**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA**
**FACULTAD DE AGRONOMÍA**

# FENOLOGÍA FLORAL E INTRAFLORAL DE ILEX PARAGUARIENSIS

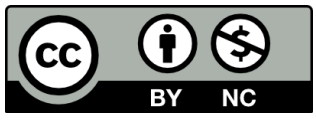
**por**

**Ana Laura ALFONSÍN HERNÁNDEZ**

**Trabajo final de grado**
**presentado como uno de los**
**requisitos para obtener el**
**título de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO**
**URUGUAY**
**2026**

Este Trabajo Final de Grado se distribuye bajo licencia
"Creative Commons **Reconocimiento – No Comercial**".



# PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

Lic. Biol. (Dra.) Gabriela Speroni

Codirector/a:

Lic. Biol. (Dra.) Mercedes Souza

Tribunal:

Lic. Biol. (Dra.) Gabriela Speroni

Lic. Biol. (Dra.) Alejandra Borges

Ing. Agr. (Mag.) Cristina Trujillo

Fecha: 28 de octubre de 2026

Estudiante:

Ana Laura Alfonsín Hernández

# AGRADECIMIENTO

Agradezco a las tutoras Gabriela y Mercedes, por su acompañamiento, orientación y dedicación a lo largo de este proceso. Sus conocimientos y sus aportes fueron fundamentales para la concreción de este trabajo.

También a Cristina Trujillo y Agustín Giagnacovo, por su orientación durante las tareas de campo.

Agradezco a mi familia por acompañarme en este camino. A mi madre y mis hermanas, por su cariño y apoyo constante. A Mathias y Rosa, por estar siempre presentes.

A la educación pública, por ser un espacio de formación, crecimiento continuo y oportunidades.

Este trabajo representa no solo el resultado del esfuerzo, sino también el aporte y acompañamiento de todas aquellas personas e instituciones que formaron parte de este recorrido. A todas ellas, mi más sincero agradecimiento.

# TABLA DE CONTENIDO

**PÁGINA DE APROBACIÓN** ..... **3**

**AGRADECIMIENTO** ..... **4**

**LISTA DE FIGURAS Y TABLAS** ..... **7**

**RESUMEN** ..... **9**

**ABSTRACT** ..... **10**

**1. INTRODUCCIÓN** ..... **11**

**1.1. Objetivos** ..... **11**

1.1.1. Objetivo general ..... 11

1.1.2. Objetivos específicos ..... 12

**2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA** ..... **13**

**2.1. Característica de la especie** ..... **13**

**2.2. Biología reproductiva** ..... **14**

**2.3. Uso, consumo y producción** ..... **16**

**2.4. Poblaciones silvestres en Uruguay** ..... **18**

**2.5. Justificación** ..... **20**

**3. MATERIALES Y MÉTODOS** ..... **21**

**3.1. Localización y periodo de observación** ..... **21**

**3.2. Material estudiado** ..... **21**

**3.3. Fenología de la floración** ..... **22**

**3.4. Fenología intrafloral** ..... **23**

3.4.1. Receptividad del estigma ..... 24

3.4.2. Viabilidad de polen ..... 24

3.4.3. Néctar ..... 25

**3.5. Visitantes florales ..... 25**

**3.6. Herramientas utilizadas en la estadística descriptiva ..... 26**

**4. RESULTADOS ..... 27**

**4.1. Condiciones ambientales ..... 27**

**4.2. Fenología de la floración ..... 28**

**4.3. Fenología intrafloral ..... 33**

4.3.1. Tiempo de vida de las flores ..... 33

4.3.2. Néctar ..... 36

4.3.3. Viabilidad del polen ..... 38

4.3.4. Receptividad estigmática ..... 39

**4.4. Visitantes florales ..... 39**

**5. DISCUSIÓN ..... 46**

**5.1. Floració|n y presentación de las flores ..... 46**

**5.2. Visitantes florales y potenciales polinizadores ..... 50**

**6. CONCLUSIÓN ..... 56**

**7. REFERENCIAS ..... 58**

**8. ANEXO ..... 64**

# LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

***Figura***

***Figura 1*** *Morfología de flores pistiladas y estaminadas Ilex paraguariensis..... 16*

***Figura 2*** *Distribución de las poblaciones de yerba mate (Ilex paraguariensis) en Uruguay..... 18*

***Figura 3*** *Ubicación de plantas de Ilex paraguariensis para el estudio en Gruta de los Helechos, Tacuarembó..... 22*

***Figura 4*** *Estadios fenológicos registrados en flores estaminadas de Ilex paraguariensis ..... 23*

***Figura 5*** *Estadios fenológicos registrados en flores pistiladas de Ilex paraguariensis 24*

***Figura 6*** *Temperatura y humedad relativa promedio para cada horario de registro... 28*

***Figura 7*** *Número de flores en seis ramillas de tres plantas pistiladas y de tres estaminadas..... 30*

***Figura 8*** *Avance de la antesis y la senescencia (%) por planta y día de estudio..... 32*

***Figura 9*** *Fenología y duración de estadios florales en flores pistiladas y estaminadas de Ilex paraguariensis ..... 34*

***Figura 10*** *Duración cada estadio floral en plantas con flores pistiladas y estaminadas de Ilex paraguariensis..... 35*

***Figura 11*** *Duración promedio de los estadios florales en plantas con flores pistiladas y estaminadas..... 36*

***Figura 12*** *Eventos en la biología floral de Ilex paraguariensis registrados en población silvestre uruguaya..... 37*

***Figura 13*** *Porcentaje de viabilidad de polen promedio para cada planta estaminada de Ilex paraguariensis ..... 39*

***Figura 14*** *Visitantes florales de Ilex paraguariensis..... 41*

***Figura 15*** *Cantidad de visitantes y distribución de órdenes a lo largo del día en flores pistiladas ..... 44*

***Figura 16*** *Cantidad de visitantes y distribución de órdenes a lo largo del día en flores estaminadas..... 45*

***Tabla***

***Tabla 1*** *Rango de flores y nudos para flores estaminadas y pistiladas contabilizadas en seis ramillas* ..... *29*

***Tabla 2*** *Número promedio de flores por nudo para ramillas estaminadas y pistiladas ramillas* ..... *30*

***Tabla 3*** *Porcentaje de granos de polen viables por día en flores estaminadas de Ilex paraguariensis* ..... *38*

***Tabla 4*** *Insectos observados en flores estaminadas y pistiladas de Ilex paraguariensis y recursos florales explorados* ..... *42*

# RESUMEN

*Ilex paraguariensis* A. St-Hil. es una especie arbórea de la familia Aquifoliaceae, conocida popularmente como yerba mate. Es nativa de Sudamérica y se distribuye en el sur de Brasil, este de Paraguay, nordeste de Argentina y Uruguay, donde alcanza el límite sur de su distribución. Posee relevancia cultural en sus zonas de origen por su uso en la elaboración de bebidas tradicionales y constituye una especie relevante de los montes nativos. Las poblaciones uruguayas han sido reconocidas además como reservorios genéticos altamente diferenciados de las poblaciones de la región. Es una especie dioica y existe escaso conocimiento científico sobre la biología reproductiva de sus poblaciones nativas en Uruguay. El objetivo de este trabajo fue analizar la biología floral de *I. paraguariensis*, considerando la fenología de la floración, la fenología intrafloral y la interacción con visitantes florales, y su contribución al flujo génico dentro y entre poblaciones silvestres. El estudio se realizó entre el 27 y 30 de octubre de 2022 sobre tres plantas pistiladas y tres estaminadas de una población silvestre de Gruta de los Helechos, Tacuarembó, Uruguay. Se evaluó la fenología de la floración, duración de los estadios florales, receptividad estigmática, viabilidad polínica, secreción de néctar y presencia y actividad de visitantes florales. Las plantas estaminadas presentaron mayor cantidad de flores que las pistiladas (2027 vs. 604) y un ciclo floral más corto (31,8 h), debido a su caída luego de la dehiscencia de las anteras. Las flores pistiladas mostraron mayor longevidad (52,9 h) y receptividad estigmática de hasta 48 h. La viabilidad polínica varió entre 12 y 59 % según la planta y el día, con indicios de sensibilidad a la temperatura y humedad. Se identificaron 15 taxones pertenecientes a Diptera, Coleoptera e Hymenoptera, con mayor riqueza y abundancia en flores estaminadas. *Apis mellifera* fue el único insecto con presencia visible de polen, identificándose como polinizador efectivo y principal agente de flujo génico. Este trabajo constituye un primer aporte al conocimiento de la biología floral de *I. paraguariensis* silvestre en Uruguay y aporta información para explicar patrones genéticos y diseñar estrategias de conservación.

*Palabras claves:* yerba mate, biología floral, polinización, flujo génico, Aquifoliaceae

## ABSTRACT

*Ilex paraguariensis* A. St-Hil. is a tree species belonging to the family Aquifoliaceae, commonly known as yerba mate. It is native to South America and is distributed in southern Brazil, eastern Paraguay, northeastern Argentina, and Uruguay, where it reaches the southern limit of its distribution. It has cultural relevance in its regions of origin due to its use in the preparation of traditional beverages and constitutes a relevant species of native forests. Uruguayan populations have also been recognized as highly differentiated genetic reservoirs compared with populations from the region. It is a dioecious species, and there is limited scientific knowledge about the reproductive biology of its native populations in Uruguay. The objective of this study was to analyze the floral biology of *I. paraguariensis*, considering flowering phenology, intrafloral phenology, and interactions with visitors, and their contribution to gene flow within and among wild populations. The study was conducted between October 27 and 30, 2022, on three pistillate and three staminate plants from a wild population in Gruta de los Helechos, Tacuarembó, Uruguay. Flowering phenology, duration of floral stages, stigma receptivity, pollen viability, nectar secretion, and the presence and activity of floral visitors were evaluated. Staminate plants had a greater number of flowers than pistillate plants (2027 vs. 604) and a shorter floral cycle (31.8 h), due to flower abscission following anther dehiscence. Pistillate flowers showed greater longevity (52.9 h) and stigma receptivity for up to 48 h. Pollen viability ranged from 12 to 59% depending on the plant and day, with indications of sensitivity to temperature and humidity. Fifteen taxa belonging to Diptera, Coleoptera, and Hymenoptera were identified, with greater richness and abundance in staminate flowers. *Apis mellifera* was the only insect with visible pollen, and was identified as an effective pollinator and the main agent of gene flow. This study represents a first contribution to the knowledge of the floral biology of wild *I. paraguariensis* in Uruguay and provides information to explain genetic patterns and design conservation strategies.


*Keywords:* yerba mate, floral biology, pollination, gene flow, Aquifoliaceae

# 1. INTRODUCCIÓN

*Ilex paraguariensis* A. St-Hil., perteneciente a la familia Aquifoliaceae, es una especie nativa del sur de Brasil, sureste de Paraguay, nordeste de Argentina y Uruguay (Giberti, 1979). En nuestro país se encuentra asociada a bosques de quebradas y serranías, en los departamentos de Cerro Largo, Treinta y Tres, Tacuarembó, Lavalleja y Maldonado, siendo este último el límite sur de distribución natural (Hernández Olveyra, 2019; Olano Ibarra, 2025; Tassano Sabino, 2025). La especie posee una elevada relevancia cultural y económica debido al aprovechamiento de sus hojas para la producción de yerba mate, utilizada en bebidas tradicionales consumidas tanto frías como calientes. Asimismo, constituye un componente importante en los bosques nativos donde habita (Hernández Olveyra, 2019).

Es una especie dioica, presentando individuos con flores estaminadas e individuos con flores pistiladas. En este tipo de especies, la sincronización de la floración y la actividad de los polinizadores resultan fundamentales para asegurar el flujo de polen y el éxito reproductivo (Giberti & Gurni, 2008). A pesar de su relevancia regional, existe escasos conocimientos científico de la biología reproductiva y la caracterización de las poblaciones silvestres de *Ilex paraguariensi*s en Uruguay. Esto limita el desarrollo de estrategias orientadas en su conservación, protección y una posible producción en nuestro país (Hernández Olveyra, 2019).

En este contexto se realizaron observaciones fenológicas y estudios de biología floral en una población silvestre ubicada en Gruta de los Helechos, Tacuarembó, Uruguay. Estas observaciones proporcionan una primera fuente de conocimiento sobre la época de floración de plantas con flores estaminadas y pistiladas, la producción de ambos tipos de flores, las características morfológicas y funcionales de las flores, los visitantes florales, y su rol como polinizadores efectivos y como responsables del flujo génico en poblaciones silvestres a nivel local.

## 1.1. Objetivos

### 1.1.1. Objetivo general

Analizar la biología floral de *Ilex paraguariensis* para establecer cómo el comportamiento fenológico de la floración, la fenología intrafloral y la interacción con visitantes florales, contribuyen al flujo génico dentro y entre poblaciones silvestres de Uruguay.

### 1.1.2. Objetivos específicos

a.Analizar la fenología floral para identificar el momento de floración de la especie y la sincronización entre árboles con flores pistiladas y estaminadas.

b.Analizar la fenología intrafloral de flores pistiladas y estaminadas para establecer características morfológicas y funcionales que determinan su éxito reproductivo.

c.Identificar los principales visitantes florales durante la antesis de las flores pistiladas y estaminadas, su rol como polinizadores efectivos y agentes de flujo génico dentro y entre poblaciones silvestres de *Ilex paraguariensis*.

# 2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

## 2.1. Característica de la especie

*Ilex paraguariensis* A.St.-Hil. es una especie arbórea nativa de Sudamérica de la familia Aquifoliaceae, que se distribuye en el sur de Brasil y en zonas de menor altitud en el este de Paraguay, así como en las sierras de las provincias de Corrientes y Misiones en el nordeste argentino (Giberti, 1979). En Uruguay, las poblaciones silvestres se encuentran restringidas a áreas de refugio climático en los departamentos de Cerro Largo, Treinta y Tres, Tacuarembó, Lavalleja y Maldonado siendo este último su límite sur de distribución (Grela, 2004; Hernández Olveyra, 2019; Olano Ibarra, 2025; Tassano Sabino, 2025).

Son árboles o arbustos de 2,5 a 15 m de altura, con un tronco de 20 a 30 cm de diámetro, corteza pardo-oscura, pardo-rojiza o pardo-grisácea, con lenticelas poco notables (Giberti, 1979). Presentan follaje persistente y hojas simples de filotaxia alterna, coriáceas, con formas obovadas u oblongas y margen aserrado (Giberti, 1979).

*Ilex paraguariensis* es una especie dioica, condición presente en todo el género *Ilex.* Tanto en las flores estaminadas como pistiladas se observan vestigios del verticilo ausente; un gineceo no funcional denominado pistilodio en las flores estaminadas y estambres estériles denominados estaminodios en las flores pistiladas (Giberti & Gurni, 2008). En árboles tropicales dioicos, los individuos estaminados suelen producir más flores y, por ende, favorecer la dispersión del polen (Opler & Bawa, 1978).

Las inflorescencias se desarrollan sobre ramas de la última brotación o en ramas más antiguas, con una disposición que difiere según el tipo de flor que presenta: las flores pistiladas se presentan generalmente solitarias o formando pequeños dicasios (excepcionalmente dicasios 3-floros), mientras que las flores estaminadas se agrupan en fascículos de 2 a 11 dicasios (Giberti, 1979; Pires et al., 2014).

Ambos tipos de flores poseen corolas blancas de 6 a 7 mm de diámetro y son 4-5-meras. Las flores estaminadas presentan estambres de 3 mm (filamentos de hasta 2 mm y anteras fértiles de 1 a 2 mm) y un gineceo rudimentario no funcional; pistilodio subgloboso, de aproximadamente 1 mm de diámetro, con lóbulos poco marcados y sin rostro (Giberti, 1979; Pires et al., 2014). Las flores pistiladas presentan un estigma sésil y estilo ausente o muy corto, ovario subgloboso u ovoide y estaminodios de 2 a 3 mm con anteras estériles (Giberti, 1979; Pires et al., 2014) (Figura 1). La fructificación ocurre en

verano; los frutos son drupas globosas de 5 a 7 mm de diámetro que adquieren coloración violácea oscura al madurar (Riky Alves, 2013). El fruto de *Ilex paraguariensis* contiene en su interior cuatro pirenos de color amarillo pálido, dorsalmente estriados y lateralmente lisos o estriados, con dimensiones aproximadas de 4 × 3 mm (Giberti, 1979; Kubiszen, 2021); cada pireno contiene una o dos semillas con embrión rudimentario, condición que determina un largo período de germinación desde el momento de la siembra (Giberti, 1992).

### 2.2. Biología reproductiva

La biología reproductiva de *Ilex paraguariensis* se encuentra estrechamente relacionada con factores ambientales. En el seguimiento de 161 ejemplares adultos, en un área de Bosque Ombrófilo Mixto en el municipio de Urupema, Santa Catarina (Brasil), la floración ocurrió en los meses de primavera, principalmente en octubre y durante los primeros 15 días de noviembre, cuando las temperaturas medias están por encima de los 25 °C (Pires et al., 2014). Estudios de fenología reproductiva realizados en un huerto comercial ubicado en Gobernador Virasoro, Corrientes, Argentina, registraron que, dependiendo de las condiciones ambientales, la floración de yerba mate puede comenzar en septiembre y extenderse hasta noviembre, con períodos que van de 10 a 68 días. En el mismo estudio, la formación de botones florales y la apertura de flores mostraron una correlación positiva con la temperatura, el fotoperíodo y la radiación solar (Batalla, 2019).

Teniendo en cuenta la condición dioica de la especie, el análisis de la proporción de plantas con flores estaminadas y pistiladas en las poblaciones naturales, ha arrojado diferentes porcentajes. En una muestra de 393 árboles adultos de yerba mate en el municipio de Colombo, estado de Paraná, Brasil se registró un 62,6 % de individuos con flores estaminadas y un 37,4 % con flores pistiladas, lo que equivale, aproximadamente, a ocho árboles estaminados por cada cinco pistilados (Sturion et al., 1995).

La polinización *de Ilex paraguariensis* es entomófila con una gran diversidad de visitantes florales (Ferreira et al., 1983, como se cita en Pires et al., 2014). En observaciones realizadas en Chapecó-SC y Tres Barras-SC, se registraron unas 119 especies de visitantes florales, siendo los polinizadores efectivos: *Apis mellífera* y en menor medida tres dípteros de las familias Sciaridae, Syrphidae y Muscidae (Floss, 1994).

Estudios de flujo génico mediante análisis de paternidad en poblaciones fragmentadas de *Ilex paraguariensis* en Brasil (Parque Nacional Iguazú) reportaron

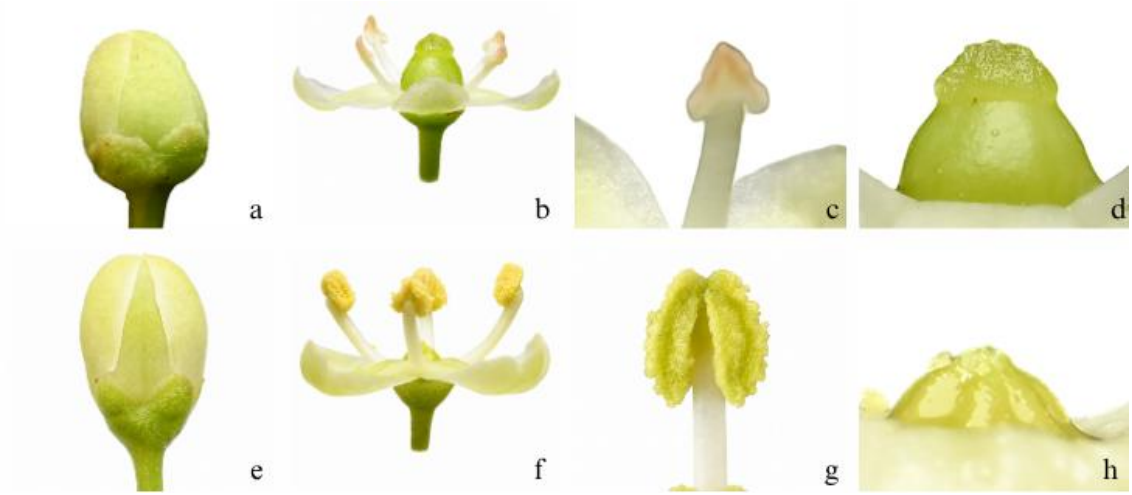
distancias medias de dispersión de polen de entre 255 y 293 m, con valores máximos de hasta 1918 m, aunque más del 80 % de los eventos de dispersión ocurrieron dentro de los 500 m (Seoane et al., 2019). Estos patrones sugieren que el flujo génico en la especie ocurre principalmente entre individuos próximos, contribuyendo a la formación de estructura genética espacial y pudiendo restringir la conectividad genética entre poblaciones aisladas y fragmentadas. Estudios de diversidad genética de 16 poblaciones uruguayas, analizadas con 15 marcadores SSR específicos de la especie, mostraron que el flujo génico general por polen entre poblaciones no es alto, y las poblaciones presentan alelos privados que dan cuenta de una historia prolongada de aislamiento (Tassano Sabino, 2025).

En su hábitat natural, los frutos carnosos de *Ilex paraguariensis* se dispersan por endozoocoria, principalmente a través de aves (Riky Alves, 2013). En el caso de las poblaciones uruguayas, tampoco la dispersión de frutos y semillas contribuirían al flujo genético entre poblaciones (Hernández Olveyra, 2019; Tassano Sabino, 2025).

Con relación a la germinación se evaluó la capacidad germinativa de semillas provenientes de tres poblaciones uruguayas (Tacuarembó, Treinta y Tres y Aiguá), aplicando estratificación en frío (0–4 meses) y giberelinas ($GA_3$) con el objetivo de determinar si alguno de estos tratamientos permitía adelantar o incrementar la germinación. Con estratificación el porcentaje de germinación fue prácticamente nulo, mientras que en semillas no estratificadas los primeros eventos germinativos aparecieron recién a las 24–26 semanas. En el tratamiento sin estratificación se detectaron diferencias entre poblaciones, Tacuarembó presentó los valores más altos, y el agregado de $GA_3$ incrementó significativamente el porcentaje de germinación. El seguimiento del crecimiento embrionario no mostró aumentos consistentes durante la incubación, lo que, junto con los resultados anteriores, respaldan la hipótesis de que la especie presenta dormición morfofisiologica (Demicheli Audi, 2020).

**Figura 1**

*Morfología de flores pistiladas y estaminadas Ilex paraguariensis*




*Nota.* a) botón flor pistilada; b) flor pistiladas en antesis; c) estaminodio flor pistilada; d) pistilo; e) botón flor estaminada; f) flor estaminada en antesis; g) estambre; h) pistilodio flor estaminada. Elaborado a partir de fotografías tomadas por J. Davoine (comunicación personal, 2026).

### 2.3. Uso, consumo y producción

La yerba mate tiene una gran importancia sociocultural y económica en diversos países de Sudamérica, donde se consume en infusiones frías y calientes. Aunque existen pocos registros de su uso en tiempos precolombinos, se reconoce que los guaraníes fueron los primeros en utilizarla con fines medicinales y mágico-religiosos; la expansión de su cultura favoreció su difusión en diversas regiones del continente, y fueron ellos quienes transmitieron a los colonizadores europeos su forma de preparación y consumo (Burgos & Medina, 2017). En Argentina y Uruguay la bebida preparada con ella se denomina "mate", en Brasil "chimarrão" y en Paraguay "tereré" (fría) o "mate" (caliente), también se comercializa en otras presentaciones, como el "mate cocido", utilizado en algunos contextos como sustituto del café (Gawron-Gzella et al., 2021). En todos los casos, su preparación tradicional implica el uso de hojas de *Ilex paraguariensis,* desecadas, ligeramente tostadas y molidas*,* pudiendo incluir fragmentos de ramas jóvenes, pecíolos y pedúnculos florales (Dellacassa et al., 2007). El proceso productivo comprende diversas etapas -cosecha, zapecado, secado, canchado, estacionamiento y elaboración final- fundamentales para el desarrollo de las características organolépticas del producto, como su sabor, aroma y color (Dellacassa et al., 2007). Desde el punto de vista funcional, la planta contiene compuestos bioactivos relevantes, como alcaloides (principalmente

cafeína), polifenoles y saponinas, asociados a efectos estimulantes y antioxidantes, que han contribuido a su permanencia como producto de consumo habitual y su creciente valorización en distintos mercados (Dellacassa et al., 2007).

En el período colonial, Ruiz Díaz de Guzmán atribuye a Hernando Arias de Saavedra el descubrimiento del consumo de la yerba mate en 1592 quien reconoció sus efectos estimulantes contra la fatiga. Sin embargo, pocos años después las posturas se revirtieron y el hábito fue considerado un vicio por autoridades civiles y religiosas de Asunción; en 1596, el propio Hernandarias elevó una denuncia formal, prohibió su consumo y mandó decomisar y quemar públicamente cargamentos de yerba (Burgos & Medina, 2017). Entre 1704 y 1737, los jesuitas establecieron yerbales en las actuales provincias de Misiones y Corrientes, que se convirtieron en una de sus principales fuentes de ingresos. Tras su expulsión, esas plantaciones fueron abandonadas y los yerbales silvestres de Brasil y Paraguay abastecieron el mercado (Burgos & Medina, 2017). Recién en 1901 se retomó en Argentina el cultivo de yerbales, impulsado por investigaciones orientadas a mejorar la producción ante el crecimiento del consumo (Burgos & Medina, 2017).

Uruguay se destaca como el principal consumidor mundial de yerba mate y uno de los mayores importadores, con aproximadamente 34,8 millones de kilogramos importados anualmente, equivalentes a unos 10 kg per cápita (ID Retail, 2019, como se cita en *Plantación de yerba mate*, s.f.). La mayor parte de la yerba mate consumida en el país es importada desde Brasil, mientras que la producción nacional se limita a iniciativas artesanales de pequeña escala (*Plantación de yerba mate*, s.f.).

Según datos de la FAO, en 2019 Brasil produjo cerca de 880.000 t de yerba mate, seguido por Argentina con 837.000 t y Paraguay con 171.000 t (Lagos, 2024). En 2024, Argentina alcanzó un récord de 986.737.613 kg de hoja verde, un incremento del 27,4 % respecto al año anterior (*Las exportaciones de yerba mate*, 2025). En ese mismo año, las exportaciones tuvieron como principal destino Siria (77 %) -reflejo de los flujos migratorios históricos y la adopción del mate en Medio Oriente-, seguido por Chile (14 %), España (5 %), Estados Unidos (2 %) y un 2 % distribuido en otros trece países (Ramseyer & Terré, 2025).

Además de su valor económico y cultural, la yerba mate representa una alternativa productiva con potencial para contribuir a la mitigación del cambio climático, debido a su capacidad de secuestrar y almacenar carbono tanto en la biomasa aérea como en el suelo (Cunha Neto et al., 2022). En el sur de Brasil se ha estimado una fijación anual de

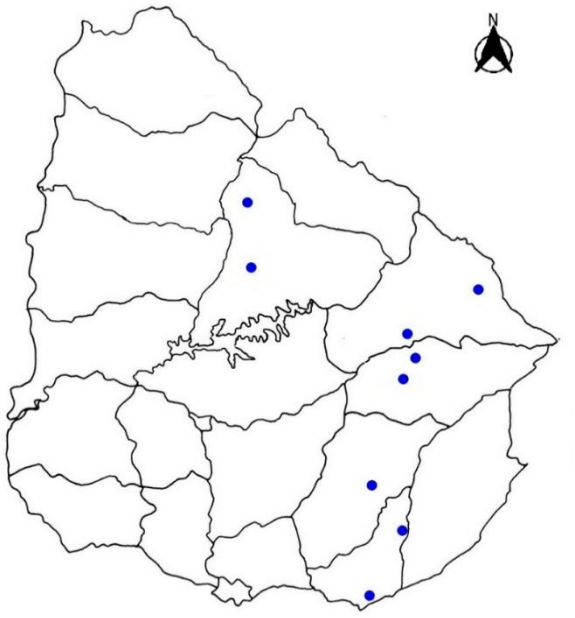
hasta 20 t de $CO_2$ $ha^{-1}$ $año^{-1}$ en biomasa aérea y reservas de carbono edáfico cercanas a 207 t de $CO_2$ $ha^{-1}$ (Alegre et al., 2007). En un rodal de *I. paraguariensis* de 19 años en Canoinhas (Santa Catarina) se reportó un promedio de 18,5 t C $ha^{-1}$ (≈ 68 t $CO_2$ $ha^{-1}$) en biomasa aérea, valores que superan ampliamente los registrados en áreas agrícolas (3,8–4,7 t C $ha^{-1}$) y en pasturas (2,6 t C $ha^{-1}$), lo que demuestra que los yerbales pueden almacenar entre cuatro y siete veces más carbono que otros usos del suelo (Cunha Neto et al., 2022).

### 2.4. Poblaciones silvestres en Uruguay

En la geografía florística del país, *Ilex paraguariensis* es una de las especies que define la Flora Oriental ubicada en la porción noreste y este del país. En esta área se han localizado poblaciones silvestres de yerba mate en los departamentos de Tacuarembó (Gruta de los Helechos, La Aruera y Est. Misericordia), Cerro Largo (Est. Buena Vista, Est. Peña Flor, A°. Parao, A°. Tacuarí y Paso Pereira), Maldonado (Aiguá y Sierra del Este), Treinta y Tres (Tapera de Ayala, A° Yerbal y A°. de la Abuelita) y Lavalleja (A°. de la Lorencita) (Figura 2) (Grela, 2004; Hernández Olveyra, 2019). Estas poblaciones se encuentran en zonas de bosques de quebrada, en condiciones de alta humedad, donde los renuevos crecen protegidos de las heladas y del sol directo en los primeros años de su desarrollo (*Yerba Mate*, 2014).

**Figura 2**

*Distribución de las poblaciones de yerba mate (Ilex paraguariensis) en Uruguay*




*Nota.* Tomado de Grela (2004).

En Uruguay se han identificado y georreferenciado 16 poblaciones nativas de *Ilex paraguariensis*, aportando información sobre su distribución, extensión, diversidad genética y estructura poblacional (Hernández Olveyra, 2019; Olano Ibarra, 2025; Tassano Sabino, 2025). Se constató que estas poblaciones son pequeñas, aisladas y se encuentran confinadas a zonas de difícil acceso, generalmente en quebradas y áreas consideradas refugios climáticos del Cuaternario (Hernández Olveyra, 2019). Estos resultados muestran el carácter fragmentado y la rareza de las poblaciones uruguayas, así como su alto valor como reservorios de germoplasma y diversidad genética (Hernández Olveyra, 2019; Olano Ibarra, 2025; Tassano Sabino, 2025). A partir del análisis de haplotipos cloroplásticos, se determinó una fuerte estructuración genética entre poblaciones y la presencia de haplotipos exclusivos del territorio uruguayo, lo que refuerza la importancia de su conservación (Hernández Olveyra, 2019; Olano Ibarra, 2025; Tassano Sabino, 2025). Al comparar las poblaciones uruguayas con cuatro poblaciones del resto del área de distribución de la especie, dos de Brasil (Faxinal dos Guedes y Chapecó, Santa Catarina), una de Argentina (Misiones) y una de Paraguay (San Lorenzo, Gran Asunción), se encontró que las poblaciones uruguayas son diferentes a estas y diferentes entre sí; lo que refuerza la singularidad de las poblaciones uruguayas y la importancia de su conservación (Hernández Olveyra, 2019; Olano Ibarra, 2025; Tassano Sabino, 2025).

Estudios que utilizaron marcadores de microsatélites nucleares y plastídicos sobre germoplasma silvestre uruguayo (58 individuos), también evidenciaron una diferenciación genética respecto a poblaciones de Argentina, Brasil y Paraguay (26 individuos), identificándose tres pools genéticos principales asociados a su distribución geográfica: Tacuarembó, Treinta y Tres y Lavalleja-Maldonado. Asimismo, se registró una correlación positiva entre distancia genética y distancia geográfica, observándose un decaimiento de la diversidad genética hacia el sur del área de distribución de la especie (Cascales et al., 2014). Las poblaciones uruguayas poseen combinaciones de alelos nucleares ausentes en poblaciones de la distribución central de la especie, constituyendo por lo tanto un recurso genético valioso (Cascales et al., 2014). Trabajos más recientes en 16 poblaciones uruguayas, cinco brasileñas y dos paraguayas, revelaron que las poblaciones uruguayas tienen una alta diferenciación genética regional, alta estructuración genética, baja diversidad intrapoblacional y la distribución heterogénea se asocia a microambientes con características ambientales específicas y una diferenciación genética marcada con respecto a las de la región de distribución, típica de poblaciones marginales (Tassano Sabino, 2025). Al analizar la diversidad genética, la estructura

demográfica y las condiciones ambientales de tres poblaciones (Tacuarembó, Treinta y Tres y Lavalleja) se observó que las poblaciones tienen baja variabilidad genética entre individuos, mostrando mecanismos de persistencia bajo aislamiento, lo que refleja un nivel de conservación favorable; aunque la heterogeneidad entre poblaciones fue marcada (Olano Ibarra, 2025). Por otro lado, análisis con marcadores AFLP en el Banco de Germoplasma de Cerro Azul, con yerba mate de Argentina, Brasil y Paraguay, señalaron una baja diferenciación entre materiales, sugiriendo que el material conservado no refleja la diversidad total de la especie y que es necesario ampliar el acervo incorporando nuevas colectas de poblaciones silvestres (Gottlieb et al., 2011).

### 2.5. Justificación

A pesar de ser *Ilex paraguariensis* una especie de importancia económica y cultural en la región, la información disponible sobre las condiciones de crecimiento en áreas naturales y sus características biológicas es escasa. Se ha avanzado en los últimos años en el conocimiento de la diversidad genética y estructura poblacional de las poblaciones uruguayas, que confirman una alta diferenciación genética y estructuración poblacional, lo cual diferencia a nuestras poblaciones de las del centro de distribución de la especie. Este conocimiento recabado es fundamental para el diseño de estrategias adecuadas de conservación y manejo sostenible de la especie y es necesario sumar información sobre la biología de la especie en condiciones locales. Este trabajo plantea un acercamiento a la biología floral de la especie en condiciones naturales de crecimiento en Uruguay, que aportan al conocimiento de su biología reproductiva. Se analiza la época de floración y la fenología intrafloral en plantas pistiladas y estaminadas de *Ilex paraguariensis* en Uruguay, abordando aspectos morfológicos y funcionales de las flores que determinan la interacción con los visitantes florales y condicionan el flujo génico a través de la dinámica del polen. De esta manera, se pretende contribuir al conocimiento regional aportando nuevos datos locales de la biología de la especie.

# 3. MATERIALES Y MÉTODOS

## 3.1. Localización y periodo de observación

El trabajo de campo se realizó en una de las poblaciones ubicada a 14 km de la ciudad de Tacuarembó, específicamente en Gruta de los Helechos (31°37'58.71"S; 56°2'18.79"O) (Figura 3). El estudio se llevó a cabo durante la semana del 24 al 30 de octubre de 2022, período elegido por coincidir con la etapa de antesis de las flores en la especie para esa zona de estudio.

La Gruta de los Helechos es una quebrada con denso bosque nativo, con un curso de agua que discurre en la zona más baja. La vegetación se compone de un sotobosque donde predominan los helechos, incluyendo especies arborescentes, que prosperan gracias a la sombra y la humedad del entorno. En su mayoría, el bosque está compuesto por especies autóctonas de la zona norte del país, lo que convierte este lugar en un hábitat para la fauna silvestre del lugar. Sin embargo, en las periferias del bosque es posible encontrar especies exóticas, principalmente del género *Pinus*, debido a los cultivos de la zona (Sola, 2016).

## 3.2. Material estudiado

Para realizar las observaciones se seleccionaron seis plantas ubicadas en el borde noreste de la quebrada (Figura 3): tres con flores pistiladas (plantas número 1, 3 y 6); vouchers Speroni 1071, 1073 y 1076, y tres con flores estaminadas (plantas número 2, 4 y 5); vouchers Speroni 1072, 1074 y 1075, todos depositados en el Herbario Bernardo Rosengurtt de Facultad de Agronomía (MVFA). Las plantas fueron elegidas por la abundancia y accesibilidad de sus flores.

**Figura 3**

*Ubicación de plantas de Ilex paraguariensis para el estudio en Gruta de los Helechos, Tacuarembó*




*Nota.* Elaborado en QGIS (2026).

### 3.3. Fenología de la floración

En cada individuo se marcaron tres ramillas en inicio de floración, seleccionadas por tener una proporción visual media a alta de botones florales próximos a abrir. En cada una se registró el número total de nudos, botones florales, flores abiertas y flores senescentes. Para el seguimiento diario de la antesis se contaron las flores abiertas por nudo una vez al día durante cuatro días consecutivos. Adicionalmente, se extrajeron tres ramillas por árbol para contar el número de nudos, el número de flores por nudo, el total de flores y su disposición: solitarias, en dúos o en tríos.

Para cada planta se calculó el rango ( valor mínimo-máximo) de cada variable. Además se calculó, por separado para plantas con flores pistiladas y estaminadas, la media aritmética y el desvío estándar muestral. Como unidad de observación se tomó las ramillas para el numero de nudos y las flores por ramillas (n = 18 ramillas por cada tipo de planta), el nudo para el número de flores por nudo (todos los nudos de las ramillas evaluadas) y la planta para el número total de flores (n = 3 plantas de cada tipo). Los

valores se expresan como media ± desviación estándar. Estos cálculos se realizaron en Microsoft Excel mediante las funciones PROMEDIO y DESVEST.

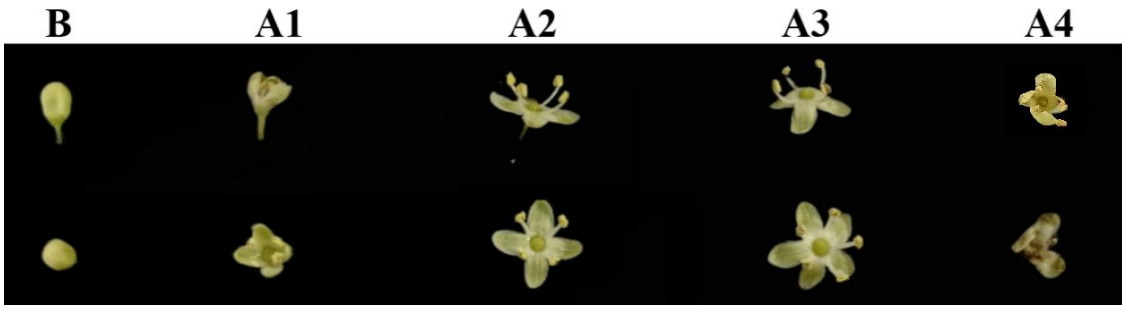
### 3.4. Fenología intrafloral

Se marcaron 25 botones florales (previo a la antesis) en cada árbol, distribuidos en diferentes zonas de la copa, y se los identificó con un número. En ambos tipos florales se definieron cinco estadios fenológicos: "B", botón floral (corola completamente cerrada, pero se diferencian los bordes de los pétalos), "A1", inicio de antesis (pétalos comienzan a separarse), "A2", antesis (pétalos turgentes en posición horizontal), "A3", inicio de senescencia (se identifican los primeros signos de deshidratación en los verticilos florales), y "A4", senescencia (pétalos, estambres o anteras marrones, o pétalos caídos) (Figuras 4 y 5).

Dos veces al día se realizó un seguimiento para registrar el estado fenológico y determinar la duración de cada estadio y tiempo de vida de las flores estaminadas y pistiladas.

**Figura 4**

*Estadios fenológicos registrados en flores estaminadas de Ilex paraguariensis*




*Nota.* En la primera fila se muestran las flores en vista lateral y en la segunda fila en vista superior.

**Figura 5**

*Estadios fenológicos registrados en flores pistiladas de Ilex paraguariensis*




*Nota.* En la primera fila se muestran las flores en vista lateral y en la segunda fila en vista superior.

3.4.1. Receptividad del estigma

La receptividad estigmática se evaluó con peróxido de hidrógeno al 10 %, el cual evidencia la actividad de peroxidasas en estigmas receptivos, mediante la formación de burbujas en su superficie (Pires et al., 2014). Para delimitar el período de receptividad, se colectaron flores pistiladas en todos los estadios fenológicos definidos (B, A1, A2, A3, A4). La prueba se realizó el 30 de octubre, en cada planta se colectaron dos flores, se depositó sobre los estigmas una gota de peróxido de hidrógeno, observando con lupa si había burbujeo en ellas. Se extremaron los cuidados para no dañar el estigma ni los tejidos adyacentes, y así evitar falsos positivos.

3.4.2. Viabilidad de polen

Para evaluar la viabilidad del polen, se utilizó el test colorimétrico con cloruro de 2,3,5-trifenil tetrazolio (TTC) a una concentración de 1 % en agua destilada. Este test evidencia la actividad enzimática implicada en la respiración celular. Estas enzimas, presentes en el citoplasma de las células vegetativas del grano de polen, desdoblan las sales incoloras de tetrazolio y las tornan de color rojo al ingresar a la célula (Torres et al., 2021).

Entre las 9:00 y las 10:30 horas, horario en que se detectó la dehiscencia de las anteras, se colectaron cinco flores estaminadas de cada planta estudiada, eligiendo aquellas que presentaban polen fresco visible en sus anteras, en los días 27, 28 y 29 de octubre de 2022. Se utilizaron pinzas esterilizadas con alcohol al 70 % para manipular las flores, a fin de evitar la contaminación con polen foráneo. La extracción de polen de cada flor se realizó en una zona acondicionada con poca luz para evitar la exposición del colorante.

Se colocó una gota de TTC en un portaobjetos, se 'pincelaron' los estambres de cada flor sobre el mismo portaobjetos individual y se cubrió con un cubreobjetos. Los preparados etiquetados con la identificación de la planta de origen, se incubaron a aproximadamente 60 °C durante unas seis horas. El recuento de granos coloreados de rojo o rosado (viables) e incoloros (inviables) se realizó en laboratorio, se observaron con el objetivo 10X de un microscopio óptico (Modelo Nikon E100); y se contaron granos hasta alcanzar un mínimo de 300 por portaobjetos, en los casos que no se alcanzó dicho mínimo se contabilizaba la totalidad.

Para cada planta y día se sumaron los granos contabilizados en los portaobjetos correspondientes, y el porcentaje de polen viable se calculó como el cociente entre el número de granos viables y el total de granos contabilizados, multiplicado por 100. Para cada porcentaje se estimó un intervalo de confianza del 95 % (IC 95 %), mediante el método de Clopper-Pearson, basado en la distribución binomial, utilizando la función binom.test() del paquete *stats* de R (R Core Team). Se eligió este método porque no asume una distribución normal de la proporción y mantiene una cobertura adecuada aun cuando el porcentaje se aleja de 50%.

3.4.3. Néctar

Se determinó el momento de mayor secreción de néctar en ambos tipos florales para identificar el momento óptimo de colecta. Esta se realizó con capilares de vidrio de 1,2 mm de diámetro interno. Dado que el volumen secretado por flor fue pequeño, se agruparon muestras de varias flores en un mismo capilar para obtener un volumen suficiente para la medición. El néctar colectado se analizó con un refractómetro Atago Automatic (rango 0,0–33,0 °Bx) para determinar la concentración de sólidos solubles en grados Brix (°Bx), expresada como concentración de azúcares (sacarosa, glucosa y fructosa), donde 1 °Bx equivale a 1 g de azúcares en 99 g de agua.

### 3.5. Visitantes florales

Se realizaron observaciones sistemáticas de visitantes florales en cuatro árboles (dos de flores pistiladas y dos de flores estaminadas), seleccionando en cada uno un área de aproximadamente 0,5 m² con un número de flores en antesis representativo del momento de floración. Cada observación tuvo una duración de 10 minutos y se repitió cada 90 minutos en los siguientes horarios: 7:30, 9:00, 10:30, 12:00, 13:30, 15:00, 16:30 y 18:00 h, cubriendo ocho momentos del día durante tres días. En cada horario se

registraron temperatura y humedad con un termohigrómetro digital Fluke 971, ubicado a un metro de altura sobre el suelo en un sitio fijo seleccionado.

Durante cada observación se registró el tipo de visitante, su abundancia en el período y el tipo de actividad sobre la flor o la planta: si llegaban con polen a las flores pistiladas, si tenían contacto con las anteras en las estaminadas, o qué zonas de las flores frecuentaban con mayor contacto. Se realizó registro fotográfico y, para la identificación taxonómica precisa de los insectos, se colectó un ejemplar de cada tipo. Los ejemplares se fijaron inicialmente en vapores de FAA (formaldehído, alcohol y ácido acético) y luego se acondicionaron en un insectario. La identificación fue realizada en primera instancia por el equipo de trabajo y posteriormente confirmada por la Ing. Agr. (Mag.) Soledad Delgado y la Lic. en Ciencias Biológicas (Dra.) Sheena Salvarrey.

### 3.6. Herramientas utilizadas en la estadística descriptiva

Los datos fueron registrados en Google Sheets y posteriormente organizados en Microsoft Excel. Los análisis estadísticos descriptivos se realizaron en R 4.6.1 (R Core Team), usando RStudio 2026.08.1+195, desarrollado por la empresa Posit (Posit Team, 2026), ambos con código abierto. Para la representación espacial de los individuos relevados y la delimitación de las poblaciones, se empleó el Sistema de Información Geográfica QGIS, versión 4.0.1 (2026), también de código abierto.

# 4. RESULTADOS

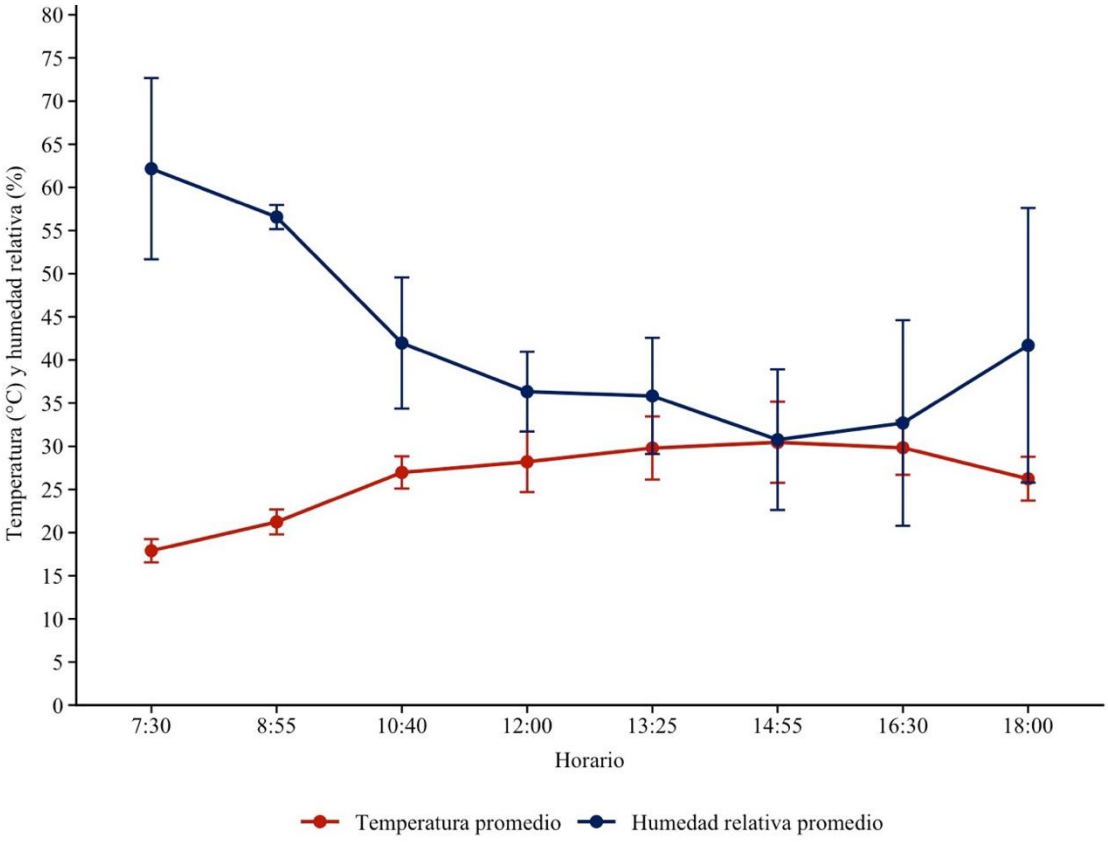
## 4.1. Condiciones ambientales

Durante los días experimentales (27, 28 y 29 de octubre), el día 28 presentó la mayor amplitud térmica, con una temperatura mínima de 16,5 °C a las 7:30 h y una máxima de 34,2 °C a las 14:55 h. El valor más alto de humedad relativa (HR) se registró el día 27 a las 7:30 h (71,9 %), mientras que el mínimo correspondió al día 28 a las 16:30 h (22,3 %). En los días 27 y 28, la HR siguió un patrón diurno marcado: valores elevados en la mañana, descenso progresivo durante las horas centrales y una leve recuperación hacia el final de la jornada; en el día 29, en cambio, los valores de HR se mantuvieron comparativamente altos a lo largo de todo el día, con menor variación. En los tres días se observó una correlación inversa entre temperatura y HR, aunque fue más pronunciada los días 27 y 28; a medida que la temperatura aumentó durante la mañana, la HR disminuyó, y viceversa (ver Figura A1 del Anexo).

Al comparar promedios diarios, la temperatura aumentó de 24 °C a 29 °C entre el 27 y el 29 de octubre, mientras que la HR promedio osciló entre 40 % y 48 %, con una leve tendencia al alza en el período (ver Figura A2 del Anexo). Las temperaturas promedio a lo largo del día, en los diferentes horarios de registro mostraron 18 °C a las 7:30 y un máximo cercano a 30 °C entre las 13:25 y 16:30; la HR fue mayor a las 7:30 (62 %) y menor a las 14:55 (31 %), mostrando un patrón inverso entre temperatura y humedad (Figura 6).

**Figura 6**

*Temperatura y humedad relativa promedio para cada horario de registro*




### 4.2. Fenología de la floración

Se evidenciaron diferencias entre las inflorescencias pistiladas y estaminadas en el número de flores por nudo y el número total de flores por ramilla. Si bien ambos tipos presentaron una cantidad promedio similar de nudos por ramilla (13 y 14, respectivamente), las inflorescencias estaminadas mostraron en promedio más del triple de flores totales por planta que las pistiladas (2027 vs. 604), lo que refleja tanto su mayor número de flores promedio por nudo (23 vs. 7) como una mayor variabilidad entre individuos. En contraste, las flores pistiladas presentaron valores más bajos y homogéneos para estas variables (Tabla 1).

**Tabla 1**

*Rango de flores y nudos para flores estaminadas y pistiladas contabilizadas en seis ramillas*

| | Planta N ° | Nudos | Flores por nudo | Flores por rama | Flores totales |
|---|---|---|---|---|---|
| Pistiladas | 1 | 13-19 | 1-17 | 77-182 | 789 |
| | 3 | 10-18 | 1-14 | 65-162 | 659 |
| | 6 | 8-16 | 1-13 | 37-80 | 363 |
| Media ± Desvío | | 13,4<br>3,7 | 7,5<br>3,6 | 100,6<br>44,4 | 603,7<br>218,3 |
| Estaminadas | 2 | 8-33 | 2-65 | 250-1078 | 2898 |
| | 4 | 10-23 | 1-47 | 112-596 | 1938 |
| | 5 | 10-17 | 1-37 | 164-291 | 1246 |
| Media ± Desvío | | 14,4<br>5,8 | 23,5<br>11,8 | 337,9<br>219,3 | 2027,3<br>829,6 |

Al comparar el número total de flores por planta, las pistiladas (1, 3 y 6) presentaron menor variabilidad entre ramillas, mientras que las estaminadas (2, 4 y 5) mostraron valores más altos y mayor dispersión dentro de una misma planta, siendo la planta 2 la de mayor producción floral (Figura 7). En el agrupamiento floral por nudo, las inflorescencias pistiladas presentaron únicamente flores solitarias en las tres plantas evaluadas, sin registros de flores en dúos ni en tríos (Tabla 2). Las estaminadas, en cambio, mostraron los tres tipos de agrupamiento en todas las plantas, con una mayor proporción de flores en tríos respecto a los otros tipos. En la planta 2 se registraron en promedio por ramilla 28 flores solitarias, 22 en dúos y 172 en tríos; en la planta 4, 52 flores solitarias, 24 en dúos y 111 en tríos y en la planta 5, 17 flores solitarias, 13 en dúos y 50 en tríos. (Tabla 2).

**Figura 7**

*Número de flores en seis ramillas de tres plantas pistiladas y de tres estaminadas*

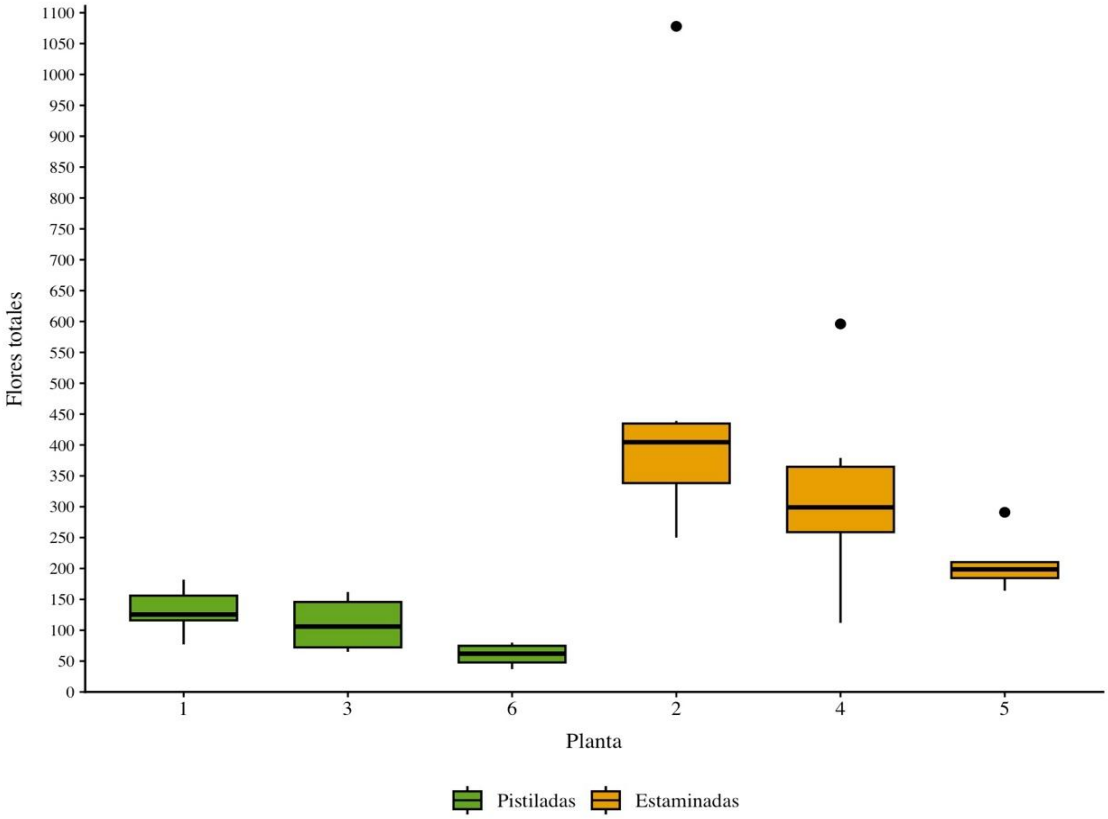



**Tabla 2**

*Número promedio de flores por nudo para ramillas estaminadas y pistiladas ramillas*

| | Planta N ° | Nudos | Flores solitarias | Flores en dúos | Flores en tríos |
|---|---|---|---|---|---|
| Pistiladas | 1 | 16 | 7 | 0 | 0 |
| | 3 | 14 | 8 | 0 | 0 |
| | 6 | 11 | 5 | 0 | 0 |
| Estaminadas | 2 | 17 | 2 | 4 | 28 |
| | 4 | 13 | 3 | 5 | 23 |
| | 5 | 13 | 2 | 3 | 16 |

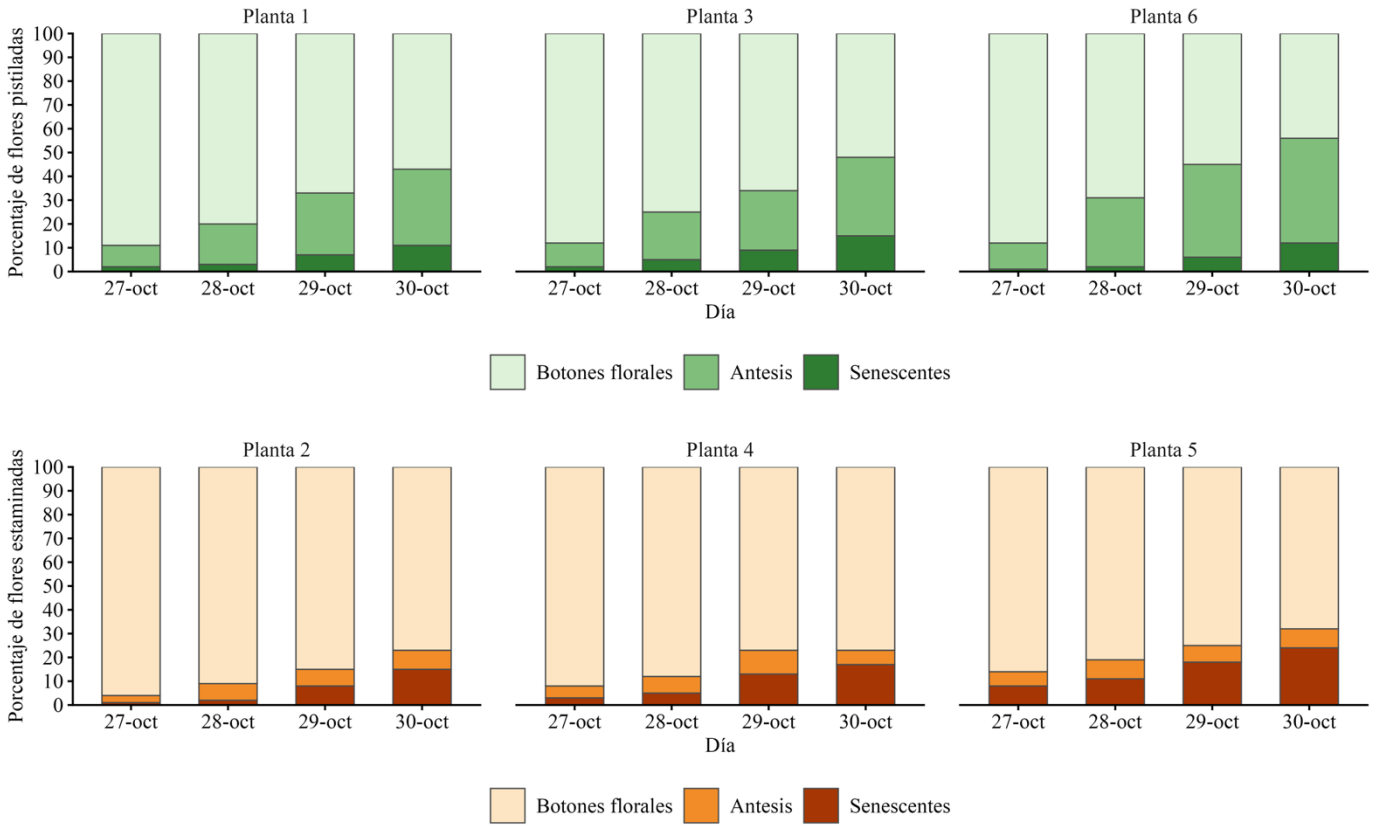
*Nota.* Realizado para tres ramillas.

Las flores pistiladas mostraron un incremento progresivo tanto en el número de flores en antesis como en las flores senescentes a lo largo de los días de observación. En la planta 1, las flores en antesis aumentaron de 9 a 32 %, mientras que las senescentes lo hicieron de 2 a 11 %. Las plantas 3 y 6 siguieron un patrón similar: la planta 3 pasó de 10 a 33% en flores en antesis y de 2 a 15 % en senescentes, mientras que la planta 6 registró un incremento en antesis pasó de 11 a 44 % y las flores senescentes entre el 29 y el 30 de octubre, pasaron de 1 a 12 % (Figura 8a). El avance de la floración, por lo tanto, considerando las flores en antesis y las senescentes, fue de 43, 48 y 56% en las plantas 1, 3 y 6 respectivamente, durante el período de observación.

En las flores estaminadas también se registró una progresión en la proporción de flores en antesis y senescente. En la planta 2, las flores en antesis pasaron de 3 a 8 %, y las senescentes de 1 al 15 %. La planta 4 presentó un aumento de porcentaje de flores en antesis durante los primeros tres días pasando de 5% a 10% seguido de una caída en el último día a 6 %, mientras que las flores senescentes se incrementaron de forma sostenida de 3 % a 17 %. En la planta 5, las flores en antesis se mantuvieron relativamente estables entre 6 % y 8 %, mientras que las senescentes aumentan considerablemente de 8 a 24 % (Figura 8b). El avance de la floración por lo tanto, considerando las flores en antesis y las senescentes, fue de 23, 23 y 32% en las plantas 2, 4 y 5 respectivamente, durante el período de observación.

**Figura 8**

*Avance de la antesis y la senescencia (%) por planta y día de estudio*



## 4.3. Fenología intrafloral

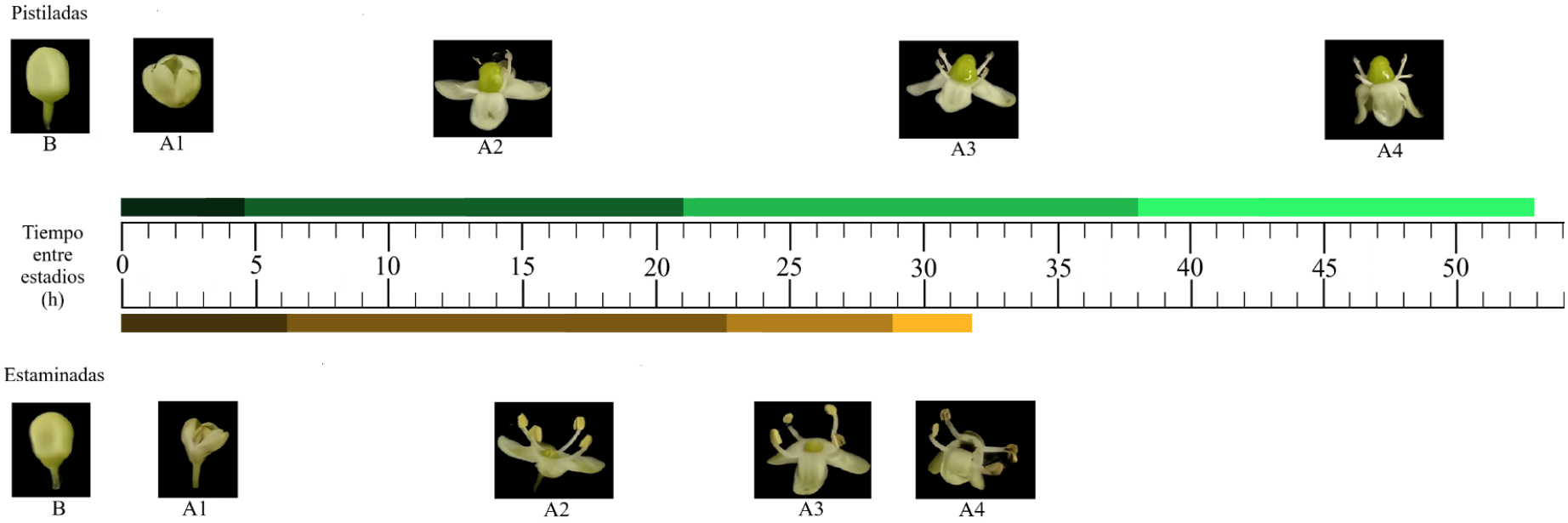
### 4.3.1. Tiempo de vida de las flores

Las flores estaminadas tuvieron una duración de 31,8 horas, mientras que las pistiladas presentaron una duración media del ciclo floral de 52,9 horas (Figura 9). En cuanto a la duración promedio de los estadios, las flores estaminadas permanecieron 6,1 h en A1, 16,6 horas en A2; 6,2 horas en A3 y 3,0 horas en A4; aunque la planta 2 no registró flores que alcanzaran A4. Las flores pistiladas por su parte, mostraron una duración de 4,6 horas en A1, 15,5 horas en A2, 18,0 horas en A3; y 14,8 horas en A4 (Figura 9); siendo mayor en las plantas pistiladas el rango registrado de duración de llos estadios florales (Figura 10). Las flores pistiladas mostraron mayor variabilidad en la duración de los estadios florales que las estaminadas, especialmente en los estadios de antesis (A2 y A3) y comienzo de senescencia (A4) (Figura 11).

Las flores pistiladas alcanzaron el estadio A4 con mayor frecuencia que las estaminadas, y permanecieron en la planta por un período más prolongado; algunas de ellas no registraron caída durante el período de estudio. Asimismo, se observó que la mayor caída de flores estaminadas ocurrió tras la dehiscencia de las anteras en A2, coincidiendo con el fin del período de liberación de polen (Figura 12e); esto se observó que ocurría mayormente entre el registro de las 7:30 y las 10:30 am.

**Figura 9**

*Fenología y duración de estadios florales en flores pistiladas y estaminadas de Ilex paraguariensis*




*Nota.* Horas promedio duración de cada etapa.

**Figura 10**

*Duración cada estadio floral en plantas con flores pistiladas y estaminadas de Ilex paraguariensis*

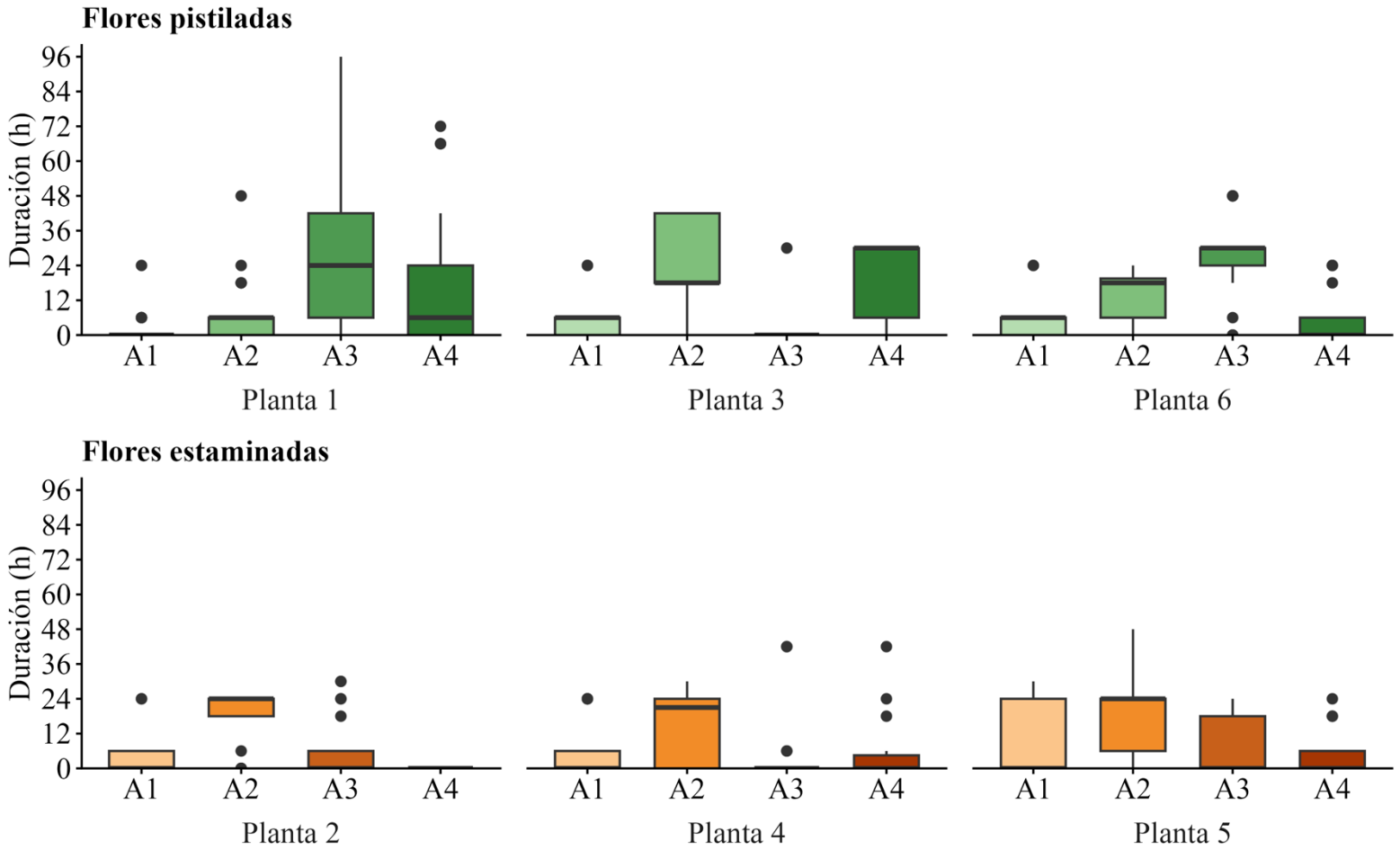
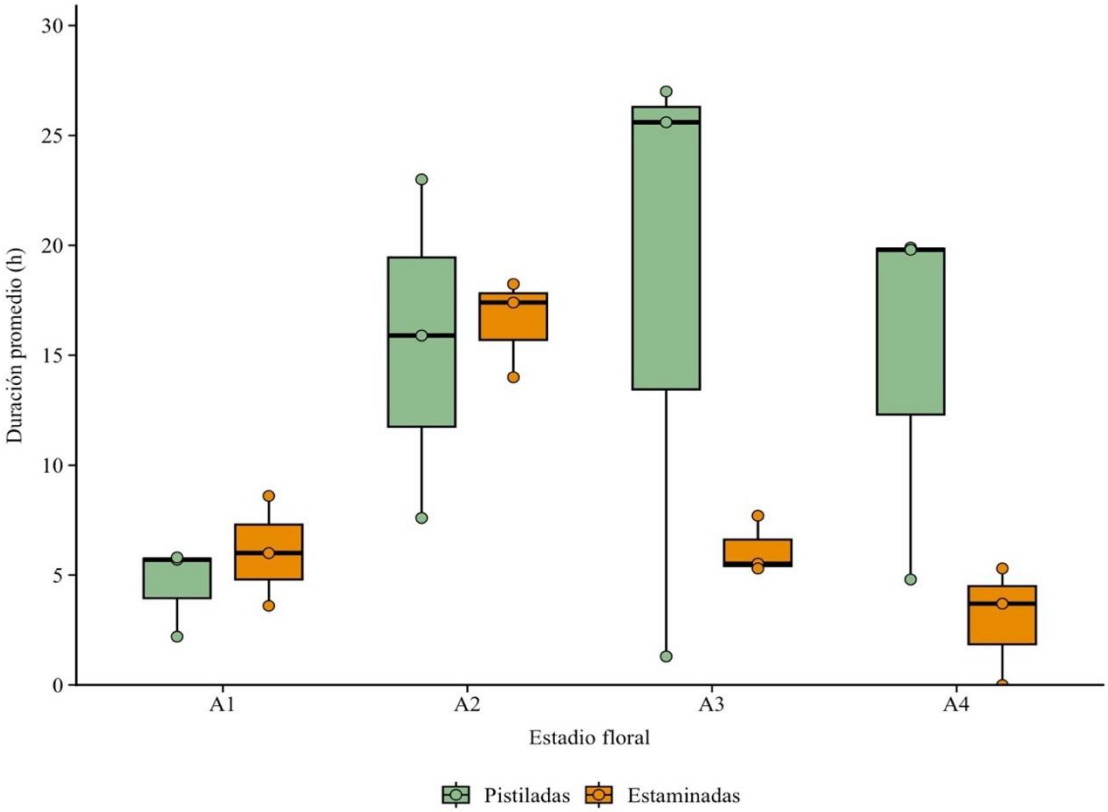


**Figura 11**

*Duración promedio de los estadios florales en plantas con flores pistiladas y estaminadas*




4.3.2. Néctar

Ambos tipos florales, estaminadas y pistiladas, presentaron secreción de néctar en las primeras horas de la mañana (04:30 h). En las estaminadas, la secreción se inició en la base del pistilodio y luego se acumuló en la concavidad de los pétalos; en las pistiladas, emergió por la base del ovario, en la zona entre los filamentos de los estaminodios. En ambos casos, la secreción se registró en los estadios A2–A3 (Figura 12a–b). La concentración en flores estaminadas, medida entre 05:00 y 06:00 h, fue de 28, 14 y 12,5 °Brix para las plantas 2, 5 y 4, respectivamente. En las flores pistiladas, el volumen secretado fue insuficiente para realizar la medición con el refractómetro digital, por lo que no se pudo cuantificar la concentración de solutos.

**Figura 12**

*Eventos en la biología floral de Ilex paraguariensis registrados en población silvestre uruguaya*




*Nota.* a) secreción de néctar en flores estaminadas. b) secreción de néctar en flores pistiladas. c) burbujeo del peróxido de hidrógeno en el estigma receptivo. d) prueba de viabilidad del polen con 2,3,5 cloruro de trifenil tetrazolio. e) polen en anteras dehiscentes.

4.3.3. Viabilidad del polen

Mediante la tinción con TTC (2,3,5-trifenil tetrazolio cloruro) se distinguieron al microscopio óptico granos de polen viables (teñidos de rojo) y no viables (incoloros) (Figura 11d). En promedio, la planta 2 presentó la mayor viabilidad polínica durante los tres días de evaluación (51,76 %), seguida de la planta 4 (30,23 %) y la planta 5 (31,20 %) (Tabla 3).

Al analizar la viabilidad por día, se observó que la planta 5 presentó una caída pronunciada el 29 de octubre, alcanzando apenas un 12 % de viabilidad, coincidiendo con el aumento de temperatura y la disminución de humedad relativa registrados ese día, mientras que las plantas 2 y 4 mostraron valores más estables a lo largo del período de evaluación (Figura 13).

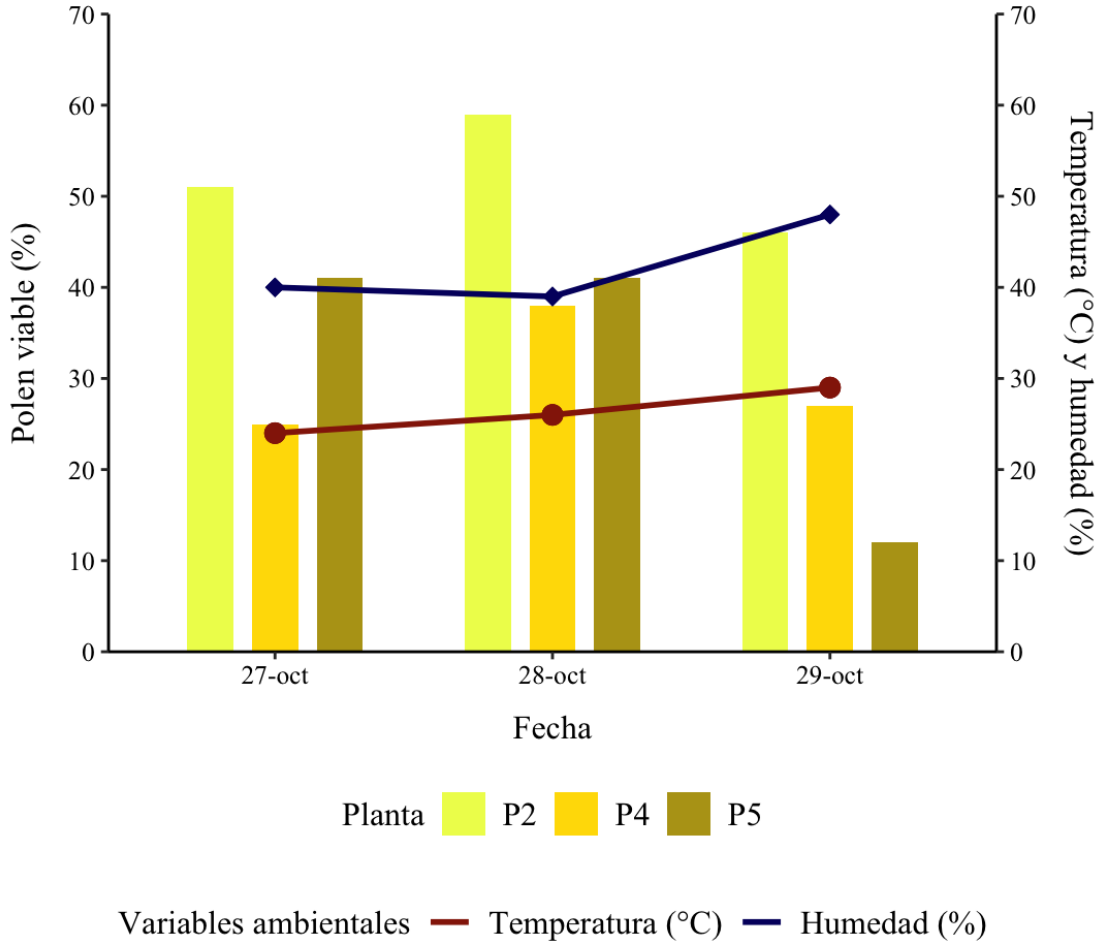
**Tabla 3**

*Porcentaje de granos de polen viables por día en flores estaminadas de Ilex paraguariensis*

| Día | Variable | Planta 2 | Planta 4 | Planta 5 |
|---|---|---|---|---|
| 27-oct | % Polen viable | 51 | 25 | 41 |
| | (IC 95 %) | (47,79–54,15) | (22,86–27,83) | (37,36–43,71) |
| | Granos contabilizados | 979 | 1214 | 948 |
| 28-oct | % Polen viable | 59 | 38 | 41 |
| | (IC 95 %) | (55,85–61,44) | (35,80-40,68) | (38,27-43,66) |
| | Granos contabilizados | 1229 | 1562 | 1314 |
| 29-oct | % Polen viable | 46 | 27 | 12 |
| | (IC 95 %) | (43,34-47,97) | (24,90-29,52) | (10,57-13,88) |
| | Granos contabilizados | 1816 | 1465 | 1555 |

**Figura 13**

*Porcentaje de viabilidad de polen promedio para cada planta estaminada de Ilex paraguariensis*




*Nota.* Para cada día de observación, incluyendo registros de temperatura y humedad relativa promedio.

4.3.4. Receptividad estigmática

En los estigmas receptivos se detectó actividad enzimática, al observar un burbujeo con la aplicación de peróxido de hidrógeno (Figura 12c). Se realizó para todos los estadios identificados, desde B a A4, y se observó reacción desde A2 hasta A4. En este último estadio las flores ya presentaban bastantes daños, por lo que es probable que se tratase de un falso positivo o una reacción sobreestimada.

### 4.4. Visitantes florales

Se identificaron 15 taxa de visitantes florales a partir de observaciones y capturas, pertenecientes a los órdenes Coleoptera, Diptera e Hymenoptera, registrados tanto en

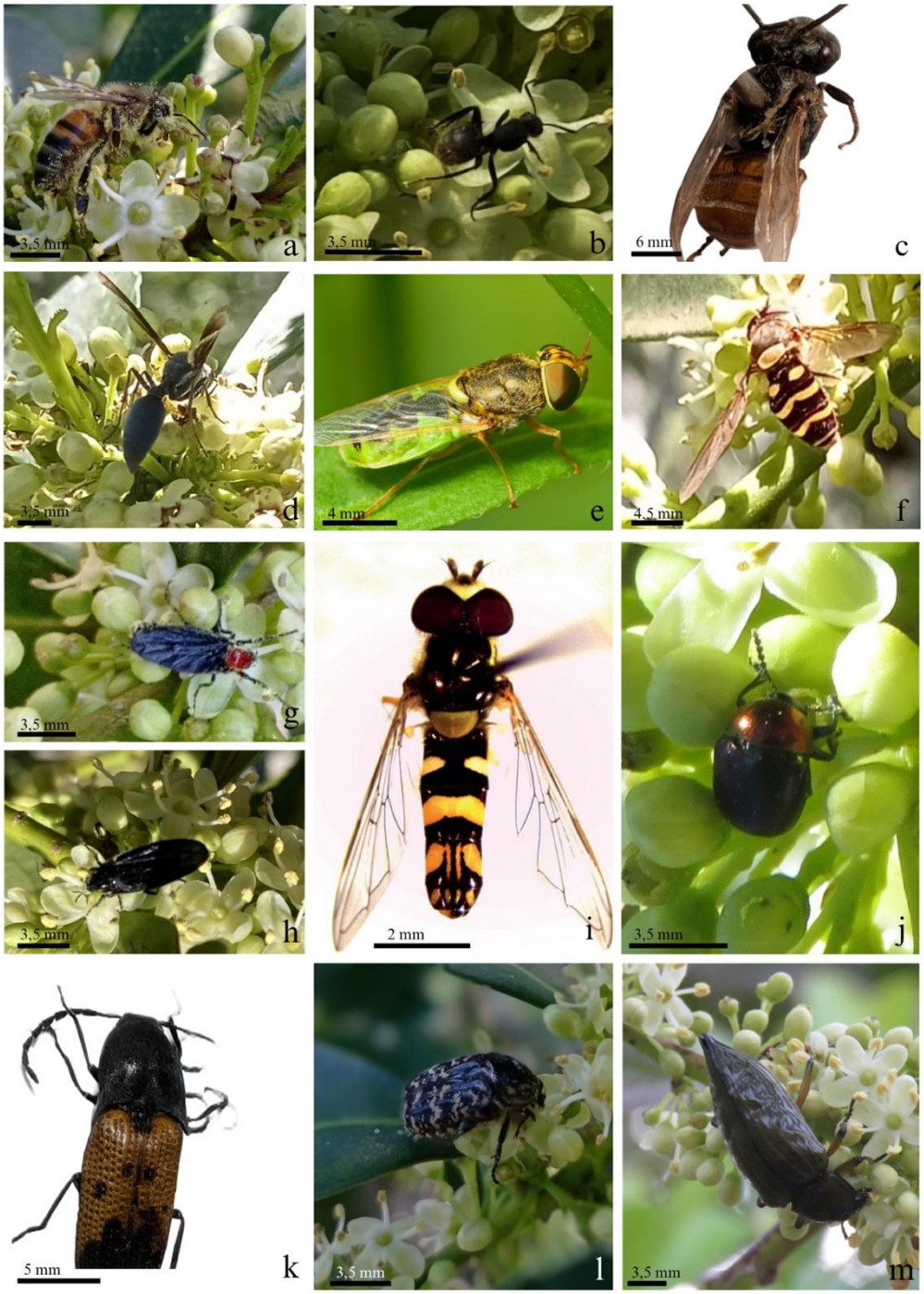
flores pistiladas como estaminadas (Tabla 4, Figura 14). Las flores estaminadas recibieron mayor riqueza y abundancia de visitantes, sólo cuatro de los taxones observados en las flores estaminadas estuvieron presentes en las pistiladas (Tabla 4, Figuras 15 y 16).

Dentro de Hymenoptera, la familia Apidae (subfamilia Apinae) fue el grupo con mayor número de visitas (Figura 14a) con registros en ambos tipos florales. En casi todos los casos, en flores estaminadas se las observaba con polen adherido en las corbículas; en el caso de las flores pistiladas, no se observó presencia de polen en las corbículas de abejas visitantes.

El néctar fue el principal recurso explotado por la mayoría de los visitantes, aunque en algunos casos (Familias: Chrysomelidae, Elateridae, Tenerionidae, Bibionidae, Stratiomydae, Vespidae, Halictidae) no fue posible discriminar si recolectaban polen, néctar o simplemente exploraban las flores (Tabla 4).

**Figura 14**

*Visitantes florales de Ilex paraguariensis*




*Nota.* a) *Apis mellifera*; b) *Camponotus sp.*; c) subfam. Halictidae; d) *Polybia scutellaris*; e) subfam. Stratiomyidae[1]; f) *Syrphus sp.*; g) *Dilophus pectoralis*; h) *Dilophus sp.*; i) *Allograpta exotica*[2]; j) *Phaedon sp.*; k) *Conoderus sp.*; l) *Euphoria lurida*; m) *Blapida pertyi*. Fotografías de elaboración propia, excepto [1] tomada de Hoffmann Olsen (2012) y [2] tomada de Salas y Portilla (2019).

**Tabla 4**

*Insectos observados en flores estaminadas y pistiladas de Ilex paraguariensis y recursos florales explorados*

| Orden | Familia-Subfamilia | Género/ Especie | Flores pistiladas | Flores estaminadas |
|---|---|---|---|---|
| COLEOPTERA | Chrysomelidae | *Phaedon* sp. | | s/d |
| | Elateridae | *Conoderus* sp. | | s/d |
| | Mordelliadae | s/i | | N |
| | Scarabaeidae | *Euphoria lurida* | | N |
| | Tenebrionidae | *Blapida pertyi* | | s/d |
| DIPTERA | Bibionidae | *Dilophus pectoralis* | | N |
| | | *Dilophus* sp | | s/d |
| | Stratiomydae | s/i | | s/d |
| | Syrphidae | *Allograpta exótica* | | N |
| | | *Syrphus* sp. | N | N |
| HIMENÓPTERA | Apidae-Apinae | *Apis melífera* | N | N-P |
| | Formicidae | *Camponotus* sp. | N | N |
| | Halictidae | s/i* | | s/d |
| | Vespidae | *Polybia scutellaris* | N | s/d |
| | | s/i | | |

*Nota.* (P, polen; N, néctar; s/d, sin determinar; s/i sin identificar).

La cantidad de visitantes florales difirió notoriamente entre flores pistiladas y estaminadas. En las pistiladas (Figura 15), se registró entre 13 y 21 visitantes por horario desde 7:30 h a 18:00 h, el pico máximo se dio a las 12:00 h con 21 visitantes donde el 97 % pertenecían al orden Hymenoptera y el 3% restante a Diptera. Hymenoptera predominó a lo largo del día, registrando su menor porcentaje a las 18:00 h con un 75 %, momento en que Diptera aumentó su presencia llegando a representar un 25 %. Coleoptera tuvo una presencia marginal, registrándose únicamente a las 16:30 h con un 3,4 % y a las 10:30 h con un 7 %.

Las flores estaminadas (Figura 16) recibieron un número considerablemente mayor de visitantes, con valores que oscilaron entre 22 y 45 por horario. El pico máximo se registró a las 09:00 h con 45 visitantes, seguido de 37 a las 10:30 h, horario a partir del cual se observó presencia de todos los órdenes identificados. A las 12:00 h la cantidad registrada llegó a su mínimo con 22 visitantes, con una leve recuperación a las 16:30 h con 30 visitantes. Hymenoptera fue el orden predominante en todos los horarios, alcanzando su mínimo a las 15:00 h con un 79 %. Diptera estuvo presente en todos los horarios excepto en la observación de las 7:30 h y 15:00 h, con su mayor representación a las 18:00 h con un 12,5 %. Coleoptera mostró su mayor presencia a las 15:00 h (21 %), disminuyendo hacia el final del día.

**Figura 15**

*Cantidad de visitantes y distribución de órdenes a lo largo del día en flores pistiladas*

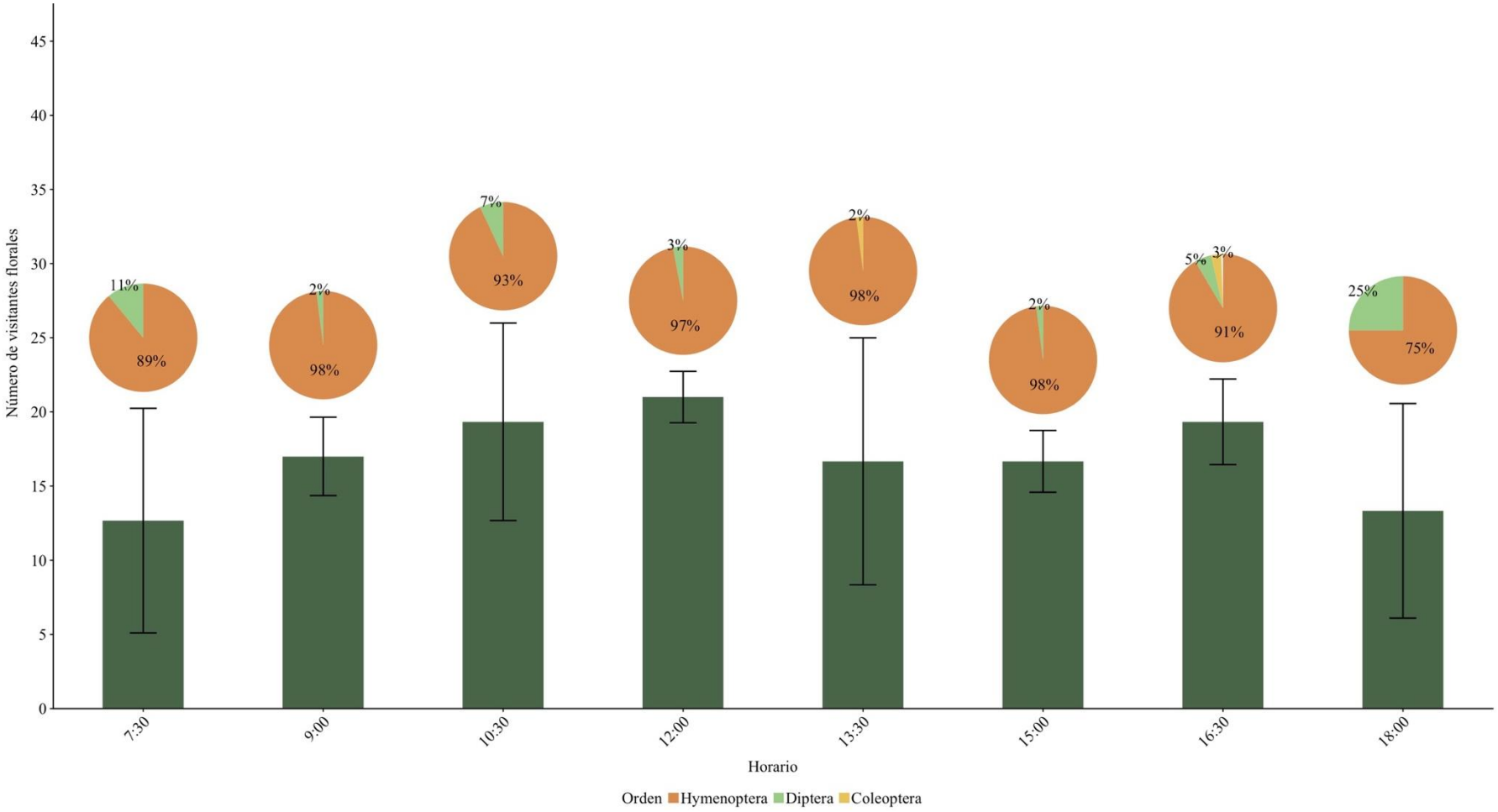
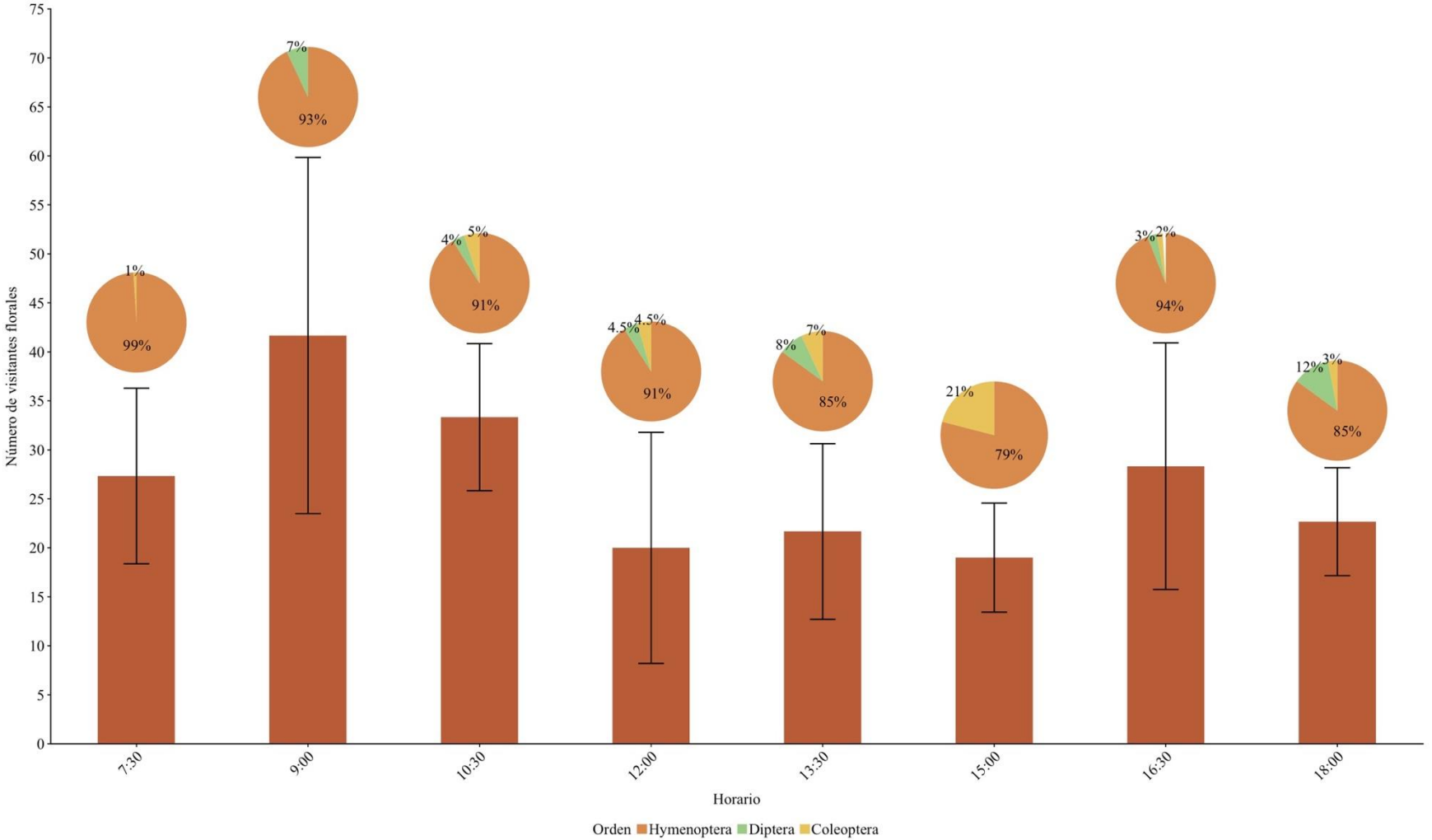


**Figura 16**

*Cantidad de visitantes y distribución de órdenes a lo largo del día en flores estaminadas*



# 5. DISCUSIÓN

## 5.1. Floración y presentación de las flores

Este trabajo aporta información detallada sobre la biología floral de *Ilex paraguariensis* en una población silvestre del departamento de Tacuarembó (Uruguay), a partir del análisis de variables morfológicas, funcionales, ambientales y de la interacción planta-insecto. Durante el período de muestreo, la temperatura osciló entre 20 y 30 °C y la humedad relativa entre 22 y 72 %. Los valores de estas variables parecen tener una relación con la secreción de néctar, la dehiscencia de las anteras y la actividad de los visitantes florales, aunque la duración acotada del estudio, tres días de una sola floración, no permite establecer conclusiones definitivas al respecto.

Los individuos con flores estaminadas presentaron un número mayor de flores por nudo y por rama, con alta variabilidad entre árboles, mientras que los pistilados mostraron menor cantidad de flores tanto por nudo como por rama y menor variación en la cantidad de flores entre las ramillas estudiadas de cada árbol pistilado. Este patrón coincide con lo observado en *Ilex opaca*, donde los individuos estaminados producen hasta siete veces más flores que los pistilados en árboles de similar tamaño (Carr, 1991). Esta distribución floral sugiere una estrategia reproductiva característica de especies dioicas: los individuos estaminados invierten en maximizar la producción de polen mediante un mayor número de flores, mientras que las pistiladas destinan más recursos a la producción de frutos y semillas (Coder, 2022). A su vez, en un ensayo de procedencias y progenies de *I. paraguariensis* implantado en Colombo (Paraná, Brasil), las plantas fueron implantadas sin conocerse previamente su condición pistilada o estaminadas, lo cual se determinó a los cinco años de edad mediante la observación de las flores. A partir de esa evaluación se reportó una proporción aproximada de ocho plantas estaminadas por cada cinco plantas pistiladas (Sturion et al., 1995). Reciente estudio realizado en Uruguay, en los departamentos de Tacuarembó, Treinta y Tres y Lavalleja observando la presencia de estructuras reproductivas que permitían identificar las plantas masculinas y femeninas según las flores o los frutos, no mostraron esta misma tendencia; no se detectaron desviaciones significativas de una proporción de plantas pistiladas y estaminadas a 1:1 en 2 de las 3 poblaciones estudiadas, donde se incluye nuestra población de estudio. En una tercera población más pequeña se observó una mayor proporción de individuos pistilados

(7 pistilados y 3 estaminados), aunque estadísticamente esta diferencia no resultó significativa (Olano Ibarra, 2025). De nuestros resultados se infiere que, además de la proporción de plantas pistiladas y estaminadas en una población, la contribución relativa de cada tipo floral está determinada por la cantidad de flores que produce cada tipo de planta. Esta diferencia en el número de flores podría reflejar una mayor asignación de recursos a la función masculina durante la floración, patrón descrito en otras especies dioicas (Coder, 2022).

Las observaciones realizadas los días 27, 28 y 29 de octubre de 2022 coinciden con el período de floración reportado por la bibliografía para la especie en la región; en Bosque Ombrófilo Mixto en el municipio de Urupema, Santa Catarina (Brasil), donde se realizó el seguimiento de 161 individuos adultos durante el período de agosto de 2011 a mayo de 2012 se constató que la floración se daba en octubre y los primeros 15 días de noviembre, cuando las temperaturas medias están por encima de los 25 °C (Pires et al., 2014). Huertos comerciales ubicados en Gobernador Virasoro, Corrientes, Argentina, registraron que, dependiendo de las condiciones ambientales, la floración de yerba mate puede comenzar en septiembre y extenderse hasta noviembre, con períodos que van de 10 a 68 días.

Durante los tres días de estudio se pudo observar que la floración en ramillas pistiladas alcanzó hasta un 48% de la floración y las ramillas estaminadas hasta un 32%. En ninguno de los dos tipos de ramillas se superó el 50% de floración, lo que nos permite estimar que la floración de yerba mate superó ampliamente la duración de una semana en nuestro año de estudio. El avance de la floración en las plantas pistiladas, medido en flores en antesis por día, fue más rápido que en las flores estaminadas.

Las flores estaminadas presentaron una duración media del ciclo floral de 31,8 horas, mientras que las pistiladas alcanzaron las 52,9 horas. La caída más temprana de las flores estaminadas tras la dehiscencia de las anteras contrasta con la mayor longevidad de las pistiladas, que pueden permanecer abiertas incluso con signos de senescencia. Teniendo en cuenta nuestro reporte del mayor avance de floración de las plantas pistiladas, la mayor longevidad de las flores pistiladas, favorece la sincronización entre la liberación y la recepción de polen compatible, extendiendo la ventana de polinización efectiva. En *Ilex opaca* se observó un patrón similar: las flores estaminadas envejecen más rápido, con anteras marchitas y pétalos que caen al cabo de uno o dos días, mientras que las pistiladas pueden persistir tres o cuatro días (Carr, 1991).

La antesis comienza antes del amanecer en ambos tipos de flores. En las flores estaminadas tuvo una duración de 6,1 horas en A1, 16,6 horas en A2, 6,2 horas en A3 (el estadio de mayor duración) y 3,0 horas en A4. En las flores pistiladas, en cambio, la duración fue de 4,6 horas en A1, 15,5 horas en A2, 18,0 horas en A3 (el estadio de mayor duración) y 14,8 horas en A4, aunque en la planta 2 no se registraron flores que alcanzaran este último estadio (Figura 11). En cuanto a la dehiscencia de las anteras, esta se observó entre las 7:30 y las 11:30 h durante el estadio A2 de las flores estaminadas. Tras este evento, coincidiendo con el fin del período de liberación de polen, ocurrió la mayor caída de flores estaminadas, principalmente entre las 7:30 y las 10:30 h (Figura 12e).

La receptividad estigmática se inició en el estadio A2 y se mantuvo durante los estadios A3 y A4, evidenciada por la reacción positiva al peróxido de hidrógeno. La adquisición de receptividad se encuentra asociada al proceso de maduración del estigma y a modificaciones de su superficie, como ha sido descrito en otras especies (Sanzol & Herrero, 2001; Uwate & Lin, 1981) y constituye un componente fundamental de la interacción polen-estigma, ya que condiciona la posibilidad de reconocimiento, hidratación y germinación del grano de polen sobre la superficie estigmática (Shivanna & Rangaswamy, 1992). Tomando la duración de los estadios donde se detectó reactividad estigmática, este se mantuvo durante 48,3 horas receptivo, correspondientes a 15,5 horas de A2, 18,0 horas de A3 y 14,8 horas de A4. Tomando únicamente los estadios A2 y A3, en los cuales las flores no presentaban el grado de deterioro observado en A4, puede establecerse un período de receptividad de al menos 33,5 horas. La reacción positiva registrada durante A4 debe interpretarse teniendo en cuenta que en este estadio las flores presentaban signos evidentes de deterioro luego de un período prolongado de exposición a las condiciones ambientales y a la actividad de los visitantes florales La prueba con $H_2O_2$ constituye un método rápido y adecuado para estimar la receptividad estigmática en condiciones de campo, aunque presenta la limitación de ser una prueba no cuantitativa (Shivanna & Rangaswamy, 1992). Por lo tanto, la reacción observada permite delimitar los estadios en los que existe actividad enzimática asociada con la receptividad, pero no determina cuantitativamente el grado de receptividad del estigma. En consecuencia, la respuesta positiva observada en A4 podría corresponder a un falso positivo y no necesariamente indicar que el estigma mantiene su funcionalidad hasta el final de este estadio.

El amplio período de receptividad estigmática detectado en nuestro trabajo, sumado al mayor rango de duración de las flores pistiladas, da cuenta del amplio período de

funcionalidad que presentaron las flores pistiladas en *Ilex paraguariensis* en nuestro año de estudio. Otros estudios realizados en *I. paraguariensis* en Urupema, Santa Catarina, Brasil, utilizando igualmente $H_2O_2$ al 10 % y el burbujeo como indicador, registraron también un amplio rango de receptividad estigmática durante todo el período de antesis y una longevidad floral de al menos tres días (Pires et al., 2014).

La viabilidad polínica mostró variabilidad entre individuos, con valores de entre 31,2 y 51,8 % durante los días de trabajo. Las plantas 2 y 4 mostraron valores relativamente estables a lo largo del período de evaluación, mientras que la planta 5 presentó una caída pronunciada el 29 de octubre, alcanzando apenas un 12 % de viabilidad, coincidiendo con un aumento de la temperatura y una disminución de la humedad relativa registrados ese día. La planta 2, por su parte, mostró consistentemente los valores más altos de viabilidad polínica (51 %, 59 % y 48 % para el 27, 28 y 29 de octubre, respectivamente), lo que sugiere que la contribución por planta para el éxito reproductivo de las población podría no ser equivalente. En este año se registró una tendencia hacia el aumento de la temperatura (de 24 °C a 29 °C) y de la humedad relativa (de 40 % a 49 %) a lo largo de los días de muestreo. La caída marcada en la viabilidad del polen observada en la planta 5 hacia el 29 de octubre (12 %) coincidió con el período de mayor temperatura y menor humedad relativa respecto a los días previos, lo que podría sugerir un efecto de las condiciones ambientales sobre la viabilidad polínica. Estudios en otras especies como *Olea europaea L*. han reportado que la viabilidad del polen puede verse afectada por condiciones ambientales, en particular por altas temperaturas (> 36 °C) y alta humedad (100 % HR), que reducen tanto la viabilidad como la longevidad del polen (Iovane et al., 2022). Son estudios por lo tanto que requieren un mayor número de repeticiones para establecer una tendencia asociada a variables ambientales.

Los valores de viabilidad de polen obtenidos en este trabajo son inferiores a los reportados por Niklas (1987) en estudios embriológicos de *Ilex paraguariensis* en Misiones, Argentina, donde mediante tinción con carmín-glicerina se obtuvo cerca del 100 % de granos teñidos. Esta diferencia podría explicarse, al menos en parte, por el uso de técnicas de tinción distintas. La técnica con TTC se basa en la reducción de una sal incolora tetrazolio a formazán cuando existe actividad metabólica en el grano de polen, los cuales pasan a color rojizo, mientras que las tinciones convencionales basadas en la coloración del contenido celular no constituyen por sí mismas una medida directa de funcionalidad, ya que la capacidad de tinción no indica que el grano de polen se encuntre fisiológicamente activo (Shivanna & Rangaswamy, 1992). En consecuencia, el

porcentaje de granos teñidos obtenido mediante ambos procedimientos no necesariamente representa la misma aptitud fisiológica del polen, por lo que las diferencias entre ambos estudios deben interpretarse considerando la metodología empleada.

Es importante contextualizar estos resultados considerando que corresponden a un único año de estudio y representan los primeros ensayos aplicados a poblaciones silvestres uruguayas de *Ilex paraguariensis*, lo que implicó un ajuste metodológico progresivo de técnicas y conocimientos de la especie. En este sentido, constituyen una primera aproximación que deberá ser replicada en otras floraciones para validar las tendencias observadas.

Ambos tipos florales secretaron néctar desde las primeras horas de la mañana. En las flores pistiladas, el volumen fue insuficiente para su medición con refractómetro, lo que sugiere una menor oferta que en las estaminadas. Dado que el néctar fue el principal recurso consumido por la mayoría de los visitantes registrados, su presencia es consistente con un papel en la atracción de visitantes florales. En estas últimas se registraron concentraciones de hasta 28 °Brix. Si bien la bibliografía señala que la variación inversa entre temperatura y humedad relativa puede influir en la secreción de néctar, incrementando la concentración de azúcares ante valores bajos de humedad relativa (Corbet, 2003), la medición realizada no permite determinar si esta relación se dio en la población estudiada, pudiendo ser un aspecto a abordar en futuros estudios.

### 5.2. Visitantes florales y potenciales polinizadores

Se registraron 15 taxones pertenecientes a Diptera, Coleoptera e Hymenoptera. Este resultado es sensiblemente más bajo que lo reportado para poblaciones de Chapecó-SC **y** Três Barras-SC, ambos en Santa Catarina, Brasil, donde se identificaron 119 especies de visitantes pero no se detallan las especies (Floss, 1994). En nuestro trabajo la mayor proporción de visitantes correspondió a Hymenoptera tanto en estaminadas como en pistiladas. Estudios en un fragmento de bosque nativo Fazenda das Nascentes, en Urupema (Santa Catarina, Brasil) informan la presencia de 18 familias de insectos con una predominancia de Coleoptera en flores estaminadas y de Diptera en pistiladas (Pires et al., 2014); estas diferencias son posibles dado que el hábitat y el microclima pueden influir marcadamente en la composición de la fauna visitante.

Dentro de Diptera se observaron tres familias: Syrphidae, Bibionidae y Stratiomyidae, dentro de las cuales se identificaron cinco géneros. Todos fueron

registrados en flores estaminadas y sólo *Syrphus sp*, se registró en flores pistiladas. En ambos tipos florales colectaron néctar y ninguno fue observado recolectando polen, por lo que no se los consideró polinizadores efectivos. Dentro de este género en especies como *Syrphus ribesii*, los adultos visitan flores y se alimentan de néctar y polen, con un papel polinizador demostrado en numerosas plantas (Thompson & Rotheray, 1998). En paisajes agrícolas pueden desplazarse hasta 200 m (Wratten et al., 2003). En *I. paraguariensis*, sin embargo, solo se observó recolección de néctar. Las temperaturas registradas durante el muestreo (20–30 °C) se encuentran dentro del rango de actividad de la especie (8–26 °C), aunque en el límite superior es donde se registra su mayor actividad (Gilbert, 1984). También dentro de Syrphidae se registró *Allograpta exótica* en flores estaminadas de *I. paraguariensis*. En su etapa adulta, esta especie frecuenta flores silvestres y cultivadas de las que obtiene néctar y polen, y se distribuye desde Norteamérica hasta Argentina donde su límite es la provincia de Santa Cruz (Maza et al., 2022). En las observaciones realizadas solo se la registró recolectando néctar. Las condiciones registradas durante el muestreo son compatibles con su actividad, reportada a temperaturas superiores a 15 °C y con sensación térmica de entre 20 y 30 °C (Salto et al., 1994). Su capacidad de desplazamiento no ha sido cuantificada con precisión, lo que limita evaluar su rol en el flujo génico entre individuos.

La familia Bibionidae estuvo representada por dos especies del género *Dilophus*. Un individuo no identificado a nivel de especie fue registrado en flores estaminadas, sin datos sobre el recurso que buscaba. *Dilophus pectoralis* fue observado consumiendo néctar en flores estaminadas; los adultos de esta especie se alimentan de néctar y polen, pudiendo actuar como polinizadores ocasionales (Petisce, 2020). Sin embargo, dado que no se observó contacto con el polen ni su presencia en flores pistiladas, su rol como polinizador de *I. paraguariensis* no pudo confirmarse. En especies afines de Bibionidae, los desplazamientos reportados son de entre 30 y 60 m (Thornhill, 1976), lo que limitaría su contribución al flujo génico entre individuos distantes.

La familia Stratiomyidae estuvo representada por un individuo que no pudo identificarse a nivel de especie, registrado sobre flores estaminadas sin que se observara conducta de forrajeo. En esta familia, los adultos suelen tener vida corta y rara vez se alimentan de néctar u otras sustancias azucaradas (Zumbado Arrieta & Azofeifa Jiménez, 2018). Por el comportamiento observado en nuestro estudio y las características de la familia reportadas en la bibliografía, no se considera un polinizador potencial de la especie.

Otro orden registrado fue Coleoptera, con cinco especies de cinco familias distintas: Mordellidae, Chrysomelidae, Elateridae, Tenebrionidae y Scarabaeidae, caracterizadas por su aparato bucal masticador, con mandíbulas adaptadas para cortar y triturar (Bentancourt, 2014). En ninguna de las especies de este orden fue posible confirmar transporte de polen ni contacto directo con estructuras reproductivas, por lo que su rol como polinizadores efectivos no pudo establecerse. El individuo de la familia Mordellidae no pudo identificarse a nivel de especie; los adultos de esta familia se alimentan de polen y néctar de diversas plantas (Edde, 2022) y presentan actividad principalmente diurna. El género *Phaedon* (familia Chrysomelidae) comprende escarabajos fitófagos que habitualmente consumen hojas y otras partes vegetativas; por ejemplo, *Phaedon armoraciae* se alimenta principalmente de *Armoracia* sp. (Brassicaceae) (Ge et al., 2015), mientras que *Phaedon cochleariae* es una plaga foliar de cultivos crucíferos, como *Sinapis alba*, *Raphanus sativus* y *Brassica chinensis* (Uddin et al., 2008). En *I. paraguariensis* no fue posible identificar la especie observada en flores estaminadas ni el recurso buscado. Dado su hábito fitófago y la ausencia de observaciones de consumo de recursos florales, su presencia en las flores podría responder a exploración más que a un forrajeo activo. En Elateridae se registró el género *Conoderus* en flores estaminadas de *I. paraguariensis*, sin que fuera posible identificar la especie ni observar consumo de recursos. En esta familia, algunas especies son depredadoras de cóccidos y pulgones, aunque muchas se alimentan de frutas maduras, néctar, polen, partes florales, cuerpos fructíferos de ascomicetos, nectarios extra florales y secreciones radiculares (Zurita-García et al., 2014). Su presencia en flores estaminadas sin conducta de forrajeo observable, sumado a que algunas especies del género presentan mayor actividad nocturna (Cockerham & Deen, 1936), permite suponer que su visita diurna a las flores podría ser ocasionales.

*Euphoria lurida* presenta la distribución geográfica más amplia entre las especies de la subfamilia Cetoniinae en Sudamérica, y ha sido registrada alimentándose en 51 especies de plantas pertenecientes a 26 familias. Presenta dieta variada, los adultos consumen principalmente néctar y polen, por lo que pueden actuar como polinizadores, aunque en ocasiones dañan las flores al acceder al alimento. Ha sido mencionada como polinizadora de la orquídea *Pteroglossaspis ruwensoriensis* (Di Iorio, 2014). En estudios sobre la biología floral de *Passiflora mooreana*, se observó que *E. lurida* perfora la base del opérculo para acceder al néctar (Amela García, 1999), lo que la caracteriza como potencial ladrona de néctar más que como polinizador. También se registró *Blapstinus*

*pertyi* (Tenebrionidae), sin que se hallaran estudios específicos sobre sus rangos ambientales óptimos de consumo ni estimaciones de distancia de forrajeo. Para ambas especies, investigaciones en escarabajos afines indican que los adultos se desplazan con mayor frecuencia cuando la temperatura ronda los 26–27 °C y la HR se mantiene entre 65 y 75 %, condiciones que favorecen el despegue y la búsqueda de alimento (Heath et al., 2001). En ninguna de las especies se observó transporte de polen, por lo que no se lo considera polinizador efectivo de *I. paraguariensis* en esta población.

Dentro de Hymenoptera se registraron las familias Vespidae, Halictidae, Formicidae y Apidae. En Vespidae, se capturó e identificó a *Polybia scutellaris*, una avispa social nativa de Paraguay, Brasil, Argentina y Uruguay (Fernández Corujo et al., 2010). Se trata de una especie con hábitos alimenticios generalistas, es depredadora de insectos (Bruch, 1936, como se cita en Telleria, 1996) y, a la vez, una visitante floral que recolecta néctar y polen, pudiendo almacenarlos y transformarlos en miel (Fernández Corujo et al., 2010; Telleria, 1996).

En las observaciones sobre *I. paraguariensis*, *P. scutellaris* estuvo presente tanto en flores estaminadas como pistiladas, aunque solo en estas últimas se constató recolección de néctar. Las condiciones registradas durante el muestreo son compatibles con su actividad de forrajeo reportada en rangos de entre 19,5 y 32 °C (Canevazzi & Noll, 2011; Resende et al., 2001). Con una capacidad de desplazamiento de hasta 150 m (Machado & Parra, 1984), *P. scutellaris* podría contribuir al flujo génico entre individuos próximos dentro de la población, aunque su rol como polinizador no pudo confirmarse dado que no se observó transporte de polen**.**

En flores estaminadas se capturó un individuo de la familia Halictidae que no pudo identificarse a nivel de especie. Las especies de esta familia pueden ser solitarias o sociales y en su etapa adulta se alimentan de néctar y polen (Buckley et al., 2011). Su distancia de vuelo tiene una relación positiva entre el tamaño corporal y la distancia recorrida (Greenleaf et al., 2007), aunque sin identificación a nivel de especie no es posible estimar su rango de acción ni evaluar su contribución al flujo génico.

La familia Formicidae reúne especies sociales con al menos tres castas (machos, reinas y obreras), que habitan en el suelo, piedras o troncos (Bentancourt, 2014). En flores pistiladas y estaminadas de *I. paraguariensis* se registró a *Camponotus sp*., observada consumiendo néctar. Si bien fue un visitante frecuente en ambos tipos florales, su rol como polinizador es considerado insignificante: las hormigas en general buscan néctar, rara vez transportan polen entre flores, y la distancia de desplazamiento reportada para el

género es de hasta 15 m en *Camponotus leydigi* (Soares & Oliveira, 2021) en caso de que llevaran de manera ocasional polen la hace irrelevante para el flujo génico entre individuos.

En flores pistiladas y estaminadas se registraron individuos de la familia Apidae, que incluye especies de comportamiento social (Bentancourt, 2014). La especie identificada fue *Apis mellifera*, presente en ambos tipos florales de *I. paraguariensis* y con granos de polen visible, adheridos a las corbículas, lo que las posiciona como el principal polinizador. Este resultado coincide con lo reportado por (Floss, 1994), quien identificó a *A. mellifera* como el principal polinizador de *I. paraguariensis* en poblaciones de Brasil. En flores pistiladas el recurso buscado fue principalmente néctar, pero en la mayoría de las observaciones no se advertía polen visible. En flores estaminadas, en cambio, se observó recolección tanto de polen como de néctar. Las condiciones ambientales registradas (20–30 °C) se ubican dentro del rango en que *A. mellifera* mantiene actividad de forrajeo activa, por encima del umbral típico de inicio de vuelo en primavera entre 12–14 °C y por debajo de los 38 °C donde la actividad comienza a caer (Kevan & Baker, 1983). Esto es coherente con su presencia constante a lo largo de los días de observación.

Respecto de la concentración de néctar, *A. mellifera* prefiere valores cercanos al 60 % p/p (Roubik & Buchmann, 1984); si bien no se hallaron datos expresados en °Brix, las diferencias entre ambas unidades son poco significativas a bajas concentraciones y aumentan levemente a concentraciones altas, con una diferencia de hasta 3 % p/p (Pattrick et al., 2025). Las obreras pueden desplazarse varios kilómetros según la disponibilidad y calidad de los recursos; un estudio en Reino Unido registró una distancia media de 5,5 km (Beekman & Ratnieks, 2000), lo que la convierte en el visitante con mayor potencial para el flujo génico entre individuos dentro de nuestro estudio.

En síntesis, de los 15 taxones registrados, *Apis mellifera* se destaca como el polinizador más probable de *I. paraguariensis*, dado que fue el único visitante con transporte visible de polen y presencia en ambos tipos florales. Su capacidad de desplazamiento a escala de unos pocos kilómetros la posiciona además como el principal agente potencial de flujo génico entre individuos dentro de la población, pero no así entre poblaciones, ya que la población más cercana a Gruta de los Helechos se encuentra en La Aruera, Dpto. Tacuarembó, a una distancia en línea recta de 49 km. El resto de los visitantes registrados actuarían principalmente como consumidores de néctar, pero no fueron identificados en este trabajo como polinizadores efectivos de *Ilex paraguariensis*.

El rango de flujo génico por los granos de polen, de acuerdo a los rangos de actividad del polinizador efectivo reportado en este trabajo, explica en parte la baja diversidad genética intrapoblacional y la alta diferenciación entre poblaciones detectada utilizando marcadores SSR específicos de la especie (Tassano Sabino, 2025). Las poblaciones uruguayas presentan alelos privados únicos (Cascales et al., 2014; Hernández Olveyra, 2019), que dan cuenta de una larga historia de fragmentación y aislamiento geográfico (Tassano Sabino, 2025). Estos resultados contrastan con los encontrados en poblaciones brasileñas, ubicadas al suroeste de Paraná, donde los estudios con marcadores SSR demostraron que las poblaciones se encuentran genéticamente conectadas (Seoane et al., 2019). Cascales et al. (2014) detectaron tres individuos del sur de Uruguay que genéticamente se agrupaban con el germoplasma de Argentina/Brasil, y proponen que pudieron haber sido transportados hacia el sur por aves frugívoras de la familia Turdidae, demuestra que el flujo génico entre poblaciones existe, pero es esporádico, probablemente mediado por dispersores de semillas más que por polinizadores. En este sentido, sería importante implementar estudios locales para conocer las especies dispersoras de frutos en nuestras poblaciones para determinar la influencia en el flujo genético por semillas.

La singularidad de las poblaciones uruguayas adquiere mayor relevancia si se considera que la producción comercial de yerba mate se realiza actualmente mediante la propagación clonal intensiva de pocos genotipos, lo que restringe la variabilidad genética de los cultivos y podría incrementar su susceptibilidad a plagas y enfermedades (Gottlieb et al., 2011). En este contexto, las poblaciones silvestres uruguayas, que albergan combinaciones alélicas no presentes en el centro de distribución de la especie (Cascales et al., 2014), constituyen un reservorio genético de particular valor para futuros programas de mejoramiento y conservación. Esta condición refuerza aún más la importancia de conocer las características biológicas de la especie en condiciones silvestres para definir planes de manejo y conservación.

# 6. CONCLUSIÓN

El presente trabajo constituye un primer aporte al conocimiento de la biología floral de *Ilex paraguariensis* en condiciones silvestres en Uruguay. Las observaciones realizadas en octubre de 2022 en la población de Gruta de los Helechos, Tacuarembó, coincidieron con el período de floración reportado para la especie en la región.

Se observaron diferencias morfológicas y funcionales entre flores estaminadas y pistiladas. Las plantas estaminadas presentaron mayor número de flores por nudo y por rama, una oferta de néctar aparentemente mayor y un ciclo floral más corto (31,8 h), con caída temprana tras la dehiscencia de las anteras. Las plantas pistiladas, en cambio, mostraron menor producción de flores, pero mayor longevidad (52,9 h), con receptividad estigmática prolongada desde el estadio A2 hasta A4, lo que podría ampliar la ventana de polinización efectiva. Estos patrones son coherentes con una estrategia reproductiva característica de especies dioicas, en la que cada tipo floral cumpliría una función diferente en el proceso de polinización cruzada.

Se identificaron 14 taxones de visitantes florales pertenecientes a los órdenes Diptera, Coleoptera e Hymenoptera, con mayor riqueza y abundancia en flores estaminadas. La oferta de néctar aparentemente en flores estaminadas, respecto a las pistiladas, junto con la mayor producción en número de estas flores, podría explicar en parte la mayor cantidad y variedad de visitantes registrada en flores estaminadas. *Apis mellifera* fue el visitante más frecuente en ambos tipos florales y el único en el que se observó transporte de polen, por lo que se la considera el polinizador efectivo en esta población, durante este estudio. Los dípteros registrados no mostraron conducta de recolección de polen, por lo que no se los consideró polinizadores efectivos. El rol de los coleópteros como polinizadores no pudo determinarse con certeza dado que en la mayoría de los casos no fue posible registrar el recurso explotado.

Las condiciones ambientales registradas durante el período de muestreo, temperatura entre 20 y 30 °C y humedad relativa entre 22 y 72 %, se encontraron dentro de los rangos favorables para la actividad de la mayoría de los visitantes identificados, lo que sugiere que las condiciones climáticas de primavera en Tacuarembó son compatibles con una polinización activa de la especie.

Los resultados obtenidos aportan información de base sobre la biología reproductiva de las poblaciones silvestres uruguayas de *I. paraguariensis*, contribuyendo

al conocimiento necesario para el diseño de estrategias de conservación y el eventual desarrollo de programas de producción de la especie en el país.

## 7. REFERENCIAS


Alegre, J. C., Montoya Vilcahuamán, L. J., & Corrêa, G. (2007). *Geração de curva alométrica para avaliar as reservas de carbono em plantios de erva-mate, no sul do Brasil*. Embrapa Florestas. https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/312701/1/BPD33.pdf

Amela García, M. T. (1999). *Biología floral y sistema reproductivo de especies nativas de Passiflora (Passifloraceae) de la Argentina* [Disertación doctoral, Universidad de Buenos Aires]. Biblioteca Digital. https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/download/tesis/tesis_n3226_AmelaGarcia.pdf

Batalla, A. G. (2019). *Evaluación de la fenología de plantas cultivadas de yerba mate (Ilex paraguariensis* St. Hil.) *como base para un modelo predictivo de rendimiento de hoja verde* [Tesis de maestría, Universidad Nacional del Nordeste]. RIUNNE. http://repositorio.unne.edu.ar/handle/123456789/47752

Beekman, M., & Ratnieks, F. L. W. (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

Bentancourt, C. M. (2014). *Manual de entomología* (3ª ed.). Facultad de Agronomía.

Buckley, K., Zettel Nalen, C., & Ellis, J. D. (2011). Sweat bees, halictid bees, Halictidae (Insecta: Hymenoptera: Halictidae). *EDIS*, *2011*(8). https://doi.org/10.32473/edis-in897-2011

Burgos, Á. M., & Medina, R. D. (2017). Origen e historia. En P. L. Capellari (Ed.), *Yerba mate: Reseña histórica y estadística. Producción e industrialización en el siglo XXI* (pp. 13-20). Consejo Federal de Inversiones.

Canevazzi, N. C. de S., & Noll, F. B. (2011). Environmental factors influencing foraging activity in the social wasp *Polybia paulista* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *Psyche: A Journal of Entomology, 2011*, Artículo e542487. https://doi.org/10.1155/2011/542487

Carr, D. E. (1991). Sexual dimorphism and fruit production in a dioecious understory tree, *Ilex opaca* Ait. *Oecologia, 85*(3), 381-388. https://doi.org/10.1007/BF00320614

Cascales, J., Bracco, M., Poggio, L., & Gottlieb, A. M. (2014). Genetic diversity of wild germplasm of "yerba mate" (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) from Uruguay. *Genetica, 142*(6), 563-573. https://doi.org/10.1007/s10709-014-9804-3

Cockerham, K. L., & Deen, O. T. (1936). Notes on life history, habits and distribution of *Heteroderes laurentii* Guér. *Journal of Economic Entomology, 29*(2), 288-296. https://doi.org/10.1093/jee/29.2.288

Coder, K. D. (2022). *Tree gender & sexual reproduction strategies*. University of Georgia. https://bugwoodcloud.org/resource/files/25365.pdf

Corbet, S. A. (2003). Nectar sugar content: Estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie, 34*(1), 1-10. https://doi.org/10.1051/apido:2002049

Cunha Neto, E. M., Santana, G. M., Guaraná Araujo, E. C., Veras, H. F. P., Marcos, D. P., Friedrich, F., & Sanquetta, C. R. (2022). Carbon stock and biomass estimate by additive models applied to *Ilex paraguariensis*. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, *52*, Artículo e72966. https://www.redalyc.org/journal/2530/253070366047/253070366047.pdf

Dellacassa, E., Cesio, V., Vázquez, A., Echeverry, S., Soule, S., Menéndez, P., Ferreira, F., & Heinzen, H. (2007). Yerba mate: Historia, uso y propiedades. *Revista de la Asociación Química Farmacéutica del Uruguay, 51*, 16-20.

Demicheli Audi, L. (2020). *Evaluación de la capacidad germinativa de semillas de Ilex paraguariensis de diferentes poblaciones nativas de Uruguay* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. https://hdl.handle.net/20.500.12008/31333

Di Iorio, O. R. (2014). A review of the natural history of adult Cetoniinae (Coleoptera: Scarabaeidae) from Argentina and adjacent countries. *Zootaxa, 3790*(2), 281-318. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3790.2.3

Edde, P. A. (2022). *Field crop arthropod pests of economic importance.* Academic Press.

Fernández Corujo, V. L., Basilio, M. A., & Galati, B. G. (2010). Pollen content accumulated in nests of *Polybia scutellaris* (Hymenoptera: Vespidae). *Grana, 49*(4), 308-313. https://doi.org/10.1080/00173134.2010.525663

Floss, P. A. (1994). Variações genéticas entre populações naturais de Ilex paraguariensis St. Hil. (erva-mate) avaliadas em Chapecó-SC e Três Barras-SC [Tesis de maestría]. Universidade de São Paulo.

Gawron-Gzella, A., Chanaj-Kaczmarek, J., & Cielecka-Piontek, J. (2021). Yerba mate: A long but current history. *Nutrients*, *13*(11), Artículo e3706. https://doi.org/10.3390/nu13113706

Ge, S.-Q., Daccordi, M., Ren, J., & Yang, X.-K. (2015). Revision of *Phaedon* Latreille from China (Coleoptera: Chrysomelidae). *Zoological Systematics*, *40*(1), 1-30. https://doi.org/10.11865/zs.20150101

Giberti, G. C. (1979). Las especies argentinas del género *Ilex* L. (Aquifoliaceae). *Darwiniana*, *22*(1-3), 217-240.

Giberti, G. C. (1992). Yerba mate (*Ilex paraguariensis*). En J. E. Hernández Bermejo & J. León (Coords.), *Cultivos marginados: Otra perspectiva de 1492* (pp. 245-252). FAO.

Giberti, G. C., & Gurni, A. A. (2008). Anatomía floral comparada de once especies sudamericanas de *Ilex* L. (Aquifoliaceae) relacionadas con la yerba mate. *Dominguezia, 24*(2), 77-94.

Gilbert, F. S. (1984). Thermoregulation and the structure of swarms in *Syrphus ribesii* (Syrphidae). *Oikos*, *42*(2), 249-255. https://doi.org/10.2307/3544800

Gottlieb, A. M., Giberti, G. C., & Poggio, L. (2011). Evaluación del germoplasma de *Ilex paraguariensis* e *Ilex dumosa* (Aquifoliaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, 46*(1-2), 113-123.

Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia, 153*(3), 589-596. https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9

Grela, I. A. (2004). *Geografía florística de las especies arbóreas de Uruguay: Propuesta para la delimitación de dendrofloras* [Tesis de maestría]. Universidad de la República.

Heath, J. J., Williams, R. N., & Phelan, P. L. (2001). High light intensity: A critical factor in the wind-tunnel flight of two scarabs, the rose chafer and Japanese beetle. *Journal of Chemical Ecology, 27*(3), 419-429. https://doi.org/10.1023/A:1010320102288

Hernández Olveyra, P. A. (2019). *Estructuración geográfica de la variabilidad genética de Ilex paraguariensis St. Hil. en el Uruguay* [Tesis de maestría, Universidad de la República]. Colibri. https://hdl.handle.net/20.500.12008/29300

Hoffmann Olsen, P. (2012). *Orange-horned green colonel* [Fotografía]. Insects.at. https://insects.at/index.php/en/diptera/brachycera/orthorrhapha/stratiomyomorpha/stratiomyidae/stratiomyinae/55-odontomyia-angulata

Iovane, M., Cirillo, A., Izzo, L. G., Di Vaio, C., & Aronne, G. (2022). High temperature and humidity affect pollen viability and longevity in *Olea europaea* L. *Agronomy, 12*(1), Artículo e1. https://doi.org/10.3390/agronomy12010001

Kevan, P. G., & Baker, H. G. (1983). Insects as flower visitors and pollinators. *Annual Review of Entomology, 28*(1), 407-453. https://doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.002203

Kubiszen, M. (2021, 10 de marzo). *Fruto de la yerba mate.* INYM. https://inym.org.ar/noticias/capacitacion/79486-fruto-de-la-yerba-mate.html

Lagos, L. (2024, 16 de octubre). Uruguay no solo podría ser un gran productor de yerba, sino que el cambio climático lo coloca en un lugar de privilegio para serlo. *La Diaria*. https://ladiaria.com.uy/ciencia/articulo/2024/10/uruguay-no-solo-podria-ser-un-gran-productor-de-yerba-sino-que-el-cambio-climatico-lo-coloca-en-un-lugar-de-privilegio-para-serlo/

*Las exportaciones de yerba mate marcaron un récord histórico en 2024.* (2025, 30 de enero). INYM. https://inym.org.ar/noticias/estadisticas/80576-las-exportaciones-de-yerba-mate-marcaron-un-record-historico-en-2024

Machado, V. L. L., & Parra, J. R. P. (1984). Capacidade de retorno ao nino de operárias de *Polybia (Myrapetra) scutellaris* (White, 1841) (Hymenoptera: Vespidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil, 13*(1), 13-18. https://doi.org/10.37486/0301-8059.v13i1.325

Maza, N., Kirschbaum, D. S., D'Hervé, F., Cazorla, C., Russo, N. Y., Bado, S. G., Díaz, B. M., Funes, C. F., Zamar, M. I., Martínez, P., Caviglioso, P., Rocca, M., Garrido, S. A., Díaz Lucas, M. F., Morrone, N., Fernández, C., San Pedro, P., Torretta, J. P., López García, G. P., … Ghiggia, L. I. (2022). Distribución de *Allograpta exotica* (Diptera: Syrphidae) en Argentina y registro más austral en Sudamérica. *Publicación Especial de la Sociedad Entomológica Argentina*, (4), 229.

Niklas, C. O. (1987). Estudios embriológicos y citológicos en la yerba mate *Ilex paraguariensis* (Aquifoliaceae). *Bonplandia, 6*(1), 45-56. https://doi.org/10.30972/bon.611504

Olano Ibarra, R. A. (2025). *Estado de conservación de poblaciones silvestre de Yerba Mate en Uruguay* [Tesis de maestría, Universidad de la República]. Colibri. https://hdl.handle.net/20.500.12008/56132

Opler, P. A., & Bawa, K. S. (1978). Sex ratios in tropical forest trees. *Evolution, 32*(4), 812-821. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1978.tb04636.x

Pattrick, J. G., Scott, J., & Wright, G. A. (2025). The concentration and energetic content of floral nectar sugars: Calculation, conversions, and common confusions. *Journal of Pollination Ecology, 38*(11), 161-170. https://doi.org/10.26786/1920-7603(2025)821

Petisce, M. (2020, 23 de octubre). ¿Qué son esos bichos?: Lo que hay que saber de las extrañas mosquitas que invaden Rosario. *La Capital*. https://www.lacapital.com.ar/la-ciudad/que-son-esos-bichos-lo-que-hay-que-saber-las-extranas-mosquitas-que-invaden-rosario-n2618636.html

Pires, E., Bet Stedille, L., Machado, S., Mantovani, A., & Bortoluzzi, R. (2014). Biologia reprodutiva de erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. St. Hil.) em remanescente de Floresta Ombrófila Mista Altomontana. *Revista de Ciências Agroveterinárias*, *13*(2), 171-180.

*Plantación de yerba mate.* (s.f.). Cámara de Representantes. http://www.diputados.gub.uy/noticias/plantacion-de-yerba-mate/

Posit Team. (2026). *RStudio: Integrated development environment for R* (Versión 2026.08.1+195) [*Software*]. Posit Software. https://posit.co/

QGIS. (2026). *QGIS Geographic Information System* (Version 4.0.1) [*Software*]. QGIS Association. https://qgis.org/

Ramseyer, F., & Terré, E. (2025, 28 de marzo). La yerba mate en cifras: Consumo, producción y comercio exterior en 2024-2025. *Bolsa de Comercio de Rosario*. https://www.bcr.com.ar/es/mercados/investigacion-y-desarrollo/informativo-semanal/noticias-informativo-semanal/la-yerba-mate

Resende, J. J., Santos, G. M. de M., Bichara Filho, C. C., & Gimenes, M. (2001). Atividade diária de busca de recursos pela vespa social *Polybia occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae) [Daily activity resources collection by the social wasp *Polybia occidentalis occidentalis*]. *Revista Brasileira de Zoociências, 3*(1), 105-115.

Riky Alves. (2013, 5 de marzo). *Yerba mate en Quebrada de los Cuervos* [Video]. YouTube. https://www.youtube.com/watch?v=Z0lzEBbB10k

Roubik, D. W., & Buchmann, S. L. (1984). Nectar selection by *Melipona* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the ecology of nectar intake by bee colonies in a tropical forest. *Oecologia, 61*(1), 1-10. https://doi.org/10.1007/BF00379082

Salas, C., & Portilla, M. (2019, junio). Contribución al conocimiento y conservación de los sírfidos de Chile: Aliados en el control de plagas agrícolas. *Redagrícola*, 78-82. https://biblioteca.inia.cl/server/api/core/bitstreams/b849d0d7-255c-4164-8ba7-915ef19a9f38/content

Salto, C., Bertolaccini, I., Imwinkelried, J., & Giorgi, R. (1994). Actividad diurna de *Allograpta exotica* (Diptera, Syrphidae). *Revista de la Facultad de Agronomía*, *14*(2), 199-200. https://ri.agro.uba.ar/files/download/revista/facultadagronomia/1993-1994saltoc.pdf

Sanzol, J., & Herrero, M. (2001). The "effective pollination period" in fruit trees. *Scientia Horticulturae, 90*(1-2), 1-17. https://doi.org/10.1016/S0304-4238(00)00252-1

Seoane, C. E. S., Diaz, V. S., Kageyama, P. Y., Moreno, M. A., Tambarussi, E. V., Aguiar, A. V., & Sebbenn, A. M. (2019). The Neotropical tree *Ilex paraguariensis* A. St. Hil. (Aquifoliaceae): Pollen and seed dispersal in a fragmented landscape. *Annals of Forest Research, 62*(2), 157-171. https://www.afrjournal.org/index.php/afr/article/view/1427

Shivanna, K. R., & Rangaswamy, N. S. (1992). *Pollen biology: A laboratory manual*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-77306-8

Soares, H., Jr., & Oliveira, P. S. (2021). Foraging and spatial ecology of a polydomous carpenter ant, *Camponotus leydigi* (Hymenoptera: Formicidae), in tropical Cerrado savanna: A natural history account. *Environmental Entomology, 50*(1), 19-27. https://doi.org/10.1093/ee/nvaa164

Sola, M. (2016). *Un circuito ideal para quienes disfrutan del contacto con la naturaleza en estado puro: Nos internamos en un sotobosque hasta encontrar helechos arborescentes*. Welcome Uruguay. https://www.welcomeuruguay.com/tacuarembo/gruta-de-los-helechos.html

Sturion, J. A., Resende, M. D. V., & Mendes, S. (1995). Proporção de sexo e produtividade de massa foliar em erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.). *Boletim de Pesquisa Florestal*, (30/31), 19-27.

Tassano Sabino, C. (2025). *Estructura geográfica de la variabilidad genética de la yerba mate nativa en Uruguay* [Tesis de maestría, Universidad de la República]. Colibri. https://hdl.handle.net/20.500.12008/51243

Telleria, M. C. (1996). Plant resources foraged by *Polybia scutellaris* (Hym. Vespidae) in the Argentine Pampas. *Grana, 35*(5), 302-307. https://doi.org/10.1080/00173139609429085

Thompson, F. C., & Rotheray, G. (1998). Family Syrphidae. En L. Papp & B. Darvas (Eds.), *Manual of Palaearctic Diptera* (Vol. 3, pp. 81-139). Science Herald.

Thornhill, R. (1976). Dispersal of *Plecia nearctica* (Diptera: Bibionidae). *The Florida Entomologist, 59*(1), 45-53. https://doi.org/10.2307/3493168

Torres, Y. A., Ithurrart, L. S., & Busso, C. A. (2021). Limitaciones del test de tetrazolio para determinar viabilidad de yemas y semillas. *AgroUNS*, *19*(36), 16-20. https://digital.cic.gba.gob.ar/server/api/core/bitstreams/02221fb8-b236-40ed-8ae4-834d1d5873bf/content

Uddin, M. M., Ulrichs, C., & Mewis, I. (2008). Phaedon cochleariae (F.) performance on different crucifer varieties with different glucosinolate profiles. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, *73*(3), 563-572.

Uwate, W. J., & Lin, J. (1981). Development of the stigmatic surface of *Prunus avium* L., sweet cherry. *American Journal of Botany, 68*(9), 1165-1176. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1981.tb07822.x

Wratten, S. D., Bowie, M. H., Hickman, J. M., Evans, A. M., Sedcole, J. R., & Tylianakis, J. M. (2003). Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in cultivated land. *Oecologia, 134*(4), 605-611. https://doi.org/10.1007/s00442-002-1128-9

*Yerba Mate: El espíritu del Uruguay vive en los bosques naturales de UPM Forestal Oriental*. (2014, 23 de enero). UPM Forestal Oriental. https://www.upm.uy/novedades/todas-las-noticias/2014/01/yerba-mate-el-espiritu-del-uruguay-vive-en-los-bosques-naturales-de-upm-forestal-oriental/

Zumbado Arrieta, M., & Azofeifa Jiménez, D. (2018). *Insectos de importancia agrícola: Guía básica de entomología Costa Rica y Centroamérica.* PNAO.

Zurita-García, M. L., Johnson, P., & Zaragoza-Caballero, S. (2014). Biodiversidad de Elateridae (Coleoptera) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *85*(Supl.), S303-S311. https://doi.org/10.7550/rmb.31749

# 8. ANEXO

**Figura A1**

*Registros de temperatura y humedad relativa por día para cada horario*

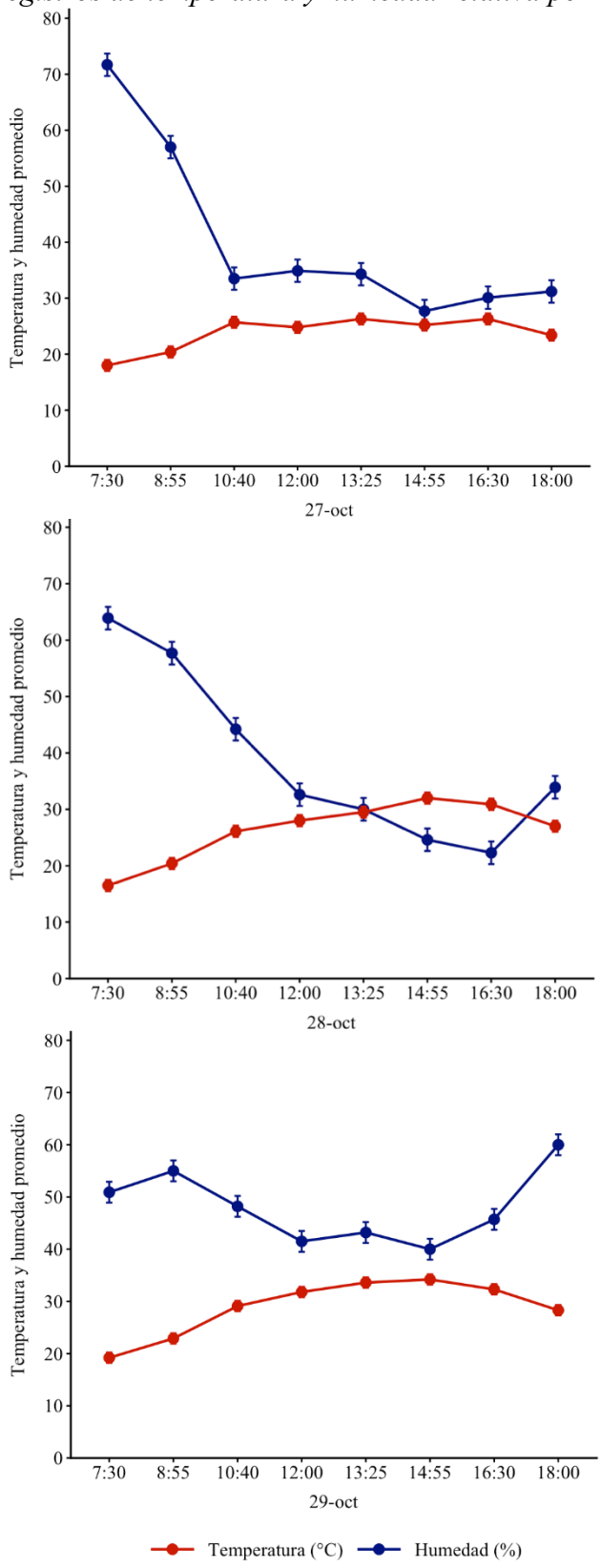


**Figura A2**

*Temperatura y humedad relativa promedio para cada día*

