sin trashumancia (i.e., sin traslado de colmenas en función de la oferta floral, sobre todo de cultivos), y la producción abastece el mercado local (Baquero et al. 2013). Los productos comercializables derivados de la colmena son valorados por sus características organolépticas distintivas y por el entorno natural en el que se producen (Patrignani et al. 2018).

Especies de plantas melíferas de la Región Andino-Norpatagónica

Para conocer las especies vegetales que utiliza *Apis mellifera* como fuente de néctar o polen, realizamos una revisión bibliográfica exhaustiva de la flora melífera de la región. Usamos Google Scholar® como motor de búsqueda, con las palabras clave "*Apis mellifera* AND honey OR miel OR pollen OR polen AND botanical origin AND Chubut OR Río Negro OR Neuquén AND Patagonia AND Argentina". Evaluamos los títulos y, en algunos casos, los resúmenes de los 89 resultados, y seleccionamos 10 trabajos científicos con información relevante; además, incorporamos otras seis fuentes previamente conocidas (ver

criterios y listado de fuentes en Material Suplementario 1 y en de Groot et al. 2023). En la revisión, incluimos las referencias sobre el noroeste de Santa Cruz, ya que constituye el límite austral de la actividad apícola en la región andina argentina, y su vegetación nativa se corresponde con la zona de transición entre las provincias fitogeográficas Subantártica y Patagónica (Forcone et al. 2009), abordada en este estudio. Se consideraron como especies de plantas melíferas solo aquellas en las que fue registrada la interacción directa (observación de forrajeo o 'pecoreo' de polen y/o nectar) o indirecta (presencia de granos de polen en mieles y polen corbicular) con Apis mellifera. Cada especie mencionada en las fuentes fue clasificada según su origen (nativa o exótica), hábito (herbácea, arbustiva o arbórea) (Flora Argentina 2022; POWO 2022) y tipo de recurso floral que ofrece (néctar o polen). A partir del listado de especies obtenido realizamos una nueva búsqueda bibliográfica para conocer en qué comunidad/es vegetal/es fue registrada cada especie (ver Disponibilidad espacial), y su fenología de floración (ver Disponibilidad temporal).

Disponibilidad espacial

Registramos la ocurrencia de cada especie melífera en cada tipo de vegetación (e.g., bosque de coihue, matorral) o de ambiente (e.g., área urbana, cultivo) de la región a partir de guías, catálogos, publicaciones científicas y de divulgación sobre flora local (ver criterios y listado de fuentes en Material Suplementario 1 y en de Groot et al. 2023). Categorizamos las referencias cualitativas y descripciones encontradas, asignando valores cuantitativos a la probabilidad de ocurrencia de cada especie en cada comunidad según cada cita (Material Suplementario 1-Tabla S1). No incluimos las categorías 'bosques' sensu lato y 'terrenos alterados' —citadas en las fuentes consultadas —, ya que constituyen grupos ambiguos. Asimismo, conservamos las referencias de Chile, dado que aportan a la comprensión de los ensambles de especies vegetales en los bosques templados de la Patagonia. En la base de datos generada, cada fila constituyó una observación independiente de cada especie por fuente bibliográfica, pudiendo aparecer cada especie en más de una fila.

Calculamos para cada especie la sumatoria de la probabilidad de ocurrencia de cada cita en cada comunidad vegetal, bajo la premisa de que la cantidad de veces que una especie es citada en una comunidad es un indicador cuantitativo de la asociación entre la especie y la comunidad. Este indicador presenta un sesgo para especies y ambientes poco citados; sin embargo, constituye una aproximación útil para caracterizar las comunidades vegetales de la región en relación con su composición de especies melíferas (ver Unidades de flora melífera). En la matriz resultante, cada fila representó una especie y cada columna una comunidad vegetal (Material Suplementario 2)

Especies melíferas por comunidad. Calculamos la riqueza de especies melíferas nativas, exóticas y totales por comunidad vegetal transformando la tabla del Material Suplementario 2 a valores de presencia (1) o ausencia (0). Luego, calculamos la riqueza total como la sumatoria de especies por comunidad, y también la riqueza de especies nativas y exóticas. A partir de los valores absolutos de riqueza, calculamos la proporción de especies melíferas nativas y exóticas respecto al total por comunidad.

<u>Unidades de flora melífera</u>. Realizamos un análisis de agrupamiento para determinar si las similitudes en términos de composición de especies melíferas entre comunidades vegetales permiten identificar grupos de comunidades como una unidad de flora melífera desde el punto de vista de la provisión de recursos melíferos. Utilizamos la matriz traspuesta de Material Suplementario 2 para calcular la matriz de distancia entre comunidades, utilizando el índice asimétrico de Bray-Curtis. Para agruparlas utilizamos el método de ligamiento de mínima varianza de Ward, del paquete vegan (Oksanen et al. 2022), y calculamos la similitud promedio de la matriz para utilizar como criterio de corte cuantitativo.

Disponibilidad temporal

A partir de los recursos bibliográficos de flora local —publicados entre 1974 y 2021— registramos el momento de floración de cada especie con una resolución temporal quincenal (Material Suplementario 1; de Groot et al. 2023) acotada al rango de mayor actividad de *Apis mellifera* en la región, entre el 1 de agosto y el 15 de abril. En la base de datos, cada fila constituyó una observación independiente de cada especie, pudiendo cada especie aparecer en más de una fila, cada columna una quincena, y el valor en cada celda representó la fenología como variable

dicotómica (estado vegetativo=0; floración=1). En este caso, excluimos las referencias de las especies melíferas en Chile, ya que pueden presentar variaciones fenológicas notables respecto a la región estudiada. Considerando que los datos provienen de una región con amplia variabilidad latitudinal y altitudinal, originando variaciones fenológicas considerables, adoptamos un criterio conservador y resumimos la información de cada especie como la suma de citas para cada quincena (Material Suplementario 3). A partir de los datos transformados como variable dicotómica, graficamos curvas de floración para conocer el número de especies nativas, exóticas y totales en flor en cada momento de la temporada. Asimismo, graficamos curvas de floración para cada unidad de flora melífera con el objetivo de caracterizarlas en términos de la riqueza de fuentes de alimento para la abeja melífera a lo largo de la temporada apícola. Todos los datos fueron procesados y analizados con R versión 4.2.0 (R Core Team 2022).

Resultados

Especies de plantas melíferas de la Región Andino-Norpatagónica

A partir de la revisión bibliográfica de 16 publicaciones, en la Región Andino-Norpatagónica registramos un total de 72 familias, 191 géneros (en algunos casos, los especímenes fueron determinados hasta dichos niveles taxonómicos) y 254 especies de plantas melíferas, siendo 114 nativas y 140 exóticas (χ^2 =2.66; GL=1; P=0.1). Las familias con mayor número de especies melíferas totales fueron Asteraceae (39), Rosaceae (31) y Fabaceae (26) (Material Suplementario 1-Figura S1). Las 114 especies nativas representaron 81 géneros comprendidos en 45 familias, con hábitos mayormente leñosos (16 árboles, 50 arbustos y 48 hierbas). Las 140 especies exóticas representaron 98 géneros pertenecientes a 34 familias, con predominancia de herbáceas (46 árboles, 15 arbustos y 79 hierbas). Entre las nativas más citadas encontramos sobre todo especies leñosas, como las arbóreas Lomatia hirsuta (radal), Embothrium coccineum (notro), Aristotelia chilensis (maqui); los arbustos A. prolifera (neneo), Buddleja globosa (pañil), Fabiana imbricata (palo piche), y las herbáceas Phacelia secunda (facelia), Quinchamalium chilense (quinchamalí) y Alstroemeria aurea (amancay). Las especies exóticas más citadas fueron en su mayoría herbáceas; entre ellas,

T. pratense (trébol rojo), Cichorium intybus (achicoria) y Cirsium vulgare (cardo negro); también las arbustivas Cytisus scoparius (retama), Ulex europaeus (tojo) y Rosa rubiginosa (rosa mosqueta), y las arbóreas Sambucus nigra (sauco), Prunus avium (cerezo) y Betula pendula (abedul). Del total de especies melíferas relevadas, encontramos información disponible sobre el tipo de recurso floral que ofrecen 68 especies nativas y 119 exóticas. Entre las especies nativas, 30 son nectaríferas, 20 poliníferas y 18 néctar-poliníferas, mientras que entre las especies exóticas, 61 son nectaríferas, 36 poliníferas y 22 néctarpoliníferas, sin evidencia de diferencias en la proporción del tipo de recurso ofrecido entre nativas y exóticas (χ^2 =1.75, GL=2, P=0.42).

Disponibilidad espacial

Especies melíferas por comunidad. Del listado total de 254 especies melíferas de la región, encontramos información de la ocu rrencia de 205 de ellas (99 especies nativas pertenecientes a 41 familias, y 106 especies exóticas pertenecientes a 32 familias) en 20 comunidades vegetales (Material Suplementario 2, Figura 2). La riqueza media por comunidad fue de 45 especies melíferas (rango=7-129). Las comunidades con mayor riqueza fueron la Estepa Patagónica, el área urbana y la ve getación riparia (98, 97 y 72 especies, respectivamente), mientras que las comunidades con

menor riqueza melífera fueron las turberas y arboledas o cortinas forestales (7 y 8 especies, respectivamente) (Figura 2a). Las comunidades vegetales de origen antrópico o transformadas por los usos del suelo presentaron una mayor proporción de especies exóticas, como arboledas (χ^2 =8; GL=1; P=0.005), cultivos $(\chi^2=37.2; GL=1; P<0.001)$, banquinas $(\chi^2=24.4;$ GL=1; P<0.001), áreas urbanas (χ^2 =26.8; GL=1; P<0.001) y pasturas (χ^2 =7.3; GL=1; P=0.007) (Figura 2b). Por el contrario, identificamos una mayor proporción de especies nativas en comunidades vegetales naturales o con poca intervención antrópica como turberas ($\chi^2=7$; GL=1; P=0.008), el ecotono bosque-estepa $(\chi^2=16.7; GL=1; P<0.001)$, las estepas altoandina (χ^2 =9.3; GL=1; P=0.002) y patagónica $(\chi^2=14.7; GL=1; P<0.001)$, el matorral $(\chi^2=24.1;$ GL=1; P<0.001) y los distintos tipos de bosques (lenga: χ^2 =16.9; GL=1; P<0.001; coihue: χ^2 =15.1; GL=1; P<0.001; ciprés: χ^2 =10; GL=1; P=0.002; mixto: χ^2 =12.6; GL=1; P<0.001) (Figura 2b).

Unidades de flora melífera. El agrupamiento de las 20 comunidades vegetales reportadas en la bibliografía en función de las especies melíferas compartidas arrojó nueve unidades de flora melífera (Figura 3, Material Suplementario 1-Tabla S4). Asignamos nomenclaturas a las seis unidades conformadas por dos o más comunidades vegetales según características ambientales o usos del suelo en común entre las comunidades que las

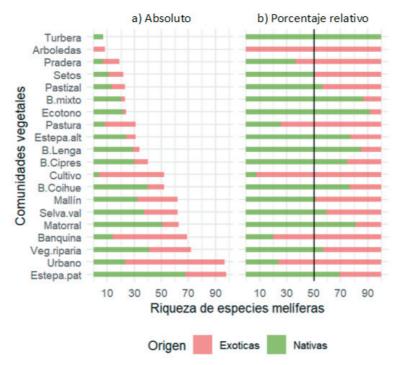


Figura 2. Riqueza (N) de especies de plantas melíferas en la Región Andino-Norpatagónica por comunidad vegetal/ambiente, en base a la literatura. a) Valores absolutos de riqueza de especies nativas (verde) y exóticas (rojo) y b) valores relativos porcentuales. Las comunidades vegetales transformadas por los usos del suelo presentaron mayor número de especies exóticas en relación con las especies nativas.

Figure 2. Richness (N) of melliferous plant species in northwestern Argentine Patagonia by plant community/environment, based on literature. a) Absolute values of native (green) and exotic (red) species richness and b) Relative percentage values. Plant communities transformed by land use presented a greater number of exotic species in relation to native species.

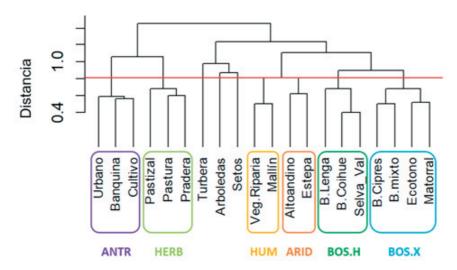


Figura 3. Unidades de flora melífera de la Región Andino-Norpatagónica. Análisis de agrupamiento jerárquico de las comunidades vegetales en función de un indicador de ocurrencia de especies de plantas melíferas, calculado como la sumatoria de la probabilidad de ocurrencia asignada según cada cita de la revisión bibliográfica a cada especie en cada comunidad vegetal. La línea roja representa la línea de corte (distancia de Bray-Curtis=0.8) para definir si las comunidades vegetales son similares o no, calculada como el valor promedio de la matriz de similitud. ANTR: antrópica. HERB: herbácea. HUM: húmeda. ARID: árida. BOS.H: bosque húmedo. BOS.X: bosque xérico. ARB: arboleda. SETOS: setos. TURB: turbera.

Figure 3. Units of melliferous flora in north-western Argentine Patagonia. Analysis of hierarchical grouping of plant communities based on an indicator of occurrence of melliferous plant species, calculated as the sum of the probability of occurrence assigned according to each citation from literature review to each species in each plant community. Red line represents the cutting line (Bray-Curtis distance=0.8) to define whether the plant communities are similar or not, calculated as the average value of the similarity matrix. ANTR: anthropic. HERB: herbaceous. HUM: humid. ARID: arid. BOS.H: humid forest. BOS.X: xeric forest. ARB: grove. SETOS: hedges. TURB: peat bog.

integran, mientras que las tres unidades restantes estuvieron representadas por una comunidad cada una (Figura 3, Tabla 1). Con excepción del pastizal, las comunidades vegetales incluidas en las unidades antrópica y herbácea presentaron mayor proporción de especies melíferas exóticas, mientras que las comunidades comprendidas en las unidades de flora melífera húmeda, árida y de bosques húmedos y xéricos presentaron mayor proporción de especies nativas. Las especies melíferas presentes en todas las unidades fueron las nativas *L. hirsuta*, *S. patagonicus*, *N.* antarctica, B. microphylla, M. boaria, D. chacaye, *Gaultheria mucronata* y las exóticas *T. repens, T.* officinale, Plantago lanceolata, R. acetosella, Rosa rubiginosa, C. scoparius y Salix fragilis.

En la unidad antrópica encontramos la mayor riqueza de especies utilizadas por A. mellifera como fuente de néctar y polen (Tabla 1). Son comunes especies leñosas de los géneros Prunus, Malus y Rubus, y especies herbáceas como Cichorium intybus, Cirsium vulgare, Brassica rapa, R. acetosella, Erodium cicutarium, Melilotus albus, Achillea millefolium y Vicia sativa, entre otras. Las unidades húmeda, árida y de bosques húmedos y

xéricos presentaron riquezas similares de especies nectaríferas (rango=22-32), poliníferas (rango=20-28) y néctar-poliníferas (rango=20-22) (Tabla 1). En la unidad árida encontramos especies nativas como A. prolifera, Q. chilense y P. secunda; en la unidad húmeda, nativas arbóreas como las mirtáceas Luma apiculata, Amomyrtus luma y Myrceugenia exsucca, y herbáceas exóticas como Convolvulus arvensis, T. repens y L. polyphyllus. La unidad de bosque húmedo presentó especies como E. coccineum, A. aurea, N. dombeyi, N. antarctica y R. magellanicum, mientras que la unidad de bosque xérico, que agrupa la mayor cantidad de comunidades vegetales, presentó especies como Austrocedrus chilensis, F. imbricata, D. juncea o Aristotelia chilensis, entre otras. La unidad herbácea presentó especies exóticas como R. acetosella, E. cicutarium, H. radicata, H. perforatum, y nativas como Eryngium paniculatum o especies del género Acaena, con mayor riqueza de especies poliníferas. Las unidades restantes, caracterizadas por especies leñosas, presentaron similar riqueza de especies nectaríferas y poliníferas en cada caso (ver Tabla 1). La unidad de setos presentó especies como L. hirsuta, Aristotelia chilensis, C. scoparius, B. microphylla, M. boaria o S.

Tabla 1. Hábitos y recursos melíferos de las especies de plantas presentes en las unidades de flora melífera de la Región Andino-Norpatagónica.

Table 1. Habits and melliferous resources of plant species present in melliferous flora units of north-western

	Antrópica	Herbácea	Húmeda	Árida	Bosque húmedo	Bosque xérico	Arboleda	Setos	Turbera
Código	ANTR	HERB	HUM	ARID	BOS.H	BOS.X	ARB	SETOS	TURB
Número total de especies melíferas	125	49	93	101	80	78	8	22	7
Hábito									
Árboles	52	4	27	11	21	18	8	11	1
Arbustos y subarbustos	19	11	25	34	29	34	0	10	6
Hierbas	54	34	41	56	30	26	0	1	0
Recurso melífero									
Nectaríferas	52	15	32	28	27	22	2	8	2
Poliníferas	36	19	28	25	20	20	3	8	2
Néctar-poliníferas	24	11	20	22	21	21	2	5	2
Desconocido	13	4	13	26	15	15	1	1	1

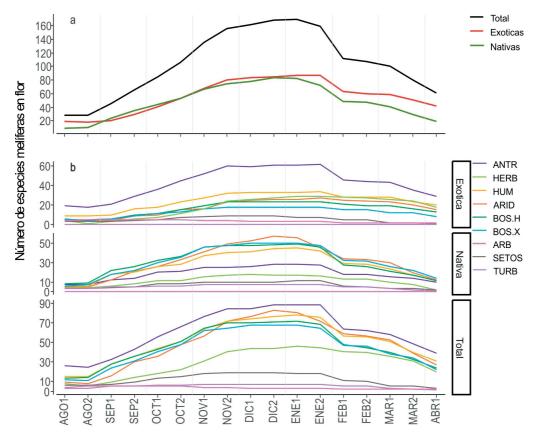


Figura 4. Curvas de floración de especies melíferas nativas, exóticas y totales de la Región Andino-Norpatagónica a) consideradas en conjunto, y b) por unidad de flora melífera. El período relevado quincenalmente abarca desde el 1 de agosto hasta el 15 de abril. Notar las diferencias de escala en el eje vertical de cada gráfico. Ver nomenclatura en Tabla 1.

Figure 4. Flowering curves of native, exotic and total melliferous species of North-western Argentine Patagonia a) considered as a whole, and b) by unit of melliferous flora. The period surveyed fortnightly covers from August 1 to April 15. Note the scale differences on the vertical axis of each graph. See nomenclature in Table 1.

nigra, mientras que la unidad de arboledas la integraron principalmente salicáceas exóticas de los géneros *Populus* y *Salix*, y la unidad de turberas presentó nativas como *Escallonia virgata*, *G. mucronata* y especies del género *Berberis*.

Disponibilidad temporal

Encontramos información respecto a la fenología de floración de 203 de las 254 especies melíferas de la región; en particular, de 90 especies nativas de 36 familias y 113 exóticas de 31 familias (Material Suplementario 3). Durante el mes de agosto se reportaron 28 especies melíferas en floración, aumentando gradualmente desde principios de septiembre, con 45 especies, hacia finales de noviembre, con 155 especies en flor (Figura 4a). Entre fines de noviembre y principios de enero encontramos la mayor riqueza de especies melíferas en floración, en coincidencia con la primavera tardía y el verano temprano, alcanzando el pico de floración durante la segunda quincena de diciembre y primera quincena de enero, con 168 y 169 especies, respectivamente. A partir de la segunda quincena de enero, dicha riqueza comienza a disminuir para permanecer en un promedio de 106 especies en flor hasta la primera quincena de marzo, coincidente con el final del verano. En el inicio del otoño, el número de especies melíferas en flor fue de 80 para el fin de marzo y 61 para el principio de abril. Las curvas de floración de especies melíferas nativas y exóticas exhibieron patrones similares a lo largo del tiempo, aunque el número de especies exóticas en flor fue mayor en casi todo el período evaluado, excepto durante septiembre y principios de octubre (Figura 4a).

Según las curvas de floración por unidad de flora melífera, en la mayoría de los casos, los picos de floración fueron entre mediados de primavera y mediados de verano (Figura 4b). No obstante, la unidad de arboledas tuvo su pico de floración al final del invierno y al principio de la primavera, y en la unidad herbácea, el período de mayor riqueza de especies en flor se extendió hasta el final del verano. Durante el pico de floración general, la mayor oferta de especies nativas en flor la presentaron las unidades húmeda, árida y de bosques húmedos y xéricos, mientras que la unidad antrópica tuvo la mayor riqueza de exóticas, casi duplicando a otras unidades (Figura 4b).

Discusión

La Región Andino-Norpatagónica alberga >1000 especies de plantas vasculares, con ~75% de especies nativas y ~25% de especies exóticas (Ezcurra and Brion 2005). En esta revisión registramos que Apis mellifera utiliza >250 de esas especies como fuente de alimento, con una ligera tendencia a usar más especies exóticas (55%) que nativas (45%). Las familias más representadas fueron Asteraceae, Rosaceae y Fabaceae, en concordancia con estudios previos locales (Forcone and Kutschker 2006; Forcone and Muñoz 2009; Forcone et al. 2013), del país (Gurini and Basilio 1995; Naab et al. 2007) y de otras regiones del mundo, ya que se encuentran entre las familias de angiospermas más diversas y con numerosas especies melíferas (Filipiak et al. 2022). El enfoque de comunidades, que abarcó tanto el tipo de ve getación como de ambiente, permitió identificar la riqueza potencial de recursos melíferos disponibles en el espacio y en el tiempo, lo cual incorpora una nueva perspectiva para planificar la apicultura en una región con grandes extensiones de áreas protegidas entremezcladas con áreas sometidas a múltiples usos del suelo.

A partir del relevamiento es destacable no solo que la abeja melífera utiliza una fracción reducida de la flora disponible -como fue demostrado previamente (Andrada 2003 y citas allí)—, sino que, a pesar de ser un polinizador generalista, existe una tendencia hacia un mayor uso de especies exóticas. Esto podría deberse a una preferencia de A. mellifera por especies exóticas o a la mayor disponibilidad de dichas especies en los sitios donde se desarrolla apicultura en la región. Los hallazgos de Morales y Aizen (2002), quienes evalua ron interacciones planta-polinizador en los bosques templados de la región (donde los polinizadores exóticos fueron mayormente asociados a especies de plantas exóticas) son consistentes con la primera hipótesis. Sin embargo, en otras regiones del país como las provincias fitogeográficas Espinal, Monte o Chaqueña, las especies melíferas nativas representan entre 75 y 91.5% de la flora melífera disponible (Salgado et al. 2014; Naab and Tamane 2007; Andrada 2003; pero ver Naab et al. 2001). Forcone y Muñoz (2009), en sus estudios sobre flora melífera local, atribuyeron el mayor uso de Apis mellifera a la prevalencia de recursos adventicios en áreas urbanas, periurbanas y agrícolas, donde por lo general se realiza la actividad apícola. Estos antecedentes y los

resultados aquí presentados sugieren que los usos del suelo y la composición del paisaje a escala local y regional condicionan la alimentación de la abeja.

La riqueza de especies melíferas por comunidad vegetal y sus solapamientos, junto con la heterogeneidad del paisaje local, sugieren que la abeja melífera dispone espacialmente de recursos florales variados durante la temporada. Los valles agrícolo-ganaderos con relictos de ambientes naturales y poblados rurales o localidades, junto con las comunidades vegetales naturales que se desarrollan en gradientes de precipitación y altitud y se entremezclan en ecotonos (Kitzberger 2012), forman una matriz heterogénea, incluso en áreas reducidas (Queimaliños et al. 2019). Forcone (2008) reportó que 53% de las mieles analizadas de la región resultaron ser multiflorales, lo cual podría estar asociado a la presencia de múltiples recursos melíferos en las cercanías de los apiarios. Sin embargo, Aizen et al. (2002) no registraron la presencia de la abeja de la miel en los bosques de N. dombeyi, a pesar de ser la comunidad característica de los bosques templados de la región andina y de presentar más de 50 especies melíferas (Figura 2a). Esto indica que el uso efectivo de las especies melíferas disponibles está condicionado por otros factores que deben ser debidamente abordados para comprender cómo el paisaje afecta la actividad forrajera de esta abeja.

La disponibilidad temporal de recursos melíferos en la región es similar al Valle Inferior del río Chubut (Forcone et al. 2003), La Pampa (Tellería 1995) o el Distrito del Caldén (Naab et al. 2001), y más breve que en otras regiones del país como el Delta inferior del río Paraná (Gurini and Basilio 1995), el Chaco Húmedo (Cabrera et al. 2013; Salgado et al. 2014), el Chaco Seco (Salgado et al. 2014) o Entre Ríos (Fagundez et al. 2016). En la Región Andino-Norpatagónica, el pico de riqueza de especies melíferas en flor, tanto nativas como exóticas, ocurre en la época de transición entre primavera y verano, en coincidencia con lo reportado por estudios previos (Forcone and Kutschker 2006; Forcone and Muñoz 2009). Cabe mencionar que si bien algunas especies tienen períodos de floración prolongados (Material Suplementario 1-Figuras S2 y S3), su uso por parte de las abejas puede ser más acotado en el tiempo, ya sea por cambios en la cantidad o calidad de cada recurso floral ofrecido, como también en el ensamble de recursos disponibles (Gurini and Basilio 1995).

Las unidades de flora melífera resumen las similitudes en los recursos que ofrecen los ambientes de la región, y pueden resultar una herramienta útil para simplificar la interpretación, en un entorno determinado, de la disponibilidad espacio-temporal de recursos florales con fines apícolas. La presencia en el paisaje de distintas unidades de flora melífera en las cercanías de los apiarios podría garantizar a las colmenas una alimentación diversa, en especial, las unidades antrópica, árida y húmeda, que se destacan tanto por el número de especies melíferas que ofrecen como por su disponibilidad a lo largo de la temporada, y, en particular, durante el pico de floración. Sin embargo, su utilidad como herramienta se debe evaluar a campo, analizar y mejorar con el conjunto de apicultores locales.

Alcances y limitaciones de este enfoque

Aquí recopilamos aquellas especies botánicas sobre las cuales se observó a A. mellifera forrajeando, o cuyos granos de polen fueron identificados en muestras de miel o de polen corbicular de la región. No obstante, para evaluar la potencialidad de una especie melífera como recurso alimenticio es necesario no sólo identificar su presencia, sino también cuantificar su abundancia en cada comunidad vegetal y la cantidad de néctar y/o de polen que ofrece. Asimismo, las abejas exhiben preferencias sobre las especies nectaríferas, utilizando un subgrupo de las especies disponibles (Tellería 1995), y generalizan entre especies que florecen en simultáneo (Pietrantuono et al. 2019). Esto evidencia que no solo es importante la identidad, sino también el contexto en que cada recurso floral está disponible. Por otra parte, la riqueza de especies es un indicador parcial del valor melífero de una comunidad vegetal o unidad de flora melífera, ya que una riqueza baja no necesariamente implica la ausencia de recursos de importancia (e.g., tréboles en pastizales). Sin embargo, en estos escenarios es más probable que haya períodos de escasez de alimento durante la temporada o que no cubran los requerimientos nutricionales de las colmenas. Por último, este trabajo de revisión muestra la riqueza potencial de especies melíferas por comunidad vegetal (es decir, que no necesariamente cada parche de cada comunidad presenta en simultaneo la totalidad de especies informadas [e.g., cultivos]), aunque constituye una buena aproximación para abordar la disponibilidad espacial y temporal de recursos melíferos en la región.

Implicancias para un manejo apícola sustentable

Si bien la importancia económica, social y cultural de la apicultura es indiscutible, el impacto de la introducción de la abeja melífera sobre la biodiversidad debe ser evaluado con cuidado, especialmente en áreas protegidas (Agüero et al. 2018, 2020). Al ser un insecto exótico domesticado, generalista y con alta capacidad competitiva por su organización social, su abundancia determinará el grado de competencia con abejas nativas, la probabilidad de transmisión de enfermedades por medio de los recursos florales que comparten (Maharramov et al. 2013), y su impacto en las redes de interacción planta-polinizador (Aizen et al. 2008). Por otra parte, si bien la abeja de la miel visita especies de plantas nativas (Material Suplementario 1-Figura S2), dicha interacción es contexto-dependiente, por lo que, desde el punto de vista de la planta, puede ser tanto mutualista como antagonista (Aizen et al. 2014), y puede ser menos eficiente que la visita de polinizadores nativos (Debnam et al. 2021). La mayor disponibilidad de recursos melíferos en la unidad antrópica identificada en este trabajo se podría aprovechar para acotar la actividad apícola a dichos ambientes, limitando la presión sobre comunidades naturales. No obstante, considerando que A. *mellifera* visita con mayor frecuencia especies de sitios con alta perturbación antrópica, y que sin importar el grado de perturbación, las plantas exóticas reciben 2.5 veces más visitas de A. mellifera que las plantas nativas (Morales and Aizen 2002), la mayor riqueza de especies melíferas exóticas en la región, en particular en la unidad antrópica (Figura 4b), plantea un desafío a la conservación al promover la reproducción y potencial invasor de las mismas. Por último, a diferencia de otras producciones agropecuarias, la abeja no puede restringirse a un corral, por lo que los enjambres que se producen naturalmente pueden asilvestrarse. Por ello, es fundamental que se lleven a cabo monitoreos para estudiar cambios en las tasas de reproducción de las plantas más utilizadas, con un énfasis especial en aquellas especies exóticas con potencial invasor, como también un registro de la cantidad de apiarios y número de colmenas que existen en la

región. Asimismo, es fundamental estudiar el número de colmenas por área que pueden albergar distintas comunidades vegetales de la región (i.e., capacidad de carga) sin alterar los ensambles de polinizadores nativos en base a su flora melífera (Figura 2).

Este es el primer trabajo de recopilación exhaustivo de la flora utilizada por Apis mellifera para evaluar la disponibilidad espacial y temporal de recursos florales en una región de la Argentina. Los resultados aquí presentados, con un enfoque de comunidades, permiten profundizar y valorar los beneficios que representan los paisajes heterogéneos para la apicultura, una actividad en gran medida asociada a la agricultura en entornos que condicionan la supervivencia de las colmenas. La Región Andino-Norpatagónica ofrece la posibilidad de desarrollar la apicultura en un entorno natural, junto con el desafío de hacerlo en equilibrio con la naturaleza y en sintonía con los objetivos de las Reservas de Biósfera (UNESCO 2022).

Agradecimientos. Este trabajo es parte de "Safeguarding Pollination Services in a Changing World: theory into practice" (SURPASS2), una colaboración internacional financiada por el Programa Latinoamericano de Biodiversidad del Fondo Newton, otorgada a través del Consejo de Investigación del Medio Ambiente Natural (NERC) de UKRI NE/S011870/1 y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Argentina (CONICET) RD 1984-19. GSdG es becaria doctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Argentina (CONICET), MAA y CLM son investigadores de la misma institución. Agradecemos a Pablo Hünicken y Nancy García por sus valiosos comentarios sobre una versión preliminar del trabajo; y a la Asociación Apícola de la Comarca, a la Dirección Regional Patagonia Norte de la Administración de Parques Nacionales y las intendencias de los Parques Nacionales Nahuel Huapi y Lanín, y al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) Estación Experimental Bariloche por su colaboración.

REFERENCIAS

Agüero, J. I., O. Rollin, J. P. Torretta, M. A. Aizen, F. Requier, et al. 2018. Impactos de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales. Revista Ecosistemas 27(2):60-69. https://doi.org/10.7818/ECOS.1365.

Agüero, J. I., N. Pérez-Méndez, J. P. Torretta, and L. A. Garibaldi. 2020. Impact of invasive bees on plant-pollinator interactions and reproductive success of plant species in mixed *Nothofagus Antarctica* forests. Neotropical Entomology 49(4):557-567. https://doi.org/10.1007/s13744-020-00787-6.

- Aizen, M. A., D. P. Vázquez, and C. Smith-Ramírez. 2002. Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. Revista Chilena de Historia Natural 75(1):79-97. https://doi.org/10.4067/S0716-078X2002000100008.
- $Aizen, M. A., C. L. \ Morales, and J. M. \ Morales. 2008. \ Invasive mutualists erode native pollination webs. PLoS Biology 6(2):e31. \ https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060031.$
- Aizen, M. A., C. L. Morales, D. P. Vázquez, L. A. Garibaldi, A. Sáez, et al. 2014. When mutualism goes bad: density-dependent impacts of introduced bees on plant reproduction. New Phytologist 204(2):322-328. https://doi.org/10.1111/nph.12924.
- Aloisi, P. V., A. E. Forcone, and M. Amadei. 2013. Contribution to the palynological, physicochemical and organoleptic characterization of *Mulinum spinosum* (Apiaceae) honeys from Patagonia, Argentina. Interciencia 38(7):528-534.
- Andrada, A. 2003. Flora utilizada por *Apis mellifera* L. en el sur del Caldenal (Provincia Fitogeográfica del Espinal), Argentina. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales (nueva serie) 5(2):329-336. https://doi.org/10.22179/REVMACN.5.63.
- Baquero, M., A. Lucio-Paredes, and R. Vinueza. 2013. Desarrollo Territorial con Enfoque
- de Sistemas Agroalimentarios Localizados (AT SIAL) Valle del Intag, Ecuador.
- Beekman, M., and F. L. W. Ratnieks. 2000. Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. Functional Ecology 14(4):490-496. https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00443.x.
- Bedascarrasbure, E. 2011. Consolidando la apicultura como herramienta de desarrollo. Gestión innovadora: claves del éxito colectivo. Programa Nacional Apícola. Ediciones INTA.
- Blüthgen, N., and A. M. Klein. 2011. Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant-pollinator interactions. Basic and Applied Ecology 12(4):282-291. https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.11.001.
- Bogo, G., G. S. de Groot, S. Medici, J. Winter, M. A. Aizen, et al. 2023. Honeys from Patagonia revealed notable pesticide residues in small-scale agricultural landscapes in the past decade. International Journal of Pest Management 1-9. https://doi.org/10.1080/09670874.2023.2185313.
- Brodschneider, R., and K. Crailsheim. 2010. Nutrition and health in honey bees. Apidologie 41(3):278-294. https://doi.org/10.1051/apido/2010012.
- Cabrera, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Boletín De La Sociedad Argentina De Botánica 14:1-2.
- Cabrera, M., A. Andrada, and L. Gallez. 2013. Floración de especies con potencial apícola en el Bosque nativo Formoseño, distrito Chaqueño oriental (Argentina). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 48(3-4):477-491. https://doi.org/10.31055/1851.2372.v48.n3-4.7554.
- Couvillon, M. J., F. C. Riddell Pearce, C. Accleton, K. A. Fensome, S. K. Quah, et al. 2015. Honey bee foraging distance depends on month and forage type. Apidologie 46:61-70. https://doi.org/10.1007/s13592-014-0302-5.
- Danner, N., A. M. Molitor, S. Schiele, S. Härtel, and I. Steffan-Dewenter. 2016. Season and landscape composition affect pollen foraging distances and habitat use of honey bees. Ecological Applications 26(6):1920-1929. https://doi.org/10.1890/15-1840.1.
- de Groot, G. S., M. A. Aizen, A. Sáez, and C. L. Morales. 2021. Large-scale monoculture reduces honey yield: The case of soybean expansion in Argentina. Agriculture, Ecosystems and Environment 306:107203. https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107203.
- de Groot, G. S., S. Svampa, M. A. Aizen, R. Schmucki, and C. I. Morales. 2023: Flora melífera de la Región Andino-Norpatagónica argentina. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. (dataset). URL: hdl.handle.net/ 11336/183231.
- Debnam, S., A. Sáez, M. A. Aizen, and R. M. Callaway. 2021. Exotic insect pollinators and native pollination systems. Plant Ecology 222(9):1075-1088. https://doi.org/10.1007/s11258-021-01162-0.
- Doeke, M. A., M. Frazier, and C. M. Grozinger. 2015. Overwintering honey bees: biology and management. Current Opinion in Insect Science 10:185-193. https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.05.014.
- Ezcurra, C., and C. Brion. 2005. Plantas del Nahuel Huapi: Catálogo de la Flora Vascular del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Universidad Nacional del Comahue; Red Latinoamericana de Botánica. URL: hdl.handle.net/11336/134495.
- Ezcurra, C., A. Premoli, C. Souto, M. A. Aizen, M. Arbetman, et al. 2014. La vegetación de la Región Andino-Norpatagónica tiene su Historia *en* E. Raffaele, M. de Torres Curth, C. L. Morales and T. Kirtberger (eds.). Ecología E Historia Natural De La Patagonia Andina: Un Cuarto De Siglo De Investigación En Biogeografía, Ecología y Conservación. 1a edición. Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- FAOSTAT. 2022. Food and Agriculture Organization Corporate Statistical Database.
- URL: fao.org/faostat/en.
- Fagundez, G. A., P. D. Reinoso, and P. G. Aceñolaza. 2016. Caracterización y fenología de especies de interés apícola en el departamento Diamante (Entre Ríos, Argentina). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 51(2):243-267. https://doi.org/10.31055/1851.2372.v51.n2.14837.
- Filipiak, M., K. Kuszewska, M. Asselman, B. Denisow, E. Stawiarz, et al. 2017. Ecological stoichiometry of the honeybee: Pollen diversity and adequate species composition are needed to mitigate limitations imposed on the growth and development of bees by pollen quality. PLoS ONE 12(8):e0183236. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183236.
- Filipiak, M., A. Walczyńska, B. Denisow, T. Petanidou, and E. Ziółkowska. 2022. Phenology and production of pollen, nectar, and sugar in 1612 plant species from various environments. Ecology 103(7):e3705. https://doi.org/10.1002/ecy.3705.

- Flora Argentina. 2022. Instituto de Botánica Darwinion (CONICET). URL: floraargentina.edu.ar.
- Forcone, A., O. Bravo, and M. G. Ayestarán. 2003. Intraannual variations in the pollinic spectrum of honey from the lower valley of the River Chubut (Patagonia, Argentina). Spanish Journal of Agricultural Research 1(2):29-36. https://doi.org/10.5424/sjar/2003012-18.
- Forcone, A., G. Ayestarán, A. Kutschker, and J. García. 2005. Palynological characterization of honeys from the Andean Patagonia (Chubut, Argentina). Grana 44(3):202-208. https://doi.org/10.1080/00173130500205816.
- Forcone, A., and A. Kutschker. 2006. Floración de las especies de interés apícola en el noroeste de Chubut, Argentina. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales (nueva serie) 8(2):151-157. https://doi.org/10.22179/REVMACN.8.314.
- Forcone, A. 2008. Pollen analysis of honey from Chubut (Argentinean Patagonia). Grana 47(2):147-158. https://doi.org/10.1080/10652460802106340.
- Forcone, A., and M. Muñoz. 2009. Palynological and physico-chemical characterisation of honeys from the north-west of Santa Cruz (Argentinean Patagonia). Grana 48(1):67-76. https://doi.org/10.1080/00173130802602033.
- Forcone, A., A. Calderón, and A. Kutschker. 2013. Apicultural pollen from the Andean region of Chubut (Argentinean Patagonia). Grana 52(1):49-58. https://doi.org/10.1080/00173134.2012.717964.
- Gómez Riera, P., I. Bruzone, and D. S. Kirschbaum. 2014. Visión prospectiva de la cadena de frutas finas al 2030. Buenos Aires: Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva.
- Gurini, L. B., and A. Basilio. 1995. Flora apícola en el Delta del Paraná. Darwiniana 337-346.
- Harbo, J. R. 1986. Effect of population size on brood production, worker survival and honey gain in colonies of honeybees. Journal of Apicultural Research 25(1):22-29. https://doi.org/10.1080/00218839.1986.11100687.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society 25(15):1965-1978. https://doi.org/10.1002/joc.1276.
- Huang, Z. 2010. Honey bee nutrition. American Bee Journal 150(8):773-776.
- Jobbágy, E. G., J. M. Paruelo, and R. J. León. 1996. Vegetation heterogeneity and diversity in flat and mountain landscapes of Patagonia (Argentina). Journal of vegetation Science 7(4):599-608. https://doi.org/10.2307/3236310.
- Kahle, D., and H. Wickham. 2013. ggmap: Spatial Visualization with ggplot2. The R Journal 5(1):144-161. https://doi.org/10.32614/RJ-2013-014.
- Kitzberger, T. 2012. Ecotones as complex arenas of disturbance, climate, and human impacts: the trans-Andean forest-steppe ecotone of northern Patagonia. Pp. 59-88 *en* Ecotones Between Forest and Grassland. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-3797-0_3.
- MAGyP. 2022. Mapa de identidad de mieles. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca (MAGyP). URL: magyp.gob.ar/apicultura/mapa.php.
- Maharramov, J., I. Meeus, K. Maebe, M. Arbetman, C. Morales, et al. 2013. Genetic variability of the neogregarine *Apicystis bombi*, an etiological agent of an emergent bumblebee disease. PLoS ONE 8(12):e81475. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081475.
- Massaccesi, C. A. 2002. Manual de Apicultura en la Patagonia Andina. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA).
- Morales, C. L., and M. A. Aizen. 2002. Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of the southern Andes. Biological Invasions 4(1):87-100. https://doi.org/10.1023/A: 1020513012689.
- Naab, O. A., M. A. Caccavari, H. Troaini, and A. Ponce. 2001. Melisopalinología y su relación con la vegetación en el Departamento de Utracán, La Pampa, Argentina. URL: hdl.handle.net/10396/11263.
- Naab, O., and M. A. Tamame. 2007. Flora apícola primaveral en la región del Monte de la Provincia de La Pampa (Argentina). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 42(3-4):251-259.
- Nicolson, S. W. 2011. Bee food: the chemistry and nutritional value of nectar, pollen and mixtures of the two. African Zoology 46(2):197-204. https://doi.org/10.1080/15627020.2011.11407495.
- Ogilvie, J. E., and J. R. Forrest. 2017. Interactions between bee foraging and floral resource phenology shape bee populations and communities. Current Opinion in Insect Science 21:75-82. https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.05.015.
- Oksanen, J., G. Simpson, F. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, et al. 2022. _vegan: Community Ecology Package_. R package version 2.6-2. URL: CRAN.R-project.org/package=vegan.
- Patrignani, M., G. A. Fagúndez, C. Tananaki, A. Thrasyvoulou, and C. E. Lupano. 2018. Volatile compounds of Argentinean honeys: Correlation with floral and geographical origin. Food Chemistry 246:32-40. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2017.11.010.
- Peri, P. L., L. E. Tejera, I. L. Amico, A. Von Müller, G. J. Martínez Pastur, et al. 2016. Estado de situación del sector forestal en Patagonia Sur. Centro Regional Patagonia Sur. Informe técnico. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Argentina.
- Pietrantuono, A. L., F. Requier, V. Fernández-Arhex, J. Winter, G. Huerta, et al. 2019. Honeybees generalize among pollen scents from plants flowering in the same seasonal period. Journal of Experimental Biology 222(21):jeb201335. https://doi.org/10.1242/jeb.201335.
- POWO. 2022. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. URL: plantsoftheworldon line.org.

- Queimaliños, C., M. Reissig, G. L. Pérez, C. S. Cárdenas, M. Gerea, et al. 2019. Linking landscape heterogeneity with lake dissolved organic matter properties assessed through absorbance and fluorescence spectroscopy: Spatial and seasonal patterns in temperate lakes of Southern Andes (Patagonia, Argentina). Science of the Total Environment 686:223-235. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.396.
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: R-project.org.
- RENAPA. 2022. Registro Nacional de Productores Apícolas. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca (MAGyP). URL: tinyurl.com/58x65uhk.
- Reserva de Biósfera Andino-Norpatagónica. URL: tinyurl.com/yfjtpdj6.
- Requier, F., J. F. Odoux, M. Henry, and V. Bretagnolle. 2017. The carry-over effects of pollen shortage decrease the survival of honeybee colonies in farmlands. Journal of Applied Ecology 54(4):1161-1170. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12836.
- Roulston, T. A. H., J. H. Cane, and S. L. Buchmann. 2000. What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen–pistil interactions, or phylogeny? Ecological Monographs 70(4):617-643. https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0617:WGPCOP]2.0.CO;2.
- Salgado, C. R., G. Pieszko, and M. C. Tellería. 2014. Aporte de la Melisopalinología al conocimiento de la flora melífera de un sector de la Provincia Fitogeográfica Chaqueña, Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 49(4): 513-524. https://doi.org/10.31055/1851.2372.v49.n4.9889.
- Schmidt, J. O., S. C. Thoenes, and M. D. Levin. 1987. Survival of honey bees, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae), fed various pollen sources. Annals of the Entomological Society of America 80(2):176-183. https://doi.org/10.1093/aesa/80.2.176.
- Seeley, T. D., and P. K. Visscher. 1985. Survival of honeybees in cold climates: the critical timing of colony growth and reproduction. Ecological Entomology 10(1):81-88. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1985.tb00537.x.
- Steffan-Dewenter, I., and A. Kuhn. 2003. Honeybee foraging in differentially structured landscapes. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 270(1515):569-575. https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2292.
- Tellería, M. C. 1995. Plantas de importancia apícola del Distrito Oriental de la Región Pampeana (Argentina). Bol Soc Argent Bot 30(3-4):131-136.
- UNESCO 2020. URL: en.unesco.org/biosphere/lac/andino-norpatagonica.
- UNESCO 2022. URL: en.unesco.org/biosphere/about.
- Winston, M. L.1991. The Biology of the Honey Bee. Harvard University Press.