

Departamento de BIOLOGÍA ANIMAL, PARASITOLOGÍA,  
ECOLOGÍA, EDAFOLOGÍA Y QUÍMICA AGRÍCOLA

Área de ZOOLOGÍA

Facultad de BIOLOGÍA



**VNiVERSIDAD  
D SALAMANCA**

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

## **Tesis Doctoral**

# **Análisis multiescalar y espacio-temporal de las comunidades de abejas y avispas nidificantes aéreas y sus enemigos naturales (Insecta: Hymenoptera) en agroecosistemas de la ribera del Ebro**

*Memoria presentada por Marina Alonso Solano para optar al  
título de Doctor por la Universidad de Salamanca*

Directores:

Dr. Josep Daniel Asís Pardo

Dra. Laura Baños Picón

Dr. José Tormos Ferrando

**Marina Alonso Solano**

Salamanca 2017



D. **Josep Daniel Asís Pardo**, Doctor por la Universidad de Valencia y Catedrático de Zoología del Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca,

D<sup>a</sup>. **Laura Baños Picón**, Doctora por la Universidad de Salamanca y Contratada Doctor de Zoología del Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca,

D. **José Tormos Ferrando**, Doctor por la Universidad de Valencia y Catedrático de Zoología del Departamento de Biología Animal, Parasitología Ecología, Edafología y Química Agrícola, de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca,

**CERTIFICAN:**

Que D.<sup>a</sup> **Marina Alonso Solano**, licenciada en Biología por la Universidad de Salamanca, ha realizado bajo nuestra dirección el trabajo de Tesis Doctoral titulado "**Análisis multiescalar y espacio-temporal de las comunidades de abejas y avispas nidificantes aéreas y sus enemigos naturales (Insecta: Hymenoptera) en agroecosistemas de la ribera del Ebro**", reuniendo, a nuestro juicio, todos los requisitos científicos y formales para su presentación y defensa ante el tribunal correspondiente para optar al título de Doctor por la Universidad de Salamanca.

Y para que así conste, y a los efectos oportunos, firmamos el presente certificado en Salamanca a 5 de julio de 2017.

Fdo. Josep Daniel Asís Pardo

Fdo. Laura Baños Picón

Fdo. José Tormos Ferrando



---

Esta Tesis Doctoral ha sido realizada con las siguientes ayudas:

- Beca de Investigación de la Universidad de Salamanca en colaboración con Banco Santander. Duración: septiembre de 2009 a octubre de 2010.
  - Beca para la formación de Profesorado Universitario (FPU). Ref: AP2009-26673 (Ministerio de Educación). Duración: octubre de 2010 a septiembre de 2013.
  - Proyecto: Análisis de la heterogeneidad en los paisajes agrícolas: estudio de su influencia en las comunidades de avispas y abejas nidificantes como indicadores de la calidad del medio. Ref.: CGL2009-07736. (MICINN). Duración: enero a diciembre de 2010.
  - Proyecto: Influencia de la heterogeneidad en paisajes agrícolas sobre las comunidades de abejas y avispas rubícolas como indicadores de la calidad del hábitat. Ref.: CGL2010-16730 (MICINN). Duración: enero 2011 a diciembre 2013.
-



## **Agradecimientos**

En primer lugar, gracias a mis tutores, por tantos años de dedicación y orientación, por introducirme en la investigación y permitirme descubrir el pequeño gran mundo de los insectos. Gracias por dedicarle tanto tiempo a un trabajo tan extenso, incluso cuando ya no os daban las horas del día para más. Gracias Josep Daniel por la colaboración desde cuarto curso, por abrirme las puertas de este grupo, por todos los consejos, por ayudarme con tantas cosas. Gracias Laura, por enseñarme y mostrarme tu entusiasmo por la agroecología, por todos los años compartidos también fuera del departamento. Gracias Pepe por los consejos y la ayuda recibida, sobre todo con cambios en proyectos fallidos a última hora, por mostrarme la investigación en otros ámbitos.

A todos los agricultores que confiaron en mí y me prestaron su tiempo y sus campos, por acompañarme y mostrarme mi tierra.

Gracias a todos los compañeros de departamento, los que están y a los que ya se han ido, Yoli, Natalia, Estefanía, por los momentos vividos dentro y fuera del laboratorio, por compartir tantas horas al sol en Soria, los viajes por congresos, cenas...

Al profesor Félix Torres por la ayuda en la identificación de especies, y la orientación y búsqueda de información sobre abejas; y al profesor Severiano F. Gayubo por las labores de identificación.

Al Profesor Teja Tschardt por permitirme unirme y trabajar en su laboratorio, y aprender de grandes científicos; al Dr. Péter Batáry, por sus consejos, ayuda y guía; y a todos los que me acogieron como si fuera mi casa estando tan lejos, por los cafés a media tarde y las noches de salsa.

Gracias a todas aquellas personas que han estado a lo largo de los años apoyándome, interesándose en mí y en mi trabajo, por su gran apoyo en todo este tiempo, aunque yo nunca lo muestre, gracias.

Gracias a mis amigas de toda la vida, mis otras hermanas, gracias por no fallarme nunca. Virginia, desde el primer momento hemos tenido una gran conexión, con lo diferentes que podemos ser en algunas cosas y lo que puedo entenderme contigo. Gracias por estar siempre cerca, porque a pesar de habernos distanciado en determinados momentos, nunca has dejado de estar ahí y nunca he dejado de sentir tu aliento y apoyo. Cristina, mi eterna compañera de clase, que aún hoy seguimos con nuestras locuras entre bichos y rocas, tranquila, algún día revolucionaremos el mundo con las abejas y el paleomagnetismo. Gracias por seguir hablando por los codos conmigo, confiar en mí y apoyarme. Gracias a las dos por seguir siempre ahí a pesar de la distancia. A las cuadrillas de Calahorra, que siguen siendo un pilar cuando vuelvo a casa, sois muchos por nombrar, todos sabéis quiénes sois, Marta, Amaya, Achu, Moisés...

A los compañeros de la carrera, por compartir las locuras de la biología, y de cualquier otro tema, Cris, Nana, Álvaro... Y en especial a María, una de las personas más importantes en mi vida salmantina, juntas desde ese café tras aquellas prácticas anuladas de química, que nos unió hasta hoy, porque a pesar de haber pasado por momentos duros siempre estás a mi lado con una sonrisa, por despejarnos con nuestras salidas diurnas (esas comidas en el río) y nocturnas. Gracias por la ayuda personal y material en el diseño final de este proyecto, por perder todo el tiempo que necesitara aunque con ello te lastrara en tus obligaciones. Sin ti, no habría podido con muchas de las cosas que han ido sucediendo estos años.

A mis helmánticos, mi gran familia de la universidad, por los grandes momentos compartidos en Salamanca, Laredo, Rotterdam... Por demostrar en cada reunión que no pasa el tiempo para nosotros. En especial mis chicas, Sonia, María, por ser mis grandes compañeras en la carrera, por poder confiar siempre en vosotras. También al resto de este peculiar grupo, Alba, Marga y Ángeles, Miguel, Iván, Carlos, Saúl, Alex; y mis últimos compañeros de piso, Julia y Juanko, que me alegrasteis esos años y me disteis tanto.

A todos los que estos últimos años en Salamanca me han acompañado en mis aficiones, por enseñarme tanto en el mundo de la fotografía; a mi nueva gran familia de Oxfam, por su apoyo y amistad.

A Gustavo, mi compañero en este viaje, que ha soportado la peor cara de un proyecto como este, por darme aliento en esta carrera de fondo, por ser mi vía de escape y en quién apoyarme, brindarme los momentos de desconexión que tanto he necesitado, por todo lo que me has dado.

A mis padres, gracias por vuestro apoyo incondicional incluso en los momentos más bajos, por ayudarme a salir adelante a pesar de las dificultades. Por enseñarme el valor del trabajo y el esfuerzo, y saber que, aunque puedes caerte, debes levantarte y seguir. Sé que han sido años duros, sé que en la distancia habéis luchado conmigo para sacar adelante este proyecto, sé que no ha sido fácil. Por ayudarme a conseguir mis objetivos y llegar a estudiar biología, por aguantar que llevara todos los bichos que me gustaban a casa, aunque algunos me tocara devolverlos al río... Y en particular a mi padre, por la ayuda material en este proyecto y no poner ninguna traba a robarte tu tiempo y llevarte como mano de obra. Sin ti, aún seguiría en el campo intentando colocar las trampas. A mi hermana Laura, por ser siempre una guía, una referencia, por una amistad que crece día a día.

*“Nunca se ha de pensar en toda la calle de una vez, ¿entiendes? Sólo hay que pensar en el paso siguiente, en la inspiración siguiente, en la siguiente barrida. Nunca nada más que en el siguiente”.*

Extracto de Momo, Michael Ende

# Índice

<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
<b>BLOQUE I: ESTUDIO MULTIESCALAR DE LAS COMUNIDADES DE ABEJAS Y AVISPAS, Y SUS ENEMIGOS NATURALES</b>	
<b>BLOQUE I: Metodología general</b> .....	<b>27</b>
Área de estudio y diseño experimental .....	29
Grupos de estudio y nidos trampa .....	33
Diseño experimental .....	36
Definición de las variables de estudio .....	38
Escala paisajística .....	38
Escala de vecindad .....	40
Escala local .....	41
Análisis estadístico.....	44
Preparación de datos, pruebas de correlación y selección de variables .....	44
Modelos estadísticos .....	50
<b>BLOQUE I: Estudio 1</b> .....	<b>53</b>
Resumen .....	55
Objetivos e hipótesis.....	57
Resultados.....	59
Estructura de la comunidad.....	59
Escalas paisajística y local .....	59
Escalas paisajística y de vecindad .....	61
Escalas de vecindad y local .....	63
Discusión .....	67
Comunidad de abejas .....	67
Abundancia de celdas de cría .....	68
Diversidad de especies.....	70
Riqueza de especies .....	73
Tasa de mortalidad natural.....	74
Comunidad de enemigos naturales.....	75
Estudio a escalas paisajística y local.....	77
Estudio a escalas paisajística y de vecindad.....	78
Estudio a escalas de vecindad y local.....	79
Conclusión .....	81
<b>BLOQUE I: Estudio 2</b> .....	<b>85</b>
Resumen .....	87
Objetivos e hipótesis.....	89
Resultados.....	91
Estructura de la comunidad.....	91

Escalas paisajística y local .....	91
Escalas paisajística y de vecindad.....	93
Escalas de vecindad y local .....	94
Discusión .....	100
Comunidad de avispas .....	100
Estudio a escalas paisajística y local .....	100
Estudio a escalas de vecindad y local .....	104
Comunidad de enemigos naturales .....	108
Estudio a escalas paisajística y de vecindad .....	110
Estudio a escalas de vecindad y local .....	112
Conclusión .....	114
<b>BLOQUE I: Estudio 3.....</b>	<b>117</b>
Resumen.....	119
Objetivos e hipótesis .....	121
Resultados .....	123
Estructura de la población .....	123
Escalas paisajística y local.....	123
Escalas paisajística y de vecindad.....	125
Escalas de vecindad y local .....	127
Discusión .....	132
Población de <i>Osmia caerulescens</i> .....	132
Abundancia de celdas de cría .....	133
Sex ratio.....	137
Tasa de mortalidad natural.....	143
Comunidad de enemigos naturales .....	144
Estudio a escalas paisajística y local .....	146
Estudio a escalas paisajística y de vecindad .....	147
Estudio a escalas de vecindad y local .....	148
Conclusión .....	151
<b>BLOQUE II: Referencias .....</b>	<b>155</b>
<b>BLOQUE II: ESTUDIO ESPACIO-TEMPORAL DE LA POBLACIÓN DE <i>OSMIA CAERULESCENS</i>, Y SUS ENEMIGOS NATURALES</b>	
<b>BLOQUE II: Metodología general .....</b>	<b>169</b>
Área de estudio y diseño experimental .....	171
Grupos de estudio y nidos trampa.....	174
Diseño experimental .....	177
Definición de las variables de estudio.....	179
Escala paisajística.....	179
Escala de vecindad.....	181
Escala local.....	183

Análisis estadístico.....	185
Preparación de datos.....	185
Pruebas de correlación .....	187
Selección de variables.....	196
Modelos estadísticos para el Estudio 4.....	198
Modelos estadísticos para el Estudio 5.....	198
Estadística .....	199
<b>BLOQUE II: Estudio 4 .....</b>	<b>201</b>
Resumen .....	203
Objetivos e hipótesis.....	205
Resultados.....	206
Estructura de la población de <i>Osmia caerulea</i> .....	206
Análisis de correlación y de componentes principales .....	206
Abundancia de celdas de cría .....	214
Sex ratio .....	217
Tasa de mortalidad natural.....	218
Discusión.....	219
Población de <i>Osmia caerulea</i> .....	219
Abundancia de celdas de cría .....	220
Sex ratio .....	225
Tasa de mortalidad natural.....	228
Conclusión .....	230
<b>BLOQUE II: Estudio 5 .....</b>	<b>233</b>
Resumen .....	235
Objetivos e hipótesis.....	237
Resultados.....	238
Estudio de la comunidad de enemigos naturales.....	238
Análisis de correlación y de componentes principales .....	238
Resultados para el tiempo total de estudio.....	244
Resultados para el primer periodo de estudio .....	247
Discusión.....	251
Comunidad de enemigos naturales de <i>Osmia caerulea</i> .....	251
Tasa de parasitoidismo total.....	253
Tasa de parasitoidismo de <i>Sapyga quinquepunctata</i> .....	260
Riqueza de enemigos naturales .....	262
Conclusión .....	264
<b>BLOQUE II: Referencias .....</b>	<b>267</b>
<b>CONCLUSIONES FINALES .....</b>	<b>277</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>283</b>



# INTRODUCCIÓN

---



# Introducción

Los cambios en las políticas y métodos de producción agrícola llevados a cabo durante las últimas décadas, a fin de mejorar la productividad y el rendimiento económico, han conducido a una transformación en los usos del suelo en todo el planeta (Turner *et al.*, 1994; Burel *et al.*, 1998) y han originado una uniformización del medio agrícola, con una consiguiente pérdida de heterogeneidad ecológica a múltiples escalas espacio-temporales (Stoate *et al.*, 2001; Benton *et al.*, 2003). La intensificación de la agricultura ha ido acompañada por una drástica pérdida de biodiversidad (Krebs *et al.*, 1999; Tilman, 2001; Robinson & Sutherland, 2002; Fabian *et al.*, 2013), generando la aparición de desequilibrios en las comunidades asociadas a paisajes agrícolas (Geiger *et al.*, 2010; Fahrig *et al.*, 2015). Ello ha impulsado la necesidad de plantear estudios para evaluar los efectos de la pérdida de especies para las interacciones bióticas y la funcionalidad de los ecosistemas asociados (Tilman *et al.*, 1996; Kremen, Williams *et al.*, 2002; Montoya *et al.*, 2003; Tschamntke, Klein *et al.*, 2005; Balvanera *et al.*, 2006; Tylianakis *et al.*, 2007; Ebeling *et al.*, 2012).

La transformación de los paisajes agrícolas ha ocasionado la pérdida de hábitats naturales, promoviendo la escasez de elementos leñosos (*e. g.* bosques, bordes), además de fragmentar y aislar los remanentes de los mismos, provocando la pérdida de hábitats disponibles para acoger una mayor biodiversidad (Meeus *et al.*, 1990; Burel *et al.*, 1998; Kremen, Williams *et al.*, 2002) así como cambios en la estructura de las comunidades (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Hendrickx *et al.*, 2007). La intensificación produce importantes modificaciones en el paisaje, ya que parcelas de mayor tamaño acogen un menor número de tipos de cultivos diferentes (Robinson & Sutherland, 2002; Kareiva *et al.*, 2007), incrementando la homogeneización de los cultivos (Roschewitz *et al.*, 2005) y disminuyendo la heterogeneidad composicional y configuracional, además de temporal (Vasseur *et al.*, 2013; Fahrig *et al.*, 2015). Adicionalmente, la intensificación conlleva una serie de perturbaciones como el uso de productos químicos (*e. g.* fertilizantes, herbicidas, pesticidas) que pueden presentar efectos nocivos sobre la fauna (Brittain *et al.*, 2010), al

igual que la eliminación de márgenes asociados a los cultivos (Stoate *et al.*, 2001) y el acondicionamiento caminos, bordes asociados y canales y acequias (Burel *et al.*, 1998).

Tradicionalmente, los estudios de conservación realizados en medios agrícolas han considerado la matriz agrícola como un área hostil, uniforme y estéril, valorada por lo tanto como ecológicamente irrelevante (Ricketts, 2001; Jules & Shahani, 2003). Sin embargo, en los últimos años, diferentes estudios han puesto de manifiesto la importancia que posee la presencia de una matriz agrícola heterogénea y de calidad, con diversidad de cultivos y mezcla de hábitats seminaturales entremezclados entre las parcelas cultivadas, de modo que los hábitats existentes ofrezcan recursos adecuados para el establecimiento de comunidades diversas (Tscharrntke, Bommarco *et al.*, 2007; Kremen & Miles, 2012; Fabian *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2013; Kennedy *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2014) y puedan ser fuente de biodiversidad (Harvey *et al.*, 2008; Perfecto & Vandermeer, 2008). De hecho, las áreas agrícolas pueden acoger una mayor biodiversidad que otros medios naturales (Klein *et al.*, 2002; Winfree, Griswold *et al.*, 2007; Carré *et al.*, 2009; Schüepp *et al.*, 2011) y una gran proporción de la biodiversidad europea se encuentra asociada a estos paisajes (Krebs *et al.*, 1999; Benton *et al.*, 2003; Dauber *et al.*, 2003).

Las regiones agrícolas más tradicionales y menos intensificadas, con tamaños de parcelas pequeños y con mayor variedad de cultivos en una misma área, presentan adicionalmente espacios naturales y seminaturales que actúan como áreas de refugio, dispersión y fuentes de recursos (Le Cœur *et al.*, 2002; Kremen, 2008; Poggio *et al.*, 2010; Molina *et al.*, 2014), y muestran una mayor heterogeneidad que las áreas agrícolas intensificadas (Fahrig *et al.*, 2015). Además de los hábitats naturales y seminaturales persistentes en estos medios, los propios espacios cultivados se presentan como una fuente de recursos para diversos grupos funcionales, con una gran oferta puntual pero variada a lo largo del tiempo y del espacio (Kremen, Bugg *et al.*, 2002; Westphal *et al.*, 2003; Herrmann *et al.*, 2007; Jauker *et al.*, 2012; Diekötter *et al.*, 2013; Le Féon *et al.*, 2013). Por ello, los paisajes agrícolas menos intensificados y más heterogéneos pueden mantener una biodiversidad asociada importante para el funcionamiento del ecosistema y que ofrezca servicios de particular interés para el ser humano (Kremen, Williams *et al.*, 2002; Thorbek & Bilde, 2004; Zhang *et al.*, 2007; Holzschuh *et al.*, 2012), asociados a las

interacciones específicas establecidas entre los diferentes organismos (Cardinale *et al.*, 2012; Fabian *et al.*, 2013).

La biodiversidad asociada a los medios agrícolas es especialmente relevante en el caso de los insectos, siendo la polinización uno de los principales servicios prestados al ecosistema. Más del 70 % de los cultivos para la producción de alimentos, dependen de la polinización realizada por animales que visitan las plantas, fundamentalmente por insectos y particularmente por abejas (Kremen, Williams *et al.*, 2002; Klein *et al.*, 2007; Isaacs & Kirk, 2010; Holzschuh *et al.*, 2012). Estos polinizadores son también, fundamentales en la conservación de numerosas plantas silvestres (Kwak *et al.*, 1996; Klein *et al.*, 2003; Kremen, 2005; Batista Matos *et al.*, 2013) y en Europa, el 80 % de las especies cultivadas dependen, o al menos se benefician, de la polinización por insectos, principalmente por las abejas (Williams, 1994; Carré *et al.*, 2009). Además, el actual declive de las poblaciones de la abeja de la miel (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758) a nivel global y el aumento de los estudios relacionados con la polinización de cultivos por parte de otras abejas no manejadas, han puesto de manifiesto la importancia del mantenimiento y conservación de poblaciones de abejas de otras especies silvestres (Klein *et al.*, 2007), que se han revelado incluso como polinizadoras más efectivos para ciertos cultivos (Vicens & Bosch, 2000; Kremen, *et al.*, 2002; Klein *et al.*, 2003; Maccagnani *et al.*, 2003; Kremen, 2005; Greenleaf & Kremen, 2006; Winfree, *et al.*, 2007; Holzschuh *et al.*, 2012; Russo *et al.*, 2013). Otra importante aportación de los artrópodos es el servicio en el control biológico natural, ya sea a través de la depredación o del parasitoidismo sobre otros animales, sobre herbívoros que se alimentan de las plantas cultivadas y que se consideran plagas de cultivos (e. g. áfidos, orugas de lepidópteros) (Harris, 1994; Östman *et al.*, 2001; Thorbek & Bilde, 2004; Holzschuh *et al.*, 2009; Batista Matos *et al.*, 2013). El mantenimiento de este servicio natural, favorece la reducción en la asignación de recursos por parte de los agricultores para el control de plagas, por lo cual es preciso su estudio y conservación (Rieux *et al.*, 1999; Cardinale *et al.*, 2003; Tscharrntke, Tylianakis *et al.*, 2007; Boccaccio & Petacchi, 2009).

Para realizar un estudio detallado de los factores ambientales que condicionan la distribución y desarrollo de las diferentes comunidades asociadas a medios agrícolas se

precisa de una perspectiva multiescalar. En el estudio de los organismos móviles presentes en ecosistemas agrícolas, se debe tener en cuenta tanto la matriz que rodea el parche de hábitat de estudio local como la escala particular a la que responde cada organismo (Gathmann & Tschardtke, 2002; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Greenleaf *et al.*, 2007), la cual depende tanto de las características paisajísticas como de los atributos de los mismos (Menalled *et al.*, 1999; Thies & Tschardtke, 1999). De este modo, deben analizarse las características de los diferentes hábitats y su distribución a diferentes escalas del paisaje, así como la propia dispersión de los organismos entre los parches, dado que pueden emplear un mayor o menor rango de hábitats, sin obviar el área cultivada que compone dicho paisaje (Kareiva *et al.*, 1990; Ricketts, 2001; Thies *et al.*, 2003; Molina *et al.*, 2014). Por tanto, para determinar la importancia del contexto paisajístico para las comunidades de insectos y otros artrópodos, como polinizadores o depredadores, es preciso un análisis a múltiples escalas (Keitt *et al.*, 1997; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Clough *et al.*, 2006; Holzschuh *et al.*, 2007; Williams & Kremen, 2007; Jauker *et al.*, 2012; Fabian *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2014; Steckel *et al.*, 2014). Conjuntamente al análisis espacial, en medios tan variables los paisajes agrícolas, donde los cultivos modifican su oferta y las parcelas rotan, con varios cultivos al año y ofreciendo por lo tanto recursos cambiantes a lo largo de los meses en un mismo espacio, debe valorarse también el efecto temporal (Vasseur *et al.*, 2013). Además del estudio de diferentes escalas espaciales, cabe tener en consideración la relación entre las mismas, ya que particularidades de un determinado hábitat pueden estar condicionadas por el contexto paisajístico donde esté situado dicho hábitat (Burel *et al.*, 1998; Westphal *et al.*, 2003; Chacoff & Aizen, 2006; Batáry *et al.*, 2012; Baños-Picón *et al.*, 2013; Kennedy *et al.*, 2013; Le Féon *et al.*, 2013). Por ello, adicionalmente al análisis a múltiples escalas, en los estudios destinados a determinar el efecto de diferentes escalas espaciales y temporales sobre los organismos y sus relaciones interespecíficas, debería tenerse en cuenta la relación interescalar entre diferentes escalas del paisaje.

La ecología del paisaje proporciona una gran variedad de parámetros para cuantificar la estructura paisajística, aunque la mayoría de las medidas están intercorrelacionados y son difíciles de interpretar (Gustafson, 1998), con lo que es importante emplear parámetros simples y ecológicamente relevantes, tales como la

proporción de hábitats adecuados y la diversidad de hábitats (Steffan-Dewenter, 2002). Para analizar la influencia de las diferentes variables que contribuyen al mantenimiento de la biodiversidad, los trabajos llevados a cabo en los últimos años en áreas agrícolas han evaluado la estructura del paisaje a través de diversos parámetros, tales como la complejidad paisajística, el grado o manejo de los sistemas agrícolas o la heterogeneidad de hábitats (Steffan-Dewenter, 2002; Holzschuh *et al.*, 2010; Baños-Picón *et al.*, 2013). A pesar de la idea inicial de que los únicos hábitats que sustentan la biodiversidad eran los seminaturales (Kremen, Bugg *et al.*, 2002; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Westphal *et al.*, 2003; Hendrickx *et al.*, 2007), últimamente se incluye en la heterogeneidad de hábitats a los propios cultivos (Williams & Kremen, 2007; Carré *et al.*, 2009; Fabian *et al.*, 2013; Kennedy *et al.*, 2013; Le Féon *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2014).

Numerosos estudios han considerado como más relevantes dos parámetros generales del paisaje, la proporción de hábitats seminaturales y la diversidad de hábitats (Hendrickx *et al.*, 2007; Fahrig *et al.*, 2011; Schüepp *et al.*, 2011), aunque también puede incluirse la heterogeneidad asociada a las zonas cultivadas (Billeter *et al.*, 2008; Molina *et al.*, 2014). La variedad de parches y los hábitats seminaturales se han revelado como beneficiosos para diferentes grupos de animales, al proveer recursos (Williams & Kremen, 2007), además de refugio (Westrich, 1996; Landis *et al.*, 2000; Rand *et al.*, 2006). En los últimos años se ha demostrado que los espacios cultivados y los hábitats asociados a los cultivos también son áreas importantes en la fuente de recursos para diversos taxones (Westphal *et al.*, 2003; Moonen & Bàrberi, 2008; Jauker *et al.*, 2012; Le Féon *et al.*, 2013), con lo que cabe tenerlos en cuenta para el estudio de las comunidades que habitan en las regiones agrícolas.

Los remanentes de hábitats seminaturales dentro de los paisajes agrícolas son de gran importancia, ya que sirven de apoyo a los hábitats afectados por las prácticas agrícolas (Poggio *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2014). Las zonas cultivadas sufren perturbaciones como la eliminación de coberturas vegetales, rotación de cultivos o aplicación de productos químicos, que hacen que los parches no alterados sirvan de reservorio de individuos desde donde se recolonizan las áreas cultivadas (Kremen, Bugg *et al.*, 2002; Thorbek & Bilde, 2004; Schüepp *et al.*, 2011). De este modo, diversos estudios muestran que la presencia de

remanentes de hábitats seminaturales en las áreas agrícolas fomentan la heterogeneidad necesaria para mantener una biodiversidad mayor y, al mismo tiempo, más estable (Gathmann *et al.*, 1994; Marshall & Moonen, 2002; Tschardtke, Klein *et al.*, 2005; Williams & Kremen, 2007).

Los paisajes agrícolas menos intensificados que favorezcan la rotación y variedad de cultivos, poseen una mayor heterogeneidad, tanto espacial como temporal (Kremen, 2008), frente a las áreas más intensificadas, que reducen la oferta de recursos a un periodo concreto de producción, además de generar una uniformización espacial del terreno cultivado (Stoate *et al.*, 2009; Le Féon *et al.*, 2013). El mosaico paisajístico formado en áreas agrícolas con variedad de cultivos muestra una heterogeneidad espacial implícita a la diversidad de parches, con diferentes recursos en el espacio (Kennedy *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2014), además de una heterogeneidad temporal intrínseca a la variedad de periodos productivos (Vasseur *et al.*, 2013). Asimismo, la mayor productividad de los cultivos frente a los hábitats naturales ha favorecido la ampliación del periodo productivo, ofreciendo una mayor cantidad de recursos que pueden mostrarse beneficiosos para el desarrollo de organismos, incluso a pesar de las potenciales perturbaciones asociadas a las prácticas agrícolas (Tschardtke, Rand *et al.*, 2005; Morandin & Winston, 2006; Jauker *et al.*, 2012; Kennedy *et al.*, 2013).

En las regiones agrícolas de clima mediterráneo, este efecto positivo proveniente de la mayor oferta de los cultivos podría ser incluso más determinante que en otras regiones europeas, debido a las condiciones más limitantes derivadas de su climatología característica. Durante el periodo estival tiene lugar una época de escasez de precipitaciones, coincidiendo con el periodo de mayores temperaturas (Prats & Serrano, 2008; Estadística Agraria Regional, 2014). Pero en las zonas cultivadas se presentan parcelas con plantas en flor, bordes, caminos y espacios de agua, que llevan asociadas plantas silvestres que reciben un mayor riego y fertilización. Por lo que incluso las plantas silvestres asociadas a áreas agrícolas podrían beneficiarse y ofrecer una mayor cantidad de recursos, que favoreciesen el mantenimiento de una mayor biodiversidad (González-Estébanez *et al.*, 2011).

Además de la relevancia de la escala paisajística, los estudios a múltiples escalas muestran la importancia de otras escalas de menor rango (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Zurbuchen *et al.*, 2010), escalas de vecindad más inmediatas a las zonas de actuación de los diferentes grupos estudiados (Breitbach *et al.*, 2011), que facilitan el acceso a los distintos hábitats y un menor desplazamiento entre parches (Gathmann & Tscharntke, 2002; Flick *et al.*, 2012; Molina *et al.*, 2014). Este hecho se hace patente en especies forrajeadoras “de lugar central”, como pueden ser las abejas y abejorros, ya que la persistencia de sus poblaciones dependerá de la distancia que tengan que recorrer para obtener los recursos necesarios y de su habilidad para desplazarse entre parches (Williams & Kremen, 2007; Steckel *et al.*, 2014). Por ello, a escala de vecindad, los diferentes remanentes de hábitats seminaturales facilitan la obtención de recursos y el desplazamiento entre distintos hábitats (Tscharntke, Tylianakis *et al.*, 2007; Williams & Kremen, 2007; Sobek *et al.*, 2009; Gardiner *et al.*, 2010; Batista Matos *et al.*, 2013), y la variedad de parches de una matriz heterogénea ofrece diversidad de recursos en un rango próximo de actuación (Kennedy *et al.*, 2013). A escala de vecindad, cabe destacar también la influencia más inmediata sobre los organismos de las prácticas agrícolas asociadas con la intensificación agrícola (*e. g.* maquinaria de gran tamaño, uso de productos químicos), que unidas a la reducción de espacios que sirvan de refugio, afectan considerablemente a las comunidades asociadas a medios agrícolas (Geiger *et al.*, 2009).

En el estudio de la escala local adquieren importancia las características particulares de los hábitats, ya sean seminaturales o cultivados, y los efectos más próximos que estos presentan sobre las comunidades de estudio. De este modo, muchos estudios se centran en los efectos de las prácticas agrícolas y la cobertura de tierra cultivada a escala local (Goldberg & Miller, 1990; Mclaughlin & Mineau, 1995). Los estudios que utilizan como hábitat de estudio local una parcela de cultivo, pretenden descubrir los efectos de dichos cultivos sobre los diferentes organismos, tanto de manera aislada como en interacción con efectos del paisaje (Holzschuh *et al.*, 2007; Williams & Kremen, 2007; Rundlöf *et al.*, 2008; Kennedy *et al.*, 2013). De este modo, algunos estudios analizan la influencia de ciertos cultivos con presencia de flores masivas, como la colza, café o frutales, que se han observado beneficiosos sobre poblaciones de abejas silvestres y abejorros, así como

atrayentes para diferentes grupos de polinizadores (abejas, avispas, sírfidos o lepidópteros) (Klein *et al.*, 2002; Westphal *et al.*, 2003; Hanley *et al.*, 2011; Jauker *et al.*, 2012; Diekötter *et al.*, 2013). A pesar del posible beneficio de ciertos cultivos para algunos grupos en cuanto a oferta de recursos (*e. g.* hospedadores, polen) (Bogya *et al.*, 1999; Kennedy *et al.*, 2013; Vasseur *et al.*, 2013), la biodiversidad puede verse perjudicada por las perturbaciones asociadas a la labranza (Tscharrntke, Rand *et al.*, 2005), que produce cambios estructurales, y en las condiciones microclimáticas (Thorbek & Bilde, 2004; Boccaccio & Petacchi, 2009), además de por la aplicación de productos químicos (Gradish *et al.*, 2010; Arena & Sgolastra, 2014).

El medio agrícola se compone de una matriz cambiante, en la que los cultivos pueden proveer de recursos diferentes a lo largo del tiempo, promoviendo una heterogeneidad temporal debida a las prácticas en la matriz agrícola, así como por las dinámicas temporales de cada parcela de cultivo (Vasseur *et al.*, 2013). Por ello se han realizado estudios con medidas temporales para analizar el efecto de los cambios agrícolas sobre las comunidades asociadas a estos medios (Chifflet *et al.*, 2011; Cutler *et al.*, 2015), con estudios interanuales (Ebeling *et al.*, 2012; Rader *et al.*, 2012; Poggio *et al.*, 2013; Beduschi *et al.*, 2015), así como con medidas intraanuales, para valorar la variación en un mismo año (Holzschuh *et al.*, 2011; Diekötter *et al.*, 2013; Dainese *et al.*, 2017).

Se han realizado numerosos estudios analizando el efecto de la complejidad del paisaje sobre la riqueza de especies y la densidad de sus poblaciones, a diversos niveles tróficos y en las relaciones entre los mismos, tanto en plantas como animales, desde insectos hasta mamíferos y aves (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Clough *et al.*, 2006; Joannon *et al.*, 2008; Rundlöf *et al.*, 2010; Batáry *et al.*, 2012; Baños-Picón *et al.*, 2013; Steckel *et al.*, 2014). Asimismo, cada vez abundan más los trabajos que se centran en determinados insectos considerados beneficiosos o perjudiciales para las zonas agrícolas, con estudios multiescalares y a varios niveles tróficos, observando cómo la composición del paisaje afecta a sus poblaciones y sus relaciones tróficas, tanto de organismos silvestres como de sus efectos sobre los cultivos y su rendimiento (Bianchi *et al.*, 2005; Winfree *et al.*, 2008; Hagen & Kraemer, 2010; Schüepp *et al.*, 2011; Woltz *et al.*, 2012; Beduschi *et al.*, 2015). A pesar de estos avances en el campo de la agroecología, en las diversas regiones

agrícolas de la Península Ibérica apenas se han desarrollado estudios que analicen aspectos generales de las comunidades de insectos silvestres en relación con las áreas agrícolas, considerando diversas escalas espaciales y temporales. La mayoría de los trabajos se centran en el desarrollo de poblaciones particulares de interés agrícola por su relación con diferentes cultivos (Bosch, 1994; Bosch & Blas, 1994; Vicens & Bosch, 2000). A pesar de ello, ciertas investigaciones comienzan a esclarecer la relación de la diversidad biológica asociada a los medios agrícolas (Baños Picón, 2011; Baños-Picón *et al.*, 2013; Rosas-Ramos *et al.*, 2017), aunque es preciso un mayor desarrollo de esta línea.

El uso de nidos-trampa para himenópteros es útil para el estudio de las interacciones multitróficas debido a que, en un pequeño espacio, se pueden analizar las funciones ecológicas de diversos niveles tróficos, incluyendo una gran riqueza de especies y complejidad trófica (Tschardtke *et al.*, 1998; Klein *et al.*, 2007; Tylianakis *et al.*, 2007; Ebeling *et al.*, 2012). Las abejas y avispas solitarias son sensibles a los cambios ambientales, de modo que han sido usados ampliamente como bioindicadores de calidad ambiental en diferentes ecosistemas (Tschardtke *et al.*, 1998; Loyola & Martins, 2006; Tylianakis *et al.*, 2006; Thies *et al.*, 2011), analizando los cambios en sus parámetros biológicos así como las interacciones entre ellos y los servicios al ecosistema que ofrecen (polinización y control biológico) (Buschini, 2006; Buschini & Woiski, 2008). Al igual que la mayoría de las especies que viven en agroecosistemas, las abejas y avispas que nidifican en cavidades aéreas dependen de recursos complementarios en diferentes hábitats (Klein *et al.*, 2004) para obtener alimento (Ebeling *et al.*, 2012) o zonas de nidificación (Gathmann & Tschardtke, 2002; Steffan-dewenter & Leschke, 2003; Sobek *et al.*, 2009), con lo que son sensibles a los cambios en la heterogeneidad paisajística (Fahrig *et al.*, 2011; Fabian *et al.*, 2013). Los trabajos más recientes realizados con comunidades de insectos que anidan en estos nidos-trampa suelen considerar tres grupos de estudio principales: abejas, avispas y enemigos naturales del nivel trófico superior, tanto depredadores como parasitoides (Schüepp *et al.*, 2011; Ebeling *et al.*, 2012; Fabian *et al.*, 2013).

Las abejas pueden subdividirse en 3 gremios diferenciados, los cuales difieren entre sí en sus distancias de forrajeo y características vitales: abejas solitarias silvestres, abejorros sociales silvestres y abejas de la miel manejadas (Eickwort & Ginsberg, 1980; Osborne *et al.*,

1999; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002), y constituyen el grupo de polinizadores más importante a nivel mundial (Kremen *et al.*, 2004; Steckel *et al.*, 2014). Hoy día en Europa, las abejas persisten y están adaptadas a hábitats seminaturales transformados por el hombre a lo largo de siglos (*e. g.* pastos, praderas) a través de manejos extensivos, lo cual ha limitado los espacios naturales propiamente dichos (Osborne *et al.*, 1991; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002). Las abejas precisan de recursos suficientes, no solo de flores para alimentarse y abastecer sus nidos, sino también de lugares y materiales de nidificación (Kremen *et al.*, 2004; Ricketts *et al.*, 2008; Steffan-Dewenter & Schiele, 2008; Sobek *et al.*, 2009), que pueden darse en diferentes hábitats distribuidos dentro de sus rangos de forrajeo. Por ello, precisan tanto de espacios adecuados como de una diversidad mínima de hábitats que provean los diferentes recursos necesarios para sostener las poblaciones (Westrich, 1996; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002) que después ofrezcan los servicios al ecosistema (Öckinger & Smith, 2007; Holzschuh *et al.*, 2012). Dentro de esta comunidad, se ha observado la dominancia de una especie de megaquilido, *Osmia caerulescens* Linnaeus, 1758, una abeja generalista que se ha comprobado está adaptada a medios agrícolas (Carré *et al.*, 2009; Fabian *et al.*, 2013), incluidos los de esta región de estudio (Baños Picón, 2011; Baños-Picón *et al.*, 2013), y que puede visitar las flores de diversas familias de plantas para abastecer sus nidos, tales como Fabaceae, Lamiaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Brassicaceae, Rosaceae (Raw, 1974; Tasei, 1976; Torres González, 1992; Vicens *et al.*, 1993; Müller, 1996), entre las cuales podrían encontrarse ejemplares cultivados, tal y como se ha visto para otras abejas del mismo género (Purves *et al.*, 1998; Vicens & Bosch, 2000; Bosch & Kemp, 2001; Cresti *et al.*, 2001; Maccagnani *et al.*, 2003; Bosch *et al.*, 2006; Williams & Kremen, 2007; Holzschuh *et al.*, 2012). Considerada especie univoltina por algunos autores (Bonelli, 1967; Raw, 1974), en otros estudios y en la Península Ibérica los registros indican que es una especie bivoltina, es decir, con dos generaciones, no teniendo la necesidad la primera generación de verse sometida a un periodo de frío para desarrollarse (Tasei, 1972; Torres González, 1992; Purves *et al.*, 1998; Diekötter *et al.*, 2013).

Las comunidades de avispa establecidas en medios agrícolas precisan, al igual que las abejas, de recursos para la alimentación de los adultos así como para abastecer los nidos, además de zonas y materiales de nidificación (Sobek *et al.*, 2009). Además de que

determinados grupos puedan ser potenciales polinizadores, aunque de manera muy limitada (Tylianakis *et al.*, 2004), las avispas capturan presas para aprovisionar las celdas de cría (Klein *et al.*, 2004; Holzschuh *et al.*, 2009; Coudrain *et al.*, 2013), con lo cual se las considera beneficiosas en tanto que pueden depredar sobre otros ejemplares perniciosos para los cultivos (*e. g.* áfidos, orugas de lepidóptero, crisomélidos o curculiónidos) (Tscharrntke *et al.*, 1998; Schüepp *et al.*, 2011; Batista Matos *et al.*, 2013), aunque ciertos grupos de avispas pueden capturar arañas, que son relevantes controladores naturales (Thorbek *et al.*, 2004; Schmidt-Entling & Döbeli, 2009).

En el último nivel trófico de las relaciones que se pueden observar en estos nidos-trampa, se sitúan los enemigos naturales, que representan diferentes estrategias frente a sus hospedadores. Estas estrategias van desde la depredación sobre las larvas depositadas en los nidos construidos por los progenitores (*i. e.* depredadores) hasta el depósito de huevos o larvas que atacan a las crías dispuestas en los nidos, alimentándose de ellas (*i. e.* parasitoides) o de las provisiones acumuladas para las mismas (*i. e.* cleptoparásitos) (Westrich, 1989; Shaw, 2006; Sedivy *et al.*, 2013). Dentro de la comunidad de enemigos naturales, cabe destacar la población de *Sapyga quinquepunctata* (Fabricius, 1781), un cleptoparásito univoltino con un periodo de vuelo entre los meses de mayo y julio, y entre cuyos hospedadores destacan las especies del género *Osmia* Panzer, 1806, además de *Heriades* Spinola, 1808, *Chalicodoma* Lepeletier, 1841 y *Chelostoma* Latreille, 1809 (Bwars, 2017). Los parásitos y parasitoides, al pertenecer a un nivel trófico superior, suelen verse más afectados por los cambios y perturbaciones que sus hospedadores (Holt *et al.*, 1999; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Schüepp *et al.*, 2011; Rand *et al.*, 2012) al estar condicionados por las modificaciones en los parámetros poblacionales de los mismos (Fabian *et al.*, 2013; Steckel *et al.*, 2014), debido a que requieren sincronizar su actividad en espacio y tiempo con sus hospedadores (Steffan-Dewenter, 2003).

Dada la dominancia de los paisajes agrícolas a nivel global, es vital comprender los factores que actúan, a múltiples escalas, sobre las comunidades de insectos asociados a los agroecosistemas, valorando cómo la heterogeneidad intrínseca de los paisajes agrícolas y la intensificación de los mismos pueden determinar esta biodiversidad (Vasseur *et al.*, 2013; Fahrig *et al.*, 2015), para la toma de decisiones e implementación de políticas

agroambientales dirigidas a la conservación la entomofauna asociada y el mantenimiento de los servicios ecosistémicos. En esta línea, los trabajos desarrollados en este estudio pretenden profundizar en el conocimiento de las relaciones entre las comunidades de abejas y avispas, y sus enemigos naturales con los medios agrícolas, identificando los factores que condicionan a estas comunidades y valorando su efecto a distintas escalas espacio-temporales, teniendo en cuenta la presencia y la complejidad de los hábitats seminaturales en la matriz agrícola, así como la influencia de la heterogeneidad espacio-temporal proveniente del área cultivada (Molina *et al.*, 2014). Asimismo, se pretende evaluar los factores bióticos y abióticos que condicionan la descendencia de cada una de las dos generaciones que presenta *O. caerulescens*, analizando la presión de los enemigos naturales sobre esta población y valorando, para cada periodo, el efecto de la heterogeneidad de hábitats a múltiples escalas y de las diferentes variables espacio-temporales asociadas con la matriz agrícola.

## Referencias

- Arena, M. and Sgolastra, F. (2014) 'A meta-analysis comparing the sensitivity of bees to pesticides', *Ecotoxicology*, 23, pp. 324–334.
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J. S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. and Schmid, B. (2006) 'Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services', *Ecology Letters*, 9, pp. 1146–1156.
- Baños-Picón, L., Torres, F., Tormos, J., Gayubo, S. F. and Asís, J. D. (2013) 'Comparison of two Mediterranean crop systems: Polycrop favours trap-nesting solitary bees over monocrop', *Basic and Applied Ecology*, 14, pp. 255–262.
- Baños Picón, L. (2011) *La heterogeneidad en paisajes agrícolas: Análisis de su influencia en la diversidad e interacciones biológicas de las comunidades de avispas y abejas nidificantes aéreas (Hymenoptera: Apoidea) como indicadores sensibles de la calidad del medio*, Universidad de Salamanca.
- Batáry, P., Holzschuh, A., Orci, K. M., Samu, F. and Tscharrntke, T. (2012) 'Responses of plant, insect and spider biodiversity to local and landscape scale management intensity in cereal crops and grasslands', *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Elsevier B.V., 146, pp. 130–136.
- Batista Matos, M. C., Sousa-Souto, L., Almeida, R. S. and Teodoro, A. V. (2013) 'Contrasting Patterns of Species Richness and Composition of Solitary Wasps and Bees (Insecta: Hymenoptera) According to Land-use', *Biotropica*, 45, pp. 73–79.
- Beduschi, T., Tscharrntke, T. and Scherber, C. (2015) 'Using multi-level generalized path analysis to understand herbivore and parasitoid dynamics in changing landscapes', *Landscape Ecology*. Springer Netherlands, 30, pp. 1975–1986.
- Benton, T. G., Vickery, J. a. and Wilson, J. D. (2003) 'Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key?', *Trends in Ecology & Evolution*, 18, pp. 182–188.
- Bianchi, F. J. J. A., Van Wingerden, W. K. R. E., Griffioen, A. J., Van Der Veen, M., Van Der Straten, M. J. J., Wegman, R. M. A. and Meeuwsen, H. A. M. (2005) 'Landscape factors affecting the control of Mamestra brassicae by natural enemies in Brussels sprout', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 107, pp. 145–150.

- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J. P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M. J. M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W. K. R. E., Zobel, M. and Edwards, P. J. (2008) 'Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: A pan-European study', *Journal of Applied Ecology*, 45, pp. 141–150.
- Boccaccio, L. and Petacchi, R. (2009) 'Landscape effects on the complex of *Bactrocera oleae* parasitoids and implications for conservation biological control', *BioControl*, 54(5), pp. 607–616.
- Bogya, S., Markó, V. and Szinetár, C. S. (1999) 'Comparison of pome fruit orchard inhabiting spider assemblages at different geographical scales', *Agricultural and Forest Entomology*. Wiley Online Library, 1, pp. 261–269.
- Bonelli, B. (1967) 'Osservazioni biologiche sugli imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme. XIX Contributo. *Osmia coerulescens* Linne (Hymenoptera–Megachilidae)', *Studi Trent. Sci. Natur.(Sez. B)*, 44, p. 30.
- Bosch, J. (1994) 'The nesting behaviour of the mason bee *Osmia cornuta* ( Latr ) with special reference to its pollinating potential (Hymenoptera, Megachilidae)', *Apidologie*, 25, pp. 84–93.
- Bosch, J. and Blas, M. (1994) 'Foraging behaviour and pollinating efficiency of *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* on almond (Hymenoptera, Megachilidae and Apidae)', *Applied Entomology and Zoology*, 29, pp. 1–9.
- Bosch, J. and Kemp, W. P. (2001) *How to Manage the Blue Orchard Bee Sustainable agriculture network, Systematics*. Beltsville: National Agricultural Library.
- Bosch, J., Kemp, W. P. and Trostle, G. E. (2006) 'Bee Population Returns and Cherry Yields in an Orchard Pollinated with *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae)', *Journal of Economic Entomology*, 99, pp. 408–413.
- Breitbach, N., Tillmann, S., Schleuning, M., Grünewald, C., Laube, I., Steffan-Dewenter, I. and Böhning-Gaese, K. (2011) 'Influence of habitat complexity and landscape configuration on pollination and seed-dispersal interactions of wild cherry trees', *Oecologia*, 168, pp. 425–437.
- Brittain, C. A., Vighi, M., Bommarco, R., Settele, J. and Potts, S. G. (2010) 'Impacts of a pesticide on pollinator species richness at different spatial scales', *Basic and Applied Ecology*, 11, pp. 106–115.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brunel, E. and Lefeuvre, J. C. (1998) 'Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes', *Acta Oecologica*, 19, pp. 47–60.
- Buschini, M. L. T. (2006) 'Species diversity and community structure in trap-nesting bees in Southern Brazil', *Apidologie*. EDP Sciences, 37, pp. 58–66.
- Buschini, M. L. T. and Woiski, T. D. (2008) 'Alpha-beta diversity in trap-nesting wasps (Hymenoptera: Aculeata) in Southern Brazil', *Acta Zoologica*, 89, pp. 351–358.
- Bwars (2017) *Sapyga quinquepunctata, Bees, Wasps & Ants Recording Society*. Available at: <http://www.bwars.com/wasp/sapygidae/sapyga-quinquepunctata>.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D. and Wardle, D. A. (2012) 'Biodiversity loss and its impact on humanity', *Nature*. Nature Research, 486, pp. 59–67.
- Cardinale, B. J., Harvey, C. T., Gross, K. and Ives, A. R. (2003) 'Biodiversity and biocontrol: Emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem', *Ecology Letters*, 6, pp. 857–865.
- Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, K., Potts, S. G., Roberts, S. P. M. M., Rodet, G., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, C., Woyciechowski, M. and Vaissière, B. E. (2009) 'Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 133, pp. 40–47.
- Chacoff, N. P. and Aizen, M. a. (2006) 'Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest', *Journal of Applied Ecology*, 43, pp. 18–27.
- Chaplin-Kramer, R., Tuxen-Bettman, K. and Kremen, C. (2011) 'Value of Wildland Habitat for Supplying Pollination Services to Californian Agriculture', *Rangelands*, 33, pp. 33–41.
- Chifflet, R., Klein, E. K., Lavigne, C., Le Féon, V., Ricroch, A. E., Lecomte, J. and Vaissière, B. E. (2011) 'Spatial scale of insect-mediated pollen dispersal in oilseed rape in an open agricultural landscape', *Journal of Applied Ecology*, 48, pp. 689–696.

- Clough, Y., Kruess, A. and Tschardtke, T. (2006) 'Local and landscape factors in differently managed arable fields affect the insect herbivore community of a non-crop plant species', *Journal of Applied Ecology*, 44, pp. 22–28.
- Le Cœur, D., Baudry, J., Burel, F. and Thenail, C. (2002) 'Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context', *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Elsevier, 89, pp. 23–40.
- Coudrain, V., Herzog, F. and Entling, M. H. (2013) 'Effects of Habitat Fragmentation on Abundance, Larval Food and Parasitism of a Spider-Hunting Wasp', *PLoS ONE*, 8, pp. 1–7.
- Cresti, L., Nepi, M., Maccagnani, B., Ladurner, E. and Pacini, E. (2001) 'Pear pollen digestion by larvae of *Osmia cornuta* (Latreille)(Hymenoptera: Megachilidae)', in *Proceedings of the International Congress of Apimondia*.
- Cutler, G. C., Nams, V. O., Craig, P., Sproule, J. M. and Sheffield, C. S. (2015) 'Wild bee pollinator communities of lowbush blueberry fields: Spatial and temporal trends', *Basic and Applied Ecology*, 16, pp. 73–85. doi: 10.1016/j.baae.2014.11.005.
- Dainese, M., Riedinger, V., Holzschuh, A., Kleijn, D. and Scheper, J. (2017) 'Managing trap-nesting bees as crop pollinators: spatiotemporal effects of floral resources and antagonists', *Journal of Applied Ecology*, (April), pp. 1–62.
- Dauber, J., Hirsch, M., Simmering, D., Waldhardt, R., Otte, A. and Wolters, V. (2003) 'Landscape structure as an indicator of biodiversity: Matrix effects on species richness', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 98, pp. 321–329.
- Diekötter, T., Peter, F., Jauker, B., Wolters, V. and Jauker, F. (2013) 'Mass-flowering crops increase richness of cavity-nesting bees and wasps in modern agro-ecosystems', *GCB Bioenergy*, 6, pp. 219–226.
- Ebeling, A., Klein, A. M., Weisser, W. W. and Tschardtke, T. (2012) 'Multitrophic effects of experimental changes in plant diversity on cavity-nesting bees, wasps, and their parasitoids', *Oecologia*, 169, pp. 453–465.
- Eickwort, G. C. and Ginsberg, H. S. (1980) 'Foraging and mating behavior in Apoidea', *Annual review of entomology*, 25, pp. 421–446.
- Estadística Agraria Regional (2014) 'Estadística Agraria Regional', *Consejería de Agricultura, Ganadería y Medio Ambiente: Estadística*. Edited by S. de E. y R. Agrarios. Logroño, 22, p. 122.
- Fabian, Y., Sandau, N., Bruggisser, O. T., Aebi, A., Kehrl, P., Rohr, R. P., Naisbit, R. E. and Bersier, L. F. (2013) 'The importance of landscape and spatial structure for hymenopteran-based food webs in an agro-ecosystem', *Journal of Animal Ecology*, 82, pp. 1203–1214.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Sirami, C., Siriwardena, G. M. and Martin, J.-L. L. (2011) 'Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes', *Ecology Letters*, 14, pp. 101–112.
- Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J., Smith, A., Javorek, S., King, D., Lindsay, K. F., Mitchell, S. and Tischendorf, L. (2015) 'Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 200, pp. 219–234.
- Le Féon, V., Burel, F., Chifflet, R., Henry, M., Ricroch, A., Vaissière, B. E. and Baudry, J. (2013) 'Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes', *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Elsevier, 166, pp. 94–101.
- Flick, T., Feagan, S. and Fahrig, L. (2012) 'Effects of landscape structure on butterfly species richness and abundance in agricultural landscapes in eastern Ontario, Canada', *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Elsevier B.V., 156, pp. 123–133.
- Gardiner, M. A., Tuell, J. K., Isaacs, R., Gibbs, J., Ascher, J. S. and Landis, D. A. (2010) 'Implications of three biofuel crops for beneficial arthropods in agricultural landscapes', *Bioenergy Research*, 3, pp. 6–19.
- Gathmann, A., Greiler, H.-J. J. and Tschardtke, T. (1994) 'Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing', *Oecologia*, 98, pp. 8–14.
- Gathmann, A. and Tschardtke, T. (2002) 'Foraging ranges of solitary bees', *Journal of Animal Ecology*, (Westrich 1996), pp. 757–764.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W. W., Emmerson, M., Morales, M. B., Ceryngier, P., Liira, J., Tschardtke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L. W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J. J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S. Fischer, C., Goedhart, P. W., Inchausti, P. (2010) 'Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland', *Basic and Applied Ecology*, 11, pp. 97–105.

- Geiger, F., Wäckers, F. L. and Bianchi, F. J. J. A. (2009) 'Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats', *BioControl*, 54, pp. 529–535.
- Goldberg, D. E. and Miller, T. E. (1990) 'Effects of different resource additions of species diversity in an annual plant community', *Ecology*. Wiley Online Library, 71, pp. 213–225.
- González-Estébanez, F. J., García-Tejero, S., Mateo-Tomás, P. and Olea, P. P. (2011) 'Effects of irrigation and landscape heterogeneity on butterfly diversity in Mediterranean farmlands', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 144, pp. 262–270.
- Gradish, A. E., Scott-Dupree, C. D., Shipp, L., Harris, C. R. and Ferguson, G. (2010) 'Effect of reduced risk pesticides for use in greenhouse vegetable production on *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae)', *Pest Management Science*, 66, pp. 142–146.
- Greenleaf, S. S. and Kremen, C. (2006) 'Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California', *Biological Conservation*, 133, pp. 81–87.
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R. and Kremen, C. (2007) 'Bee foraging ranges and their relationship to body size', *Oecologia*, 153, pp. 589–596.
- Gustafson, E. J. (1998) 'Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art?', *Ecosystems*. Springer, 1, pp. 143–156.
- Hagen, M. and Kraemer, M. (2010) 'Agricultural surroundings support flower–visitor networks in an Afrotropical rain forest', *Biological Conservation*. Elsevier Ltd, 143, pp. 1654–1663.
- Hanley, M. E., Franco, M., Dean, C. E., Franklin, E. L., Harris, H. R., Haynes, A. G., Rapson, S. R., Rowse, G., Thomas, K. C., Waterhouse, B. R. and Knight, M. E. (2011) 'Increased bumblebee abundance along the margins of a mass flowering crop: evidence for pollinator spill-over', *Oikos*, 120, pp. 1618–1624.
- Harris, A. C. (1994) '*Ancistrocerus gazella* (Hymenoptera: Vespoidea: Eumenidae): a potentially useful biological control agent for leafrollers *Planotortrix octo*, *P. excessana*, *Ctenopseustis obliquana*, *C. herana*, and *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand', *New Zealand journal of crop and horticultural science*. Taylor & Francis, 22, pp. 235–238.
- Harvey, J. A., van der Putten, W. H., Turin, H., Wagenaar, R. and Bezemer, T. M. (2008) 'Effects of changes in plant species richness and community traits on carabid assemblages and feeding guilds', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 127, pp. 100–106.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P. P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V. and Bugter, R. (2007) 'How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes', *Journal of Applied Ecology*, 44, pp. 340–351.
- Herrmann, F., Westphal, C., Moritz, R. F. A. and Steffan-Dewenter, I. (2007) 'Genetic diversity and mass resources promote colony size and forager densities of a social bee (*Bombus pascuorum*) in agricultural landscapes', *Molecular Ecology*. Wiley Online Library, 16, pp. 1167–1178.
- Holt, R. D., Lawton, J. H., Polis, G. A. and Martinez, N. D. (1999) 'Trophic rank and the species–area relationship', *Ecology*. Wiley Online Library, 80, pp. 1495–1504.
- Holzschuh, A., Dormann, C. F., Tschardtke, T. and Steffan-Dewenter, I. (2011) 'Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, pp. 3444–3451.
- Holzschuh, A., Dormann, C. F., Tschardtke, T. and Steffan-Dewenter, I. (2013) 'Mass-flowering crops enhance wild bee abundance', *Oecologia*, 172, pp. 477–484.
- Holzschuh, A., Dudenhöffer, J. H., and Tschardtke, T. (2012) 'Landscapes with wild bee habitats enhance pollination, fruit set and yield of sweet cherry', *Biological Conservation*. Elsevier Ltd, 153, pp. 101–107.
- Holzschuh, A., Steffan-dewenter, I., Kleijn, D. and Tschardtke, T. (2007) 'Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context', *Journal of Applied Ecology*, 44, pp. 41–49.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. (2010) 'How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids?', *The Journal of animal ecology*, 79, pp. 491–500.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. T. (2009) 'Grass strip corridors in agricultural landscapes enhance nest-site colonization by solitary wasps', *Ecological Applications*, 19, pp. 123–132.

- Isaacs, R. and Kirk, A. K. (2010) 'Pollination services provided to small and large highbush blueberry fields by wild and managed bees', *Journal of Applied Ecology*, 47, pp. 841–849.
- Jauker, F., Peter, F., Wolters, V. and Diekötter, T. (2012) 'Early reproductive benefits of mass-flowering crops to the solitary bee *Osmia rufa* outbalance post-flowering disadvantages', *Basic and Applied Ecology*. Elsevier GmbH, 13, pp. 268–276.
- Joannon, A., Bro, E., Thenail, C. and Baudry, J. (2008) 'Crop patterns and habitat preferences of the grey partridge farmland bird', *Agronomy for Sustainable Development*, 28, pp. 379–387.
- Jules, E. S. and Shahani, P. (2003) 'A broader ecological context to habitat fragmentation: why matrix habitat is more important than we thought', *Journal of Vegetation Science*. BioOne, 14, pp. 459–464.
- Kareiva, P., Mullen, A. and Southwood, R. (1990) 'Population dynamics in spatially complex environments: theory and data', *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. The Royal Society, 330, pp. 175–190.
- Kareiva, P., Watts, S., McDonald, R. and Boucher, T. (2007) 'Domesticated nature: shaping landscapes and ecosystems for human welfare', *Science*. American Association for the Advancement of Science, 316, pp. 1866–1869.
- Keitt, T., Urban, D. and Milne, B. (1997) 'Detecting critical scales in fragmented landscapes', *Conservation ecology*. The Resilience Alliance, 1.
- Kennedy, C. M., Lonsdorf, E., Neel, M. C., Williams, N. M., Ricketts, T. H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A. L., Cariveau, D., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Cunningham, S. a., Danforth, B. N., Dudenhöffer, J. H., Elle, E., Gaines, H. R., Garibaldi, L. A., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Javorek, S. K., Jha, S., Klein, A. M., Krewenka, K., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Morandin, L., Neame, L. A., Otieno, M., Park, M., Potts, S. G., Rundlöf, M., Saez, A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Felipe Viana, B., Westphal, C., Wilson, J. K., Greenleaf, S. S., Kremen, C. (2013) 'A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems', *Ecology Letters*, 16, pp. 584–599.
- Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I., Buchori, D. and Tscharrntke, T. (2002) 'Effects of on Land-Use Coffee Bees Intensity in Tropical Agroforestry and Flower-Visiting Trap-Nesting and', *Conservation Biology*, 16, pp. 1003–1014.
- Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I. and Tscharrntke, T. (2003) 'Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, pp. 955–961.
- Klein, A.-M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. a, Kremen, C. and Tscharrntke, T. (2007) 'Importance of pollinators in changing landscapes for world crops.', *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 274, pp. 303–13.
- Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I. and Tscharrntke, T. (2004) 'Foraging trip duration and density of megachilid bees, eumenid wasps and pompilid wasps in tropical agroforestry systems', *Journal of Animal Ecology*, 73, pp. 517–525.
- Krebs, J. R., Wilson, J. D., Bradbury, R. B. and Siriwardena, G. M. (1999) 'The second Silent Spring?', *Nature*, 400, pp. 611–612.
- Kremen, C. (2005) 'Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology?', *Ecology letters*. Wiley Online Library, 8, pp. 468–479.
- Kremen, C. (2008) 'Crop pollination services from wild bees', *Bee pollination in agricultural ecosystems*. Oxford University Press, pp. 10–26.
- Kremen, C., Bugg, R. L., Nicola, N., Smith, S. A., Thorp, R. W. and Williams, N. M. (2002) 'Native bees, native plants and crop pollination in California', *Fremontia*, 30, pp. 41–49.
- Kremen, C. and Miles, A. (2012) 'Ecosystem Services in Biologically Diversified versus Conventional Farming Systems: Benefits, Externalities, and Trade-Offs', *Ecology and Society*, 17, pp. 1–23.
- Kremen, C., Williams, N. M., Bugg, R. L., Fay, J. P. and Thorp, R. W. (2004) 'The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California', *Ecology Letters*, 7, pp. 1109–1119.
- Kremen, C., Williams, N. M. and Thorp, R. W. (2002) 'Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification.', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, pp. 16812–16816.
- Kwak, M. M., Velterop, O. and Boerrigter, E. J. M. (1996) 'Insect diversity and the pollination of rare plant species', in *Linnean Society Symposium Series*. ACADEMIC PRESS LIMITED, pp. 115–124.

- Landis, D. A., Wratten, S. D. and Gurr, G. M. (2000) 'Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture', *Annual review of entomology*, 45, pp. 175–201.
- Loyola, R. D. and Martins, R. P. (2006) 'Trap-nest occupation by solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in a forest urban remnant.', *Neotropical entomology*, 35, pp. 41–8.
- Maccagnani, B., Ladurner, E., Santi, F. and Burgio, G. (2003) '*Osmia cornuta* (Hymenoptera, Megachilidae) as a pollinator of pear (*Pyrus communis*): fruit-and seed-set', *Apidologie*, 34, pp. 207–216.
- Marshall, E. J. P. and Moonen, A. C. (2002) 'Field margins in northern Europe: Integrating agricultural, environmental and biodiversity functions', *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89, pp. 5–21.
- Mclaughlin, A. and Mineau, P. (1995) 'The impact of agricultural practices on biodiversity', *Agriculture, Ecosystem and Environment*, 55, pp. 201–212.
- Meeus, J. H. A., Wijermans, M. P. and Vroom, M. J. (1990) 'Agricultural landscapes in Europe and their transformation', *Landscape and Urban Planning*, 18, pp. 289–352.
- Menalled, F. D., Marino, P. C., Gage, S. H. and Landis, D. A. (1999) 'Does Agricultural Landscape Structure Affect Parasitism and Parasitoid Diversity?', *Ecological Applications*, 9, pp. 634–641.
- Molina, G. A. R., Poggio, S. L. and Ghera, C. M. (2014) 'Epigeal arthropod communities in intensively farmed landscapes: Effects of land use mosaics, neighbourhood heterogeneity, and field position', *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Elsevier B.V., 192, pp. 135–143.
- Montoya, J. M., Rodríguez, M. A. and Hawkins, B. A. (2003) 'Food web complexity and higher-trophic level ecosystem services', *Ecology Letters*, 6, pp. 587–593.
- Moonen, A. C. and Bàrberi, P. (2008) 'Functional biodiversity: An agroecosystem approach', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 127, pp. 7–21.
- Morandin, L. A. and Winston, M. L. (2006) 'Pollinators provide economic incentive to preserve natural land in agroecosystems', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 116, pp. 289–292.
- Müller, A. (1996) 'Convergent evolution of morphological specializations in Central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae)', *Biological Journal of the Linnean Society*. Wiley Online Library, 57, pp. 235–252.
- Öckinger, E. and Smith, H. G. (2007) 'Do corridors promote dispersal in grassland butterflies and other insects?', *Landscape Ecology*, 23, pp. 27–40.
- Osborne, A. J. L., Clark, S. J., Morris, R. J., Williams, I. H., Riley, J. R., Smith, A. D., Reynolds, R. and Edwards, A. S. (1999) 'A landscape-scale of bumble bee foraging study range and constancy using harmonic radar', *Journal of Applied Ecology*, 36, pp. 519–533.
- Osborne, J. L., Williams, I. H. and Corbet, S. A. (1991) 'Bees, pollination and habitat change in the European community', *Bee world*. Taylor & Francis, 72, pp. 99–116.
- Östman, Ö., Ekbom, B. and Bengtsson, J. (2001) 'Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control Basic and Applied Ecology', *Basic Appl. Ecol*, 2, pp. 365–371.
- Perfecto, I. and Vandermeer, J. (2008) 'Biodiversity conservation in tropical agroecosystems: A new conservation paradigm', *Annals of the New York Academy of Sciences*, pp. 173–200.
- Poggio, S. L., Chaneton, E. J. and Ghera, C. M. (2010) 'Landscape complexity differentially affects alpha, beta, and gamma diversities of plants occurring in fencerows and crop fields', *Biological Conservation*, 143, pp. 2477–2486.
- Poggio, S. L., Chaneton, E. J. and Ghera, C. M. (2013) 'The arable plant diversity of intensively managed farmland: Effects of field position and crop type at local and landscape scales', *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Elsevier B.V., 166, pp. 55–64.
- Prats, J. M. C. and Serrano, S. M. V. (2008) 'Características espaciales del clima en La Rioja modelizadas a partir de sistemas de información geográfica y técnicas de regresión espacial', *Zubía*, (20), pp. 119–141.
- Purves, R., Clifford, P. T. P. and Donovan, B. (1998) 'Preliminary observations of *Osmia coerulescens* as a pollinator of herbage seed crops', *Proceedings of the New Zealand Grasslands Association*, 164, pp. 161–164.
- Rader, R., Howlett, B. G., Cunningham, S. A., Westcott, D. A. and Edwards, W. (2012) 'Spatial and temporal variation in pollinator effectiveness: do unmanaged insects provide consistent pollination services to mass flowering crops?', *Journal of Applied Ecology*, 49, pp. 126–134.
- Rand, T. A., Tylianakis, J. M. and Tscharrntke, T. (2006) 'Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats.', *Ecology letters*, 9, pp. 603–614.

- Rand, T. A., van Veen, F. J. F. and Tschardtke, T. (2012) 'Landscape complexity differentially benefits generalized fourth, over specialized third, trophic level natural enemies', *Ecography*, 35, pp. 97–104.
- Raw, A. (1974) 'Pollen preferences of three *Osmia* species (Hymenoptera)', *Oikos*. JSTOR, pp. 54–60.
- Ricketts, T. H. (2001) 'The Matrix Matters: Effective Isolation in Fragmented Landscapes', *The American Naturalist*, 158, pp. 87–99.
- Ricketts, T. H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S. S., Klein, A. M., Mayfield, M. M., Morandin, L. A., Ochieng', A., Potts, S. G., Viana, B. F., Ochieng, A. and Viana, B. F. (2008) 'Landscape effects on crop pollination services: Are there general patterns?', *Ecology Letters*, 11, pp. 499–515.
- Rieux, R., Simon, S. and Defrance, H. (1999) 'Role of hedgerows and ground cover management on arthropod populations in pear orchards', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 73, pp. 119–127.
- Robinson, R. A. and Sutherland, W. J. (2002) 'Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain', *Journal of Applied Ecology*, 39, pp. 157–176.
- Rosas-Ramos, N., Baños-Picón, L., Tobajas, E., Tormos, J. and Asís, J. D. (2017) 'Both landscape and local scale factors matter for the parental investment strategies of the pollinator *Osmia caerulescens*', *Journal of Apicultural Research*. Taylor & Francis, 56, pp. 1–12.
- Roschewitz, I., Thies, C. and Tschardtke, T. (2005) 'Are landscape complexity and farm specialisation related to land-use intensity of annual crop fields?', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 105, pp. 87–99.
- Rundlöf, M., Edlund, M. and Smith, H. G. (2010) 'Organic farming at local and landscape scales benefits plant diversity', *Ecography*, 33, pp. 514–522.
- Rundlöf, M., Nilsson, H. and Smith, H. G. (2008) 'Interacting effects of farming practice and landscape context on bumble bees', *Biological Conservation*, 141, pp. 417–426.
- Russo, L., Debarros, N., Yang, S., Shea, K. and Mortensen, D. (2013) 'Supporting crop pollinators with floral resources: Network-based phenological matching', *Ecology and Evolution*, 3, pp. 3125–3140.
- Schmidt-Entling, M. H. and Döbeli, J. (2009) 'Sown wildflower areas to enhance spiders in arable fields', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 133, pp. 19–22.
- Schüepp, C., Herrmann, J. D., Herzog, F. and Schmidt-Entling, M. H. (2011) 'Differential effects of habitat isolation and landscape composition on wasps, bees, and their enemies', *Oecologia*, 165, pp. 713–721.
- Sedivy, C., Dorn, S. and Müller, A. (2013) 'Evolution of nesting behaviour and kleptoparasitism in a selected group of osmiine bees (Hymenoptera: Megachilidae)', *Biological Journal of the Linnean Society*, 108, pp. 349–360.
- Shaw, M. R. (2006) 'Habitat considerations for parasitic wasps (Hymenoptera)', *Journal of Insect Conservation*, 10, pp. 117–127.
- Sobek, S., Tschardtke, T., Scherber, C., Schiele, S. and Steffan-Dewenter, I. (2009) 'Canopy vs. understory: Does tree diversity affect bee and wasp communities and their natural enemies across forest strata?', *Forest Ecology and Management*, 258, pp. 609–615.
- Steckel, J., Westphal, C., Peters, M. K., Bellach, M., Rothenwoehrer, C., Erasmi, S., Scherber, C., Tschardtke, T. and Steffan-Dewenter, I. (2014) 'Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists', *Biological Conservation*. Elsevier Ltd, 172, pp. 56–64.
- Steffan-Dewenter, I. (2002) 'Landscape context affects trap-nestings bees, wasps, and their natural enemies', *Ecological Entomology*, pp. 631–637.
- Steffan-Dewenter, I. (2003) 'Importance of Habitat Area and Landscape Context Fragmented Orchard Meadows', *Conservation Biology*, 17, pp. 1036–1044.
- Steffan-Dewenter, I. and Leschke, K. (2003) 'Effects of habitat management on vegetation and above-ground nesting bees and wasps of orchard meadows in Central Europe', *Biodiversity and Conservation*, 12, pp. 1953–1968.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., Tschardtke, T., Hristof, C. B. U., Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. and Tschardtke, T. (2002) 'Scale-dependant effects of landscape context on three pollinator guilds', *Ecology*, 83, pp. 1421–1432.
- Steffan-Dewenter, I. and Schiele, S. (2008) 'Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitats?', *Ecology*, 89, pp. 1375–1387.

- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N. D., Herzon, I., van Doorn, A., de Snoo, G. R., Rakosy, L. and Ramwell, C. (2009) 'Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe--a review.', *Journal of environmental management*, 91, pp. 22–46.
- Stoate, C., Boatman, N. ., Borralho, R. ., Carvalho, C. R., Snoo, G. R. d. and Eden, P. (2001) 'Ecological impacts of arable intensification in Europe', *Journal of Environmental Management*, 63, pp. 337–365.
- Tasei, J.-N. (1972) 'Observations préliminaires sur la biologie D'*Osmia* (*Chalcosmia*) *coerulescens* L., (Hymenoptera Megachilidae), pollinisatrice de la luzerne (*Medicago sativa* L.)', *Apidologie*, 3, pp. 149–165.
- Tasei, J. N. N. (1976) 'Récolte des pollens et approvisionnement du nid chez *Osmia coerulescens* L', *Apidologie*, 7, pp. 277–300.
- Thies, C., Haenke, S., Scherber, C., Bengtsson, J., Bommarco, R., Clement, L. W., Ceryngier, P., Dennis, C., Emmerson, M., Gagic, V., Hawro, V., Liira, J., Weisser, W. W., Winqvist, C. and Tscharntke, T. (2011) 'The relationship between agricultural intensification and biological control: experimental tests across Europe.', *Ecological applications: a publication of the Ecological Society of America*, 21, pp. 2187–2196.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. and Tscharntke, T. (2003) 'Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales', *Oikos*, 101, pp. 18–25.
- Thies, C. and Tscharntke, T. (1999) 'Landscape structure and biological control in agroecosystems', *Science (New York, N.Y.)*, 285, pp. 893–5.
- Thorbek, P. and Bilde, T. (2004) 'Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management', *Journal of Applied Ecology*, 41, pp. 526–538.
- Thorbek, P., Sunderland, K. D. and Topping, C. J. (2004) 'Reproductive biology of agrobiont linyphiid spiders in relation to habitat, season and biocontrol potential', *Biological Control*, 30, pp. 193–202.
- Tilman, D. (2001) 'Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change', *Science*, 292, pp. 281–284.
- Tilman, D., Wedin, D. and Knops, J. (1996) 'Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems', *Nature*, 379, pp. 718–720.
- Torres González, F. (1992) *Estudio básico sobre la biología de la apidofauna polinizadora (Hymenoptera: Apoidea) nidificante en cavidades preestablecidas, en la submeseta norte.*, Universidad de Salamanca.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T. O., Kleijn, D., Rand, T. A., Tylianakis, J. M., Nouhuys, S. Van and Vidal, S. (2007) 'Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale', *Biological Control*, 43, pp. 294–309.
- Tscharntke, T., Gathmann, A. and Steffan-Dewenter, I. (1998) 'Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions', *Journal of Applied Ecology*, 35, pp. 708–719.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. and Thies, C. (2005) 'Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - Ecosystem service management', *Ecology Letters*, 8, pp. 857–874.
- Tscharntke, T., Rand, T. A. and Bianchi, F. J. J. A. (2005) 'The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop – noncrop interface', (August), pp. 421–432.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Wade, M. R., Wratten, S. D., Bengtsson, J. and Kleijn, D. (2007) 'Insect conservation in agricultural landscapes', *Insect Conservation Biology*, pp. 383–404.
- Turner, A. B. L., Meyer, W. B. and Skole, D. L. (1994) 'Global land-use/land-cover change: towards an integrated study', *Ambio*, 23, pp. 91–95.
- Tylianakis, J. M., Tscharntke, T. and Klein, A.-M. (2006) 'Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid host interactions across a tropical habitat gradient', *Ecology*, 87, pp. 3047–3057.
- Tylianakis, J. M., Tscharntke, T. and Lewis, O. T. (2007) 'Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs', *Nature*, 445, pp. 202–205.
- Tylianakis, J., Veddeler, D., Lozada, T., López, R. M., Benítez, P., Klein, A.-M., Koning, G. H. J. de, Olschewski, R., Veldkamp, E., Navarrete, H., Onore, G. and Tscharntke, T. (2004) 'Biodiversity of land-use systems in coastal Ecuador and bioindication using trap-nesting bees, wasps, and their natural', *Lyonia*, 6, pp. 7–15.
- Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.-M. M. and Baudry, J. (2013) 'The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations?', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 166, pp. 3–14.

- Vicens, N. and Bosch, J. (2000) 'Weather-Dependent Pollinator Activity in an Apple Orchard, with Special Reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae)', *Environmental Entomology*, 29, pp. 413–420.
- Vicens, N., Bosch, J. and Blas, M. (1993) 'Análisis de los nidos de algunos Megachilidae nidificantes en cavidades preestablecidas (Hymenoptera, Apoidea)', *Orsis*, 8, pp. 41–52.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. and Tschardt, T. (2003) 'Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale', *Ecology Letters*, 6, pp. 961–965.
- Westrich, P. (1989) 'The wild bees of Baden-Württemberg.', *The wild bees of Baden-Württemberg*. Eugen Ulmer.
- Westrich, P. (1996) 'Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats', *The Conservation of Bees*, pp. 1–15.
- Williams, I. H. (1994) 'The dependence of crop production within the European Union on pollination by honey bees', *Agricultural Zoology Reviews (United Kingdom)*. Intercept Limited.
- Williams, N. M. and Kremen, C. (2007) 'Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape.', *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, 17, pp. 910–21.
- Winfree, R., Griswold, T. and Kremen, C. (2007) 'Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem', *Conservation Biology*, 21, pp. 213–223.
- Winfree, R., Williams, N. M., Dushoff, J. and Kremen, C. (2007) 'Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses', *Ecology Letters*, 10, pp. 1105–1113.
- Winfree, R., Williams, N. M., Gaines, H., Ascher, J. S. and Kremen, C. (2008) 'Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA', *Journal of Applied Ecology*, 45, pp. 793–802.
- Woltz, J. M., Isaacs, R. and Landis, D. A. (2012) 'Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape', *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Elsevier B.V., 152, pp. 40–49.
- Zhang, W., Ricketts, T. H., Kremen, C., Carney, K. and Swinton, S. M. (2007) 'Ecosystem services and dis-services to agriculture', *Ecological Economics*, 64, pp. 253–260.
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S. and Dorn, S. (2010) 'Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances', *Biological Conservation*. Elsevier Ltd, 143, pp. 669–676.





# **BLOQUE I**

**Estudio multiescalar de las  
comunidades de abejas y avispas,  
y sus enemigos naturales**



# **BLOQUE I**

## **Metodología General**

---



## Área de estudio y diseño experimental

El estudio se llevó a cabo en el año 2010 en la región agrícola del valle del Ebro, en un área comprendida entre las comunidades de La Rioja y Navarra (España). El valle del Ebro se constituye como una importante extensión agrícola, en la cual se observa un fuerte contraste entre las zonas de regadío de las terrazas fluviales donde predominan los cultivos de hortalizas, frutales y viñedo y, fuera del valle, la zona de secano, donde principalmente se cultivan cereales, viña y otros frutales que requieren un menor riego. La región se caracteriza por un clima mediterráneo continentalizado de veranos cálidos, y se asienta sobre el piso bioclimático mesomediterráneo. El área de estudio se localizó en las tierras de regadío en la ribera del Ebro a su paso por los municipios de Calahorra (La Rioja) y Azagra (Navarra), y en la ribera de un afluente norte, el río Ega, a su paso por Cárcar (Navarra). Este área comprendió unos 28 km<sup>2</sup> (latitud media: 42° 21' 48,02"; longitud media: 1° 57' 52,26"; altura media sobre el nivel del mar: 302,33 ± 4,52 m) (Fig. i.a).

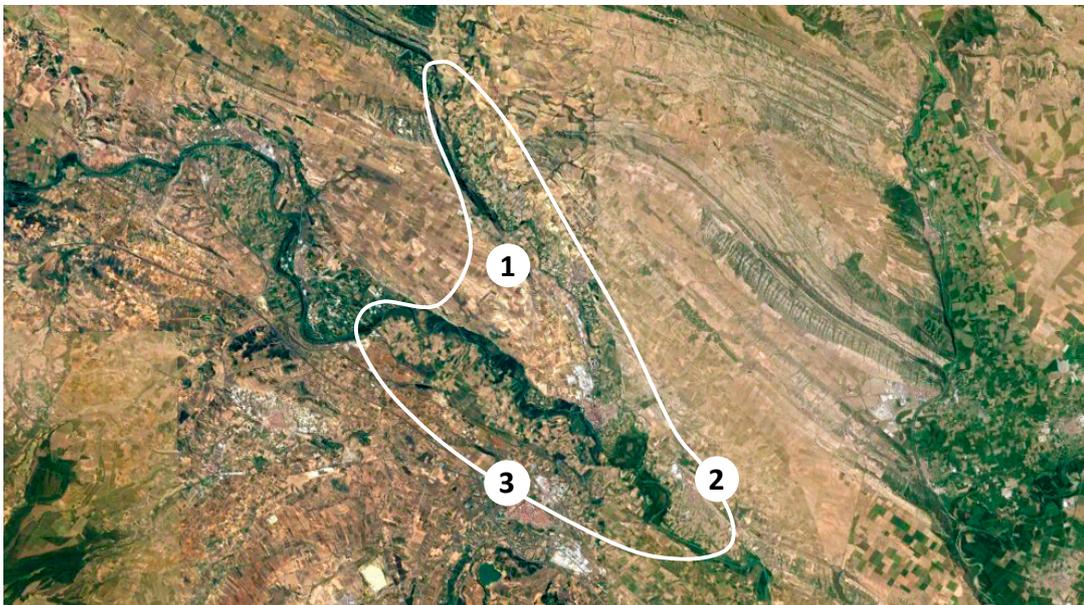


Figura i.a. Mapa del área donde se sitúan las localidades de estudio seleccionadas, pertenecientes a los municipios de (1) Cárcar y (2) Azagra, en Navarra, y (3) Calahorra en La Rioja.

Se definieron 3 escalas espaciales de estudio: escala paisajística, escala de vecindad y escala local. Para el estudio a escala paisajística, se delimitaron 6 sectores circulares que representaban dos grados de complejidad paisajística, los cuales no se solapaban entre sí y

con una distancia media de separación entre ellos de  $6,80 \pm 0,96$  km. Cada sector paisajístico presentaba un radio de 600 m, atendiendo a las distancias de forrajeo medias registradas para los grupos analizados en estudios previos (Gathmann & Tscharrntke, 2002; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Zurbuchen *et al.*, 2010) y teniendo en cuenta las escalas y radios de paisaje consideradas más influyentes por otros autores para los grupos analizados (Steffan-Dewenter & Schiele, 2008; Holzschuh *et al.*, 2009).

El estudio a escala de vecindad se estableció en un radio de 150 m, definiendo así el área más inmediata alrededor del hábitat a escala local. Este radio se consideró adecuado para incluir diversos hábitats que rodeaban al cultivo seleccionado para su análisis, teniendo en cuenta el tamaño medio de las parcelas de estudio ( $0,73 \pm 0,11$  ha), y así determinar el efecto que los hábitats de las inmediaciones tienen sobre las comunidades analizadas.

Finalmente, el estudio a escala local se restringió al nivel de las parcelas de cultivo. Con el fin de testar las diferencias ejercidas por diferentes tipos de cultivos hortícolas se seleccionaron parcelas de dos tipos de monocultivos, patata y alcachofa, y un policultivo, la huerta tradicional. La patata (*Solanum tuberosum* Linnaeus, Solanaceae) es una herbácea vivaz, con una altura media de entre 0,5 - 1 m, de la cual se aprovechan los tubérculos. El cultivo de patata genera parcelas con una gran densidad de plantas, las cuales se sitúan sobre surcos separados entre sí alrededor de 0,6 m, manteniendo una distancia entre plantas de unos 0,4 – 0,5 m, lo que puede originar una densidad de 33.000 plantas por hectárea (Hojas divulgadoras, 1929; LLanos Company & Dalmau Tarazona 1962). Sus flores son principalmente autógamias; las variedades cultivadas presentan androesterilidad frecuente, no aportan néctar y para su polinización, mediada por insectos, se requiere de una vibración previa (anteras poricidas) (Sanford & Hanneman 1981; Johns & Keen 1986; Batra, 1993). En esta región, las variedades utilizadas son consideradas de media estación y se siembran los tubérculos, partidos o completos, en los surcos en marzo, floreciendo la planta en los meses de mayo y junio, y cosechándose en septiembre (Pastor Cosculluela, 1983; Fernández Alcázar, 2012; Serrano Cermeño, 2013).

Por su parte, la alcachofa (*Cynara scolymus* Linnaeus, Asteraceae) es una planta vivaz, de más de un metro de altura, con inflorescencias muy gruesas, cubiertas por

escamas membranosas imbricadas y carnosas, que son las que constituyen la parte comestible. Es una planta cultivada como bi o trianual a pesar de que puede ser un cultivo perenne, dado que agota los suelos y su producción a partir del tercer año disminuye. Las plantas se distribuyen sobre surcos separados entre sí entre 1 y 1,2 m, con un espacio entre plantas de aproximadamente 0,7 m. Es un cultivo propio del invierno, pudiendo comenzar su cosecha en octubre o noviembre cuando se siembran variedades tempranas, y siendo la mejor época de recolección en primavera y principios de verano (comenzando en abril o mayo), antes de la llegada del calor, que favorece el desarrollo de las inflorescencias. Las flores compuestas pueden llegar a los 14 cm de diámetro en su máximo desarrollo, siendo accesibles para numerosos insectos (Reche Marmol, 1971; Gil Ortega, 1999) En la región de estudio, una vez finalizada la época de cosecha, muchos agricultores dejan desarrollar las plantas antes de la poda y obtención de esquejes para nuevas plantaciones o siembras, o por mantener varios años las mismas plantas para su cultivo, desarrollándose las flores.

Por último, se seleccionó un cultivo de huerta tradicional que incluye un amplio rango de especies cultivadas, las cuales se distribuyen en rotaciones a lo largo del año. Las parcelas incluyen, por término medio unas 10 especies diferentes de cultivos (sin contar las distintas variedades de cada una de ellas), pudiendo presentar flor durante su cultivo o no llegar a la floración debido a que se recolectan antes de la misma. Se pueden encontrar frutales leñosos como manzanos (*Malus domestica* Borkh.), cerezos (*Prunus avium* L.), melocotoneros y albérchigos (*Prunus persica* (L.) Batsch.), albaricoqueros (*Prunus armeniaca* L.), ciruelos (*Prunus domestica* L.), perales (*Pyrus communis* L.) o membrillos (*Cydonia oblonga* Miller), pertenecientes a la familia Rosaceae y caquis (*Diospyros kaki* Thunb., Ebenaceae), que suelen florecer en primavera, entre marzo y mayo o junio, dependiendo de la especie. También se pueden hallar otras rosáceas como el almendro (*Prunus amygdalus* Stokes), que florece entre febrero y marzo, el níspero (*Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl.), que florece en otoño e invierno, el granado (*Punica granatum* L., Punicaceae), que florece entre primavera y verano (hasta julio), o el olivo (*Olea europaea* L., Oleaceae) cuya polinización es anemófila. Asimismo, se observan numerosas hortalizas, algunas de las cuales son cultivos de invierno que pueden permanecer hasta finales de la primavera, como la coliflor y el brócoli (*Brassica oleracea*, L. var. *botrytis*; var. *italica* Plenck,

Brassicaceae), la acelga (*Beta vulgaris* L. var. *cicla*, Chenopodiaceae) y el espárrago blanco (*Asparagus officinalis* L., Asparagaceae); o las lechugas (*Lactuca sativa* L., Asteraceae), cebollas (*Allium cepa* L., Liliaceae) o ajos (*Allium sativum* L., Liliaceae), o la zanahoria (*Daucus carota* L., Apiaceae), que pueden cultivarse durante todo el año, dependiendo de la variedad. Estos cultivos se recolectan antes de desarrollar la flor, con lo que no suelen ofrecer recursos polínicos, aunque en algunas parcelas el agricultor pueda dejar la planta una vez recolectada y permitir el desarrollo de la flor. Además de encontrar plantas de alcachofa y patata, también se observan otras que sí ofrecen flor desde primavera hasta finales de verano, como el tomate (*Solanum lycopersicum* L.), la berenjena (*Solanum melongena* L.) y el pimiento (*Capsicum annuum* L.) pertenecientes a la familia Solanaceae, al igual que la patata; el haba (*Vicia faba* L.), el guisante (*Pisum sativum* L.), la judía (*Phaseolus vulgaris* L.) y la alfalfa (*Medicago sativa* L.) de la familia Fabaceae; la fresa y fresón (*Fragaria vesca* L., *F. × ananassa* Duchesne ex Weston) pertenecientes a la familia Rosaceae; y dentro de la familia Cucurbitaceae, plantas como la calabaza y el calabacín (*Cucurbita maxima* Duchesne, *C. moschata* Duchesne ex Lam.), *C. pepo* L.), el pepino (*Cucumis sativus* L.), el melón (*Cucumis melo* L.) o la sandía (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai). De esta manera, las parcelas de estudio de huerta tradicional ofrecen una gran variedad de plantas con flor durante todo el periodo de muestreo, siendo en la primavera y principios de verano cuando más diversidad presentan, al incluir distintos frutales y diferentes especies hortícolas (Fig. i.b) (Gill *et al.*, 1965; Westwood, 1982).

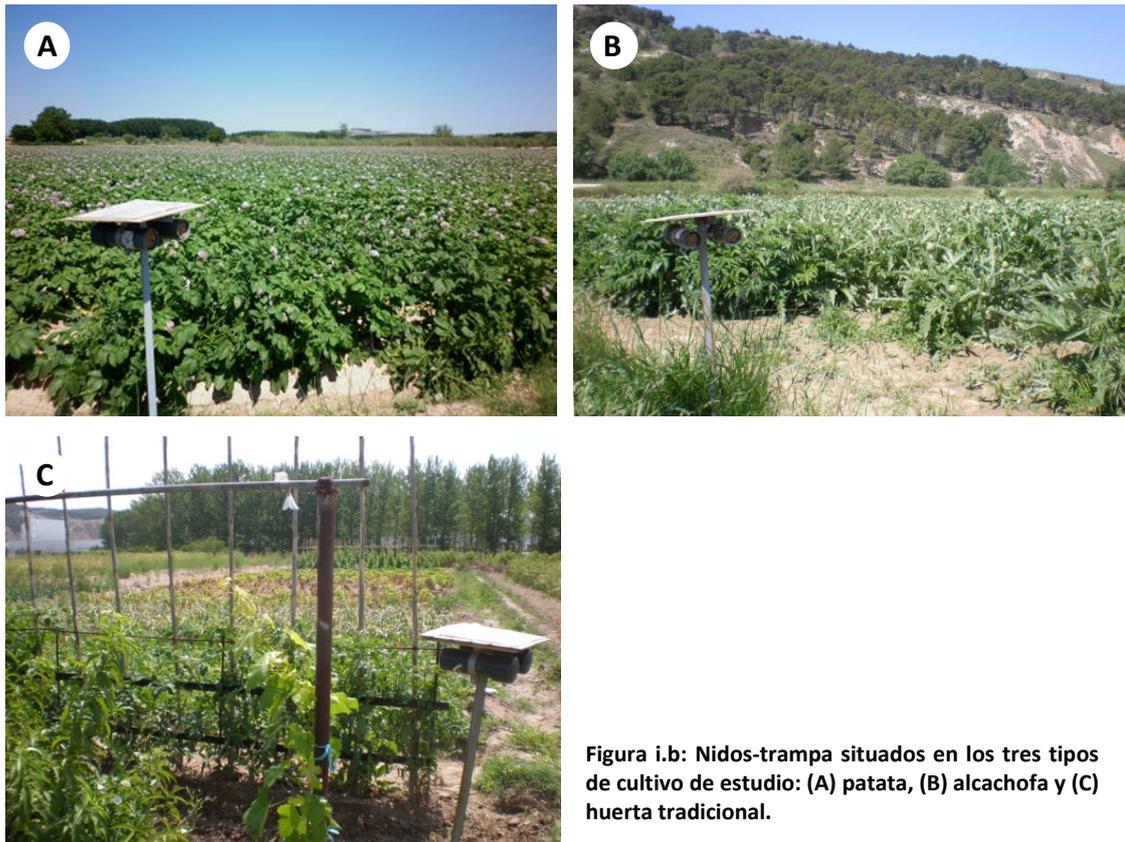


Figura i.b: Nidos-trampa situados en los tres tipos de cultivo de estudio: (A) patata, (B) alcachofa y (C) huerta tradicional.

## Grupos de estudio y nidos trampa

El muestreo se centró en las comunidades de abejas y avispas nidificantes en cavidades aéreas (madera muerta o tallos), grupo que constituye aproximadamente el 5 % de las especies de avispas y abejas conocidas (Krombein, 1967). Estas comunidades de abejas y avispas se han utilizado ampliamente en estudios ecológicos mediante la valoración de su riqueza y parámetros relacionados, debido a que son consideradas como bioindicadores adecuados de cambios ecológicos y de calidad del hábitat, por las funciones ecológicas que desarrollan y las interacciones en las que toman parte, como la polinización, la depredación y el parasitoidismo (Tscharntke *et al.*, 1998).

Para el estudio de la comunidad se emplearon 36 nidos-trampa, cada uno de ellos con dos tubos de PVC de 63 mm de diámetro, colocados a cada lado de un poste metálico de 1,5 m de longitud, y protegidos por un tejado de madera en la parte superior (Fig. i.c). Cada tubo contenía 46 estaquillas de *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud y *Arundo donax* L., de 17 cm de longitud y 3-10 mm de diámetro, incluyéndose en todos los tubos el

mismo número de unidades por diámetro, para capturar una muestra de toda la comunidad de especies que nidifican en cavidades (Gathmann *et al.*, 1994). La parte posterior de cada tubo se cubrió con un tapón plástico, ofreciendo sólo una entrada para la nidificación. Todos los nidos-trampa se colocaron con una orientación NE (Martín Tomé 2006) y a una altura de 1 m sobre el suelo. En cada parcela de estudio, los nidos-trampa se ubicaron en el lugar que interfería menos para el trabajo del agricultor colaborador, ya fuera en el margen o dentro del cultivo, pero evitando colocar aquellas situadas en los bordes junto a hábitats seminaturales o cultivos equivalentes a los de estudio, para mantener estable el factor del tipo de cultivo distinto al estudiado. Los nidos-trampa permanecieron en el campo desde mediados de abril hasta mediados de septiembre de 2010.

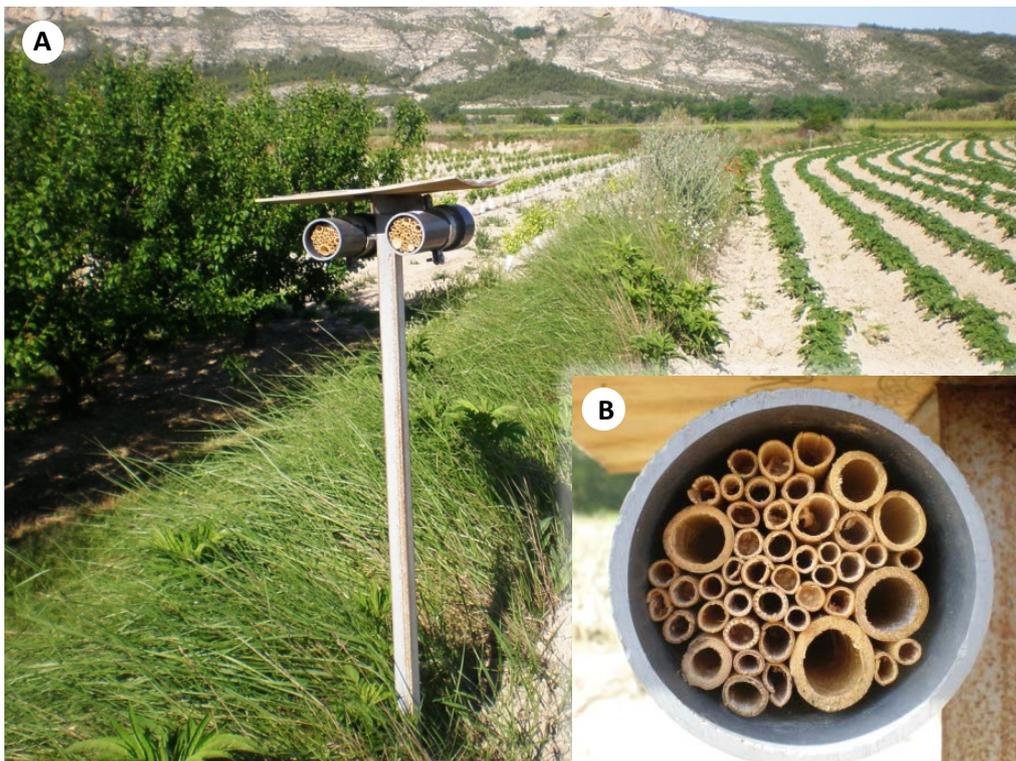


Figura i.c: (A) Modelo de nido-trampa utilizado en el estudio, y (B) detalle del tubo que contiene las estaquillas.

La eficacia de estas trampas en la captura de insectos nidificantes en cavidades aéreas ha sido ampliamente demostrada (Tscharrntke *et al.*, 1998; Steffan-Dewenter & Schiele, 2008; Westphal *et al.*, 2008; Holzschuh *et al.*, 2010), además de utilizada

previamente en la región de estudio que compete a este proyecto (Baños Picón, 2011; Baños-Picón *et al.*, 2013; Rosas-Ramos *et al.*, 2017).

Tras su recogida y etiquetado, los tubos se llevaron al laboratorio y se introdujeron en una cámara frigorífica a 4-6 °C, hasta su posterior procesado. Cada estaquilla fue abierta para extraer el contenido de cada una de las celdas de cría de abejas y avispas, que se depositó en viales de vidrio (Fig. i.d). Durante la apertura se registraron diferentes parámetros biológicos de interés, tales como el número de celdas de cría por nido, la mortalidad natural (medida como el número de celdas cuyo(s) ocupante(s) ya había(n) muerto el momento de la apertura de las estaquillas) y el número de celdas atacadas por enemigos naturales. Asimismo se calculó la mortalidad natural de los enemigos naturales en el momento de la apertura de las estaquillas, a fin de conocer la eficacia de las distintas especies de enemigos naturales. Los viales se etiquetaron mediante un código indicador y se depositaron de nuevo en la cámara frigorífica hasta la primavera siguiente, cuando se sometieron a temperatura ambiente hasta la emersión de los adultos, tras la diapausa-quiescencia invernal.

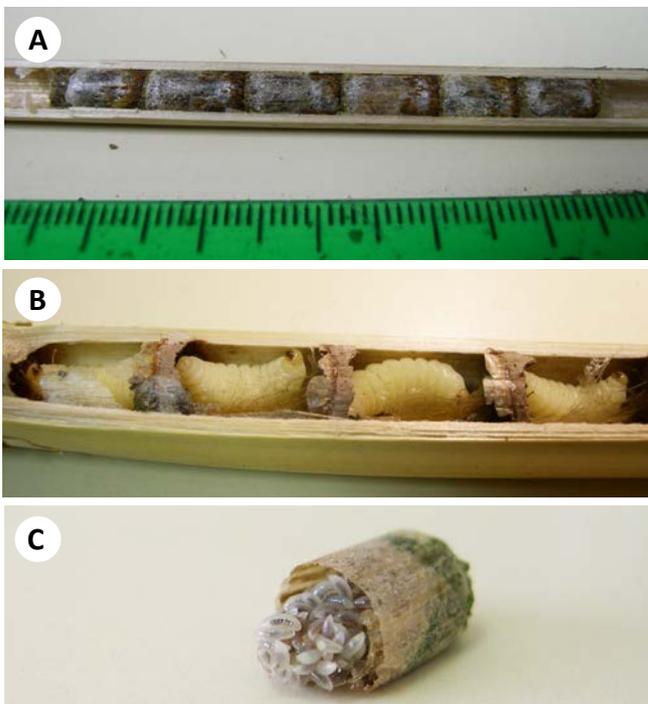


Figura i.d: Interior de las estaquillas durante la apertura, que muestra las celdas de cría de (A) abejas (*Osmia caerulescens*), (B) avispas (eumenido) y (C) capullo de *O. caerulescens* parasitado por *Melittobia acasta*.

Posteriormente, los individuos, tanto hospedadores como enemigos naturales, se identificaron hasta nivel especie. En algunos casos no emergieron los adultos, o bien todas las celdas de cría pertenecientes a un nido estaban parasitadas, con lo que sólo se pudo determinar el género o familia. En este caso, si aparecían especies del mismo género (o familia) en el mismo nido-trampa, los ejemplares sin identificar se adscribieron a las especies ya determinadas (Holzschuh *et al.*, 2009), comprobando, durante la apertura de las estaquillas, que los nidos presentaran una estructura y características similares.

Tras la emersión e identificación de los adultos, se registró y calculó: a) la abundancia, b) la riqueza específica, c) la diversidad (Índice de Simpson, en su forma  $1 - \lambda'$ , siendo  $\lambda' = \sum (N_i \times (N_i - 1)) / (N \times N - 1)$ ), d) la tasa de mortalidad natural (medida como el porcentaje de celdas cuyo(s) ocupante(s) ya había(n) muerto en el momento de la apertura frente al número total de celdas de cría), y e) la tasa de parasitoidismo (medida como el porcentaje de celdas atacadas por enemigos naturales frente al número total de celdas de cría), para los dos grupos, separados en comunidad de abejas y comunidad de avispas. Asimismo se registraron los valores de abundancia, tasa de mortalidad natural, tasa de parasitoidismo y sex ratio (número de machos dividido por la suma de hembras y machos ( $\frac{\text{♂}}{\text{♂} + \text{♀}}$ )) para la especie principal de estudio, *Osmia caerulescens* (Linnaeus, 1758), separando los datos de dicha especie de los generales de la comunidad de abejas.

## **Diseño experimental**

Para cada uno de los 6 sectores paisajísticos de estudio, establecidos en dos grados distintos de complejidad paisajística (ver Definición de las variables de estudio, Escala paisajística, pág. 38), se seleccionaron 3 parcelas de cultivo diferentes (dos monocultivos, patata, alcachofa, y un policultivo, huerta tradicional). La selección de las localidades en el área de estudio y de los cultivos dentro de cada sector paisajístico se estableció aleatoriamente pudiendo considerarse, atendiendo a las distancias que las separan, independientes entre sí. No existió solapamiento entre las mismas, siendo la distancia media entre zonas de estudio de  $6,80 \pm 0,96$  km (rango: 1,38 – 13,92 km) y la separación media entre los distintos cultivos seleccionados dentro de cada localidad de  $298,70 \pm 39,15$  m (rango: 155,40 – 369,53 m). En cada parcela se establecieron dos nidos-trampa,

separados entre sí y considerados réplicas independientes (Fig. i.e). La distancia media entre las trampas situadas en los cultivos fue de  $65,92 \pm 5,27$  m en los cultivos de patata; de  $96,83 \pm 15,42$  m para los de alcachofa; y de  $32,57 \pm 6,23$  m en los de huerta. La separación entre trampas en los paisajes simples fue de  $58,75 \pm 30,16$  m y en los complejos,  $71,47 \pm 37,44$  m, siendo la distancia media entre las trampas, para el total de localidades y cultivos, de  $65,11 \pm 8,39$  m.

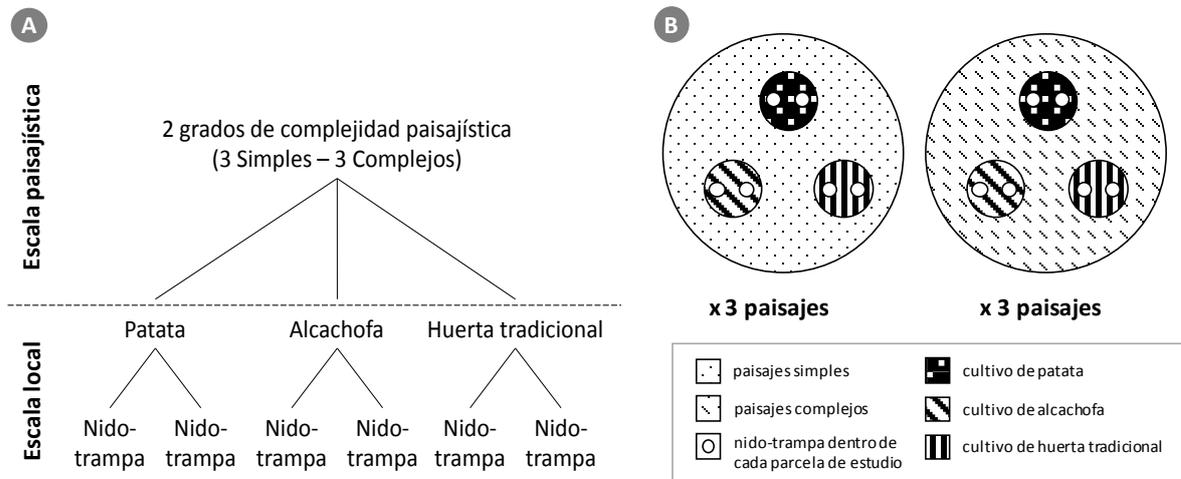


Figura i.e: (A) Esquema del modelo anidado de efectos mixtos, mostrando los dos niveles de anidamiento, nidos-trampa en cada tipo de cultivo (escala local) y en cada uno de los dos tipos de paisaje (escala paisajística). (B) Gráfico donde se muestra el diseño experimental con nidos-trampa en las dos escalas espaciales (paisaje y local), con indicación del número de réplicas por combinación de paisaje (simple y complejo) y el tipo de cultivo local (patata, alcachofa y huerta tradicional).

De esta manera, el diseño experimental está constituido por un modelo anidado a 3 escalas espaciales, incluyendo la escala paisajística, el tipo de cultivo a escala local en el cual se sitúan los nidos-trampa, y dos nidos-trampa réplicas por cada parcela de estudio (en conjunto, 36 muestras: 6 paisajes de estudio  $\times$  3 cultivos diferentes  $\times$  2 nidos-trampas por parcela). Alrededor de cada uno de los cultivos se delimitó su escala de vecindad, para definir las características de esta escala, aunque no se pudo incluir en el diseño muestral como factor de anidamiento por no disponerse de muestras suficientes.

## Definición de las variables de estudio

### Escala paisajística

A escala paisajística, se definieron los distintos hábitats que se encontraban en un radio de 600 m desde el punto central de las parcelas de estudio, utilizando para ello fotografías aéreas de la zona (escala de 1:18.000, Gobierno de La Rioja; 1:5.000, Gobierno de Navarra) y la información agrícola de cada parcela registrada anualmente en el Sistema de Información Geográfica de Parcelas Agrícolas (SigPac). Utilizando Sistemas de Información Geográfica y mediante el paquete informático ArcGis 9.3 (ESRI), se determinaron los siguientes tipos de hábitats: hábitats seminaturales (bosques galería, bosques destinados a explotación forestal, zonas arbustivas y remanentes entre cultivos), bordes entre cultivos, cultivos de regadío, viñedos, frutales, huertas tradicionales, masas de agua y ríos, acequias, caminos, casetas de campo y zonas urbanas o carreteras.

Una vez definidos los distintos hábitats para cada sector paisajístico, se calculó la proporción de cada uno de ellos, para obtener la *diversidad de hábitats* con el índice de Shannon-Wiener ( $H' = - \sum p_i \times \log p_i$ , donde:  $p_i$  = la proporción relativa de un determinado hábitat (Margalef, 1977; Krebs, 1989)), dejando fuera del análisis todos los hábitats de las zonas urbanas y carreteras, por no representar un espacio útil y actuar más como una barrera o una matriz hostil, así como los cultivos. De esta forma, la *diversidad de hábitats* está definida por la proporción de hábitats seminaturales, masas de agua, acequias, caminos, bordes entre cultivos y casetas. También se obtuvo la *diversidad de agrohábitats*, en la que, empleando un criterio de cálculo idéntico, se incluyeron en el análisis los distintos tipos de cultivo junto a los hábitats antes mencionados, diferenciando entre cultivos de regadío, frutales, viñedos y huertas tradicionales (parcela con varios cultivos). Por último se calculó el porcentaje total de superficie cultivada (*ratio de área cultivada*) y el *ratio de hábitats seminaturales*, en el cual se incluyeron los hábitats seminaturales, las masas de agua, acequias, caminos, bordes y casetas, por albergar espacios no cultivados que pueden ofrecer recursos naturales adicionales, así como lugares de nidificación.

En un primer análisis exploratorio se comprobó la correlación entre las variables mediante análisis de componentes principales (PCA) y ANOVA. Se detectó una alta

correlación entre todas estas variables, empleándose posteriormente como variable única la *complejidad paisajística* (paisaje complejo vs. paisaje simple, (Fig. i.f)). Los paisajes más complejos tienen una mayor *diversidad tanto de hábitats* (ANOVA,  $F_{1,34} = 304,090$ ;  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,897$ ) como de *agrohábitats* (ANOVA,  $F_{1,34} = 34,523$ ;  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,489$ ), una mayor *proporción de hábitats seminaturales* (ANOVA,  $F_{1,34} = 105,480$ ;  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,749$ ) y una menor *proporción de cultivos* (ANOVA,  $F_{1,34} = 89,091$ ;  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,716$ ) (Fig. i.g).

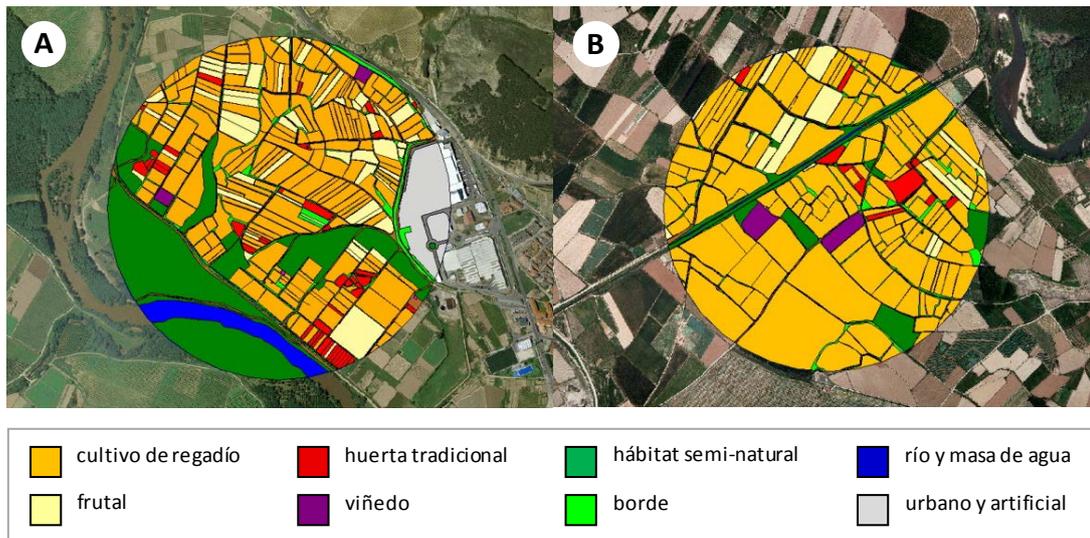


Figura i.f: Ejemplos de un sector de (A) paisaje complejo y (B) paisaje simple (radio de 600m), en los que se muestran los diferentes tipos de hábitats medidos.

A pesar de que existen diferencias en la composición del paisaje, no se encontraron diferencias significativas, entre ambos tipos de paisaje, en el número total de parcelas presentes (ANOVA,  $F_{1,34} = 0,165$ ,  $p = 0,687$ ;  $R^2 = -0,024$ ) ni en el tamaño medio de las mismas (ANOVA,  $F_{1,34} = 0,953$ ,  $p = 0,336$ ,  $R^2 = -0,001$ ).

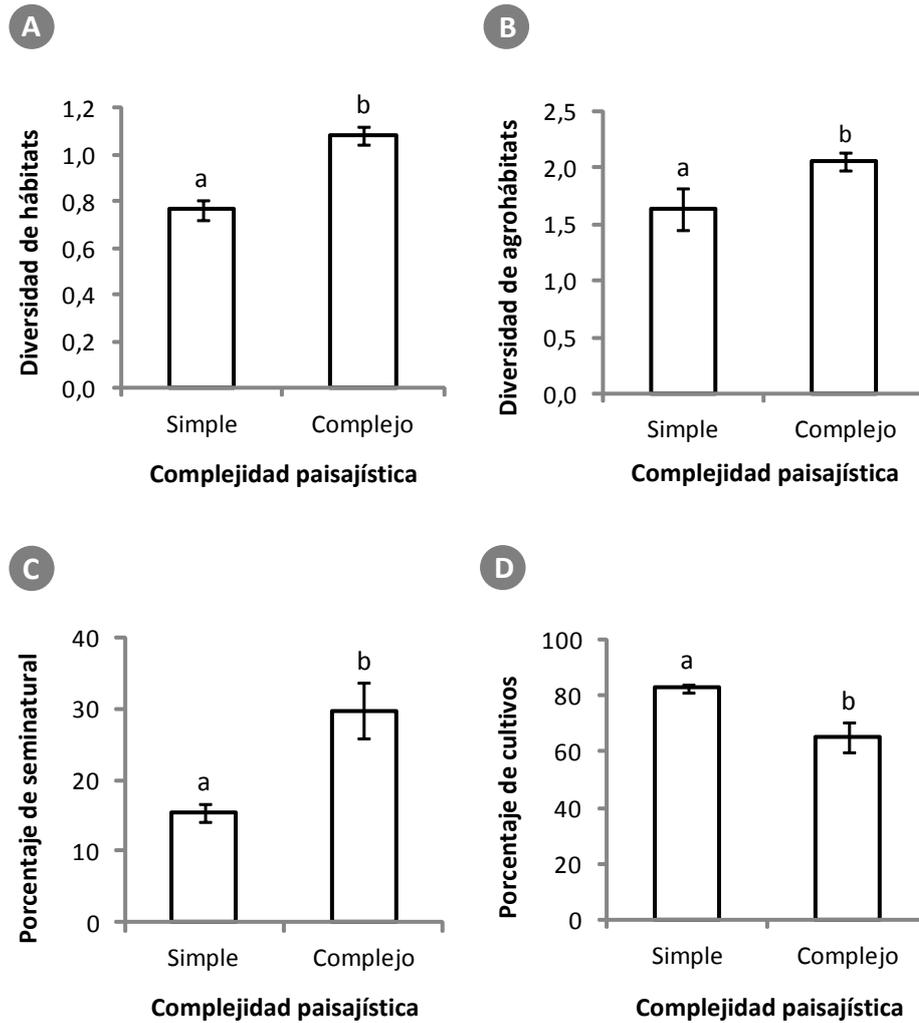


Figura i.g: Gráficas de relación entre la *complejidad paisajística* y las variables: (A) *diversidad de hábitats*, (B) *diversidad de agrohábitats*, (C) *ratio de hábitats seminaturales* y (D) *ratio de cultivos*, en el nivel de paisaje (radio 600 m). Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0,05$ ).

### Escala de Vecindad

Se determinaron los distintos hábitats comprendidos en un radio de 150 m alrededor del punto medio situado entre los dos nidos-trampa de cada una de las parcelas de cultivo estudiadas, obteniendo esta información para cada uno de los 3 cultivos analizados dentro de cada sector paisajístico. Se realizaron mapas delimitando las parcelas dentro de cada área de vecindad y, mediante 5 muestreos a lo largo del periodo de estudio, se determinaron los usos que acogían en ese determinado momento, incluyendo en el muestreo la propia parcela estudiada (parcela central). Los muestreos se realizaron desde abril hasta septiembre, con una separación de 5 - 6 semanas. Al igual que con el estudio del

paisaje, se usaron mapas cartográficos (escala de 1:18.000, Gobierno de La Rioja; 1:5.000, Gobierno de Navarra) y el paquete informático ArcGis para delimitar estas zonas.

De los valores obtenidos durante los 5 muestreos se obtuvo el promedio, clasificándose en: cultivos con flor (cultivos que en el momento del muestreo presentaban flor, independientemente de si era útil o no para los diversos grupos de estudio), cultivos sin flor (cultivos que no presentaban flor en el momento del muestreo), parcelas aradas (parcelas aradas, segadas, o recién sembradas o plantadas), parcelas en barbecho, parcelas abandonadas (en las que se observó un desarrollo de plantas silvestres), hábitats seminaturales (remanentes seminaturales tales como bosques galería, bosques de explotación forestal, zonas arbustivas, bordes), urbano (incluyendo construcciones y casetas), masas de agua (incluyendo ríos, acequias y balsas) y caminos. A partir de estos datos se obtuvo la *diversidad de hábitats* a escala de vecindad ( $H' = - \sum p_i \times \log p_i$ , donde:  $p_i$  = proporción relativa de un determinado hábitat), incluyendo las proporciones de las categorías mencionadas anteriormente. El resto de variables que se utilizaron a escala de vecindad fueron *ratio de hábitats seminaturales*, *ratio de cultivos con flor* y *ratio de cultivos sin flor* (variable en la cual se aglutinaron los cultivos sin flor, las parcelas aradas, segadas o recién plantadas o sembradas, ya que ninguna ofrecía flor en ese estado).

Además se utilizó como estimador de variación temporal el *coeficiente de variación de flores* en la vecindad, medido como la variación temporal de flores en las parcelas de cultivo en la vecindad (desviación estándar entre el promedio de los valores ( $Cv = \sigma / |\bar{x}|$ )), reflejando un mayor valor del coeficiente de variación de flores, mayores cambios temporales en la disposición en los cultivos, y un menor valor, una mayor estabilidad temporal, independientemente de que la oferta de flores se mantenga tanto alta como baja a lo largo del periodo.

### **Escala Local**

Para la obtención de datos a escala local se tomaron medidas durante 5 periodos de muestreo, desde abril hasta septiembre, coincidiendo con la colocación y retirada de los nidos-trampa, dejando entre cada muestreo 5-6 semanas. En cada parcela de estudio se calculó la superficie total de cultivo (superficie total, medida en hectáreas, ocupada por las

plantas cultivadas dentro de la parcela). En el caso de la huerta tradicional, este parámetro debía ser estimado, ya que las diferentes especies cultivadas están repartidas dentro de la parcela y distribuidas en superficies concretas, normalmente siguiendo un esquema parcheado. En cambio, en el caso de la patata y la alcachofa, la superficie total cultivada coincidía con la superficie total de la parcela. El área de las parcelas de estudio varió entre 1,5 y 0,44 ha para los cultivos de patata (promedio  $1,05 \pm 0,1$  ha), entre 1,34 y 0,4 ha en los de alcachofa (promedio  $0,84 \pm 0,1$  ha), y entre 0,9 y 0,10 ha en el policultivo de huerta tradicional (promedio  $0,3 \pm 0,09$  ha). Adicionalmente se estimó el número de plantas por cultivo, midiendo el espacio ocupado por una planta ( $n = 6$ ), y el ocupado por grupos de  $6 \times 6$  plantas ( $n = 6$ ) (para incluir el espacio de separación entre plantas), tras lo cual, conociendo el área total de superficie cultivada en cada parcela, se infirió el número total de plantas dispuestas en las mismas. En el caso de las huertas tradicionales, se medía la superficie completa que ocupaba cada uno de los distintos cultivos que se encontraban en esa parcela, para estimar por separado el número de plantas en cada una de las diferentes secciones cultivadas en la misma parcela. Asimismo se calculó el número de flores ofrecidas por el cultivo a través de una estimación realizada con varias mediciones de flores por planta ( $n = 10$ ) y, conociendo el número estimado de plantas por cultivo, se extrapoló el número total de flores en cada parcela. En caso de que el número de flores o de plantas fuera bajo o fácil de contar (por ejemplo, en cultivos de alcachofa con pocas flores, o en huertas tradicionales con pocos cultivos que presentaran flor en dicho momento), se contabilizaba directamente el valor total. Por último se estimó la cobertura de flores por cultivo de estudio, para lo cual se midió el espacio que ocupaban las flores (los ramilletes de flores por planta en el caso del cultivo de patata, o las inflorescencias en el de alcachofa) y se extrapoló considerando el número de plantas por cultivo y el área de cada parcela de estudio, llevando a cabo el cálculo, en los cultivos de huerta, separadamente para cada uno de los distintos cultivos encontrados en este policultivo y sumando los parciales obtenidos. De estas medidas, se utilizaron posteriormente para los análisis el *tamaño de la parcela*, el *número de flores* y la *cobertura de flores en el cultivo*.

Por último se utilizó como medida de variación temporal el *coeficiente de variación de flores* en el cultivo local, calculado a partir de la variación de la cobertura de flores en los

5 muestreos temporales realizados (desviación estándar entre el promedio de los valores ( $Cv = \sigma / |\bar{x}|$ )). De igual manera que para los cálculos a escala de vecindad, un valor superior indicaría una mayor variabilidad, sin hacer referencia a la cantidad encontrada; y un menor valor reflejaría una mayor estabilidad temporal en la oferta de recursos, independientemente de si la oferta es alta o baja.

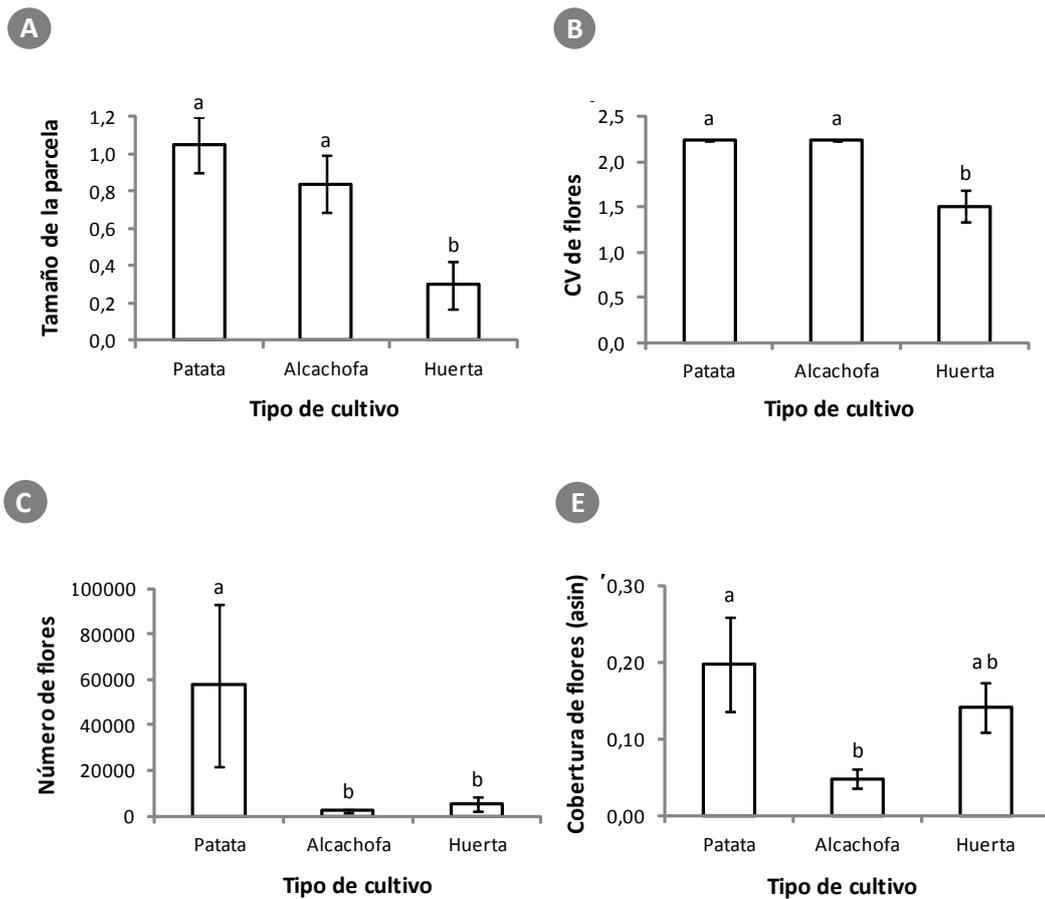


Figura i.h: Gráficas de relación entre el *tipo de cultivo* y las variables: (A) *tamaño de la parcela*, (B) *coeficiente de variación de flores* (CV de flores), (C) *número de flores* y (D) *cobertura de flores normalizada* (transformación mediante  $\arcsin(\sqrt{x})$ ), en el cultivo local. Letras distintas indican diferencias significativas en las comparaciones múltiples *a posteriori* ( $p < 0,05$ ).

Se realizaron análisis de componentes principales (PCA) y ANOVA para testar la correlación entre las distintas variables seleccionadas. Se observó una relación entre el *tipo de cultivo* donde se situaron las trampas con las demás variables medidas a escala local, de forma que esta variable está definida por el resto de variables medidas a esta escala. De este modo, se observa que los monocultivos son más grandes que la huerta tradicional (ANOVA,  $F_{2,33} = 16,321$ ;  $p < 0,001$ ;  $R^2 = 0,467$ ) y tienen una mayor variabilidad en la oferta

temporal de flores (ANOVA,  $F_{2,33} = 41,443$ ;  $p < 0,001$ ;  $R^2 = 0,698$ ). Por otro lado el cultivo de patata presenta un mayor número de flores que los otros dos (ANOVA,  $F_{2,33} = 8,943$ ;  $p < 0,001$ ;  $R^2 = 0,312$ ), y una mayor cobertura de flores total (ANOVA,  $F_{2,33} = 4,503$ ;  $p < 0,019$ ;  $R^2 = 0,167$ ) (Tabla i.a; Fig. i.h). Por lo tanto se observa que la huerta tradicional, además de presentar un coeficiente de variación de flores bajo, posee también un menor número total de flores en la parcela, lo cual indica que, a pesar de no tener una explosión puntual de flores como se observa en la patata, tiene una gran estabilidad en la oferta de flores durante todo el periodo de muestreo. Mientras que los monocultivos presentan flor durante menos tiempo aunque, en el caso de la patata, de forma abundante. Finalmente se seleccionaron para el estudio a escala local el *tipo de cultivo* y la *cobertura de flores local*.

**Tabla i.a. Resultados de los análisis post-hoc de Tukey, con las comparaciones por pares entre los tres tipos de cultivo, para el tamaño de la parcela, número de flores, cobertura de flores y coeficiente de variación de flores.**

VARIABLES	F	p	R <sup>2</sup> ajustada	g.l.
<i>Tamaño de la parcela</i>	16,320	<0,001	0,467	2,33
Patata - Alcachofa		0,001		33
Patata - Huerta tradicional		0,280		33
Alcachofa - Huerta tradicional		<0,001		33
<i>Número de flores</i>	8,943	<0,001	0,312	2,33
Patata - Alcachofa		<0,001		33
Patata - Huerta tradicional		0,013		33
Alcachofa - Huerta tradicional		0,541		33
<i>Cobertura de flores</i>	4.503	0,019	0,167	2,33
Patata - Alcachofa		0,014		33
Patata - Huerta tradicional		0,254		33
Alcachofa - Huerta tradicional		0,361		33
<i>Coefficiente de variación de flores</i>	41,440	<0,001	0,698	2,33
Patata - Alcachofa		0,998		33
Patata - Huerta tradicional		<0,001		33
Alcachofa - Huerta tradicional		<0,001		33

## Análisis estadístico

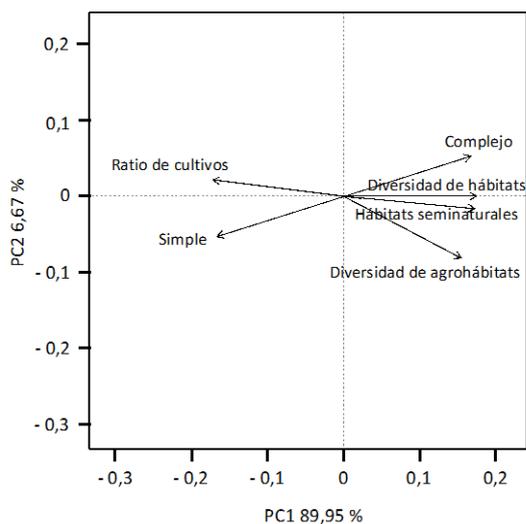
### Preparación de los datos, pruebas de correlación y selección de variables

Se realizó en primer lugar un análisis exploratorio para detectar la posible presencia de datos extremos (*outliers*), mediante gráficos de cajas y de Cleveland, y poder valorar si

eran datos puntuales que debían ser eliminados o tratados, eliminándose un dato de las variables tasa de mortalidad de abejas y tasa de mortalidad de *O. caeruleus*. Se testó la normalidad de las variables seleccionadas, mediante el test de Jarque-Bera, y las que no se ajustaban a una distribución normal se transformaron, mediante  $\log_{10}(X + 1)$  (número de celdas de avispas),  $\sqrt{(X + 0,5)}$  (riqueza de especies de avispas) y  $\arcsin(\sqrt{X})$  (tasa de mortalidad de abejas con un dato extremo eliminado, tasa de parasitoidismo de abejas, tasa de mortalidad de avispas, tasa de parasitoidismo de avispas, tasa de mortalidad de *O. caeruleus* con un dato extremo eliminado y la *cobertura de flores local*).

Se llevaron a cabo análisis de componentes principales (PCA) exploratorios para las variables independientes, empleando las matrices de correlación, realizando un análisis para cada uno de las 3 escalas de estudio (paisaje, vecindad y local).

A escala paisajística, las 5 variables estaban correlacionadas entre sí, explicando el primer componente el 89,95 % de la varianza. Se observó una relación entre localidades más complejas y el *ratio de hábitats seminaturales* y las *diversidades de hábitats y agrohábitats*, y entre paisajes más simples y el *ratio de cultivos* (Fig. i.i).



**Figura i.i:** Representación gráfica de las variables *complejidad paisajística* (complejo, simple), *diversidad de hábitats*, *diversidad de agrohábitats*, *hábitats seminaturales* y *proporción de cultivos*, para la escala de paisaje, en los dos primeros componentes del PCA.

A escala de vecindad y a partir de 5 variables, los tres primeros componentes explicaban el 94,81 % de la varianza acumulada. El primer componente (58,90 % de varianza) incluía la *diversidad de hábitats* y el *ratio de hábitats seminaturales*, ambas relacionadas de manera negativa con el *ratio de cultivos sin flor*; el segundo componente (19,85 % de varianza) recogía fundamentalmente el *ratio de cultivos con flor*; y el tercero (16,07 % varianza) estaba básicamente definido por el *coeficiente de variación de flores* (Fig. i.j).

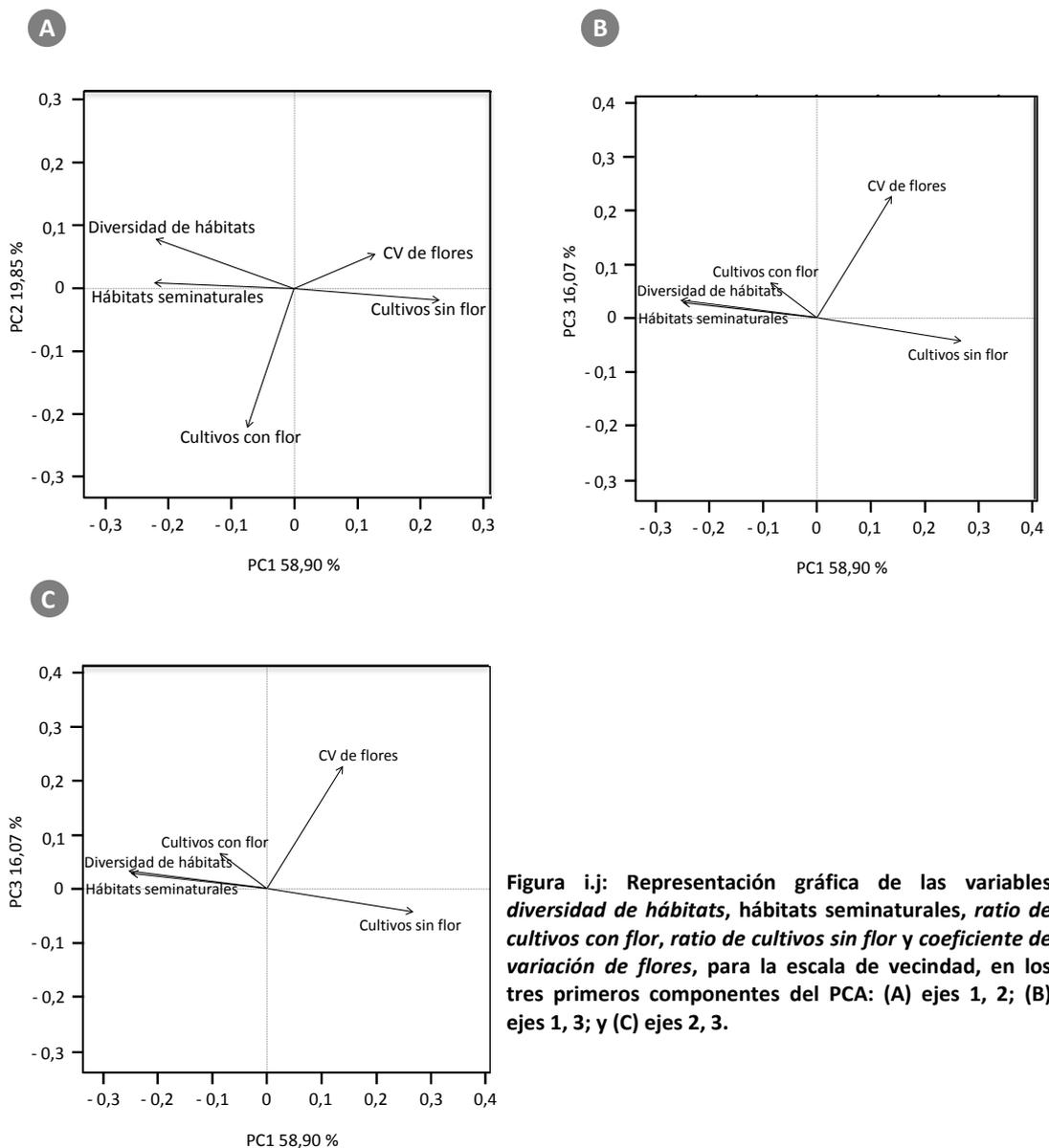
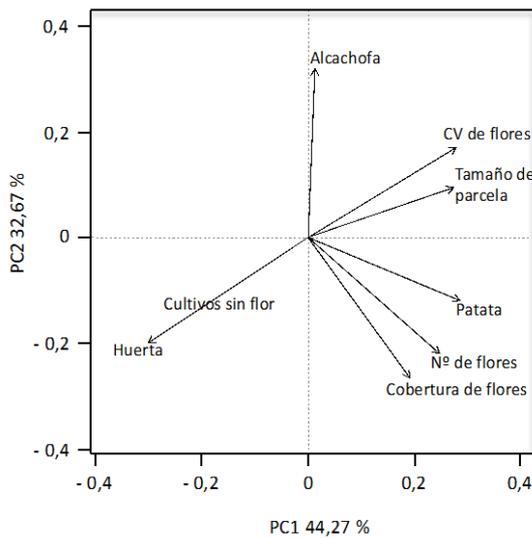


Figura i.j: Representación gráfica de las variables *diversidad de hábitats*, *hábitats seminaturales*, *ratio de cultivos con flor*, *ratio de cultivos sin flor* y *coeficiente de variación de flores*, para la escala de vecindad, en los tres primeros componentes del PCA: (A) ejes 1, 2; (B) ejes 1, 3; y (C) ejes 2, 3.

A escala local y a partir de 5 variables, los dos primeros componentes explicaban el 76,94 % de la varianza. El primer componente (44,27 % de varianza) incluía el *coeficiente de variación de flores*, el *tamaño de la parcela* y el *cultivo de patata* y, en sentido contrario, el *cultivo de huerta tradicional*; el segundo eje (32,67 % de varianza) contenía el *cultivo de alcachofa* y la *cobertura de flores local* (Fig. i.k).



**Figura i.k:** Representación gráfica de las variables *tipo de cultivo* (patata, alcachofa y huerta tradicional), *tamaño de la parcela*, *número de flores*, *cobertura de flores* y *coeficiente de variación de flores*, para la escala local, en los dos primeros componentes del PCA.

Para valorar las posibles relaciones existentes entre las variables seleccionadas en cada escala a partir de los PCA y evitar introducir en los modelos variables correlacionadas, se realizaron ANOVA entre las variables de las diferentes escalas, empleando las variables relacionadas en la Tabla i.b.

**Tabla i.b:** Tabla resumen con las variables seleccionadas para cada una de las escalas de estudio.

<b>Paisaje</b>	<b>Vecindad</b>	<b>Local</b>
Complejidad paisajística	Diversidad de hábitats	Tipo de cultivo
	Ratio de hábitats seminaturales	Tamaño de la parcela
	Ratio de cultivos con flor	Número de flores
	Ratio de cultivos sin flor	Cobertura de flores
	Coeficiente de variación de flores	Coeficiente de variación de flores

La variable *complejidad paisajística* (escala paisajística) no se vio correlacionada con ninguna variable a escala de vecindad, y a escala local únicamente con el *número de flores* (ANOVA,  $F_{1,34} = 10,56$ ,  $p = 0,003$ ) (Tabla i.c). En cambio, las variables a escala de vecindad y local sí mostraron correlaciones significativas: el *tipo de cultivo local* se mostró relacionada con el *ratio de hábitats seminaturales* en la vecindad (ANOVA,  $F_{2,33} = 2,826$ ,  $p = 0,032$ ,  $R^2 = 0,139$ ), con el *ratio de cultivos con flor* en la vecindad (ANOVA,  $F_{2,33} = 4,745$ ,  $p = 0,015$ ,  $R^2 = 0,176$ ) y con el *coeficiente de variación de flores* en la vecindad (ANOVA,  $F_{2,33} = 7,153$ ,  $p = 0,003$ ,  $R^2 = 0,260$ ). El *tamaño de la parcela de estudio* se vio relacionada con el *coeficiente de variación de flores en la vecindad* (ANOVA,  $F_{1,34} = 9,344$ ,  $p = 0,004$ ,  $R^2 = 0,193$ ). El *coeficiente de variación de flores* en el cultivo local muestra correlaciones significativas con la *diversidad de hábitats* en la vecindad (ANOVA,  $F_{1,34} = 13,675$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,266$ ), con el *coeficiente de variación de flores* en la vecindad (ANOVA,  $F_{1,34} = 15,599$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,294$ ), con el *ratio de hábitats seminaturales* en la vecindad (ANOVA,  $F_{1,34} = 16,401$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,306$ ) y el *ratio de cultivos sin flor* (ANOVA,  $F_{1,34} = 13,929$ ,  $p = 0,001$ ,  $R^2 = 0,270$ ). Y por último, la *cobertura de flores local* estaba relacionada con el *ratio de cultivos sin flor* en la vecindad (ANOVA,  $F_{1,34} = 6,522$ ,  $p = 0,012$ ,  $R^2 = 0,136$ ) (Tabla i.d).

Tabla i.c: Resultados de la regresión lineal, mostrando el p valor, analizando la relación entre la variable de la escala paisajística *complejidad paisajística* y las variables a escala de vecindad (*diversidad de hábitats*, *ratio de hábitats seminaturales*, *ratio de cultivos con flor*, *ratio de cultivos sin flor* y *coeficiente de variación de flores*) y local (*tipo de cultivo*, *tamaño de la parcela*, *número de flores*, *cobertura de flores* y *coeficiente de variación de flores*).

	Complejidad paisajística
<b>VECINDAD</b>	
Diversidad de hábitats	0, 578
Ratio de hábitats seminaturales	0, 105
asin Ratio de hábitats seminaturales	0, 140
Ratio de cultivos con flor	1, 000
Ratio de cultivos sin flor	0, 450
Coeficiente de variación de flores	0, 957
<b>LOCAL</b>	
Tipo de cultivo	-----
Tamaño de la parcela	0, 284
Número de flores	0, 110
log Número de flores	0, 003
Cobertura de flores	0, 067
asin Cobertura de flores	0, 067
Coeficiente de variación de flores	0, 644

Tabla i.d: Resultados de la regresión lineal, mostrando el p valor, analizando la relación entre las variables a escala de vecindad (*diversidad de hábitats, ratio de hábitats seminaturales, ratio de cultivos con flor, ratio de cultivos sin flor y coeficiente de variación de flores*) y local (*tipo de cultivo, tamaño de la parcela, número de flores, cobertura de flores y coeficiente de variación de flores*).

	Diversidad de hábitats	Ratio de hábitats seminaturales	asin Ratio de hábitats	Ratio de cultivos con flor	Ratio de cultivos sin flor	Coefficiente de variación de flores
Tipo de cultivo	0, 130	0, 023	0, 032	0, 015	0, 111	0, 003
Coefficiente de variación de flores	<0, 001	<0, 001	0, 000	0, 085	0, 001	<0, 001
Cobertura de flores	0, 141	0, 256	0, 215	0, 675	0, 015	0, 958
asin Cobertura de flores	0, 141	0, 257	0, 215	0, 697	0, 012	0, 970
Número de flores	0, 124	0, 354	0, 287	0, 624	0, 015	0, 657
log Número de flores	0, 266	0, 734	0, 864	0, 188	0, 076	0, 665
Tamaño de la parcela	0, 410	0, 068	0, 078	0, 743	0, 674	0, 004

Tabla i.e: Resultados de los LME, mostrando el p valor para las variables dependientes usadas en los estudios frente a las variables independientes.

VARIABLES	Paisaje		Vecindad		Local	
	Complejidad	Diversidad de hábitats	Cultivos con flor	Cultivos sin flor	Tipo de cultivo	Cobertura local
<b>COMUNIDAD DE ABEJAS</b>						
Abundancia	0, 850	0, 716	0, 567	0, 889	0, 228	0, 293
Riqueza	0, 270	0, 591	0, 476	0, 925	0, 252	0, 230
Diversidad	0, 398	0, 694	0, 258	0, 846	0, 627	0, 050
Mortalidad natural (%)	0, 707	0, 789	0, 247	0, 754	0, 414	0, 808
Parasitoidismo (%)	0, 128	0, 016	0, 738	0, 003	0, 842	0, 958
<b>COMUNIDAD DE AVISPAS</b>						
Abundancia	0, 008	0, 291	0, 855	0, 426	0, 426	0, 068
Riqueza	0, 017	0, 399	0, 395	0, 469	0, 487	0, 521
Diversidad	0, 190	0, 548	0, 330	0, 670	0, 518	0, 319
Mortalidad natural (%)	0, 093	0, 985	0, 804	0, 712	0, 304	0, 769
Parasitoidismo (%)	0, 952	0, 477	0, 761	0, 608	0, 545	0, 856
<b>OSMIA CAERULESCENS</b>						
Abundancia	0, 707	0, 771	0, 491	0, 950	0, 312	0, 275
Mortalidad natural (%)	0, 742	0, 603	0, 072	0, 974	0, 782	0, 253
Parasitoidismo (%)	0, 403	0, 021	0, 958	0, 018	0, 279	0, 738
Sex ratio	0, 496	0, 259	0, 506	0, 335	0, 129	0, 033

Dado el elevado número de variables independientes existentes en las tres escalas espaciales y con el objeto de facilitar el proceso de selección de las variables a introducir en cada modelo, se realizaron análisis de correlación, separadamente para cada variable independiente frente a las dependientes, para detectar las que presentaban una influencia mayor. Este análisis se llevó a cabo con modelos lineales mixtos (LME), para controlar el efecto del anidamiento (Tabla i.e) La tasa de parasitoidismo de la comunidad de abejas se vio relacionada positivamente con la *diversidad de hábitats a escala de vecindad* (ANOVA,  $F_{1,11} = 8,052$ ,  $p = 0,016$ ) y negativamente con el *ratio de cultivos sin flor en la vecindad* (ANOVA,  $F_{1,11} = 14,279$ ,  $p = 0,003$ ), y la diversidad de abejas, con la *cobertura de flores del cultivo local* (ANOVA,  $F_{1,11} = 4,857$ ,  $p = 0,049$ ). La abundancia de celdas de cría de la comunidad de avispas, así como la riqueza de especies, se vieron positivamente relacionadas con la *complejidad a escala paisajística* (abundancia: ANOVA,  $F_{1,11} = 24,419$ ,  $p = 0,0008$ ; riqueza: ANOVA,  $F_{1,11} = 15,345$ ,  $p = 0,017$ ). Por último, la tasa de parasitoidismo de *O. caerulescens* estaba positivamente relacionada con la *diversidad de hábitats a escala de vecindad* (ANOVA,  $F_{1,10} = 7,475$ ,  $p = 0,021$ ) y negativamente relacionada con el *ratio cultivos sin flor* (ANOVA,  $F_{1,10} = 7,912$ ,  $p = 0,018$ ), y el sex ratio de la especie de estudio se vio negativamente relacionada con la *cobertura de flores del cultivo local* (ANOVA,  $F_{1,10} = 6,127$ ,  $p = 0,033$ ).

### Modelos estadísticos

Tras el análisis exploratorio, y dado que en los estudios en la naturaleza es muy complicado abarcar todos los factores que pueden afectar a una comunidad o especies particulares (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002), se seleccionaron las variables de cada una de las 3 escalas, considerando tanto su relevancia ecológica como su grado de influencia sobre las variables dependientes objeto de estudio, y tratando de limitar la introducción simultánea de variables correlacionadas. Para esta selección de variables se empleó un procedimiento de eliminación hacia atrás (stepwise backward), mediante la función *stepAIC* del paquete *mass* de R, eliminándose aquellas variables con  $p > 0,05$  y manteniendo aquellas que contribuían al modelo con valores de  $p < 0,05$ . A escala paisajística se seleccionó la *complejidad paisajística*, que está también definida por características

medidas en otras variables (*diversidad de hábitats, diversidad de agrohábitats, ratio de parcelas de cultivo y ratio de hábitats seminaturales*). A escala de vecindad se seleccionaron la *diversidad de hábitats*, el *ratio de cultivos sin flor* (incluye abandonados, en barbecho, recién arados, segados o plantados y los cultivos que no ofrecen flor útil o no presentan la planta cultivada con flor en dicho momento), el *ratio de cultivos con flor* y el *coeficiente de variación de flores*. Por último, a escala local se seleccionaron el *tipo de cultivo local* (viéndose cada cultivo definido por valores determinados de cobertura y número de flores y de coeficiente de variación de flores) y la *cobertura de flores local*.

Los modelos seleccionados se emplearon por separado en el estudio de las comunidades de abejas, avispas y de la población de *O. caerulescens*. Para el estudio a las escalas de paisaje y local se empleó el modelo de *complejidad paisajística \* cultivo local* y para las escalas de paisaje y de vecindad, el modelo *complejidad paisajística \* ratio de cultivos sin flor en la vecindad*, incluyendo ambos modelos un doble anidamiento (trampas en los cultivos, y éstos en los dos tipos de paisaje). Para el primer modelo y en el caso de existir interacciones significativas entre las dos variables cualitativas (*complejidad paisajística y tipo de cultivo*), se realizaron comparaciones por pares post-hoc mediante el test de Tukey.

Para el estudio a las escalas de vecindad y local, el modelo utilizado fue (*diversidad de hábitats + coeficiente de variación de flores + ratio de cultivos con flor + cobertura de flores del cultivo local*). En este caso, el número de variables incluidas es mayor, debido a que sólo existe un anidamiento (trampas en cada cultivo), aunque se seleccionaron únicamente 4 variables debido a las correlaciones existentes entre las diferentes variables medidas. En los modelos seleccionados, los factores fijos fueron la *complejidad paisajística*, el *tipo de cultivo* y las dos trampas por cultivo, mientras que los aleatorios fueron las localidades de estudio y el resto de variables explicativas medidas. En este modelo se estudian las escalas inferiores, vecindad y local, las cuales eran independientes del paisaje en el que estuvieran localizadas (relación de *complejidad paisajística* con: a) *diversidad de hábitats en la vecindad*: ANOVA,  $F_{1,34} = 0,316$ ,  $p = 0,578$ ,  $R^2 = -0,020$ ; b) *coeficiente de variación de flores en la vecindad*: ANOVA,  $F_{1,34} = 0,003$ ,  $p = 0,957$ ,  $R^2 = -0,029$ ; c) *ratio de cultivos con flor en la vecindad*: ANOVA,  $F_{1,34} = 0$ ,  $p = 1$ ,  $R^2 = -0,029$ ; d) *cobertura de flores a*

*escala local*: ANOVA,  $F_{1,34} = 3,574$ ,  $p = 0,067$ ,  $R^2 = 0,069$ ). Se comprobó la homocedasticidad de los errores para todos los modelos, mediante la representación gráfica de los residuales ( $e_{ij}$ ) frente a las predicciones ( $\bar{y}_i$ ) (Kéry & Hatfield, 2003; Zuur *et al.*, 2010).

Para los análisis de los modelos lineales de efectos mixtos (LME) se usó el paquete de R *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2017); para el resto de análisis se emplearon los siguientes paquetes: *stats*, *gplots*, *tseries*, *AED*, *lsmeans*, *effects*. Se utilizaron Arcgis 9.3 (ESRI), Primer 5 version 5.2.9 y R version 2.14.2 (2012-02-29).

# **BLOQUE I**

## **Estudio 1**

---



## Resumen

La intensificación agrícola producida durante las últimas décadas conlleva un cambio en los usos del suelo, aumentando la superficie cultivada en detrimento de los remanentes naturales. Los paisajes agrícolas mediterráneos de la cuenca del Ebro mantienen un equilibrio entre los campos de cultivo y los espacios sin cultivar con hábitats seminaturales, mostrando un gradiente desde áreas más tradicionales con cultivos más diversos y más remanentes de hábitats seminaturales, hasta áreas más intensificadas, donde el aumento del tamaño de las parcelas reduce la variedad de cultivos y la heterogeneidad a escalas intermedia y local.

Empleando nidos-trampa estandarizados en tres tipos de cultivos mediterráneos (patata, alcachofa y huerta tradicional) y en combinación con dos grados de complejidad paisajística, se analizan las comunidades de abejas solitarias nidificantes en cavidades aéreas, a través de la relación de distintos parámetros biológicos y diferentes variables paisajísticas, locales y otras medidas a una escala intermedia, de vecindad.

La comunidad de abejas es capaz de localizar los recursos necesarios en las proximidades del lugar de nidificación, independientemente del grado de complejidad paisajística que muestre el área agrícola. La descendencia de las abejas solitarias aumenta con una mayor heterogeneidad, medida a través de la diversidad de hábitats y de cultivos en la zona, siendo favorable una menor actividad agrícola que cause perturbaciones. La diversidad de la comunidad de abejas se ve favorecida por una mayor diversidad de hábitats en la vecindad o, a falta de ésta, de una mayor oferta de flores, que además varíen más en el tiempo, por parte de los cultivos adyacentes a los nidos-trampa, lo cual muestra la adaptabilidad de la comunidad a los paisajes agrícolas. La riqueza de la comunidad solo está condicionada por características particulares de los cultivos locales, siendo mayor en los cultivos de patata y huerta tradicional.

Los cultivos de alcachofa y de patata soportan mayores tasas de mortalidad natural de las celdas de cría construidas en los nidos-trampa, posiblemente relacionado con características particulares de los propios cultivos, no siendo determinantes otros factores agrícolas.

La actividad de los enemigos naturales no está condicionada por los valores de abundancia de la comunidad hospedadora, viéndose determinada por escalas superiores del paisaje. Los enemigos naturales aumentan su actividad en paisajes más complejos y heterogéneos, mostrando la importancia de una matriz más compleja estructuralmente, con mayor presencia de elementos seminaturales que beneficien su dispersión, además de ofrecer recursos y refugio. Exhiben asimismo adaptabilidad a las áreas agrícolas ya que, aunque se benefician de una menor actividad agrícola, con mayores perturbaciones obtienen provecho de la oferta puntual aunque abundante de las flores presentes en los campos de cultivo.

## Objetivos e hipótesis

El objetivo general del estudio es evaluar, para 3 escalas espaciales, el efecto de la composición de los paisajes agrícolas sobre la comunidad de abejas nidificantes en cavidades aéreas, además de la relación con sus enemigos naturales. Específicamente, se pretende analizar la influencia de la complejidad a escala paisajística, teniendo en cuenta tanto la presencia de hábitats seminaturales como el efecto de las áreas cultivadas, en combinación con el efecto de los cultivos a escalas de vecindad y local, valorando la oferta existente a estas escalas por parte de los cultivos y definiendo el efecto de dos sistemas de cultivo (dos monocultivos y un policultivo).

Las hipótesis planteadas fueron las siguientes:

1- El efecto de las variables bióticas y abióticas sobre la comunidad de abejas es distinto a diversas escalas, existiendo un efecto interescalar que condiciona los valores de los parámetros biológicos de la comunidad de abejas y la actividad de sus enemigos naturales.

2- La abundancia de celdas de cría, la diversidad y la riqueza están favorecidas por paisajes más complejos, con una menor intensificación agrícola, y se benefician a escala local por la presencia de cultivos de huerta tradicional, viéndose reducida la tasa de mortalidad natural de las celdas de cría.

3- El efecto negativo de una mayor simplicidad paisajística sobre los parámetros biológicos de la comunidad de abejas se ve incrementado por una mayor proporción de cultivos sin flor en la vecindad.

4- La comunidad de abejas es más abundante, diversa y rica, y presenta una menor tasa de mortalidad, con una mayor diversidad de hábitats a escala de vecindad, con una mayor cobertura de flores, tanto del cultivo local como de los cultivos adyacentes, y con una mayor estabilidad en la oferta de flores en los cultivos de la vecindad.

5- La actividad de la comunidad de enemigos naturales que ataca a la comunidad de abejas muestra una relación de densidad dependencia con la comunidad de hospedadores, reflejando una estructura *bottom-up*.

6- La comunidad de enemigos naturales se ve favorecida, a escalas superiores, por un paisaje más complejo, y a escala de vecindad, por una mayor diversidad de hábitats, y se encuentra afectada negativamente por una mayor intensificación agrícola.

# Resultados

## Estructura de la comunidad

Del total de las 3.312 estaquillas dispuestas en los 36 nidos trampa, 1.141 (34,45%) fueron ocupadas por abejas, que establecieron 5.665 celdas de cría, de las cuales emergieron 3.136 adultos tras el periodo de cría en el laboratorio. Se identificaron 15 especies pertenecientes a 7 géneros diferentes, siendo Megachilidae, con 12 especies, la familia mejor representada (Apéndice I). *Osmia caerulea* (Linnaeus, 1758), fue la especie más abundante, representando el 86,71 % del total de celdas de cría de la comunidad de abejas. Del total de las celdas de cría de abejas, 647 (11,42 %) fueron atacadas por enemigos naturales, y 742 (13,10 %) aparecieron muertas en el momento de la apertura, considerándose dentro del porcentaje de mortalidad natural.

## Escalas paisajística y local

En los análisis a escalas paisajística y local no se detecta un efecto significativo de las variables *complejidad paisajística* y *tipo de cultivo* sobre la abundancia de celdas de cría de la comunidad de abejas (Tabla 1.1).

El *tipo de cultivo*, en cambio, sí que afecta significativamente a la riqueza de abejas, encontrándose más especies en cultivos de patata que en los de huerta y alcachofa (Tabla 1.1). El modelo lineal de efectos mixtos (LME) revela diferencias significativas entre el cultivo de patata y el de alcachofa, no encontrándose diferencias entre el de alcachofa y el de huerta, y una diferencia marginal ( $p = 0,06$ ) entre el de patata y el de huerta (Fig. 1.1 a). Por otro lado, la diversidad de abejas (índice de Simpson) no muestra relación con las variables analizadas (Tabla 1.1).

Tabla 1.1. Estudio a escalas paisajística (radio de 600 m) y local. Modelos lineales de efectos mixtos (LME) del efecto de las variables *complejidad paisajística* (complejo (C) y simple (S)), *tipo de cultivo* (patata (P), alcachofa (A) y huerta tradicional (H)) y su interacción sobre la abundancia (celdas de cría), diversidad (índice de Simpson 1-λ'), riqueza de especies, tasa de mortalidad natural (%) y tasa de parasitoidismo (%) de la comunidad de abejas. Se indica el sentido del efecto de las variables independientes sobre la dependiente.

VARIABLES	Valor	F	p	g.l.
<b>ESCALAS PAISAJÍSTICA Y LOCAL</b>				
<i>Abundancia</i>				
Ninguna				
<i>Diversidad</i>				
Ninguna				
<i>Riqueza de especies</i>				
Tipo de cultivo	P > A	5.813	0,021	2, 10
<i>Mortalidad natural (%)</i>				
Tipo de cultivo	A > H	5.010	0,031	2, 10
<i>Parasitoidismo (%)</i>				
Complejidad paisajística	C > S	25.008	0,008	1, 4
Tipo de cultivo	A = H > P	120.274	<0,001	2, 8
Complejidad paisajística × Tipo de cultivo		40.022	0,001	2, 8

La mortalidad natural de abejas está influenciada por el *tipo de cultivo* en el que se dispuso la trampa (Tabla 1.1), alcanzando un valor un 20 % mayor en los cultivos de alcachofa que en los cultivos de huerta. No se detectan diferencias significativas entre el cultivo de patata y los otros dos cultivos estudiados (Fig. 1.1 b).

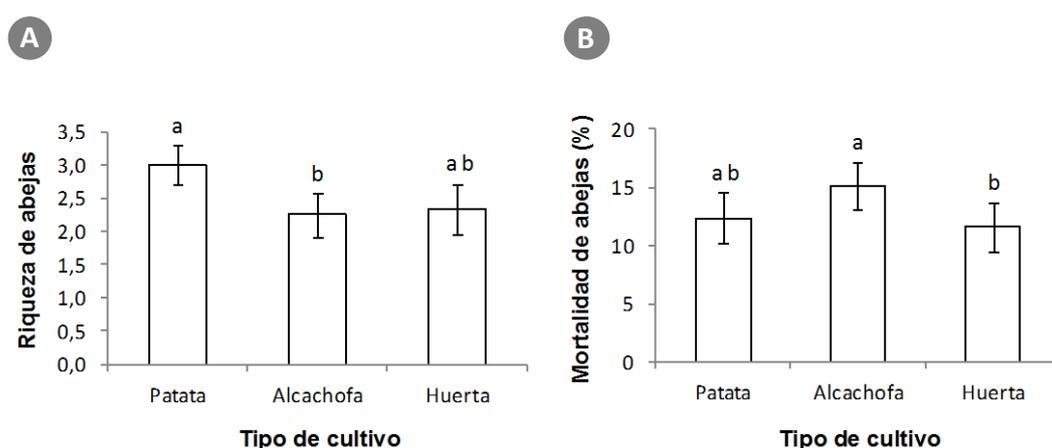


Figura 1.1. Efecto del *tipo de cultivo local* (patata, alcachofa, huerta) sobre: (A) la riqueza de especies y (B) la tasa de mortalidad natural de la comunidad de abejas. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ). Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 1.1.

La tasa de parasitoidismo de abejas viene determinada por el *tipo del cultivo*, siendo menor en los cultivos de patata. Del mismo modo se observa un efecto de la *complejidad paisajística* sobre la tasa de parasitoidismo de abejas, siendo superior en los paisajes complejos (Tabla 1.1). Además, la interacción entre estas variables también se revela como significativa, siendo la tasa media de parasitoidismo por encima de un 60 % más alta en los cultivos de huerta en paisajes complejos frente a los simples y casi un 60 % más elevada en paisajes complejos frente a simples en el caso de cultivos de alcachofa; contrariamente, para el cultivo de patata la mayor tasa de parasitoidismo se registra en paisajes simples, siendo casi el doble que en los paisajes complejos (Fig. 1.2).

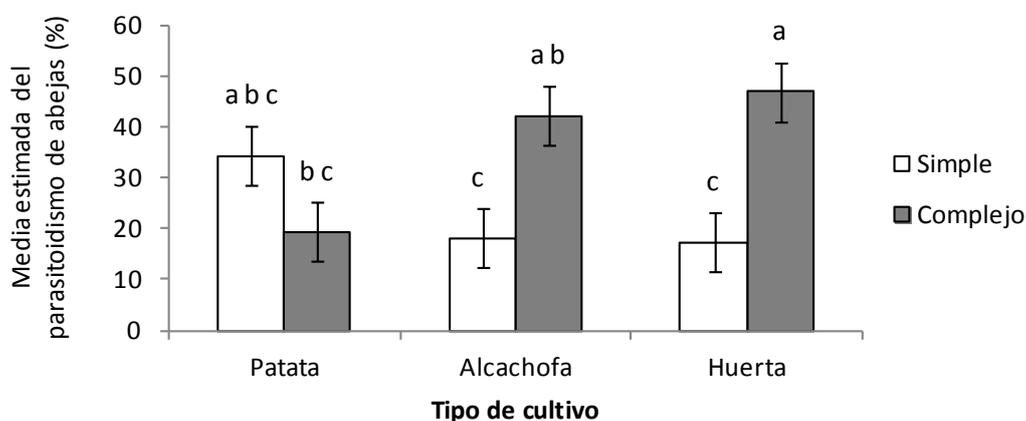


Figura 1.2. Efectos de la *complejidad paisajística* (simple, complejo; radio de 600 m) y el *tipo de cultivo local* (patata, alcachofa, huerta) sobre la tasa de parasitoidismo de la comunidad de abejas. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ). Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 1.1. (Paisajes simples en blanco; Paisajes complejos en gris).

### Escalas paisajística y de vecindad

En el estudio de las escalas paisajística y de vecindad, se analizaron las variables *complejidad paisajística* y *ratio de cultivos sin flor en la vecindad*, las cuales sólo muestran efectos significativos sobre la tasa de parasitoidismo de la comunidad de abejas (Tabla 1.2).

La variable de vecindad *ratio de cultivos sin flor* muestra una fuerte influencia negativa sobre la tasa de parasitoidismo, al igual que también es un factor significativo la *complejidad paisajística*, con mayor parasitismo en paisajes complejos (Tabla 1.2). Asimismo, la interacción entre estas dos variables es significativa, acentuándose el efecto

negativo del *ratio de cultivos sin flor en la vecindad* en los paisajes complejos frente a los simples (Fig. 1.3). De esta forma, cuando la proporción de cultivos sin flor es menor, el porcentaje de parasitoidismo es más elevado en paisajes complejos. Sin embargo, ante un aumento del 30 % de los cultivos sin flor, en paisajes complejos se produce una disminución de la tasa de parasitoidismo hasta alcanzar un valor de 0, mientras que en paisajes simples, esta tasa sólo se reduce a la mitad.

Tabla 1.2. Estudio a escalas paisajística (radio de 600 m) y de vecindad (V; radio de 150 m). Modelos lineales de efectos mixtos (LME) del efecto de las variables *complejidad paisajística*, *ratio de cultivos sin flor a nivel de vecindad* (Cultivos sin flor\_V (%)) y su interacción sobre la tasa de parasitoidismo (%) de abejas. Se indica el sentido del efecto de las variables independientes sobre la dependiente (Complejidad paisajística: complejo (C) y simple (S); + / -).

VARIABLES	Valor	F	p	g.l.
<b>ESCALAS PAISAJÍSTICA Y DE VECINDAD</b>				
<i>Parasitoidismo de abejas (%)</i>				
Complejidad paisajística	C > S	21.891	0,010	1, 4
Cultivos sin flor_V (%)	-	291,682	<0,001	1, 10
Complejidad paisajística × Cultivos sin flor_V (%)		9.971	0,010	1, 10

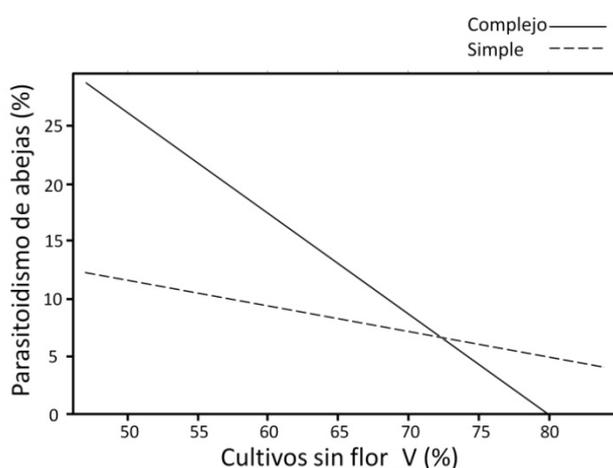


Figura 1.3. Gráfico de la interacción entre las variables *complejidad paisajística* y *ratio de cultivos sin flor en la vecindad* (Cultivos sin flor\_V (%)) sobre la tasa de parasitoidismo de la comunidad de abejas. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 1.2. (Paisajes simples, línea discontinua; Paisajes complejos, línea continua). (Paisaje: radio de 600 m. Vecindad: radio de 150 m).

### Escalas de vecindad y local

Al analizar el efecto de las escalas de vecindad y local, la abundancia de celdas de cría de la comunidad de abejas muestra una relación negativa con la *cobertura de flores del cultivo local* donde se situaron las trampas y se encuentra positivamente influenciada por el *ratio de cultivos con flor en la vecindad* (Tabla 1.3). Del mismo modo, se observa una interacción significativa entre las variables de vecindad *diversidad de hábitats* y *coeficiente de variación de flores* (Fig. 1.4). A niveles bajos del *coeficiente de variación de flores*, el efecto de la *diversidad de hábitats* es negativo, reduciéndose en más de la mitad el número de celdas con un aumento de 0,8 puntos en la *diversidad de hábitats*. Por el contrario, a niveles medios y altos del *coeficiente de variación de flores*, el efecto es positivo, produciéndose un mayor incremento del número de celdas de cría ante valores más elevados del *coeficiente de variación*. Asimismo, los resultados muestran que para niveles altos del *coeficiente de variación de flores*, únicamente se obtienen celdas de cría para valores medios o elevados (superiores a 2,1) de la *diversidad de hábitats*.

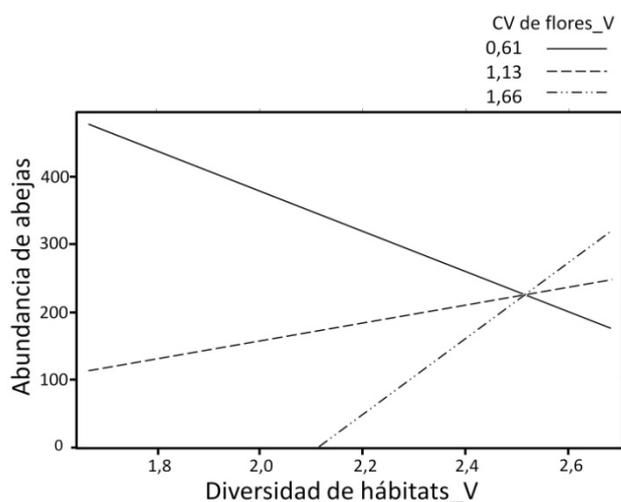


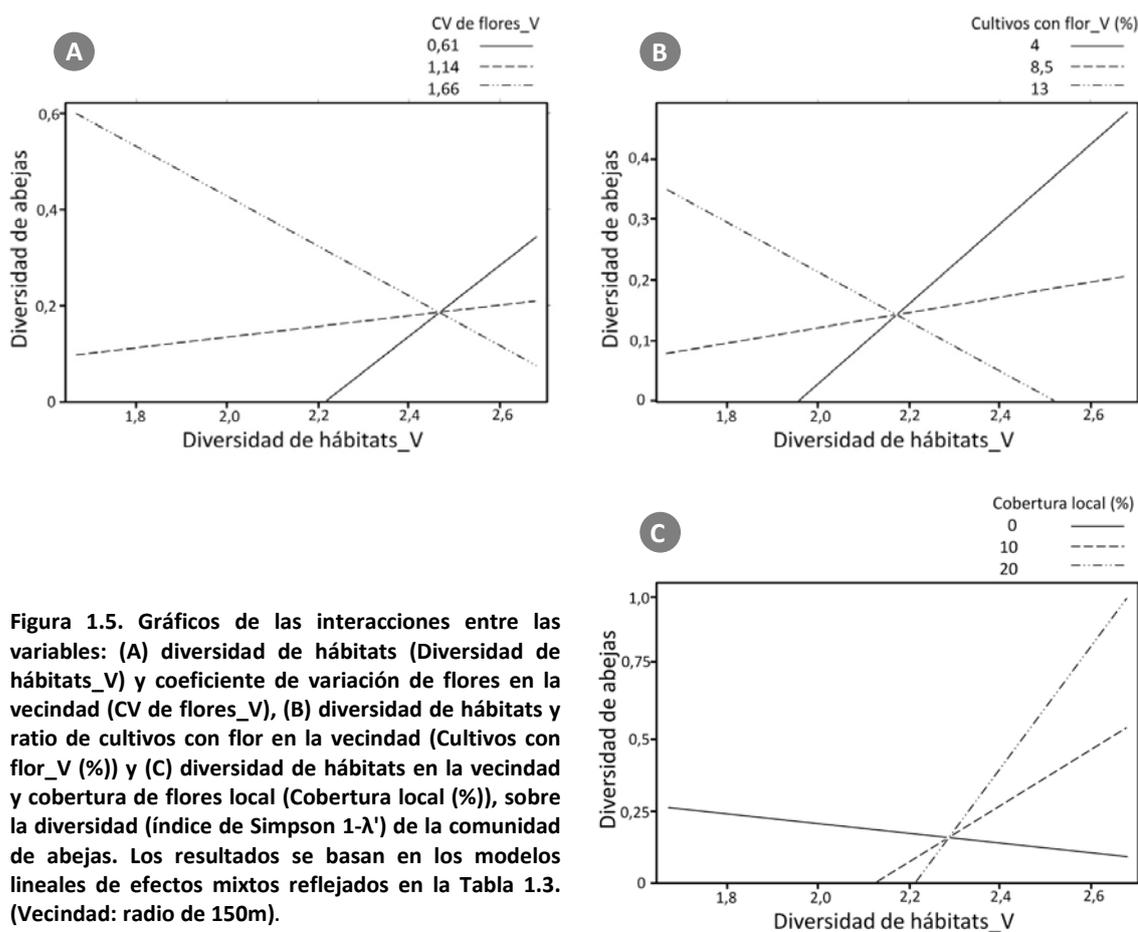
Figura 1.4. Gráfico de la interacción entre las variables *diversidad de hábitats* (Diversidad de hábitats\_V) y *coeficiente de variación de flores en la vecindad* (CV de flores\_V) sobre la abundancia de celdas de cría de la comunidad de abejas. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 1.3. (Vecindad: radio de 150 m).

Tabla 1.3. Estudio a escalas de vecindad (V; radio de 150 m) y local. Modelos lineales de efectos mixtos (LME) del efecto de las variables *diversidad de hábitats* (Diversidad de hábitats\_V), *coeficiente de variación de flores* (CV de flores\_V), *ratio de cultivos con flor* (Cultivos con flor\_V (%)), y *cobertura de flores en el cultivo local* (Cobertura local) y sus respectivas interacciones sobre la abundancia (celdas de cría), diversidad (índice de Simpson 1- $\lambda$ '), riqueza de especies, tasa de mortalidad natural (%) y tasa de parasitoidismo (%) de la comunidad de abejas. Se indica el sentido del efecto de las variables independientes sobre la dependiente (+ / -).

VARIABLES	Valor	F	p	g.l.
<b>ESCALAS DE VECINDAD Y LOCAL</b>				
<i>Abundancia</i>				
Diversidad de hábitats_V		0,428	0,518	1, 28
CV de flores_V		3.262	0,082	1, 28
Cultivos con flor_V (%)	+	5.850	0,022	1, 28
Cobertura local	-	10.065	0,004	1, 28
Diversidad de hábitats_V × CV de flores_V		10.251	0,004	1, 28
<i>Diversidad</i>				
Diversidad de hábitats_V		1.039	0,317	1, 26
CV de flores_V	+	8.400	0,008	1, 26
Cultivos con flor_V (%)		0,148	0,704	1, 26
Cobertura local	-	19.345	<0,001	1, 26
Diversidad de hábitats_V × CV de flores_V		6.431	0,018	1, 26
Diversidad de hábitats_V × Cultivos con flor_V (%)		5.028	0,034	1, 26
Diversidad de hábitats_V × Cobertura local		4.754	0,039	1, 26
<i>Riqueza de especies</i>				
Ninguna				
<i>Mortalidad natural (%)</i>				
Ninguna				
<i>Parasitoidismo (%)</i>				
Diversidad de hábitats_V	+	11.610	0,002	1, 29
CV de flores_V		1.013	0,322	1, 29
Cultivos con flor_V (%)		0,182	0,673	1, 29
CV de flores_V × Cultivos con flor_V (%)		9.247	0,005	1, 29

La riqueza de la comunidad de abejas no se ve afectada por las variables analizadas (Tabla 1.3). Por su parte la diversidad de la comunidad de abejas muestra una relación significativa y positiva con el *coeficiente de variación de flores en la vecindad*, y a escala local se produce una reducción de la diversidad de abejas con el aumento de la *cobertura de flores del cultivo* (Tabla 1.3). Asimismo se observan varias interacciones significativas entre la *diversidad de hábitats a nivel de vecindad* con otras variables. En primer lugar se detecta una interacción significativa entre la *diversidad de hábitats* y el *coeficiente de variación de flores* (Tabla 1.3; Fig. 1.5 a). La *diversidad de hábitats* en la vecindad muestra un efecto positivo sobre la diversidad de abejas para valores bajos o medios del *coeficiente de variación de flores*. Sin embargo, para valores elevados del *coeficiente de variación de flores*, incrementos en la *diversidad de hábitats* afectan negativamente a la diversidad de

abejas, que se reduce hasta en un 80%. La interacción significativa entre la *diversidad de hábitats* y el *ratio de cultivo de flor en la vecindad*, muestra cómo la primera influye positivamente en la diversidad de abejas cuando el *ratio de cultivos con flor en la vecindad* es bajo o tiene niveles medios (Tabla 1.3; Fig. 1.5 b). En cambio, produce disminuciones de la diversidad de la comunidad para valores superiores del *ratio de cultivos con flor*, que llega a ser de 0 ante valores de *diversidad de hábitats* de 2,5. Por último, los resultados muestran una interacción significativa entre la *diversidad de hábitats* y la *cobertura local*, revelando un efecto positivo de la *diversidad de hábitats* sobre la diversidad de abejas, el cual es progresivamente mayor para valores superiores de *cobertura local*, y negativo para una *cobertura local* del 0 % (Tabla 1.3; Fig. 1.5 c).



Las variables del estudio a nivel de vecindad y local no muestran un efecto significativo sobre la tasa de mortalidad natural de la comunidad de abejas (Tabla 1.3).

En relación con la tasa de parasitoidismo de la comunidad de abejas, la variable *diversidad de hábitats a nivel de vecindad* se revela como un factor determinante, mostrando un efecto positivo (Tabla 1.3). Además, la interacción entre el *coeficiente de variación de flores* y el *ratio de cultivos con flor en la vecindad* es significativa (Fig. 1.6). Cuando el *ratio de cultivos con flor* es menor, la tasa de parasitoidismo disminuye a medida que aumenta el *coeficiente de variación de flores* en los cultivos de la vecindad, llegando a ser de 0 para valores del *coeficiente de variación* superiores a 1,4. Por el contrario, cuando el *ratio de cultivos con flor en la vecindad* es elevado, incrementos en el *coeficiente de variación de flores* generan tasas progresivamente mayores de parasitoidismo.

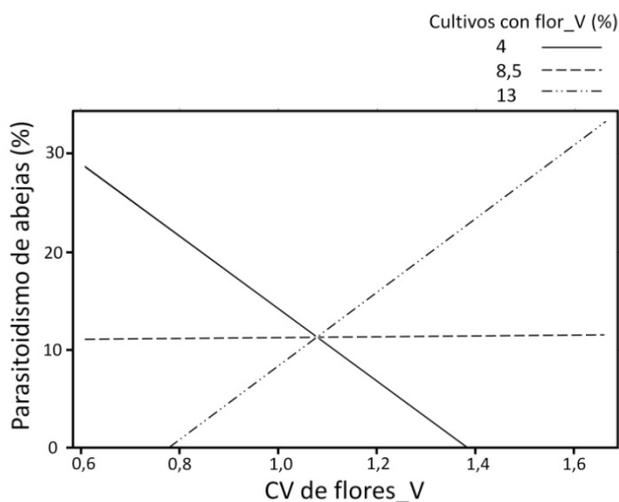


Figura 1.6. Gráfico de la interacción entre las variables *coeficiente de variación de flores* (CV de flores\_V) y *ratio de cultivos con flor en la vecindad* (Cultivos con flor\_V (%)) sobre la tasa de parasitoidismo de la comunidad de abejas. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 1.3. (Vecindad: radio de 150m).

# Discusión

## Comunidad de abejas

Numerosos estudios realizados en áreas agrícolas centran su interés en la escala paisajística y en el efecto que tienen su organización y estructura sobre la comunidad de polinizadores, analizando asimismo la influencia de la escala local en determinados cultivos predominantes (Hendrickx *et al.*, 2007; Holzschuh *et al.*, 2007; Baños Picón, 2011; Breitbach *et al.*, 2011) El presente estudio, además de las escalas paisajística y local, se complementa con una tercera escala que evalúa la importancia de los cultivos y estructuras localizadas en las inmediaciones de la parcela de cultivo seleccionada, tal y como han analizado previamente otros trabajos (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Westphal *et al.*, 2003; Jauker *et al.*, 2012; Diekötter *et al.*, 2013; Steckel *et al.*, 2014). Los resultados obtenidos muestran la importancia de las escalas más próximas a los nidos-trampa donde nidifican los individuos de la comunidad de estudio, siendo fundamental la heterogeneidad para la comunidad de abejas polinizadoras, tanto por la presencia de remanentes de hábitats seminaturales existentes en la zona como por la variedad de cultivos.

En nuestro estudio no detectamos efecto, ni directo ni interactivo, de la escala paisajística sobre los parámetros de abundancia, riqueza, diversidad o tasa de mortalidad natural de la comunidad de abejas, al analizar esta escala conjuntamente con la escala local o con la de vecindad. Esta falta de efecto es contraria a lo esperado inicialmente y a lo encontrado por otros autores, que han observado cómo una mayor presencia de hábitats seminaturales a escala de paisaje favorece la abundancia, riqueza y diversidad de esta comunidad (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Steffan-Dewenter, 2003; Tscharrntke, Klein *et al.*, 2005; Steckel *et al.*, 2014). De igual forma, otros estudios hallaron un efecto de la proporción de tierra cultivada y de la diversidad de cultivos sobre la abundancia y riqueza de abejas, tanto positivo (Klein *et al.*, 2002; Billeter *et al.*, 2008; Holzschuh *et al.*, 2013) como negativo (Connelly *et al.*, 2015). Sin embargo en otros casos, y al igual que en nuestro

estudio, no se ha detectado una relación entre la escala paisajística y los parámetros biológicos de la comunidad de abejas. Así, Winfree *et al.* (2008) no observaron relación entre la intensificación agrícola y la visita de abejas a los cultivos, y Carré *et al.* (2009) no hallaron efecto de la proporción de hábitats seminaturales sobre la abundancia o diversidad de esta comunidad.

Connelly *et al.* (2015) especifican que la comunidad de abejas está influida principalmente por escalas en torno a los 750 - 1.000 m de radio. En cambio, otros autores indican que la escala a la cual perciben el medio se encuentra a distancias menores (Gathmann & Tscharntke, 2002; Westphal *et al.*, 2003; Zurbuchen *et al.*, 2010; Breitbach *et al.*, 2011; Le Féon *et al.*, 2013). La falta de relación con la escala paisajística obtenida en este estudio podría deberse a que la comunidad de abejas es capaz de localizar los recursos necesarios en las inmediaciones de nido, y las condiciones a menor escala serían por tanto más determinantes para su persistencia en estos medios. De hecho, otros estudios han demostrado que en condiciones normales, con la posibilidad de encontrar los recursos necesarios cerca, las abejas de pequeño y mediano tamaño, como las presentes en nuestro estudio, limitan su radio de acción entre los 150 – 300 m desde el nido (Gathmann & Tscharntke, 2002; Guédot *et al.*, 2009; Zurbuchen *et al.*, 2010). Este aspecto se ve reflejado en los resultados del análisis de las escalas de vecindad y local, en los cuales se observa que la abundancia y diversidad de la comunidad de abejas se ven fuertemente determinadas por factores mediados a una menor escala (rango de 150 m de radio). Por lo tanto, la escala con la cual muestran una mayor relación es más pequeña de lo esperado inicialmente en nuestra hipótesis.

### **Abundancia de celdas de cría**

La abundancia de la comunidad de abejas se ve favorecida por una mayor variedad de recursos en los hábitats circundantes, relacionada con una mayor diversidad de hábitats, tal y como se esperaba en un principio. Esta diversidad de hábitats incluye tanto parches agrícolas como remanentes de hábitats seminaturales, que a escala de vecindad son principalmente bordes y espacios entre parcelas de cultivo. Por otro lado, cuando la diversidad de hábitats es menor, la comunidad se ve determinada por una mayor

estabilidad en cuanto a los recursos ofrecidos por los cultivos (menor coeficiente de variación de flores en la vecindad). Asimismo se ha observado una mayor producción de descendencia por parte de las abejas ante una mayor presencia de cultivos con flor en las zonas adyacentes al lugar de nidificación. La comunidad de abejas en áreas con mayor intensificación agrícola a pequeña escala, y que implica una menor diversidad de hábitats, requeriría para su establecimiento de cierta estabilidad en las prácticas agrícolas de las parcelas cultivadas, con una menor variabilidad temporal de las flores de los cultivos en la vecindad. De este modo se advierte que, tal y como se planteó en la hipótesis de partida, la descendencia se ve condicionada por la presencia de una mayor diversidad de parches que ofrezcan recursos variados y de calidad, siendo éstos preferiblemente pequeños pero distribuidos por todo el espacio agrícola y aumentando así la heterogeneidad (Williams & Kremen, 2007; Carvell *et al.*, 2011). El mantenimiento de la heterogeneidad espacial en estos medios agrícolas asegura la presencia de recursos variados, tanto naturales como cultivados, y es conocido por ser un factor esencial para el mantenimiento de comunidades abundantes de abejas (Jauker *et al.*, 2012; Batista Matos *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2013; Le Féon *et al.*, 2013; Fahrig *et al.*, 2015).

Aunque a escala de vecindad una mayor proporción de cultivos parece estar proporcionando un mayor número de recursos, se ha observado un efecto negativo de la cobertura del cultivo a escala local sobre la abundancia de abejas. Esto es contrario a lo esperado, ya que se presumía que la presencia de una mayor cobertura de flores podría favorecer a la comunidad (Ebeling *et al.*, 2008), considerando la relación positiva de determinados cultivos masivos de flores, como la colza o las habas, con ciertas abejas (Westphal *et al.*, 2003; Hanley *et al.*, 2011; Jauker *et al.*, 2012; Holzschuh *et al.*, 2013). A escala local, las parcelas de estudio que presentaron una mayor cobertura floral fueron las del cultivo de patata. Sin embargo, la flor de la patata requiere de una vibración previa que produzca la dehiscencia de las anteras, al igual que sucede con otras solanáceas como el tomate, y sólo algunas especies, no consideradas en este estudio, serían polinizadoras efectivas (Batra, 1993; Goulson, 2003).

El cultivo de huerta no mostró diferencias en cuanto a cobertura local con la alcachofa y la patata, por lo que el efecto negativo mencionado anteriormente, es opuesto

a lo esperado inicialmente. De hecho, en las huertas tradicionales se han encontrado cultivos que podrían ofrecer flor útil a las especies encontradas en los nidos-trampa, tal y como se ha visto con frutales, leguminosas y fresas, entre otros, visitadas por abejas del género *Osmia* Panzer, 1806, y otros megaquílidos (Tasei, 1976; Wilkaniec & Radajewska, 1996; Vicens & Bosch, 2000; Bosch & Kemp, 2001; Maccagnani *et al.*, 2003; Holzschuh *et al.*, 2012; Baños-Picón *et al.*, 2013). En este sentido, el efecto negativo de la cobertura del cultivo a escala local sobre la abundancia de abejas, particularmente en los cultivos de patata y huerta, podría estar más relacionado con la propia agronomía del cultivo que con la cobertura de flores en sí. Puede que otras características asociadas al cultivo (*e. g.* manejo, configuración) ejerzan un efecto negativo sobre esta comunidad, limitando su descendencia, lo que destacaría la importancia de considerar este tipo de factores en futuros trabajos para valorar su influencia en el establecimiento de comunidades de abejas.

### **Diversidad de especies**

De forma similar a lo observado para la abundancia de celdas de cría, la diversidad de la comunidad de abejas disminuye con un aumento de la cobertura del cultivo a escala local. Las comunidades de abejas que nidifican en cultivo de patata son menos abundantes, en cuanto a número total de celdas de cría establecidas, y presentan una mayor dominancia por parte de una o unas pocas especies. La especie más abundante y dominante en el estudio, *Osmia caerulescens*, es una especie habitual en este tipo de medios cultivados (Baños-Picón *et al.*, 2013; Rosas-Ramos *et al.*, 2017) y parece ser tolerante a las características particulares proporcionadas por el cultivo de patata. De hecho, diferentes estudios demuestran la adaptabilidad y tolerancia de ciertas especies al estrés provocado en los medios cultivados, pudiendo adaptarse a los recursos cambiantes en los medios agrícolas (Westphal *et al.*, 2003; Hendrickx *et al.*, 2007; Winfree, Griswold *et al.*, 2007; Carré *et al.*, 2009; Fabian *et al.*, 2013). Las abejas generalistas que son capaces de establecerse en estos paisajes más perturbados, como *O. caerulescens*, son menos sensibles a la limitación de recursos que las especialistas (Steffan-Dewenter & Schiele, 2008; Baños Picón, 2011), pudiendo ser una o unas pocas especies dominantes (Schüepp *et al.*, 2012). A pesar de la influencia de este factor local, el efecto de la cobertura de flores del

cultivo de estudio se ve mediado a escala de vecindad por la diversidad de hábitats, de manera que cuando la oferta de recursos ofrecidos por la vecindad es más diversa, una mayor cobertura local promueve una comunidad más uniforme. Por lo tanto, una mayor cobertura local sirve de atrayente para la nidificación de un mayor número de especies de abejas en zonas con una diversidad de hábitats más elevada, ya sean atraídas por el propio cultivo o por las plantas silvestres adyacentes al mismo (Hagen & Kraemer, 2010; Hanley *et al.*, 2011; Holzschuh *et al.*, 2013).

La diversidad de hábitats se muestra relacionada asimismo con la proporción de cultivos con flor en la vecindad. La diversidad de la comunidad de abejas se encuentra beneficiada por una mayor diversidad de hábitats a escala de vecindad, viéndose perjudicada por la proporción de parcelas que presentan flor. En esta situación, un mayor número de especies de abejas es capaz de asentarse en espacios cultivados, pudiendo obtener recursos de áreas más heterogéneas, que presenten remanentes de hábitats seminaturales entre las parcelas (Winfree, Williams *et al.*, 2007; Holzschuh *et al.*, 2009; Baños Picón, 2011; Molina *et al.*, 2014) que son fuente constante de colonización de los cultivos (Kohler *et al.*, 2008; Schüepp *et al.*, 2012). Una mayor heterogeneidad en el mosaico de hábitats presentes favorece la presencia de una mayor variedad de recursos, permitiendo a más especies obtener los recursos necesarios (Gathmann *et al.*, 1994; Batista Matos *et al.*, 2013). En cambio, cuando en la vecindad la diversidad de los hábitats adyacentes no es elevada, con una menor variedad de recursos de calidad, para mantener una comunidad de abejas más uniforme se precisa de un mayor aporte de recursos provenientes de las parcelas cultivadas que presentan flor, mostrando más especies adaptabilidad a estos espacios agrícolas (Westphal *et al.*, 2003; Winfree, Williams *et al.*, 2007). De hecho, se ha observado que si los espacios cultivados son estructuralmente ricos, al ofrecer una mayor densidad de flores, las comunidades de abejas pueden persistir en estos medios (Hagen & Kraemer, 2010). Del mismo modo, Gardiner *et al.* (2010) encontraron comunidades de insectos, entre ellos de abejas, más ricas y abundantes, en zonas con diversidad de cultivos destinados a la producción de biofuel, frente a las que presentaban un solo tipo de cultivo. Teniendo en cuenta que la abundancia de celdas de cría se incrementa con una mayor presencia de cultivos con flor, se puede observar una

comunidad más abundante y uniforme con una diversidad menor de los hábitats circundantes y con una mayor proporción de cultivos que ofrezcan flor. Esto muestra la importancia de un espacio agrícola heterogéneo, donde las zonas cultivadas presentan una oferta suficiente de recursos para mantener una comunidad diversa y abundante (Gathmann *et al.*, 1994; Kremen, 2008; Jauker *et al.*, 2012; Fahrig *et al.*, 2015).

Por otro lado, se observa un efecto interactivo a escala de vecindad entre la diversidad de hábitats y la variabilidad de flores de los cultivos. Aunque, a diferencia de lo que sucede con la abundancia de celdas de cría, la diversidad de abejas se incrementa ante una mayor variabilidad en los recursos ofrecidos por los cultivos cuando la diversidad de hábitats es baja. Una mayor variabilidad temporal implica una mayor frecuencia de manejo de las parcelas cultivadas, de las cuales podrían beneficiarse al presentar flor (Bosch & Kemp, 2001; Bosch *et al.*, 2006; Holzschuh *et al.*, 2012). Por tanto, la variabilidad temporal de cultivos estaría generando una mayor alteración en el medio, que no se traduciría en el establecimiento de un gran número de celdas de cría sino en un mayor número de especies, que dispondrían de recursos variados en espacio y tiempo (Vasseur *et al.*, 2013). En el caso de que, a escala de vecindad, la diversidad de hábitats sea baja y haya una mayor estabilidad temporal de los recursos, la comunidad observada es abundante, aunque dominan una o unas pocas especies. En el presente estudio, la especie dominante *O. caerulescens*, es una abeja generalista que parece ser capaz de adaptarse a este medio agrícola y prosperar, al aprovechar los recursos presentes (Carré *et al.*, 2009; Baños Picón, 2011; Fabian *et al.*, 2013), gracias a la estabilidad estructural del medio y a pesar de tener una menor diversidad de hábitats (menor variedad de recursos por parte de cultivos y de bordes). De hecho, esta especie es generalista en cuanto a la toma de polen (Tasei, 1976), y se ha observado como potencial polinizador de algunos cultivos, como el trébol y la alfalfa (Purves *et al.*, 1998), con lo cual podría establecerse en medios agrícolas con bajo nivel de perturbación, desplazando a otras especies (Steffan-Dewenter & Schiele, 2008; Schüepp *et al.*, 2011).

Los resultados obtenidos indicarían que la comunidad de abejas precisa de una mayor diversidad de hábitats en la vecindad, que ofrezca una variedad, en espacio y tiempo, de recursos de mayor calidad para mantener una comunidad abundante y

uniforme y que, ante la falta de un hábitat diverso, se beneficiaría de una mayor variabilidad en la oferta de recursos agrícolas, así como de una mayor proporción de cultivos que presenten flor en la vecindad. Se observa, por tanto, la importancia de la existencia de una alta diversidad de hábitats, además de la utilidad de los cultivos cuando estos son pequeños y variados y aumentan la heterogeneidad (Kremen, 2008; González-Estébanez *et al.*, 2011), con una oferta de recursos amplia en el espacio y el tiempo (Vasseur *et al.*, 2013), así como de los espacios naturales que se encuentran entre estos cultivos (Le Féon *et al.*, 2013), ofreciendo recursos suficientes al menos para la existencia de una mayor diversidad de abejas (Fahrig *et al.*, 2015). De manera similar a lo que otros autores indican, nuestros resultados señalan que, aunque los remanentes de hábitats seminaturales y bordes entre parcelas ofrezcan recursos, los específicos asociados a los agroecosistemas podrían beneficiar a ciertas especies más raras o particulares (Batista Matos *et al.*, 2013). Así, la heterogeneidad encontrada a una escala menor se mostró determinante para promover una comunidad de abejas abundante y diversa (Klein *et al.*, 2002; Carré *et al.*, 2009; Batista Matos *et al.*, 2013).

### **Riqueza de especies**

La riqueza de especies sólo se ve afectada por el tipo de cultivo al analizar la escala local junto a la paisajística, y no muestra relación con otros factores en el estudio de las escalas paisajística y de vecindad, o de vecindad y local juntas. En otros estudios la riqueza de la comunidad de abejas sí que se ha visto afectada por escalas de nivel superior al local, observándose que la mayor diversidad y cantidad de hábitats adecuados o seminaturales incrementaban tanto la abundancia como la riqueza de la comunidad de abejas y de otros artrópodos (Molina *et al.*, 2014; Steckel *et al.*, 2014). Por otra parte, diversos estudios sí han mostrado, al igual que el nuestro, la influencia a escala local o la falta de relación con escalas paisajísticas (Winfrey *et al.*, 2008; Breitbach *et al.*, 2011). La composición de la comunidad es más rica cuando los nidos se encuentran en cultivos de patata, aunque la diferencia con el cultivo de huerta tradicional es marginal. Este resultado es contrario a lo esperado inicialmente, acerca de que el policultivo de huerta tradicional favorecería la presencia de comunidades de abejas más ricas, frente a los monocultivos de patata y

alcachofa. Existen estudios que atribuyen a una pequeña escala espacial los efectos sobre la riqueza de especies de abejas (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Dauber *et al.*, 2003), y es conocido que esta comunidad puede responder de manera más importante a características específicas locales en vez de a las de mayor escala (Breitbach *et al.*, 2011). Asimismo, Flick *et al.* (2012) encontraron a escalas menores una relación con la riqueza de mariposas en zonas agrícolas, al disponer estos insectos de una suficiente heterogeneidad de parches que ofrecían los recursos necesarios. Atendiendo a esto, puede que el beneficio para la comunidad al encontrarse en cultivos de patata se deba, como se ha mencionado con anterioridad, a otros factores no relacionadas con la producción de flor del propio cultivo (la cual no se ha observado siendo visitada por este tipo de abejas), sino con las características agronómicas asociadas a él, como por ejemplo la estructura de la planta o los bordes de vegetación silvestre que generan. Además, no se ha observado relación entre la cobertura de flores del cultivo a escala local y la riqueza de especies de abejas. De hecho, Holzschuh *et al.* (2013) comprobaron en su estudio que a pesar de que el cultivo no ofrezca los recursos necesarios o de que la abeja no aprovisione el nido al 100 % con el polen del cultivo, la relación de las plantas silvestres con éste puede proporcionar el alimento necesario para las abejas presentes.

### **Tasa de mortalidad natural**

La proporción de celdas aparecidas muertas de manera natural, sólo se ve afectada por el tipo de cultivo local en el que se situaron los nidos-trampa al analizarla junto con la escala paisajística, y no muestra relación con el resto de escalas al analizar conjuntamente el paisaje con la vecindad, ni la vecindad con otro parámetro local. Así la tasa de mortalidad natural encontrada es mayor en los cultivos de alcachofa frente a los de huerta tradicional, no mostrando el cultivo de patata diferencias significativas con los otros dos cultivos de estudio. El correcto desarrollo de las celdas de cría puede verse afectado por enfermedades o ataques fallidos de parasitoides (Danks, 1971; Gathmann *et al.*, 1994), o por productos químicos aplicados en los campos de cultivo (Jin *et al.*, 2015; Sgolastra *et al.*, 2015; Wood & Goulson, 2017). Teniendo en cuenta que la tasa de mortalidad registrada (de entre 11,60 y 15,16 %) no fue muy elevada según lo considerado como normal por Bosch & Kemp (2001)

o lo encontrado por otros autores, para los cuales se situaba en torno al 10 % (Gathmann *et al.*, 1994; Tesoriero *et al.*, 2003; Gradish *et al.*, 2010), el valor más alto registrado en el cultivo de alcachofa podría estar relacionado con el propio manejo del mismo (*e. g.* tratamientos, recolección, eliminación de pies de planta) o con características particulares de la planta (*e. g.* supera el metro de altura, no se recolecta la flor cuando se ha desarrollado), que podrían favorecer la acumulación de tóxicos sobre las mismas. Se ha demostrado que el uso de productos químicos en zonas agrícolas puede tener efectos negativos sobre las comunidades de abejas silvestres (Tesoriero *et al.*, 2003; Thompson, 2003; Arena & Sgolastra, 2014; Sgolastra *et al.*, 2015), tanto directos (efectos letales o subletales sobre los adultos o larvas), como indirectos (comportamientos erráticos o abandono de los nidos por parte de las hembras) (Ladurner *et al.*, 2005; Biddinger *et al.*, 2013; Sandrock *et al.*, 2014; Artz & Pitts-Singer, 2015). Aunque no se llevó a cabo un seguimiento de los tratamientos aplicados en cada parcela, sí hubo constancia del uso de productos químicos en todas ellas, por lo que no puede descartarse un efecto de los mismos. Por ello sería recomendable llevar a cabo estudios más detallados sobre el efecto de los tratamientos de las parcelas cultivadas sobre las comunidades de polinizadores naturales.

## **Comunidad de enemigos naturales**

Los enemigos naturales pertenecen al nivel trófico superior, viéndose condicionada su actividad por factores correspondientes a escalas espaciales superiores (paisaje y vecindad), mientras que no se ve modulada por la abundancia o riqueza de la comunidad que atacan. Muestran dependencia de una mayor complejidad estructural y diversidad de hábitats, que facilite su dispersión y la localización de los diversos recursos que precisan (*i. e.* refugio, alimento y hospedadores). Además, requieren de cierta estabilidad, con menos prácticas agrícolas o, en caso de que éstas sean abundantes, de la oferta de flores de los cultivos circundantes.

La tasa de parasitoidismo refleja la actividad de los enemigos naturales sobre la comunidad de abejas de nidos-trampa a través de diversas estrategias, ya que en el estudio se han registrado ataques tanto de organismos cleptoparásitos (*Sapyga quinquepunctata*

(Fabricius, 1781), *Stelis* sp. Panzer, 1806), como de parasitoides (*Melittobia acasta* (Walker, 1839), *Monodontomerus obscurus* Westwood, 1833) y de depredadores (Diptera, Coleoptera). En algunos estudios se ha observado una relación de la actividad de los enemigos naturales con determinadas variables biológicas de su hospedador (e. g. abundancia de celdas de hospedador, diversidad de la comunidad hospedadora), además de con variables ambientales (e. g. diversidad de plantas, cobertura de flores, diversidad de hábitats en el paisaje, complejidad paisajística) (Steffan-Dewenter, 2003; Albrecht *et al.*, 2007; Baños Picón, 2011; Ebeling *et al.*, 2012; Fabian *et al.*, 2013; Steckel *et al.*, 2014). En este estudio no se observa influencia ni de la abundancia de celdas ni de la riqueza de especies de la comunidad hospedadora sobre la actividad de los antagonistas, al igual que observaron Jauker *et al.* (2012) con *Osmia bicornis* (Linnaeus, 1758) y sus antagonistas. Por otro lado, existen otros trabajos que muestran una gran variabilidad en las relaciones entre hospedador y enemigo natural, pudiendo darse diversas situaciones, desde ausencia de relación entre ambos niveles tróficos hasta una relación tanto directa como inversa de ambos componentes (Rosenheim, 1996; Steffan-Dewenter & Schiele, 2008). Esto es debido a que no es posible aplicar un patrón general para explicar la relación entre estos dos niveles tróficos, ya que dependerá de las distintas estrategias de forrajeo de los enemigos naturales y las de defensa de los hospedadores, de modo que la agregación de nidos de hospedadores puede ampliar la disponibilidad de celdas a atacar, o asimismo, limitar la actuación de los enemigos naturales por una mayor defensa de los hospedadores potenciales (Rosenheim, 1990).

Los enemigos naturales registrados, al igual que la principal especie de abeja hospedadora (*O. caerulea*), son generalistas (*M. acasta*, *S. quinquepunctata*, coleópteros, dípteros) y son capaces de adaptarse a diferentes hospedadores que puedan encontrar, tal y como observaron Güler & Kodan (2010) con *M. acasta* y diversas especies del género *Osmia* en frutales. Debido a su carácter generalista, se ven afectados por escalas mayores del paisaje a diferencia de las especies especialistas, que suelen ver limitada su actividad a escalas menores que sus hospedadores, dada su menor capacidad de dispersión por una menor tolerancia a las perturbaciones y a la fragmentación del hábitat (Tscharrntke, Klein *et al.*, 2005). La tasa de parasitoidismo se encuentra claramente determinada por

escalas mayores que las que afectan a la comunidad de abejas hospedadoras, apreciándose un efecto desde la escala local, a través del tipo de cultivo, hasta la escala paisajística. Mientras que para la comunidad hospedadora, los factores que determinan sus parámetros biológicos están limitados a escalas de menor rango que la paisajística (*i. e.* vecindad y local). Así se advierte que, al igual que observaron (Steckel *et al.*, 2014), cuanto mayor sea el nivel trófico, mayor es la escala espacial a la que se ve afectada la actividad de los antagonistas.

### **Estudio a escalas paisajística y local**

A escala paisajística, los parasitoides aumentan su actividad en paisajes complejos, los cuales muestran una mayor diversidad de hábitats, una mayor proporción de hábitats seminaturales y una menor proporción de hábitats cultivados. Esto concuerda con lo esperado inicialmente y se encuentra respaldado por otros estudios que han observado un mayor beneficio de paisajes complejos (Bianchi *et al.*, 2006), con mayor diversidad de hábitats (Steffan-Dewenter, 2003), con más hábitats seminaturales o forestales (Tylianakis *et al.*, 2004; Boccaccio & Petacchi, 2009; Fabian *et al.*, 2013), viéndose perjudicados por una mayor distancia a estos hábitats (Tscharncke *et al.*, 1998; Schüepp *et al.*, 2011) y por una mayor proporción de área cultivada (Thies & Tscharncke, 1999; Thies *et al.*, 2003). En estos paisajes complejos los enemigos naturales obtienen una mayor cantidad de recursos alimenticios, así como zonas refugio donde hibernar (Boccaccio & Petacchi, 2009; Geiger *et al.*, 2009), desde las cuales migran a las zonas cultivadas para poder localizar a sus hospedadores en la matriz agrícola (Steckel *et al.*, 2014). Asimismo, los remanentes seminaturales, más abundantes en paisajes complejos, permiten un desplazamiento más efectivo en la localización de los nidos de las abejas hospedadoras a través del medio agrícola, sirviendo de refugio y conectores entre diferentes hábitats, siendo estos hábitats más estables que la matriz agrícola (Molina *et al.*, 2014). Además del efecto del tipo de paisaje, la tasa de parasitoidismo se ve regulada a escala local por el tipo de cultivo en el que se localiza el nido-trampa. Se registra una mayor actividad de los parasitoides cuando los nidos-trampa están localizados en las parcelas de huerta tradicional y en las de alcachofa, al encontrarse en un paisaje complejo. Contrariamente a lo esperado

inicialmente, no hay diferencias entre el monocultivo de alcachofa y el policultivo, mientras que en el cultivo de patata se registran valores más reducidos y sin diferencias según el paisaje en el que se localicen, además de ser similares a los de los otros dos cultivos, al encontrarse en paisajes simples. Este menor valor de la tasa de parasitoidismo en parcelas de cultivo de patata, independientemente del paisaje en el que se sitúen los nidos-trampa, podría venir determinado por características agronómicas particulares del cultivo de patata (*e. g.* densidad de flores y plantas, riego, manejo), que limitan la actividad de los parasitoides incluso en paisajes que se muestran más beneficiosos. Por ejemplo, la alta cobertura local que presenta este cultivo, que no ofrece recursos como néctar accesible para la alimentación de los adultos (Johns & Keen, 1986), podría influir negativamente sobre la comunidad de enemigos naturales, viéndose reflejado este efecto de un monocultivo con gran abundancia de flores sobre la actividad parasitaria (Jauker *et al.*, 2012). Asimismo podría ser que las perturbaciones asociadas al cultivo de patata condicione la dinámica local de la comunidad de enemigos naturales debido a efectos directos (*e. g.* labranza de la tierra, uso de pesticidas) o indirectos (*e. g.* cambios en las condiciones ambientales locales, rotación de cultivos) de las prácticas agrícolas, pudiendo afectar a su actividad en la localización de nidos de hospedadores o en la capacidad de refugiarse en los bordes asociados a dicho cultivo (Vasseur *et al.*, 2013).

### **Estudio a escalas paisajística y de vecindad**

Al considerar las escalas paisajística y de vecindad, la proporción de cultivos sin flor que se encuentran en la vecindad (*i. e.* cultivo sin flor, abandonadas, aradas) muestra un efecto altamente negativo sobre la actividad de los enemigos naturales, incluso cuando se sitúan en paisajes complejos que, a priori, resultan beneficiosos para esta comunidad, tal y como se esperaba inicialmente. Estas parcelas de cultivo no presentan flores que pudieran constituir tanto una fuente de néctar para los enemigos naturales como de fuente de recursos para los posibles hospedadores (Jauker *et al.*, 2012; Molina *et al.*, 2014). Además, dichas parcelas pueden estar siendo tratadas mediante prácticas agrícolas que sean perjudiciales para esta comunidad como el segado o arado (Thorbeck & Bilde, 2004; Vasseur *et al.*, 2013). Por tanto, ante condiciones en la vecindad poco favorables, a los antagonistas

presentes en estos paisajes agrícolas, les resultaría más complicado desplazarse y obtener los recursos necesarios para reproducirse y alcanzar las celdas de sus hospedadores. Además, la proporción de cultivos sin flor en la vecindad está relacionada con la variabilidad de flores en los cultivos adyacentes, de modo que a más parcelas de cultivos sin flor encontramos una mayor variabilidad y una mayor actividad agrícola, que podrían ser perjudiciales a escala de vecindad para los enemigos naturales (Vasseur *et al.*, 2013). Igualmente, esta variable ambiental está negativamente relacionada con la diversidad de hábitats y la proporción de hábitats seminaturales a escala de vecindad, que sí pueden resultar beneficiosos por aportar recursos y refugio (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002). De este modo, la actividad de los enemigos naturales se ve condicionada por una mayor proporción de cultivos sin flor en la vecindad de los nidos-trampa, estando asociada a una mayor actividad de las prácticas agrícolas, así como a una menor diversidad de hábitats a esta escala. Esto implica un ambiente menos propicio para desarrollar su actividad parasitaria dada la menor cantidad y calidad de recursos disponibles, al igual que una menor cantidad de hábitats que permitan el desplazamiento entre parches o el refugio. Por otro lado, el paisaje muestra la relación antes observada sobre la comunidad de enemigos naturales, cuando la proporción de cultivos sin flor en la vecindad es menos elevada, siendo el porcentaje de parasitoidismo mayor en paisajes complejos.

### **Estudio a escalas de vecindad y local**

En el estudio a las escalas de vecindad y local, sólo se observa un efecto significativo de variables a escala de vecindad. Tal y como se esperaba, se advierte un beneficio de la diversidad de hábitats a esta escala, factor que incluye tanto cultivos como bordes y remanentes de hábitats seminaturales. La variedad de cultivos a escala de vecindad, que conlleva una mayor variedad de prácticas agrícolas, se asocia a una mayor heterogeneidad que puede aportar diferentes recursos a lo largo del tiempo, como hospedadores o fuentes de alimento (Steffan-Dewenter, 2003; Vasseur *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2014; Fahrig *et al.*, 2015). El beneficio de la diversidad de hábitats incluye asimismo una situación ventajosa para estos organismos, a través de una mayor abundancia de remanentes de hábitats seminaturales y bordes (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Bianchi *et*

*al.*, 2006), los cuales ofrecen un hábitat más estable que las áreas cultivadas que, además de recursos y hospedadores alternativos, pueden servir de refugio y como conectores entre diferentes hábitats (Tylianakis *et al.*, 2004; Boccaccio & Petacchi, 2009; Baños Picón, 2011; Molina *et al.*, 2014; Steckel *et al.*, 2014), tales como los hábitats cultivados y áreas seminaturales de mayor tamaño (Fabian *et al.*, 2013). La importancia de los bordes como reservorio de enemigos naturales es patente sobre todo en aquellas especies especialistas, ya que aquellas generalistas podrían no estar tan influenciadas por la conectividad debido a su capacidad de adaptación (Steffan-Dewenter & Schiele, 2008), con lo que éstas especies polífagas se beneficiarían de la mayor heterogeneidad asociada a la diversidad de hábitats.

Por último se observa un efecto interactivo entre la proporción de cultivos con flor y la variabilidad en la oferta de flores de los mismos en la vecindad. Una mayor variabilidad temporal en los recursos ofrecidos por los cultivos implica asimismo una mayor actividad agrícola, como la rotación de cultivos que lleva asociada ciertas acciones que pueden resultar en la reducción de la actividad de los enemigos naturales. Esta disminución de la tasa de parasitoidismo puede ser debida tanto a perturbaciones que afecten directamente a los organismos de la comunidad, como indirectamente por medio de la reducción de recursos u hospedadores (Thorbek & Bilde, 2004; Boccaccio & Petacchi, 2009). Ante una situación de mayor variabilidad de flores en los cultivos, y por lo tanto de una mayor perturbación, la actividad de los enemigos naturales se ve favorecida por una mayor presencia de cultivos que ofertan flor. Las prácticas agrícolas dentro de los límites de una parcela de cultivo pueden asimismo afectar al desarrollo o reducir la presencia de plantas silvestres asociadas a los bordes de cultivos, los cuales son fuente importante de recursos y refugio (Bianchi *et al.*, 2006; Geiger *et al.*, 2009; Molina *et al.*, 2014). Algunos autores han observado un aumento en la actividad de los enemigos naturales al encontrarse en áreas cultivadas o cerca de cultivos que ofrecen flor, como la colza, a pesar de que la oferta de recursos se limite a un breve periodo de tiempo (Jauker *et al.*, 2012; Molina *et al.*, 2014). Por ello, una mayor oferta de recursos por parte de los cultivos podría compensar a los enemigos naturales, ya sea directa o indirectamente, a través de la cantidad de alimento y recursos que puede ofrecer un cultivo tanto para ellos como para sus hospedadores (Hanley *et al.*, 2011; Holzschuh *et al.*, 2011; Steckel *et al.*, 2014), los cuales se ven

beneficiados por una mayor cantidad de cultivos con flor en la vecindad, como ya se ha mencionado anteriormente.

Por otro lado, ante una menor perturbación y por lo tanto, una mayor estabilidad estructural en los cultivos en la vecindad, la actividad de los enemigos naturales se ve beneficiada por una menor proporción de cultivos con flor. Tal y como se ha indicado con antelación, una mayor actuación sobre las parcelas de cultivo mediante prácticas agrícolas diversas pueden comprometer la viabilidad de las plantas silvestres en los bordes y estructuras adyacentes a los cultivos. De modo que una mayor estabilidad en la oferta de flores en los cultivos adyacentes, con menos intervención por parte del agricultor mediante prácticas agrícolas, podría ofrecer estructuras naturales asociadas a las parcelas más estables en el tiempo y, por lo tanto, más beneficiosas para actuar como reservorio de enemigos naturales (Geiger *et al.*, 2009; Molina *et al.*, 2014), así como para ofrecer recursos y refugio (Steckel *et al.*, 2014). En esta situación, con menos prácticas agrícolas que propician unos remanentes de hábitats seminaturales y bordes de más calidad, las prácticas particulares asociadas a los cultivos que presentan flor perjudica a los enemigos naturales, como por ejemplo con la dispersión de productos químicos (Beduschi *et al.*, 2015). Este efecto contradictorio encontrado con respecto a la influencia de la proporción de cultivos con flor podría deberse a factores propios de cada cultivo, independientemente de a qué se dedique cada parcela, ya que un mismo cultivo puede tener efectos diferentes sobre la comunidad de enemigos naturales debido a las diferentes técnicas y manejos escogidos por cada agricultor. De este modo, un mismo cultivo está condicionado por la toma de decisiones de cada propietario, divergiendo entre sí debido al uso de diferentes productos químicos o la variedad de herramientas y técnicas escogidas (Vasseur *et al.*, 2013). Sería por tanto fundamental concretar las diferencias específicas de las distintas parcelas de cultivo, para desenmascarar los factores que generan variabilidad en el efecto de cada cultivo sobre la comunidad de abejas de nidos-trampa.

## **Conclusión**

La comunidad de abejas de nidos-trampa está afectada principalmente por las escalas de vecindad y local, inmediatas al lugar de nidificación. Los individuos son capaces

de localizar los recursos necesarios en las proximidades, no habiéndose detectado una influencia de la escala paisajística.

La abundancia de celdas de cría producidas por las abejas está determinada por una mayor diversidad espacial de los parches alrededor del nido y por una mayor proporción de cultivos que ofrezcan flor, ambos factores a escala de vecindad, reflejándose la importancia tanto de los recursos naturales como de los procedentes de los cultivos. Además, la descendencia se ve favorecida por una estabilidad en la oferta de flores por parte de los cultivos de la vecindad, la cual se relaciona con un menor número de perturbaciones. La no existencia de perturbaciones continuas o su reducción beneficiarían a la comunidad de abejas en la producción de mayores descendencias.

Asimismo se ha comprobado que la comunidad es más uniforme ante una mayor diversidad de hábitats en la vecindad y una mayor cobertura del cultivo local donde se sitúan los nidos-trampa, viéndose asociada la mayor cobertura ofrecida por cultivos de patata, y en parte por cultivos de huerta tradicional, con una mayor variedad de hábitats. En el caso de que la vecindad no muestre dicha heterogeneidad de hábitats, la comunidad es más diversa ante una mayor cantidad de cultivos que presenten flor y una mayor variabilidad en la oferta de flores de las parcelas circundantes. De esta forma, la comunidad muestra cierta adaptabilidad a los espacios cultivados, los cuales ofrecen recursos asociados a unos cultivos que van cambiando a lo largo del tiempo, y a pesar de las perturbaciones asociadas a las prácticas agrícolas realizadas durante el periodo de cultivo. Por lo tanto, para el mantenimiento de una comunidad abundante y diversa, se precisa de una vecindad más heterogénea, con variedad de parches que incluyan hábitats seminaturales y parcelas de cultivo variadas, y de una mayor proporción de cultivos con flor, reflejándose la importancia de los recursos tanto naturales como de las zonas cultivadas en una zona próxima a la de establecimiento de los nidos.

La riqueza de abejas no se ve afectada por cambios en las características paisajísticas o de vecindad, aunque sí está determinada por el cultivo en el cual nidifican, siendo superior en el monocultivo de patata frente al de alcachofa.

Por otro lado, los cultivos de alcachofa y patata registran mayores tasas de mortalidad natural, que no está condicionada por otros factores locales o de vecindad, ni

por la escala paisajística. De este modo y al igual que sucede con la riqueza de especies, la mortalidad natural se ve determinada por factores particulares de un determinado cultivo.

Las áreas agrícolas precisan de cierta heterogeneidad estructural, tanto a escala de paisaje como a escala de vecindad, observándose el beneficio de los remanentes de hábitats seminaturales y de los márgenes en las proximidades de los cultivos, para sostener una comunidad de enemigos naturales, ofreciendo refugio y recursos, así como la posibilidad de encontrar diversos hospedadores. Asimismo se ven condicionados por las prácticas agrícolas en los campos de cultivo y la disponibilidad de cultivos que presenten flor, aumentando su actividad o con estabilidad en las perturbaciones asociadas al manejo agrícola, o con una mayor proporción de cultivos en flor. A diferencia de sus hospedadores, los cuales se ven afectados por escalas menores del paisaje (vecindad y local), los enemigos naturales están condicionados por la complejidad paisajística, además de que responden de manera diferentes a las variables medidas a escala de vecindad, con lo que no se muestra un efecto directo de la comunidad de hospedadores sobre la actividad de los enemigos naturales, así como indirecto de las variables medidas a través de los parámetros biológicos de sus hospedadores.



# **BLOQUE I**

## **Estudio 2**

---



## Resumen

En la cuenca del río Ebro se mantiene una región agrícola mediterránea con mezcla de cultivos y espacios seminaturales en equilibrio, donde existe un gradiente entre zonas más tradicionales, con mayor diversidad de cultivos y más remanentes de hábitats seminaturales, y zonas de mayor intensificación, donde la concentración parcelaria ha reducido la heterogeneidad agrícola a escalas intermedia y local.

En este estudio se analizan las comunidades de avispas nidificantes en cavidades aéreas, evaluando el efecto de diferentes variables bióticas y abióticas medidas a múltiples escalas (paisaje, vecindad y local) sobre sus parámetros biológicos de abundancia, diversidad, riqueza y tasas de mortalidad natural y de parasitoidismo, mediante el establecimiento de nidos-trampa en 3 cultivos mediterráneos (patata, alcachofa y huerta tradicional) y en combinación con dos grados de complejidad paisajística.

Los parámetros de abundancia, diversidad y riqueza de la comunidad de avispas se ven favorecidos en paisajes simples y en cultivos de huerta tradicional, no encontrándose modulado el efecto del paisaje por el cultivo local donde están situados los nidos-trampa.

La comunidad de avispas se beneficia de una mayor estabilidad en las prácticas agrícolas, medida a través de la variación en la oferta de flores. Además, la abundancia de celdas de cría de la descendencia está condicionada por la proporción de cultivos con flor en la vecindad, incrementándose la diversidad con una mayor diversidad de hábitats en la vecindad y mayores coberturas de flores en el cultivo local.

La tasa de mortalidad natural de las avispas se ve condicionada por diversos factores, aumentando su valor al reducirse la diversidad de hábitats en la vecindad y con mayor cobertura de flores del cultivo local; asimismo, se encuentra influida por la interacción entre variabilidad de flores y la proporción de cultivos con flor en la vecindad, mostrándose así afectada por las prácticas.

La actividad de los enemigos naturales no muestra relación de densidad-dependencia con la comunidad hospedadora y además se encuentra afectada por todas las escalas espaciales estudiadas. El efecto de las variables a escala de vecindad se ve condicionado por el tipo de paisaje en el que se sitúan, incrementando su actividad en paisajes simples con las prácticas agrícolas de los cultivos circundantes, mientras que en paisajes complejos, esta actividad aumentaría con una menor proporción de cultivos sin flor. A escala de vecindad, la tasa de parasitoidismo se incrementa ante una mayor diversidad de hábitats y menor variabilidad de flores en los cultivos, aunque si las prácticas agrícolas y la variabilidad aumentan, puede beneficiarse de una mayor cantidad de cultivos con flor en la vecindad. Asimismo, estos cultivos con flor promueven la actividad de los enemigos naturales mientras que la cobertura de flores del cultivo local muestra un efecto negativo sobre la misma.

## Objetivos e hipótesis

En el presente estudio el objetivo general es evaluar el efecto de la composición de los paisajes agrícolas sobre la comunidad de las avispas nidificantes en cavidades aéreas y la actividad de sus enemigos naturales, a través del análisis a 3 escalas espaciales. De esta forma se pretende comprobar la influencia de la complejidad paisajística, atendiendo a los espacios seminaturales presentes en el paisaje así como al área cultivada, junto con el efecto a escalas menores (de vecindad y local) de la oferta de recursos por parte de los cultivos circundantes así como de los cultivos seleccionados para la colocación de los nidos-trampa, que representan dos sistemas de cultivo (dos monocultivos y un policultivo).

Para ello se establecen las siguientes hipótesis concretas:

1- Los valores de abundancia, diversidad y riqueza de la comunidad de avispas, así como su tasa de mortalidad natural, se ven afectados de manera diferente, en función de la escala por las diversas variables explicativas de estudio.

2- Los parámetros biológicos de la comunidad de avispas se benefician por un paisaje más complejo y con una menor intensificación agrícola, modulándose el efecto de estos factores a escala local por los cultivos de huerta tradicional, que favorecen a las avispas.

3- La abundancia de celdas de cría, la diversidad y la riqueza se ven favorecidas, así como la tasa de mortalidad, reducida, por una mayor complejidad paisajística y por una menor proporción de cultivos que no ofrezcan recursos como flores en la vecindad.

4- La comunidad de avispas se beneficia, a escalas de vecindad y local, de una mayor diversidad de hábitats, así como de una mayor oferta de flores por parte de los cultivos y de una menor actividad agrícola asociada a una mayor variabilidad en las parcelas de cultivo.

5- La comunidad de avispas ejerce un efecto directo sobre la comunidad de sus enemigos naturales, condicionando su actividad y mostrando una estructura *bottom-up*.

6- La comunidad de enemigos naturales ve condicionada su actividad por la intensificación agrícola a diversas escalas, incrementándose con una mayor complejidad paisajística y con una mayor diversidad de hábitats a escala de vecindad, y viéndose favorecida por una menor actividad agrícola.

# Resultados

## Estructura de la comunidad

Del total de las 3.312 estaquillas dispuestas en los 36 nidos trampa, 162 (4,89%) fueron ocupadas por avispas, con 642 celdas de cría, de las cuales emergieron 386 adultos. Se registraron 8 especies diferentes, todas pertenecientes a géneros distintos (Apéndice I). Un total de 57 celdas (8,88 %) fueron atacadas por enemigos naturales y 93 celdas de cría (14,49 %) aparecieron muertas en el momento de su apertura.

## Escalas paisajística y local

La abundancia de celdas de cría de la comunidad de avispas muestra una fuerte relación con el grado de *complejidad paisajística*, siendo muy superior en paisajes simples (Tabla 2.1; Fig. 2.1 a). Del mismo modo, presenta una relación significativa con el *tipo de cultivo*, triplicándose el número de celdas en el cultivo de huerta en relación con los de alcachofa o patata (Fig. 2.1 b).

Tabla 2.1. Estudio a escalas paisajística (radio de 600 m) y local. Modelos lineales de efectos mixtos (LME) del efecto de las variables *complejidad paisajística* (complejo (C) y simple (S)), *tipo de cultivo* (patata (P), alcachofa (A) y huerta tradicional (H)) y su interacción sobre la abundancia (celdas de cría), diversidad (índice de Simpson  $1-\lambda'$ ), riqueza de especies, tasa de mortalidad natural (%) y tasa de parasitoidismo (%) de la comunidad de avispas. Se indica el sentido del efecto de las variables independientes sobre la dependiente.

VARIABLES	Valor	F	p	g.l.
<b>ESCALAS PAISAJÍSTICA Y LOCAL</b>				
<i>Abundancia</i>				
Complejidad paisajística	S > C	53.876	0,002	1, 4
Tipo de cultivo	H > P = A	6.058	0,019	2, 10
<i>Diversidad</i>				
Complejidad paisajística	S > C	24.764	0,008	1, 4
Tipo de cultivo	A = H > P	6.845	0,013	2, 10
<i>Riqueza de especies</i>				
Complejidad paisajística	S > C	24.900	0,008	1, 4
Tipo de cultivo	H > P = A	5.821	0,021	2, 10
<i>Mortalidad natural (%)</i>				
Ninguna				
<i>Parasitoidismo (%)</i>				
Ninguna				

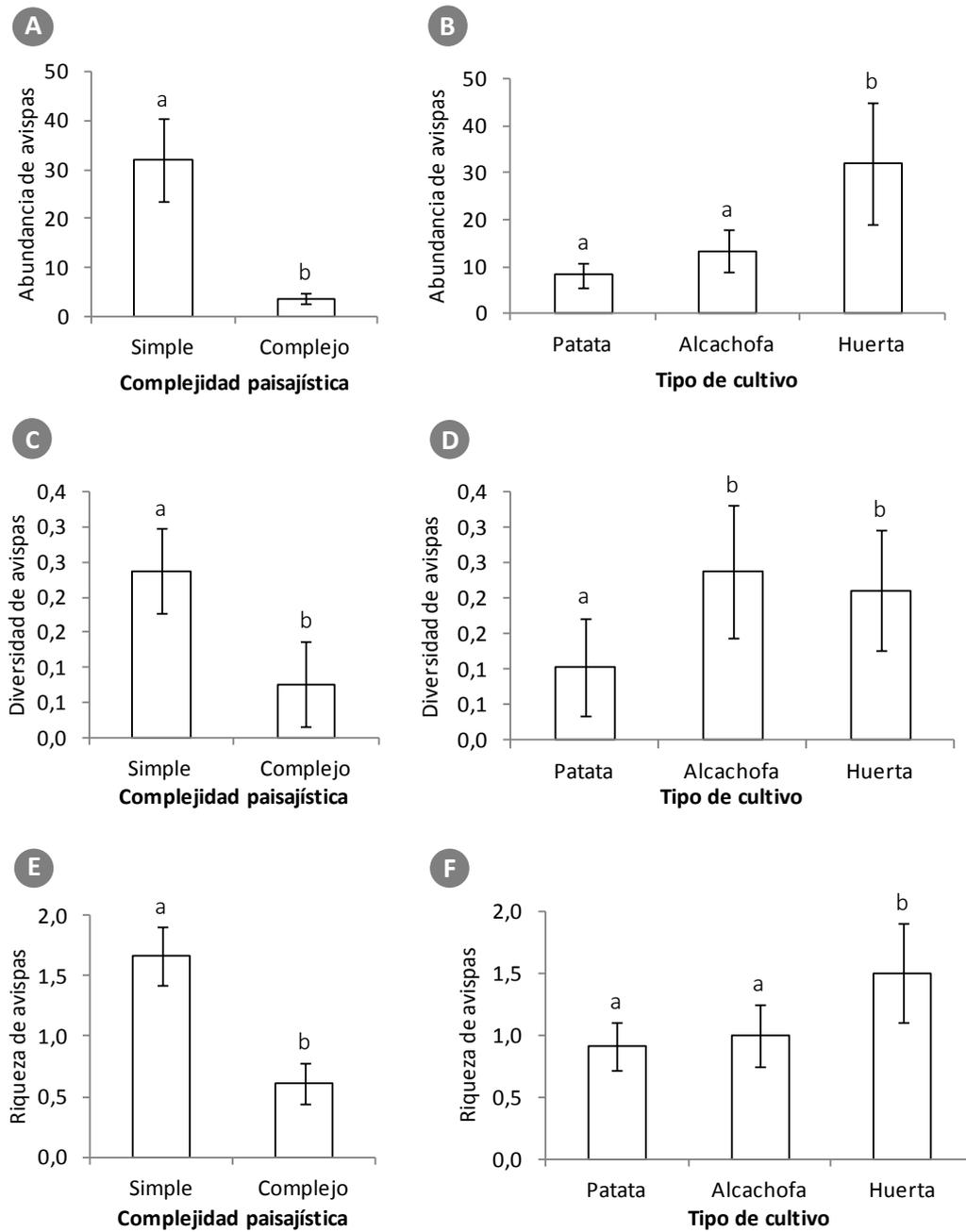


Figura 2.1. Efectos de la *complejidad paisajística* (simple, complejo; radio de 600 m) y el *tipo de cultivo local* (patata, alcachofa, huerta) sobre: (A, B) la abundancia de celdas de cría, (C, D) la diversidad (índice de Simpson  $1-\lambda'$ ) y (E, F) la riqueza de la comunidad de avispas. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ). Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 2.1.

La *complejidad paisajística* afecta también significativamente a la diversidad de esta comunidad, siendo del orden de cuatro veces superior en los paisajes más simples (Fig. 2.1 c). El *tipo de cultivo* a nivel local también es un factor, observándose una menor diversidad de avispas en cultivos de patata, casi la mitad de la encontrada en cultivos de alcachofa y huerta (Fig. 2.1 d).

Asimismo la riqueza de especies viene determinada por la *complejidad paisajística*, siendo más alta en paisajes simples (Tabla 2.1; Fig. 2.1 e), y por el *tipo de cultivo*, encontrándose valores más elevados en cultivos de huerta tradicional frente a los hallados en los cultivos de patata y alcachofa (Fig. 2.1 f).

Las tasas de mortalidad natural y parasitoidismo de esta comunidad no muestran una relación significativa con ninguna de las variables incluidas en el estudio de las escalas paisajística y local (Tabla 2.1).

### Escalas paisajística y de vecindad

Al analizar el efecto de las variables de estudio a escalas paisajística y de vecindad, se detecta una interacción significativa entre las variables *complejidad paisajística* y *ratio de cultivos sin flor en la vecindad* en su efecto sobre la tasa de parasitoidismo (Tabla 2.2). En paisajes simples, incrementos en el *ratio de cultivos sin flor en la vecindad* generan mayores tasas de parasitoidismo, de modo que con un aumento del 30 % en la proporción de cultivos sin flor en la vecindad, la tasa de parasitoidismo de avispas se ve multiplicada por 6 (Fig. 2.2). Por el contrario, en paisajes complejos, el efecto de un aumento en el *ratio de cultivos sin flor* sobre la tasa de parasitoidismo es el contrario, reduciendo el valor de esta última hasta llegar a 0 para *ratios de cultivos sin flor en la vecindad* superiores al 80 %.

Tabla 2.2. Estudio a escalas paisajística (radio de 600 m) y de vecindad (V; radio de 150 m). Modelos lineales de efectos mixtos (LME) del efecto de las variables *complejidad paisajística*, *ratio de cultivos sin flor a nivel de vecindad* (Cultivos sin flor\_V (%)) y su interacción sobre la tasa de parasitoidismo (%) de avispas. Se indica el sentido del efecto de las variables independientes sobre la dependiente (Complejidad paisajística: complejo (C) y simple (S); + / -).

VARIABLES	Valor	F	p	g.l.
<b>ESCALAS PAISAJÍSTICA Y DE VECINDAD</b>				
<i>Parasitoidismo de avispas (%)</i>				
Complejidad paisajística		0,004	0,954	1, 4
Cultivos sin flor_V (%)		0,338	0,575	1, 9
Complejidad paisajística × Cultivos sin flor_V (%)		7.388	0,024	1, 9

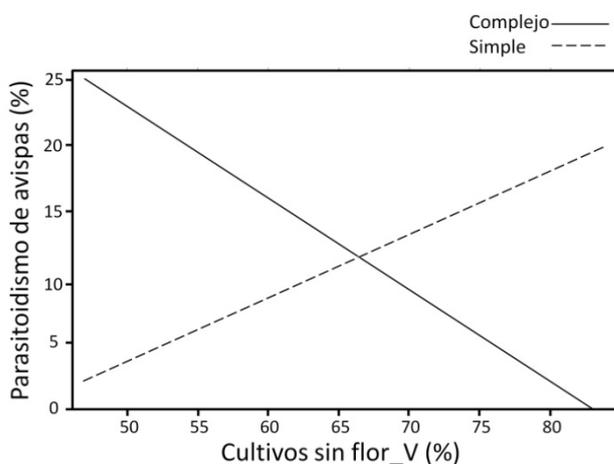


Figura 2.2. Gráfico de la interacción entre las variables *complejidad paisajística* y *ratio de cultivos sin flor en la vecindad* (Cultivos sin flor\_V (%)) sobre la tasa de parasitoidismo de la comunidad de avispas. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 2.2. (Paisajes simples, línea discontinua; Paisajes complejos, línea continua). (Paisaje: radio de 600m. Vecindad: radio de 150 m).

### Escalas de vecindad y local

En el estudio de las escalas de vecindad y local se observa una interacción significativa entre el *coeficiente de variación de flores a nivel de vecindad* y el *ratio de cultivos con flor* en sus efectos sobre la abundancia (Tabla 2.3; Fig. 2.3). A niveles medios y altos de *ratio de cultivos con flor en la vecindad*, incrementos en el *coeficiente de variación de flores* reducen la abundancia de avispas, siendo el efecto negativo más marcado cuanto más elevada es la proporción de cultivos con flor. Por el contrario, cuando el porcentaje de *cultivos con flor* es más bajo, el efecto del *coeficiente de variación de flores* sobre la abundancia es positivo.

La *diversidad de hábitats* y el *coeficiente de variación de flores en la vecindad* tienen una influencia fuertemente significativa sobre la diversidad de la comunidad de avispas, que disminuye con el incremento del *coeficiente de variación de flores* (Tabla 2.3; Fig. 2.4 a). La diversidad de avispas, mayor para valores altos de *diversidad de hábitats*, toma un valor de 0 cuando el *coeficiente de variación de flores* supera el 1,35.

Tabla 2.3. Estudio a escalas de vecindad (V; 150 m) y local. Modelos lineales de efectos mixtos (LME) del efecto de las variables *diversidad de hábitats* (Diversidad de hábitats\_V), *coeficiente de variación de flores* (CV de flores\_V), *ratio de cultivos con flor* (Cultivos con flor\_V (%)), y *cobertura de flores en el cultivo local* (Cobertura local) y sus respectivas interacciones sobre la abundancia (celdas de cría), diversidad (índice de Simpson  $1-\lambda'$ ), riqueza de especies, tasa de mortalidad natural (%) y tasa de parasitoidismo (%) de la comunidad de avispas. Se indica el sentido del efecto de las variables independientes sobre la dependiente (+ / -).

VARIABLES	Valor	F	p	g.l.
<b>ESCALAS DE VECINDAD Y LOCAL</b>				
<i>Abundancia</i>				
CV de flores_V		0,780	0,384	1, 30
Cultivos con flor_V (%)		0,480	0,494	1, 30
CV de flores_V × Cultivos con flor_V (%)		5.774	0,023	1, 30
<i>Diversidad</i>				
Diversidad de hábitats_V	+	58.268	<0,001	1, 18
CV de flores_V	+	269.158	<0,001	1, 18
Cobertura local		3.312	0,085	1, 18
Diversidad de hábitats_V × CV de flores_V		17.357	0,001	1, 18
CV de flores_V × Cobertura local		15.254	0,001	1, 18
<i>Riqueza de especies</i>				
CV de flores_V	-	4.881	0,034	1, 32
<i>Mortalidad natural (%)</i>				
Diversidad de hábitats_V	+	28.457	<0,001	1, 17
CV de flores_V		0,083	0,777	1, 17
Cultivos con flor_V (%)		1.536	0,232	1, 17
Cobertura local	+	11.298	0,004	1, 17
Diversidad de hábitats_V × Cobertura local		9.967	0,006	1, 17
CV de flores_V × Cultivos con flor_V (%)		19.280	<0,001	1, 17
<i>Parasitoidismo (%)</i>				
Diversidad de hábitats_V	+	66.464	<0,001	1, 16
CV de flores_V	-	8.655	0,010	1, 16
Cultivos con flor_V (%)	-	34.823	<0,001	1, 16
Cobertura local		2.249	0,153	1, 16
Diversidad de hábitats_V × Cultivos con flor_V (%)		91.566	<0,001	1, 16
CV de flores_V × Cultivos con flor_V (%)		60.850	<0,001	1, 16
Cultivos con flor_V (%) × Cobertura local		5.015	0,040	1, 16

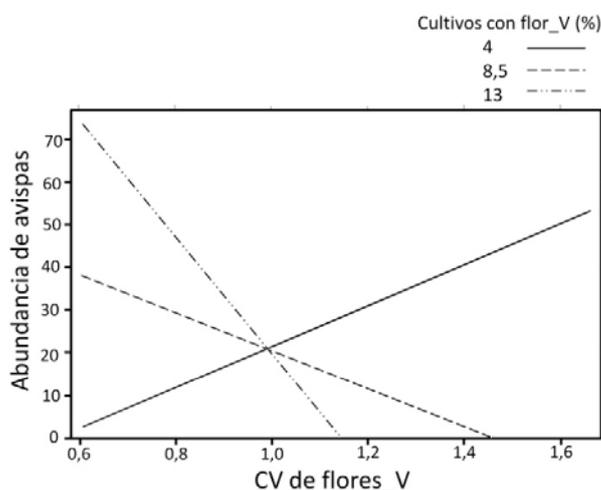


Figura 2.3. Gráfico de la interacción entre las variables *coeficiente de variación de flores* (CV de flores\_V) y *ratio de cultivos con flor en la vecindad* (Cultivos con flor\_V (%)) sobre la abundancia de celdas de cría de la comunidad de avispas. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 2.3. (Vecindad: radio de 150 m).

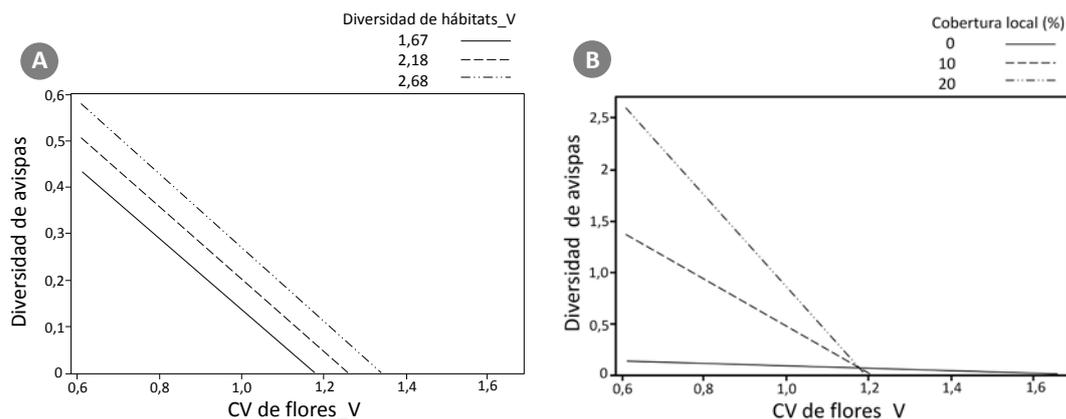


Figura 2.4. Gráficos de las interacciones entre las variables: (A) coeficiente de variación de flores en la vecindad (CV de flores\_V) y diversidad de hábitats (Diversidad de hábitats\_V) y (B) coeficiente de variación de flores en la vecindad y cobertura de flores local (Cobertura local (%)), sobre la diversidad (índice de Simpson  $1-\lambda'$ ) de la comunidad de avispas. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 2.3. (Vecindad: radio de 150 m).

Asimismo, existe una interacción significativa entre el *coeficiente de variación* y la *cobertura de flores a nivel local* en su efecto sobre la diversidad de avispas (Fig. 2.4 b). El efecto del *coeficiente de variación de flores* sobre la diversidad de avispas es siempre negativo, aunque produce una disminución más drástica cuanto mayor es la *cobertura del cultivo local*; para valores muy bajos de *cobertura local*, los valores de diversidad de avispas registrados son prácticamente nulos.

La riqueza de especies de la comunidad de avispas muestra una relación negativa con el *coeficiente de variación de flores en la vecindad* (Tabla 2.3; Fig. 2.5).

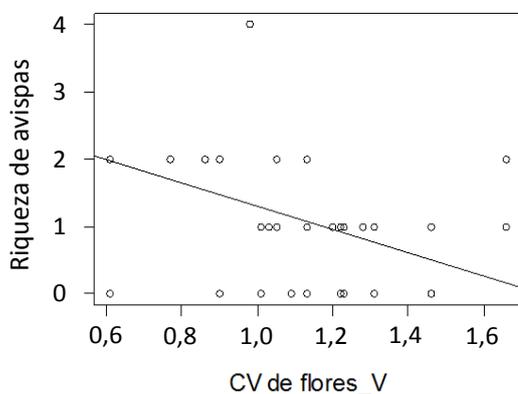


Figura 2.5. Efecto de la variable *coeficiente de variación de flores en la vecindad* (CV de flores\_V) sobre la riqueza de la comunidad de avispas. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 2.3. (Vecindad: radio de 150 m).

La tasa de mortalidad natural de la comunidad de avispas se ve afectada por la *diversidad de hábitats a nivel de vecindad* y por la *cobertura de flores del cultivo a nivel local*, observándose una interacción significativa entre estas dos variables (Tabla 2.3; Fig. 2.6 a). El aumento en la *diversidad de hábitats* produce reducciones en la tasa de mortalidad, más pronunciadas a medida que se incrementa la *cobertura local*. Así, la tasa de mortalidad registrada es del 100 % ante una elevada *cobertura local* y baja *diversidad de hábitats*, y no disminuye hasta que esta *diversidad de hábitats* no alcanza valores de entre 2 y 2,2, llegando a ser del 0 % con valores del 2,5. En cambio, a medida que se reduce la *cobertura local* se estabiliza la muerte natural en torno al 10-15 %. La mortalidad también se ve afectada por la interacción entre las variables *coeficiente de variación de flores* y *ratio de cultivos con flor* (Fig. 2.6 b). La tasa de mortalidad está positivamente relacionada con el *coeficiente de variación de flores en la vecindad* cuando la proporción de cultivos con flor es menor, llegando a pasar del 0 al 60 % con un aumento de un punto del *coeficiente de variación de flores*. Por el contrario, el incremento del *coeficiente de variación* cuando el *ratio de cultivos con flor* es más elevado afecta negativamente a la tasa de mortalidad, registrándose una ausencia de mortalidad para valores del *coeficiente de variación de flores* del 1,4.

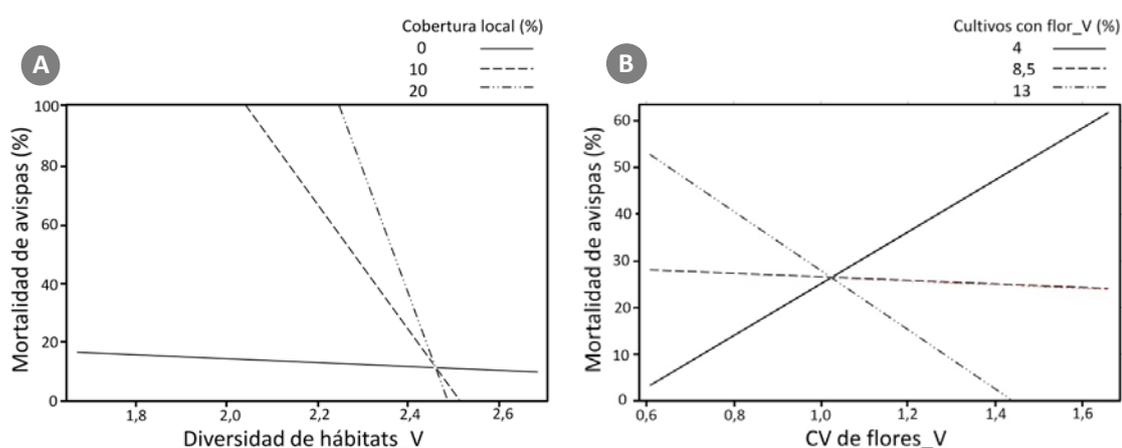


Figura 2.6. Gráficos de las interacciones entre las variables: (A) *diversidad de hábitats en la vecindad* (Diversidad de hábitats\_V) y *cobertura de flores local* (Cobertura de flores (%)) y (B) *coeficiente de variación de flores* (CV de flores\_V) y *ratio de cultivos con flor en la vecindad* (Cultivos con flor\_V (%)), sobre la tasa de mortalidad natural de la comunidad de avispas. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 2.3. (Vecindad: radio de 150 m).

La tasa de parasitoidismo de la comunidad de avispas está fuertemente influenciada por la *diversidad de hábitats*, el *coeficiente de variación de flores* de los cultivos y el *ratio de cultivos con flor en la vecindad* (Tabla 2.3). El *ratio de cultivos con flor* y la *diversidad de hábitats* forman parte de una interacción significativa, en la cual se observa un fuerte efecto negativo del aumento del *ratio de cultivos con flor* sobre la tasa de parasitoidismo a valores elevados de *diversidad de hábitats* (Fig. 2.7 a). Del mismo modo se observa que cuando la *diversidad de hábitats* es baja o media, el efecto del incremento de la proporción de cultivos con flor es positivo, llegando a una tasa de parasitoidismo similar para cualquier valor de *diversidad de hábitats* a un elevado *ratio de cultivos con flor*. La interacción significativa entre el *ratio de cultivos con flor* y el *coeficiente de variación de flores*, ambas a escala de vecindad, muestra un efecto negativo del *ratio de cultivos con flor* cuando el *coeficiente de variación de flores* es bajo, llegando a 0 con valores del *Ratio de cultivos con flor* de 9 (Fig. 2.7 b). Por el contrario, con valores medios y altos del *coeficiente de variación de flores*, la tasa de parasitoidismo se ve positivamente influida con el aumento del *ratio de cultivos con flor*, siendo este aumento más pronunciado cuanto mayor sea el *coeficiente de variación de flores*. Por último, se observa una interacción significativa entre el *ratio de cultivos con flor en la vecindad* y la *cobertura de flores del cultivo local* (Fig. 2.7 c). La tasa de parasitoidismo, mayor para valores bajos de *cobertura local*, se ve positivamente afectada por el aumento del *ratio de cultivos con flor en la vecindad*, siendo además este incremento superior para los valores más bajos de la *cobertura local*.

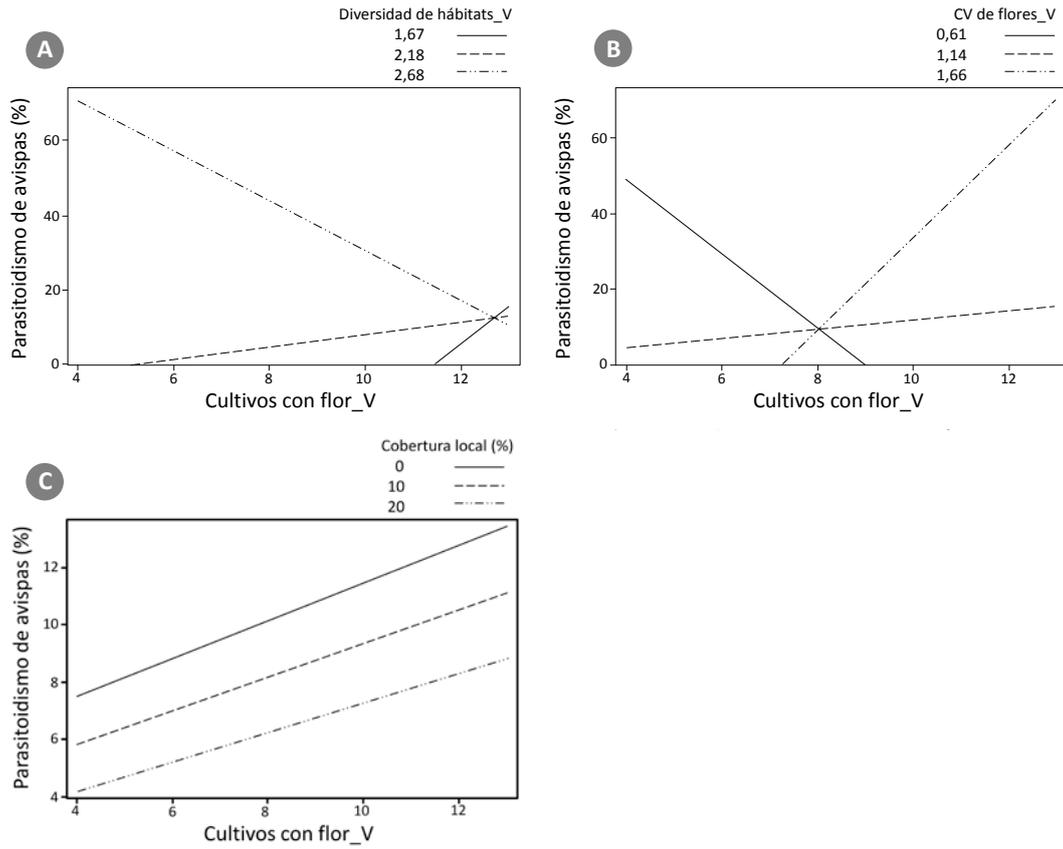


Figura 2.7. Gráficos de las interacciones entre las variables: (A) *ratio de cultivos con flor en la vecindad* (Cultivos con flor\_V (%)) y *diversidad de hábitats* (Diversidad de hábitats\_V), (B) *ratio de cultivos con flor en la vecindad* y *coeficiente de variación de flores* (CV de flores\_V) y (C) *ratio de cultivos con flor en la vecindad* y *cobertura de flores local* (Cobertura local (%)), sobre la tasa de parasitoidismo de la comunidad de avispas. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 2.3. (Vecindad: radio de 150 m).

## Discusión

### **Comunidad de avispas**

La comunidad de avispas constituye uno de los elementos potencialmente beneficiosos en paisajes agrícolas, dado que abastecen sus nidos con presas, entre las cuales pueden encontrarse diversas plagas para los cultivos (Tscharrntke *et al.*, 2007; Holzschuh *et al.*, 2009). Para comprender el efecto que tienen sobre las mismas el espacio cultivado y las diferentes estructuras presentes en las zonas agrícolas, se han medido las respuestas a diversas escalas, tal y como han realizado otros autores (Steffan-Dewenter, 2002; Coudrain *et al.*, 2013; Steckel *et al.*, 2014). Tras analizar el efecto de 3 escalas (*i. e.* paisaje, vecindad y local) se ha encontrado que las escalas menores están condicionadas entre sí, mientras que a escala paisajística no existe un efecto interescalar, siendo fundamental una mayor diversidad de hábitats y mayor estabilidad en las prácticas agrícolas a menor escala, viéndose favorecidas en paisajes simples.

### **Estudio a escalas paisajística y local**

El efecto del paisaje sobre la abundancia de celdas de cría, riqueza y diversidad de especies es independiente del que ejerce el cultivo a escala local. Este resultado, aunque es similar al encontrado por otros autores (Holzschuh *et al.*, 2010; Schüepp *et al.*, 2011; Steckel *et al.*, 2014), que tampoco observaron un efecto interescalar, solo paisajístico, es contrario al efecto interescalar esperado y que se había observado en otros estudios, donde el efecto local de los cultivos orgánicos compensa la pérdida de hábitats no cultivados en paisajes agrícolas homogéneos (Holzschuh *et al.*, 2007; Rundlöf *et al.*, 2008). A escala de paisaje, tanto la abundancia de celdas de cría, como la diversidad y la riqueza, se ven beneficiadas por un paisaje más simple (*i. e.* mayor proporción de cultivos y menor de hábitats seminaturales, y menor diversidad de hábitats). Este resultado es contrario a la hipótesis de partida que planteaba que, al igual que sucede en otros estudios, la comunidad

de avispas se beneficiaría de una mayor presencia y cercanía a hábitats seminaturales y forestales en zonas agrícolas de donde obtener alimento, y se vería perjudicada por una mayor intensificación agrícola de paisajes más simples (Steffan-Dewenter, 2002; Baños Picón, 2011; Schüepp *et al.*, 2011; Ebeling *et al.*, 2012; Batista Matos *et al.*, 2013; Diekötter *et al.*, 2013; Fabian *et al.*, 2013; Steckel *et al.*, 2014). Pero por otro lado, concuerda con lo encontrado en otros estudios, como el de Coudrain *et al.* (2013), que observaron que una disminución de hábitats forestales y leñosos en el paisaje favorecía los valores de abundancia de *Trypoxylon figulus* (Linnaeus, 1758) porque permitiría localizar más presas en espacios abiertos, considerando que las presas son arañas, que pueden ser comunes en paisajes agrícolas abiertos (Bogya *et al.*, 1999); o como Klein *et al.* (2002), que observaron que los euménidos se beneficiaban de una mayor intensificación agrícola debido probablemente a una mayor disponibilidad de presas, ya que ciertas orugas son más abundantes en zonas agrícolas. Asimismo algunos estudios revelan que determinados grupos pueden beneficiarse de una intensificación en paisajes agrícolas, como observaron Fabian *et al.* (2013), que comprobaron que, aunque la mayoría de las especies de avispas nidificantes en nidos-trampa estudiadas se beneficiaban de las masas forestales, la abundancia de los euménidos que cazan herbívoros se redujo al aumentar la heterogeneidad paisajística y, en cambio, aumentó con el porcentaje de cultivos. Quizás en nuestro estudio, donde la principal familia es la de los euménidos y la especie más abundante *T. figulus*, paisajes más intensificados, con mayor superficie cubierta de campos de cultivo, ofrezcan una mayor disponibilidad de presas.

La comunidad de avispas de los nidos-trampa de este estudio está principalmente formada por euménidos (especies principales *Euodynerus posticus* (Herrich-Schäffer, 1841) y *Stenodynerus vergesi* (Giordani Soika, 1961)) y *T. figulus* (especifforme). Los euménidos son avispas que capturan larvas de orugas, perteneciendo las presas más abundantes de las especies principales a la familia Pyralidae, aunque los datos recogidos sobre la dieta de diversos euménidos podrían no ser representativos de la dieta, posiblemente variada, de estas especies (O'Neill, 2001). *Trypoxylon figulus* no se restringe a un solo tipo de presa, a pesar de que en ocasiones pueda existir cierta especialización trófica dentro de esta especie y del género (Coville & Griswold, 1983; Coudrain *et al.*, 2013), por lo que se

considera un género bastante oportunista (Medler, 1967; Asís *et al.*, 1994; Buschini *et al.*, 2010). Dentro de la dieta de *T. figulus*, según Danks (1971), se incluyen principalmente arañas de la familia Argiopidae y, según Hamm & Richards (1930), del género *Araneus* Clerk, 1758, aunque probablemente puedan depredar sobre cualquier araña de patas cortas, rolliza y pequeña, como presa para abastecer los nidos, de modo que sea más determinante la forma y tamaño que la especialización en un determinado género. Por tanto, las principales especies que componen la comunidad de avispas probablemente son generalistas en cuanto a la captura de presas para sus crías y, por lo tanto, podrían adaptarse con facilidad a zonas agrícolas (Schüepp *et al.*, 2011). Esta adaptación de un mayor número de especies a los hábitats más alterados de los paisajes simples podría facilitar la obtención de recursos, produciendo una descendencia abundante, manteniendo así en las áreas agrícolas una comunidad de avispas diversa. De hecho, las presas que capturan principalmente las especies de la comunidad de avispas estudiada son artrópodos comunes en zonas agrícolas abiertas (*i. e.* lepidópteros y arañas) (Klein *et al.*, 2002; Coudrain *et al.*, 2013). La proporción de hábitats seminaturales presentes en los paisajes simples podría ser suficiente para albergar espacios de refugio, en línea con lo establecido por (Carvalho *et al.*, 2011), que encontraron que las visitas por parte de diversos polinizadores, entre ellos avispas, a los cultivos, se mantenían estables con un mínimo de un 8 % de hábitats naturales. Debe considerarse que en este estudio desarrollaron su estudio en parcelas de cultivo mucho más grandes que las contempladas en el nuestro (50 - 180 ha), y tomando áreas de estudio mayores (2 km de radio), con lo que en nuestro paisaje, con zonas seminaturales más próximas y parcelas de cultivo más pequeñas ( $0,73 \pm 0,11$  ha), el beneficio de una mayor heterogeneidad que aumente la variedad de recursos dentro del área de forrajeo (Benton *et al.*, 2003; Tscharntke, Klein *et al.*, 2005; Kremen, 2008) podría ser mayor que el observado por Carvalho *et al.* (2011). De este modo, las áreas cultivadas dentro del paisaje ofrecerían hábitats adicionales que aumentarían la heterogeneidad de recursos disponibles (Schüepp *et al.*, 2012) tales como las presas, que podrían estar asociadas a zonas más intensificadas (Batista Matos *et al.*, 2013). Teniendo en cuenta que los requerimientos para esta comunidad son presas para sus crías, néctar para alimentarse los adultos y zonas de nidificación (Osborne *et al.*, 1999), si en estas zonas agrícolas las avispas consiguen presas y alimento suficiente, ya que persisten en paisajes

simples y están adaptadas a la intensificación agrícola, el único factor limitante para incrementar sus poblaciones, serían los lugares de nidificación (Sobek *et al.*, 2009; Holzschuh *et al.*, 2010). Mediante el establecimiento de nidos-trampa como los empleados en nuestro estudio, se podría incrementar la disponibilidad de recursos para nidificar y aumentar su presencia (Gathmann & Tschardtke, 1997).

A escala local se observó que el cultivo de huerta tradicional favorece a la comunidad de avispas, tanto en la abundancia de celdas de cría, como en la riqueza de especies y la diversidad. Los estudios realizados para analizar los efectos a escala local de los diferentes tipos de cultivo sobre las comunidades de avispas no son muy abundantes y la mayoría se centra en el efecto ejercido por los hábitats seminaturales y el aislamiento hasta dichos parches (Steffan-Dewenter, 2002). Entre los estudios centrados en el cultivo local, y a diferencia de lo obtenido en el nuestro, Baños Picón (2011) no encontró diferencias en cuanto al efecto del cultivo donde se situaron los nidos-trampa. En las parcelas de huerta tradicional, la mezcla de cultivos en un mismo lugar ofrece una gran variedad tanto espacial como temporal, que pueden ofrecer recursos de mayor calidad, pudiendo así aumentar la heterogeneidad agrícola a una escala pequeña, y beneficiando a esta comunidad (Kremen, 2008). De hecho, entre las plantas cultivadas pueden encontrarse algunas que pueden visitar los adultos, tales como *Daucus carota* L. (Apiaceae), que es visitada por avispas (Wood *et al.*, 2015). Asimismo pueden aumentar los recursos a través de la disponibilidad de presas, que podrían también verse favorecidas por esta mayor heterogeneidad agrícola. Diversas especies de orugas pueden desarrollarse en cultivos (Klein *et al.*, 2002), como por ejemplo las larvas de polillas de la familia Tortricidae en manzanos (Harris, 1994; Steffan-dewenter & Leschke, 2003), de forma que podrían servir de fuente de alimento para la descendencia de las diferentes especies de euménidos halladas en este estudio. Del mismo modo, pueden establecerse arañas de varios tipos, así como ortópteros, sobre todo si pueden apoyarse en estructuras naturales asociadas a las parcelas agrícolas, que servirían de alimento a las crías de las otras dos avispas encontradas con diferente estrategia de forrajeo, *T. figulus* e *Isodontia mexicana* (Saussure, 1867) (Bugg & Waddington, 1994; Schmidt & Tschardtke, 2005; Coudrain *et al.*, 2013). Además, los frutales asociados normalmente a las huertas tradicionales son elementos perennes en la

parcela, que pueden ofrecer tanto refugio como recursos fijos (Sobek *et al.*, 2009). Conjuntamente con el beneficio de la huerta tradicional sobre los valores de la diversidad de avispa, se observa un efecto equivalente de la parcela de alcachofa, lo cual contradice lo esperado inicialmente de que un monocultivo pudiera beneficiar a algún parámetro biológico de la comunidad de estudio. Así que, aunque la descendencia no sea muy abundante y represente a pocas especies, es igual de uniforme que la encontrada en cultivos de huerta tradicional. Podría ser que, aunque no provea de tantos recursos como las huertas tradicionales para generar una descendencia abundante, sea suficiente para mantener una comunidad uniforme, debido a la oferta de néctar en la gran flor de esta planta, ya que los agricultores pueden dejar desarrollar esta inflorescencia, además de diversas presas, ya que en estos cultivos se pueden encontrar orugas de diferentes especies de lepidópteros (Collet & Pérennec, 2009; Pérennec & Collet, 2009; Larraín *et al.*, 2012).

### **Estudio a escalas de vecindad y local**

A escala de vecindad, la abundancia de celdas de cría se ve condicionada por una interacción entre la variabilidad temporal de flores de los cultivos y la proporción de cultivos con flor. Ante una mayor variabilidad en la oferta de flores de cultivos, una menor proporción de éstos en la vecindad favorece la producción de descendencia. Esta mayor variabilidad en la presencia de flores, es el reflejo de una mayor perturbación asociada a una eliminación y posterior sustitución de unos cultivos por otros y a las prácticas agrícolas relacionadas con estas actuaciones y con el mantenimiento de los cultivos presentes (*e. g.* control de malas hierbas, uso de productos químicos, eliminación de cubiertas vegetales), y por lo tanto, de una mayor actividad agrícola. Dado que las perturbaciones en el medio agrícola pueden ocasionar efectos negativos directos e indirectos sobre la comunidad de estudio (Vasseur *et al.*, 2013), la menor presencia de hábitats cultivados y con flor podría favorecer la búsqueda de recursos en una mayor cantidad de hábitats en la vecindad. Quizás la mayor variabilidad temporal, cuando las parcelas que presentan flor son más escasas, muestran una vecindad a través de la cual les es más sencillo desplazarse, por ejemplo a través de bordes o parcelas que en ciertos momentos no están siendo tratadas, mostrando la importancia de la disposición de fragmentos adecuados que faciliten la

dispersión (Landis *et al.*, 2000; Tschardtke *et al.*, 2002a, 2002b), como lo son las bandas herbáceas entre cultivos (Holzschuh *et al.*, 2009; Baños Picón, 2011). Mientras que en condiciones de mayor estabilidad en la oferta de flores de los cultivos, la abundancia de celdas de cría se ve incrementada cuando la proporción de cultivos con flor en la vecindad es mayor. De este modo, una menor alteración en el medio agrícola a lo largo del periodo de cría de las avispas, junto con una mayor cantidad de cultivos que presenten flor en la vecindad, incrementaría la disponibilidad de recursos en el medio, tales como presas en cultivos para abastecer los nidos (Klein *et al.*, 2002; Kruess & Tschardtke, 2002; Thorbek & Bilde, 2004; Batista Matos *et al.*, 2013).

En relación con la diversidad de la comunidad de avispas se observan dos efectos interactivos, siendo fundamental su relación negativa con el coeficiente de variación de flores en la vecindad, que se ve modulado a niveles bajos por la diversidad de hábitats en la vecindad y por la cobertura de flores a escala local. La comunidad de avispas es más uniforme con una mayor estabilidad en la oferta de flores de los cultivos adyacentes, además de ante la presencia de una mayor diversidad de hábitats en la vecindad, tal y como se esperaba, ya que los impactos a escalas pequeñas se verían mitigados por heterogeneidad a dichas escalas (Steckel *et al.*, 2014). La estabilidad del medio asociada a un menor número de prácticas agrícolas, podría favorecer la oferta de presas tanto en los cultivos y en las plantas naturales asociadas a éstos, como en los bordes (Klein *et al.*, 2002; Prieto-Benítez & Méndez, 2011; Batista Matos *et al.*, 2013; Vasseur *et al.*, 2013). Por otro lado, la mayor diversidad de hábitats implica una mayor disponibilidad de espacios que ofrezcan recursos de mayor calidad, tanto de cultivos como de hábitats seminaturales que aumentan la heterogeneidad de parches (Gathmann *et al.*, 1994; Tschardtke *et al.*, 1998; Ebeling *et al.*, 2012; Molina *et al.*, 2014). Esta mayor heterogeneidad de parches ofrece zonas de refugio (*e. g.* hábitats seminaturales, parches, hábitats perennes), tanto para las avispas como para sus presas potenciales, los cuales se presentan principalmente en los remanentes seminaturales (Maelfait & De Keer, 1990; Schmidt & Tschardtke, 2005; Tschardtke, Rand *et al.*, 2005; Hendrickx *et al.*, 2007; Sackett *et al.*, 2009).

Al mismo tiempo, con una mayor estabilidad en la oferta de las flores provenientes de los cultivos (*i. e.* menos prácticas agrícolas), se observa un marcado efecto de la

cobertura de flores a escala local, obteniéndose una mayor diversidad de avispas con mayores coberturas en el cultivo local. Por otro lado, la cobertura local no condiciona la diversidad de especies de avispas ante un mayor número de prácticas agrícolas, estando la comunidad dominada por una o unas pocas especies. De este modo, las condiciones más favorables para el establecimiento de una comunidad más diversa son, por una parte, menos perturbaciones asociadas a una menor cantidad de prácticas agrícolas, y por otra, una mayor cobertura de flores en el cultivo local, lo cual coincide con lo esperado inicialmente. Algunos autores han observado, como en nuestro caso, un efecto positivo de las áreas agrícolas cuando se incrementa la heterogeneidad del hábitat (Kremen, 2008), sin muchas perturbaciones ya que éstas podrían reducir la biodiversidad a pesar del aumento de heterogeneidad (Schüepp *et al.*, 2012). La incidencia de las perturbaciones agrícolas puede afectar tanto al establecimiento de los nidos por parte de diferentes especies que no las toleren (Vasseur *et al.*, 2013), como a las potenciales presas que se asientan en campos de cultivo o en hábitats circundantes (*e. g.* disminución de arañas, áfidos y otras presas por agricultura) (Thorbek & Bilde, 2004; Thorbek *et al.*, 2004; Schmidt & Tschardtke, 2005; Prieto-Benítez & Méndez, 2011). Además, las flores del cultivo local podrían servir de atrayente para una mayor abundancia y diversidad de presas potenciales para abastecer los nidos construidos por las avispas, aunque no se ha podido determinar este efecto y sería preciso un estudio específico para concretar el origen del efecto beneficioso, ya que estudios como el de Diekötter *et al.* (2013), no mostraron un beneficio derivado del cultivo de flores masivas de colza, sino de los hábitats seminaturales.

La riqueza de especies disminuye con una mayor variabilidad temporal de flores de los cultivos a lo largo del periodo de estudio (*i. e.* mayor actividad agrícola) y una mayor actividad en relación a las prácticas agrícolas podría generar cambios en las condiciones ambientales y provocar alteraciones en la distribución espacio-temporal de los recursos (Thorbek & Bilde, 2004; Vasseur *et al.*, 2013). De hecho (Steckel *et al.*, 2014) observaron cómo en zonas de pastos, mayores perturbaciones a escala local reducían tanto la abundancia como la riqueza de especies, por la creación de condiciones locales desfavorables. Adicionalmente, según Batista Matos *et al.* (2013), estados avanzados de la vegetación de hábitats cultivados benefician el asentamiento de un mayor número de

especies y de más especies raras, aunque observaron algunas especies de avispas capaces de adaptarse a espacios agrícolas más intensificados. Podría ser que, dentro del efecto negativo que la antropización ejerce sobre la riqueza de especies de avispas, una mayor estabilidad favoreciese el desarrollo de comunidades más ricas debido a la localización de presas relacionadas con los cultivos y con una menor perturbación de márgenes y bordes entre cultivos por una menor práctica agrícola, donde tanto las avispas como sus presas soportan las perturbaciones asociadas a la labranza (Schmidt & Tschardtke, 2005; Tschardtke, Rand *et al.*, 2005; Chacoff & Aizen, 2006).

La tasa de mortalidad natural sólo se ve afectada por las escalas de vecindad y local, lo cual contradice nuestra hipótesis inicial de que existiría también un efecto de la escala paisajística, además del resto de escalas estudiadas. Por un lado se observa el impacto negativo de la cobertura local del cultivo de estudio, efecto modulado por la diversidad de hábitats a escala de vecindad. Ante una menor diversidad de hábitats, una cobertura de flores alta en la parcela de estudio genera una mortalidad elevada de las celdas de cría establecidas en los nidos-trampa, mientras que si no presenta flores se mantiene en unos niveles estables y similares a los habituales observados para avispas y abejas (en torno al 10 - 15 %) (Gathmann *et al.*, 1994; Bosch & Kemp, 2001; Tesoriero *et al.*, 2003; Gradish *et al.*, 2010). La falta de heterogeneidad espacial a escala de vecindad que pueda ofrecer recursos de calidad (Gathmann *et al.*, 1994; Molina *et al.*, 2014), junto con el efecto negativo de la parcela de cultivo en flor, hace inviables las celdas de cría construidas. Es importante tener en cuenta que el correcto desarrollo de las larvas de estos himenópteros nidificantes en cavidades aéreas se ve condicionado tanto por patógenos, por ataques fallidos de enemigos naturales (Danks, 1971; Gathmann *et al.*, 1994), y por el uso de productos químicos en cultivos (Ladurner *et al.*, 2005; Jin *et al.*, 2015; Sgolastra *et al.*, 2015; Wood & Goulson, 2017). De este modo, a escala local podría suceder que la aplicación de productos fitosanitarios en el momento en el que las plantas están en flor afectara directamente a los adultos al alimentarse, o bien indirectamente, a través de su efecto acumulativo en las presas, que se ven afectadas por los productos químicos empleados (Mansour, 1987), de modo que los recursos en las celdas sean de menor calidad o estén contaminados por los pesticidas (Holzschuh *et al.*, 2010). Por otro lado se observa que el efecto del cultivo local

es mínimo cuando los hábitats en la vecindad son más diversos. De esta forma, incluso con el potencial efecto negativo de un cultivo local con flor (*i. e.* productos químicos aplicados), las avispas serían capaces de localizar los recursos necesarios en los alrededores, evitando los provenientes de la parcela donde se sitúan los nidos-trampa y manteniendo así unos niveles normales de mortalidad. De hecho, existen estudios que muestran que ciertas especies de abejas limitan su presencia y las visitas a los cultivos de estudio una vez aplicados los productos químicos, reduciendo así su efecto nocivo (Ladurner *et al.*, 2008; Artz & Pitts-Singer, 2015).

Se observa además un efecto a escala de vecindad de la variabilidad de flores condicionada por la proporción de cultivos con flor sobre la tasa de mortalidad natural, el cual es similar al encontrado para estas dos variables sobre la abundancia de celdas de cría. De esta forma se advierte una correspondencia entre los valores de la tasa de mortalidad más elevados y una mayor descendencia en los nidos-trampa. Esta circunstancia se da ante valores de mayor estabilidad en la oferta de flores y ante una mayor proporción de cultivos con flor en la vecindad, y con una mayor variabilidad temporal de las flores y una menor proporción de cultivos con flor. Por lo tanto, aunque esas condiciones favorezcan la producción de descendencia, igualmente generan una mayor mortalidad entre las crías, lo cual puede deberse, en la línea de lo explicado anteriormente, tanto a la presencia de productos químicos en cultivos con flor (Ladurner *et al.*, 2005; Jin *et al.*, 2015; Sgolastra *et al.*, 2015), como al desarrollo de una mayor actividad agrícola (*i. e.* segado, arado, rotación de cultivos), reflejada a través de la mayor variabilidad en la oferta de flores, que genere perturbaciones con efectos directos letales o subletales (Vasseur *et al.*, 2013) sobre las comunidades de avispas de nidos-trampa.

### **Comunidad de enemigos naturales**

La actividad o abundancia de celdas atacadas por parte de los enemigos naturales se ve frecuentemente condicionada por la abundancia o riqueza de especies de hospedadores (Fabian *et al.*, 2013; Steckel *et al.*, 2014), además de por diferentes variables ambientales (*e. g.* diversidad de plantas, cobertura de flores, diversidad de hábitats en el paisaje, complejidad paisajística) (Steffan-Dewenter, 2003; Esch *et al.*, 2005; Baños Picón,

2011). Por otro lado, otros estudios muestran que la relación entre los hospedadores y sus antagonistas puede ser variable, existiendo tanto una relación directa como inversa (Ebeling *et al.*, 2012), así como incluso una falta de relación (Rosenheim, 1990; Steffan-Dewenter & Schiele, 2008). En nuestro estudio, la tasa de parasitoidismo de la comunidad de avispas no está relacionada con la abundancia o riqueza de hospedadores, coincidiendo con lo encontrado por otros autores (Alomar *et al.*, 2002; Jauker *et al.*, 2012; Coudrain *et al.*, 2013). Por lo tanto, no se advierte una relación de densidad dependencia (*i. e.* actividad de los enemigos naturales condicionada por parámetros biológicos de sus hospedadores) entre los enemigos naturales y sus hospedadores de manera generalizada, ya que dependerá de las diferentes estrategias seguidas por cada nivel trófico (Rosenheim, 1990). La independencia entre ambos niveles tróficos se observa asimismo a través de una relación diferente para cada grupo (*i. e.* los hospedadores y los enemigos naturales) con los factores ambientales analizados, mostrándose afectados por las mismas escalas espaciales que sus hospedadores (paisaje, vecindad y local), aunque revelando independencia en cuanto a los factores que condicionan la actividad y desarrollo de los enemigos naturales y sus hospedadores, respectivamente (Tscharrntke, Klein *et al.*, 2005). Así por ejemplo los enemigos naturales ven determinada su actividad por la proporción de cultivos sin flor en la vecindad y este factor no afecta a sus hospedadores, o ambos niveles tróficos presentan un efecto opuesto con respecto a la variabilidad de flores en la vecindad. Al analizar el grupo de los enemigos naturales se observa que aquellos que ejercen más del 60 % de la tasa de actividad son dos grupos generalistas, dípteros que atacan indistintamente a himenópteros nidificantes en cavidades aéreas y crisídidos (*Trichrysis cyanea* (Linnaeus, 1758) y *Chrysis maroccana* Mocsáry, 1883) que parasitan tanto a abejas como avispas, nidificantes en suelo y en cavidades aéreas. En el caso particular del estudio, estas especies parasitan los nidos en cavidades aéreas principalmente de euménidos, aunque también a esfeciformes (Morgan, 1984; Pärn *et al.*, 2015) y a abejas megaquílidas (Raw, 1972; Kimsey & Bohart, 1991; Vicens *et al.*, 1993; Doronin, 1996). Este mayor rango de hospedadores potenciales hace que la densidad de celdas de cría de los posibles hospedadores no sea determinante en su actividad final, ya que son capaces de adaptarse a las diferentes especies que puedan encontrar (Güler & Kodan, 2010).

### **Estudio a escalas paisajística y de vecindad**

No se observa ningún efecto de las escalas paisajística y local al analizarlas en conjunto, ni del tipo de cultivo local. Esto es contrario a lo esperado inicialmente, que era que el policultivo de huerta tradicional y una mayor complejidad a escala de paisaje favoreciesen la actuación de los enemigos naturales (Bianchi *et al.*, 2006). A pesar de esto, al introducir el factor de vecindad proporción de cultivos sin flor (*i. e.* parcelas de cultivo sin flor, aradas, segadas o en rotación) se observa un efecto contrario para cada tipo de paisaje (simple vs. complejo) en el que se encuentran los nidos-trampa sobre la actividad de los enemigos naturales. Por lo tanto, la actividad de los enemigos naturales no está exclusivamente condicionada por la complejidad paisajística ni por factores asociados a ella, como la proporción de hábitats seminaturales, al igual que observó Coudrain *et al.* (2013), aunque en este caso el efecto está modulado a través de otras escalas. De esta forma, ante paisajes complejos los cultivos sin flor en la vecindad muestran un efecto negativo sobre la actividad de los enemigos naturales.

En paisajes complejos, la mayor presencia de cultivos sin flor en la vecindad reduce la actividad de los enemigos naturales de la comunidad de avispas. Estos cultivos se esperaba inicialmente que fuesen poco provechosos, al no ofrecer recursos como néctar, además de presentar la actividad agrícola propia de un cultivo que pudiera afectarles a través de perturbaciones (Thorbek & Bilde, 2004; Boccaccio & Petacchi, 2009). La mayor diversidad de hábitats encontrada en los paisajes complejos ofrece una mayor variedad de hábitats y parches con diferentes recursos y posibilidad de refugio (Tylianakis *et al.*, 2004; Bianchi *et al.*, 2006; Molina *et al.*, 2014). Además, en esta situación, los remanentes de hábitats seminaturales pueden facilitar la dispersión y desplazamiento a través del medio cultivado (Boccaccio & Petacchi, 2009; Fabian *et al.*, 2013; Steckel *et al.*, 2014). Por tanto, si los cultivos sin flor son menos abundantes en la vecindad, se observarían los efectos beneficiosos de un paisaje más complejo, mientras que, si estos cultivos sin flor son más abundantes, el efecto predominante sería el de la escala de vecindad, reduciéndose la actividad de los enemigos naturales sobre las avispas. Adicionalmente se ha observado relación entre la proporción de cultivos sin flor con otras variables a escala de vecindad, de modo que dicha variable está ligada positivamente con la variabilidad de flores en los

cultivos, y negativamente con la diversidad de hábitats y la proporción de hábitats seminaturales. Por lo que este beneficio de una menor cantidad de parcelas que no ofrecen flor, está relacionado con una mayor estabilidad en la presencia de flores en los cultivos y, por lo tanto, con una menor cantidad de perturbaciones agrícolas asociadas a un mayor manejo que pudiera limitar a la comunidad de enemigos naturales (Vasseur *et al.*, 2013). Asimismo está asociado a una mayor diversidad de hábitats, siendo más abundantes los remanentes de hábitats seminaturales, que pueden aportar tanto recursos como refugio (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002). Esta mayor heterogeneidad de parches a escala de vecindad amplía el efecto del paisaje complejo a una escala más próxima de actuación de los enemigos naturales, siendo beneficiosa la mayor heterogeneidad de hábitats, que aseguren su persistencia en el medio y que eviten la falta de recursos que pudieran limitarlos (Steffan-Dewenter, 2003; Vasseur *et al.*, 2013).

Por el contrario, en los paisajes simples el aumento de la presencia de cultivos sin flor en la vecindad incrementa la actividad de los enemigos naturales sobre las celdas de cría de las avispas. Este efecto positivo de parcelas que no ofrecen flor al encontrarse en paisajes simples es contrario a lo esperado inicialmente, de que ambos factores afectarían negativamente, tanto la situación en paisajes con baja complejidad estructural (Menalled *et al.*, 1999; Thies & Tschardtke, 1999; Steffan-Dewenter, 2003; Bianchi *et al.*, 2006), así como la falta de recursos desde los cultivos (Molina *et al.*, 2014) y el efecto de las perturbaciones agrícolas asociadas al manejo de las parcelas sin flor (*e. g.* arado, sembrado) (Thorbeck & Bilde, 2004). Por ello, a pesar de que no exista una relación directa de la actividad de los enemigos naturales con sus hospedadores, siendo limitantes otros factores (*e. g.* alimento, refugio), la mayor disponibilidad de hospedadores que pudiera encontrarse en paisajes simples podría favorecer la actuación de los enemigos naturales (Rosenheim, 1990). Tal y como se ha visto, algunos autores han observado que diferentes avispas pueden encontrar más presas con las que abastecer sus nidos en espacios abiertos cultivados, debido a la mayor disponibilidad de las mismas (Bogya *et al.*, 1999; Klein *et al.*, 2002; Coudrain *et al.*, 2013; Fabian *et al.*, 2013). Asimismo, el efecto a escala de vecindad del beneficio del aumento de las parcelas sin flor, a pesar de disminuir con ello la diversidad de hábitats y de los hábitats seminaturales, podría deberse al aumento de la variabilidad en la oferta de

flores por parte de los cultivos circundantes. Esta mayor variabilidad lleva asociada una mayor actividad agrícola (*e. g.* rotación de cultivos, arado, uso de pesticidas), que podría favorecer, a través de mayores perturbaciones, la movilidad de los parasitoides entre los diferentes parches del espacio, facilitando así la localización de los hospedadores o de sus nidos, además de aumentar la heterogeneidad asociada a una mayor rotación de cultivos (Vasseur *et al.*, 2013; Fahrig *et al.*, 2015).

### **Estudio a escalas de vecindad y local**

A escala de vecindad se observan diferentes efectos de las variables seleccionadas, tanto independientemente como en interacción. Por un lado, la diversidad de los hábitats presentes en la vecindad favorece una mayor actividad de los enemigos naturales, dada la mayor heterogeneidad de parches diferentes (Steffan-Dewenter, 2003), presentando este espacio una mayor oferta de recursos y zonas de refugio (Tylianakis *et al.*, 2004; Geiger *et al.*, 2009). La mayor diversidad de hábitats implica asimismo una mayor presencia de remanentes de hábitats seminaturales que, a esta escala, conforman pequeños parches y líneas entre los diferentes hábitats. Esta distribución lineal de los bordes en el espacio facilita el movimiento de los enemigos naturales a través de la matriz agrícola, favoreciendo el desplazamiento entre parches de hábitats seminaturales así como el movimiento hacia los cultivos, permitiendo localizar más efectivamente a sus hospedadores y, por lo tanto, aumentar su actividad (Boccaccio & Petacchi, 2009; Baños Picón, 2011). Por otro lado, la diversidad de hábitats está modulada por la proporción de los cultivos con flor en la vecindad, observando que con una baja variedad de parches, la cantidad de cultivos que ofrecen flor afectan negativamente a la actividad de los enemigos naturales, tal y como observaron Jauker *et al.* (2012) con cultivos de colza. Es conocido que los tratamientos aplicados en las parcelas que presentan flor pueden evitar la localización de sus hospedadores y su actividad, o reducir la abundancia de los antagonistas (Ulber *et al.*, 2010; Beduschi *et al.*, 2015). En cambio, a falta de una diversidad de hábitats elevada en la vecindad, los enemigos naturales parecen sustentarse con los recursos ofrecidos por las parcelas que presentan flor (Molina *et al.*, 2014; Fahrig *et al.*, 2015), ya que éstas muestran un efecto positivo sobre la actividad, aunque se mantiene a unos niveles muy bajos

(alrededor del 13 %). Por lo tanto, los enemigos naturales de avispas aumentan su actividad con una mayor heterogeneidad de parches de hábitats en la vecindad o con una mayor oferta de flores provenientes de los cultivos circundantes.

La proporción de cultivos con flor en la vecindad también muestra una interacción con la variabilidad de flores sobre la tasa de parasitoidismo, de modo que en condiciones de estabilidad en cuanto a la oferta de flores de los cultivos en la vecindad, la proporción de los cultivos que presentan flor afecta negativamente a la actividad de los enemigos naturales. Así se observa, al igual que en el anterior resultado con la diversidad de hábitats, que cuando las condiciones son favorables estructuralmente a escala de vecindad, hay un mayor beneficio con una menor cantidad de cultivos que presenten flor. De esta forma, existen menos prácticas agrícolas asociadas a esa variabilidad de flores, así como a una menor presencia de cultivos que se estén tratando con productos químicos en ese momento, con lo que se disminuyen las perturbaciones que pudieran afectar al rendimiento de los enemigos naturales (Thorbeck & Bilde, 2004; Ulber *et al.*, 2010; Vasseur *et al.*, 2013; Beduschi *et al.*, 2015). Por el contrario, cuando hay una mayor variabilidad temporal de las flores presentes en los cultivos, ante esta situación de mayores perturbaciones, la proporción de cultivos con flor resulta beneficiosa, pudiendo los enemigos naturales verse favorecidos por un mayor aporte de recursos por parte de las áreas cultivadas (Molina *et al.*, 2014; Fahrig *et al.*, 2015).

Por último, la cantidad de cultivos con flor en la vecindad muestra un efecto diferente condicionado a escala local por la cobertura de flores presentes en la parcela de estudio. En este caso, la proporción de cultivos adyacentes con flor se ofrecen como una fuente de recursos positiva para aumentar la actividad de los parasitoides, siendo mayor siempre el valor de la tasa de parasitoidismo con una menor cobertura de flores local. En este estudio, la parcela que menor cobertura local presenta es el cultivo de alcachofa, no mostrando diferencias significativas con la huerta tradicional. Esta característica particular de los cultivos, más que el tipo de planta cultivada (no existe efecto del tipo de cultivo), condiciona el uso del espacio en la vecindad y de las parcelas con flor adyacentes. Este efecto negativo a escala local proveniente de la mayor cobertura de flores registrada, que se corresponde con el cultivo de patata, podría estar condicionado por características

agronómicas particulares de este cultivo. Por ejemplo, el cultivo de patata muestra una gran densidad de plantas y de flores, aunque no se ha observado que pueda ofrecer recursos directos (como néctar) a los enemigos naturales (Johns & Keen, 1986; Batra, 1993), con lo que podría comprobarse que ciertos monocultivos pueden perjudicar la actividad de esta comunidad, tal y como han visto otros autores con otros cultivos (Jauker *et al.*, 2012). Sin embargo las prácticas asociadas al cultivo de patata (*e. g.* riego, arado) podrían estar condicionando la dinámica local de la comunidad de enemigos naturales, pudiendo verse afectada la localización de nidos de los hospedadores, así como la posibilidad de encontrar refugio o recursos en los bordes asociados a dicho cultivo (Vasseur *et al.*, 2013).

## **Conclusión**

La comunidad de avispas no muestra una relación interescalar con la escala superior analizada, la paisajística, aunque sí entre las dos menores, de vecindad y local. Por lo tanto, aunque existe un efecto del paisaje, la comunidad se ve principalmente afectada y modulada por características del área más inmediata al lugar de nidificación.

Los parámetros biológicos se ven condicionados positivamente por un paisaje simple y, localmente, por las parcelas de huerta tradicional, siendo capaces de adaptarse a las condiciones establecidas en paisajes agrícolas con una mayor presencia de cultivos.

La abundancia de celdas de cría, la diversidad y la riqueza de avispas se ven favorecidas por una mayor estabilidad en la oferta de flores en los cultivos de la vecindad, que indican menores perturbaciones en las prácticas agrícolas. El efecto de la estabilidad sobre la abundancia de celdas de cría se ve condicionado por la proporción de cultivos con flor en la vecindad, mientras que el efecto sobre la diversidad de especies se ve incrementado por la diversidad de hábitats en la vecindad y por la cobertura del cultivo local. Por lo tanto, a escala de vecindad, el factor fundamental para mantener una comunidad abundante, rica en especies y diversa, es la estabilidad temporal en la oferta de flores en los cultivos en la vecindad, viéndose beneficiado el número de celdas de cría por una mayor presencia de cultivos adyacentes con flor y, promoviendo una mayor

uniformidad, la diversidad de los hábitats en la vecindad y una mayor cubierta de flores en el cultivo local.

Para el correcto desarrollo de las celdas de cría de la comunidad de avispas se requiere una mayor diversidad de hábitats y una menor cobertura del cultivo local, que podrían favorecer la provisión de las celdas con presas no contaminadas por los productos químicos asociados a las prácticas agrícolas. También aumenta la tasa de mortalidad, tal y como lo hacen los valores de abundancia de celdas de cría, condicionada por la interacción entre la variabilidad de flores y la proporción de cultivos con flor en la vecindad, afectando igualmente la presencia de productos químicos utilizados en los campos de cultivo así como las perturbaciones agrícolas.

La actividad de los enemigos naturales está condicionada por las mismas escalas espaciales que la de sus hospedadores, aunque se ven afectados de diferente manera por las variables espaciales medidas y mostrando independencia de un efecto directo de los parámetros biológicos de las avispas, de modo que no se observa relación de densidad dependencia entre ambos niveles tróficos.

La complejidad paisajística ve modulado su efecto sobre la tasa de parasitoidismo por la cantidad de cultivos sin flor presentes a escala de vecindad, observándose un efecto contrario de esta variable en ambos tipos de paisaje. De este modo la actividad es mayor en paisajes simples con alta concentración de cultivos sin flor, y en paisajes complejos con baja proporción de los mismos, viéndose favorecida la actividad en paisajes más intensificados por una mayor actividad agrícola y en paisajes complejos, por una mayor diversidad a escala de vecindad y menos cultivos que no ofrecen flor.

A escala de vecindad precisan de una mayor diversidad de hábitats y una mayor estabilidad en la oferta de flores de los cultivos, con presencia de remanentes de hábitats seminaturales y menores prácticas agrícolas. Mientras que si hay una menor heterogeneidad en los parches de hábitats circundantes o más perturbaciones asociadas a los cultivos que puedan afectar a su actividad, los enemigos naturales de avispas se apoyan en una mayor proporción de parcelas que ofrecen flor en la vecindad. Según lo observado en cuanto a las perturbaciones debidas a las prácticas agrícolas, cuando éstas son más abundantes, la actividad de los enemigos naturales se ve incrementada por una mayor

superficie cultivada, ya sea a través de un aumento a escala paisajística (*i. e.* paisajes simples), como de una vecindad con mayor proporción de cultivos, con o sin flor.

Por último, la cobertura de flores del cultivo local condiciona el efecto de la proporción de cultivos con flor en la vecindad, siendo ventajoso para la actividad de los enemigos naturales más flores de cultivos en los alrededores que las presentes a escala local en las parcelas seleccionadas para el estudio.

# **BLOQUE I**

## **Estudio 3**

---



## Resumen

Aunque ciertas poblaciones de abejas silvestres están adaptadas a los medios agrícolas, la progresiva intensificación de estos sistemas hace necesario identificar y comprender los factores ambientales que afectan y modelan estas poblaciones, para su adecuada preservación en las zonas cultivadas y el mantenimiento de los servicios ecosistémicos que generan. La región agrícola del alto Ebro se caracteriza por presentar parcelas de cultivo de pequeño tamaño, entre las cuales persisten remanentes de hábitats seminaturales en un gradiente tal, que se pueden observar diferencias entre áreas más intensificadas (*i. e.* mayor espacio cultivado) y más tradicionales y heterogéneas a escalas intermedias (*i. e.* más hábitats seminaturales y más variedad de cultivos).

Empleando nidos-trampa estandarizados emplazados en dos tipos de paisajes según su grado de complejidad paisajística (simple y complejo) y dentro de cada uno, en tres tipos de cultivos mediterráneos (patata, alcachofa y huerta tradicional), se analiza la población de *Osmia caerulea* (Linnaeus, 1758), una abeja solitaria nidificante en cavidades aéreas, por medio de la relación de sus parámetros biológicos y distintas variables paisajísticas, locales y otras a la escala intermedia de vecindad.

*Osmia caerulea* es la abeja nidificante en cavidades aéreas más abundante registrada en esta zona y sus parámetros poblacionales se ven modulados por efectos a múltiples escalas, existiendo un efecto interesalar, en el que las variables de una determinada escala median el efecto de otras a diferente escala.

La producción de celdas de cría es más abundante en paisajes simples, con una mayor predominancia de parcelas cultivadas, aunque en paisajes complejos limitan el número de celdas establecidas en nidos-trampa situados en cultivos de patata y huerta tradicional, probablemente por características particulares de los propios cultivos. A escalas menores, de vecindad y local, se observa que esta especie obtiene un mayor provecho de los recursos presentes en zonas más cultivadas, a pesar de verse limitada la diversidad de

hábitats, siempre y cuando los cultivos presenten menor variabilidad en la oferta de flores por parte de los cultivos, lo cual se asocia a menos perturbaciones provenientes de prácticas agrícolas.

Al igual que otras especies, el sex ratio de *O. caerulescens* está dirigido a la mayor producción de machos (el sexo menos costoso de producir), viéndose beneficiada la producción de hembras por mayores valores de diversidad de hábitats a diferentes escalas así como de una mayor variabilidad en la oferta de flores de los cultivos circundantes, y una mayor cobertura de flores del cultivo local en el que se asientan estas poblaciones. De este modo se observa que la descendencia, aunque menos abundante, presenta un sex ratio dirigido a una proporción más equilibrada de sexos con mayores valores de diversidad de hábitats y menor cantidad de actividades agrícolas a escala de vecindad.

La tasa de mortalidad natural se encuentra asociada probablemente al uso de productos químicos en los cultivos que presentan flor, circundantes al nido-trampa donde establecen sus nidos, los cuales disminuirían la tasa de supervivencia de las larvas.

La actividad de los enemigos naturales, que no muestran relación de densidad dependencia con la abundancia de su hospedador, se incrementa en paisajes complejos, aunque este efecto se encuentra modulado a otras escalas, reduciéndose el valor de la tasa de parasitoidismo al aumentar la proporción de cultivos sin flor a escala de vecindad y al situarse los nidos-trampa en cultivos de patata. Los enemigos naturales se benefician además, a escala de vecindad, de una mayor diversidad de hábitats, de una mayor actividad agrícola que genere una mayor variabilidad de flores en los cultivos, y de una mayor cobertura de flores en el cultivo local.

## Objetivos e hipótesis

El objetivo general del estudio pretende evaluar el efecto de la composición de los paisajes agrícolas, medida a 3 escalas espaciales, sobre la población de la abeja nidificante en cavidades aéreas *Osmia caerulea* y la relación con sus enemigos naturales. A través de la medida de sus parámetros poblacionales se pretende valorar la influencia de los hábitats seminaturales y el área cultivada a escala paisajística, en combinación con dos sistemas de cultivo (dos monocultivos y un policultivo), además de evaluar la oferta de los cultivos a una escala intermedia de vecindad.

En consonancia con ello, se han establecido las siguientes hipótesis:

1- Existe un efecto de las variables bióticas y abióticas sobre la población de *Osmia caerulea* modelado por la escala, mostrando un efecto interescalar que determina sus valores de abundancia de celdas de cría, la distribución de sexos en la descendencia y su tasa de mortalidad natural.

2- La población de estudio se beneficia de paisajes más complejos y de los recursos adicionales presentes en cultivos de huerta tradicional.

3- Los cultivos que no ofrecen flor perjudican a la población de *O. caerulea*, acrecentándose este efecto negativo con una menor complejidad paisajística.

4- A escalas de vecindad y local la población de estudio se beneficia, en términos de abundancia de crías, tasa de mortalidad y sex ratio, de una mayor diversidad de hábitats, una mayor proporción de cultivos con flor y una mayor estabilidad en la oferta de flores en el tiempo.

5- La comunidad de enemigos naturales de *O. caerulea* muestra una estructura *bottom-up* con la población de hospedadores, observándose una relación de densidad dependencia entre ambos niveles tróficos.

6- La actividad llevada a cabo por los enemigos naturales está condicionada por una mayor complejidad y diversidad de hábitats, tanto a escala paisajística como de vecindad,

además de por una mayor oferta de recursos por parte de las parcelas cultivadas, tanto local como adyacentes, y por una mayor estabilidad en las actividades agrícolas.

## Resultados

### Estructura de la población

Del total de 3.312 estaquillas dispuestas en los 36 nidos-trampa, *Osmia caerulescens* ocupó 1.258 (37,98 %), con un total de 4.915 celdas de cría, de las cuales emergieron 2.798 adultos tras el periodo de cría en el laboratorio. Del total de celdas de cría, 566 (11,52 %) fueron atacadas por enemigos naturales, y 607 (12,35 %) aparecieron muertas en el momento de la apertura, considerándose mortalidad natural. Se obtuvieron 2.073 machos y 736 hembras, registrándose un valor de sex ratio de 0,74.

*Osmia caerulescens* fue la especie más abundante de la comunidad de abejas de estudio, representando el 86,71 % del total de celdas de cría de la comunidad y el 92,33 % del total de celdas de cría del género *Osmia* Panzer, 1806, existiendo una relación significativa entre la abundancia de esta especie y la abundancia de celdas de cría de la comunidad de abejas (ANOVA,  $F_{1,34} = 842,790$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,960$ ), así como entre la tasa de parasitoidismo de *O. caerulescens* y la tasa de parasitoidismo de la comunidad de abejas (ANOVA,  $F_{1,31} = 44,897$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,578$ ).

### Escalas paisajística y local

Al analizar las escalas paisajística y local, la abundancia de celdas de cría de *Osmia caerulescens* se ve afectada tanto por la *complejidad paisajística*, con un mayor número de celdas de cría en paisajes simples, como por el *tipo de cultivo*, siendo más elevada la abundancia en cultivos de alcachofa y patata en comparación con los de huerta (Tabla 3.1). Además, la interacción de ambos factores también resulta significativa (Fig. 3.1.a), siendo la abundancia de celdas de cría el doble en paisajes complejos frente a los simples en los cultivos de alcachofa; en cambio, en cultivos de patata y huerta, el número de celdas de cría es mayor en paisajes simples, siendo en ambos casos alrededor de un 80 % mayor que en paisajes complejos.

Tabla 3.1. Estudio a escalas paisajística (radio de 600 m) y local. Modelos lineales de efectos mixtos (LME) del efecto de las variables *complejidad paisajística* (complejo (C) y simple (S)), *tipo de cultivo* (patata (P), alcachofa (A) y huerta tradicional (H)) y su interacción sobre la abundancia (celdas de cría), sex ratio, tasa de mortalidad natural (%) y tasa de parasitoidismo (%) de la población de *Osmia caerulescens*. Se indica el sentido del efecto de las variables independientes sobre la dependiente.

VARIABLES	Valor	F	p	g.l.
<b><i>Osmia caerulescens</i></b>				
<i>Abundancia</i>				
Complejidad paisajística	C < S	12,758	0,023	1, 4
Tipo de cultivo	A = P < H	26,978	<0,001	2, 8
Complejidad paisajística × Tipo de cultivo		27,335	<0,001	2, 8
<i>Sex ratio</i>				
Ninguna				
<i>Mortalidad natural (%)</i>				
Ninguna				
<i>Parasitoidismo (%)</i>				
Complejidad paisajística	C > S	13,691	0,021	1, 4
Tipo de cultivo		2,280	0,173	2, 8
Complejidad paisajística × Tipo de cultivo		18,856	0,002	2, 8

No se ha hallado una relación entre las variables *complejidad paisajística* y *tipo de cultivo* sobre el sex ratio de la población de *O. caerulescens* ni sobre la tasa de mortalidad natural (Tabla 3.1).

Por último, la *complejidad paisajística* constituye un factor determinante para la tasa de parasitoidismo, que es un tercio más elevada en paisajes complejos (Tabla 3.1). Adicionalmente, el efecto de la complejidad sobre la tasa de parasitoidismo es diferente en función del *tipo de cultivo* (Fig. 3.1. b). Así como en paisajes simples los valores registrados no muestran diferencias significativas entre cultivos, en paisajes complejos el cultivo local constituye un factor determinante, siendo la tasa de parasitoidismo menor en cultivos de patata. De esta forma se observa que en cultivos de patata la tasa de parasitoidismo en paisajes simples duplica el valor de la tasa registrada en paisajes complejos, mientras que los cultivos de alcachofa y huerta muestran valores significativamente superiores de parasitoidismo en los paisajes complejos (alrededor del doble del registrado en los paisajes simples).

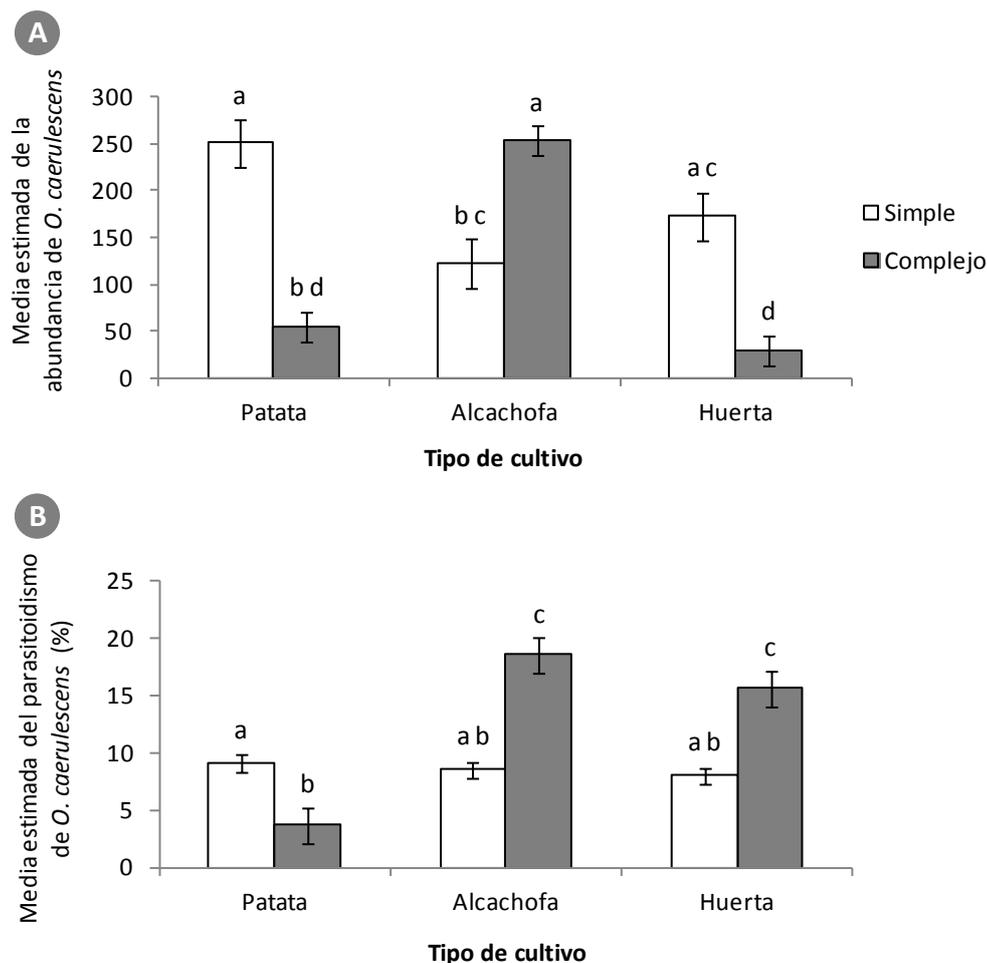


Figura 3.1. Efectos de la *complejidad paisajística* (simple, complejo; radio de 600 m) y el *tipo de cultivo local* (patata, alcachofa, huerta) sobre: (A) la abundancia de celdas de cría (media estimada) y (B) la tasa de parasitoidismo (media estimada) de *Osmia caerulescens*. Letras distintas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ). Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 3.1. (Paisajes simples en blanco; Paisajes complejos en gris).

### Escalas paisajística y de vecindad

Los resultados de los análisis en el estudio de las escalas paisajística y de vecindad, no muestran efectos significativos de las variables *complejidad paisajística* y *ratio de cultivos sin flor* en la vecindad sobre la abundancia de celdas de cría y la tasa de mortalidad natural de *O. caerulescens* (Tabla 3.2).

Sin embargo, se observa que para el sex ratio de *O. caerulescens*, el efecto del *ratio de cultivos sin flor* en la vecindad es diferente en función del tipo de paisaje, tal como revela la interacción significativa que existe entre ambas variables (Tabla 3.2). En paisajes

complejos, un incremento de un 30 % en el *ratio de cultivos sin flor* produce una notable disminución del sex ratio (*i. e.* menor número de machos) (Fig. 3.2 a). En cambio, en paisajes simples, el sex ratio está positivamente relacionado con el *ratio de cultivos sin flor*, aumentando el número de hembras al incrementarse este último.

Tabla 3.2. Estudio a escalas paisajística (radio de 600 m) y de vecindad (V; radio de 150 m). Modelos lineales de efectos mixtos (LME) del efecto de las variables *complejidad paisajística*, *ratio de cultivos sin flor a nivel de vecindad* (Cultivos sin flor\_V (%)) y su interacción sobre la abundancia (celdas de cría), sex ratio, tasa de mortalidad natural (%) y tasa de parasitoidismo (%) de la población de *Osmia caerulescens*. Se indica el sentido del efecto de las variables independientes sobre la dependiente (Complejidad paisajística: complejo (C) y simple (S); + / -).

VARIABLES	Valor	F	p	g.l.
<b><i>Osmia caerulescens</i></b>				
<i>Abundancia</i>				
Ninguna				
<i>Sex ratio</i>				
Complejidad paisajística		0,925	0,391	1, 4
Cultivos sin flor_V (%)		1,334	0,278	1, 9
Complejidad paisajística × Cultivos sin flor_V (%)		16,599	0,003	1, 9
<i>Mortalidad natural (%)</i>				
Ninguna				
<i>Parasitoidismo (%)</i>				
Complejidad paisajística	C > S	31,443	0,005	1, 4
Cultivos sin flor_V (%)	-	115,523	<0,001	1, 9
Complejidad paisajística × Cultivos sin flor_V (%)		8,880	0,016	1, 9

Por último, la variable *complejidad paisajística* tiene un efecto significativo sobre la tasa de parasitoidismo de *O. caerulescens*, siendo mayor esta tasa en paisajes complejos (Tabla 3.2). Asimismo, el *ratio de cultivos sin flor* en la vecindad se revela como un factor determinante, afectando negativamente a la tasa de parasitoidismo. Además, se detecta una interacción entre el *ratio de cultivos con flor* y la *complejidad paisajística*, siendo el efecto del *ratio de cultivos con flor* significativamente más acusado en paisajes complejos, en los que la tasa de parasitoidismo se reduce de un 25% a un 0% cuando el *ratio de cultivos sin flor* alcanza el 80%. Por el contrario, en paisajes simples, cambios similares del *ratio de cultivos sin flor* reducen la tasa de parasitoidismo a la mitad, alrededor de un 10% (Fig. 3.2. b).

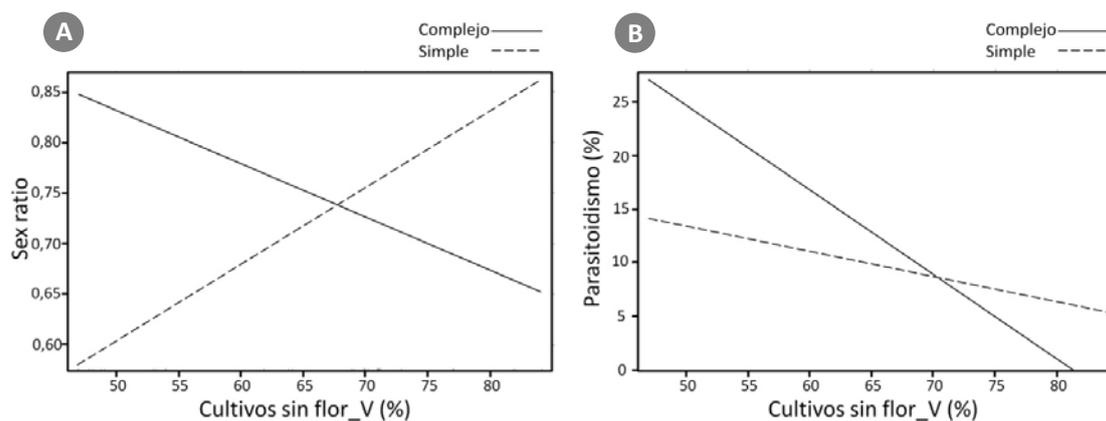


Figura 3.2. Gráficos de la interacción entre las variables *complejidad paisajística* y *ratio de cultivos sin flor en la vecindad* (Cultivos sin flor\_V) sobre: (A) el sex ratio y (B) la tasa de parasitoidismo de *Osmia caerulea*. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 3.2. (Paisajes simples, línea discontinua; Paisajes complejos, línea continua). (Paisaje: radio de 600 m. Vecindad: radio de 150 m).

### Escalas de vecindad y local

Al analizar las escalas de vecindad y local, se observa que la abundancia de celdas de cría de *Osmia caerulea* muestra una relación positiva con el *Ratio de cultivos con flor*, y está a su vez influida negativamente tanto por el *coeficiente de variación de flores* a escala de vecindad, como por la *cobertura de flores* a nivel local (Tabla 3.3). Se detecta además una interacción significativa entre la *diversidad de hábitats* y el *coeficiente de variación de flores* (Fig. 3.3.). Cuando el *coeficiente de variación* es bajo, un aumento de la *diversidad de hábitats* provoca una reducción en la abundancia de celdas de cría en casi un tercio. Por el contrario, ante un *coeficiente de variación de flores* medio o alto, el efecto de la *diversidad de hábitats* es positivo, duplicándose el número de celdas de cría con niveles medios del *coeficiente de variación* y aumentando de manera más marcada cuando este último presenta un valor elevado.

Tabla 3.3. Estudio a escalas de vecindad (V; 150 m) y local. Modelos lineales de efectos mixtos (LME) del efecto de las variables *diversidad de hábitats* (Diversidad de hábitats\_V), *coeficiente de variación de flores* (CV de flores\_V), *ratio de cultivos con flor* (Cultivos con flor\_V (%)), y *cobertura de flores en el cultivo local* (Cobertura local) y sus respectivas interacciones sobre la abundancia (celdas de cría), sex ratio, tasa de mortalidad natural (%) y tasa de parasitoidismo (%) de la población de *Osmia caerulescens*. Se indica el sentido del efecto de las variables independientes sobre la dependiente (+ / -).

VARIABLES	Valor	F	p	g.l.
<b><i>Osmia caerulescens</i></b>				
<i>Abundancia</i>				
Diversidad de hábitats_V		0,407	0,529	1, 28
CV de flores_V	-	5,029	0,033	1, 28
Cultivos con flor_V (%)	+	5,663	0,024	1, 28
Cobertura local	-	9,906	0,004	1, 28
Diversidad de hábitats_V × CV de flores_V		9,772	0,004	1, 28
<i>Sex ratio</i>				
Diversidad de hábitats_V	-	5,178	0,032	1, 25
CV de flores_V	-	9,377	0,005	1, 25
Cobertura local	-	7,122	0,013	1, 25
Diversidad de hábitats_V × CV de flores_V		6,889	0,015	1, 25
<i>Mortalidad natural (%)</i>				
Cultivos con flor_V (%)	+	7,253	0,012	1, 28
<i>Parasitoidismo (%)</i>				
Diversidad de hábitats_V	-	74,640	<0,001	1, 22
CV de flores_V		0,247	0,625	1, 22
Cultivos con flor_V (%)		4,252	0,051	1, 22
Cobertura local		3,907	0,061	1, 22
Diversidad de hábitats_V × CV de flores_V		5,568	0,028	1, 22
Diversidad de hábitats_V × Cobertura local		6,061	0,022	1, 22
CV de flores en la vecindad × Cultivos con flor_V (%)		20,162	<0,001	1, 22
Cultivos con flor_V (%) × Cobertura local		5,995	0,023	1, 22

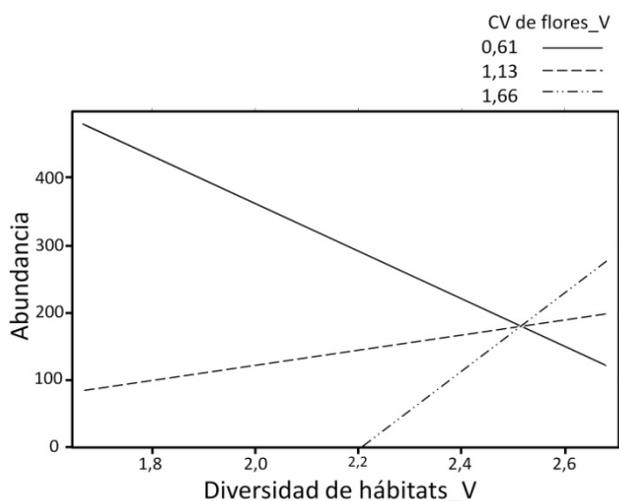


Figura 3.3. Gráfico de la interacción entre las variables *diversidad de hábitats* (Diversidad de hábitats\_V) y *coeficiente de variación de flores en la vecindad* (CV de flores\_V) sobre la abundancia de celdas de cría de *Osmia caerulescens*. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 3.3. (Vecindad: radio de 150 m).

El sex ratio de *O. caerulea* se ve afectado negativamente por la *cobertura de flores en el cultivo* de estudio (Tabla 3.3). Asimismo, la *diversidad de hábitats* tiene también un efecto sobre el sex ratio, que se halla modelado por el *coeficiente de variación de flores* en la vecindad (Fig. 3.4). Para valores bajos del *coeficiente de variación de flores*, incrementos en la *diversidad de hábitats* reducen el sex ratio, mientras que con valores altos del *coeficiente de variación de flores*, aumentos en la *diversidad de hábitats* incrementan el número de machos obtenidos y los valores del sex ratio. Este efecto combinado hace que, al alcanzarse el valor más alto para la *diversidad de hábitats* registrado en el estudio, el valor del sex ratio (en torno a un 0,7) sea equivalente para todos los niveles del *coeficiente de variación de flores*.

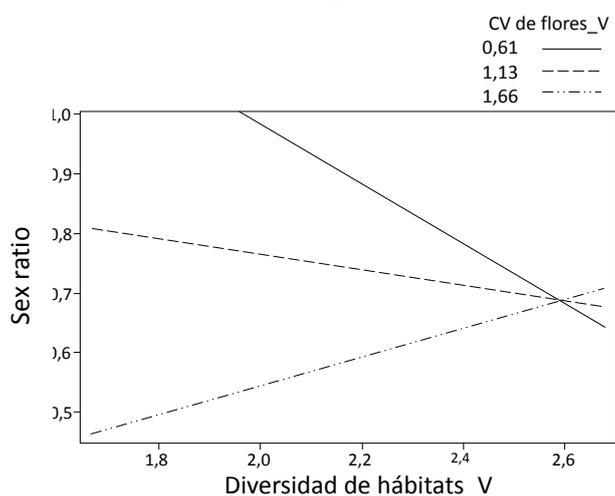


Figura 3.4. Gráfico de la interacción entre las variables *diversidad de hábitats* (Diversidad de hábitats\_V) y *coeficiente de variación de flores en la vecindad* (CV de flores\_V) sobre el sex ratio de *Osmia caerulea*. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 3.3. (Vecindad: radio de 150 m).

El *ratio de cultivos con flor* en la vecindad se revela como un factor determinante sobre la tasa de mortalidad natural de *O. caerulea*, afectando positivamente a esta variable y duplicando su valor con un incremento del 8 % de *cultivos con flor* (Tabla 3.3; Fig. 3.5).

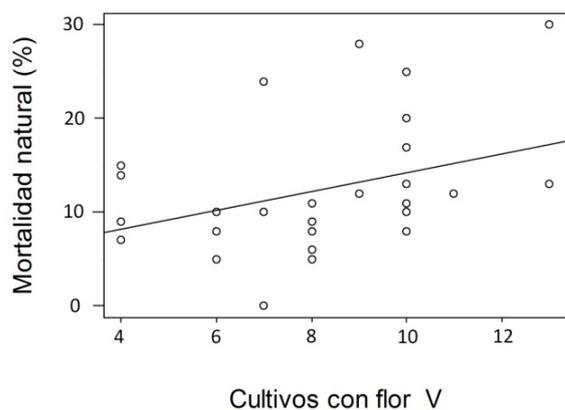


Figura 3.5. Efecto de la variable *ratio de cultivos con flor en la vecindad* (Cultivos con flor\_V) sobre la tasa de mortalidad natural de *Osmia caerulea*. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 3.3. (Vecindad: radio de 150 m).

La tasa de parasitoidismo de *O. caerulea* está relacionada negativamente con la *diversidad de hábitats*, aunque el efecto de la misma difiere en función de los valores del *coeficiente de variación de flores* en la vecindad y la *cobertura local* (Tabla 3.3). Valores crecientes del *coeficiente de variación de flores* en la vecindad hacen que incrementos en la *diversidad de hábitats* en la vecindad generen mayores valores de parasitoidismo, que puede llegar a triplicarse (Fig. 3.6 a).

Por otra parte, los incrementos en la *cobertura local* aumentan también el efecto positivo de la *diversidad de hábitats* en la vecindad (Tabla 3.3; Fig. 3.6 b). De este modo, cuando no existe *cobertura local*, la tasa de parasitoidismo alcanza valores de un 20% para sistemas con una *diversidad de hábitats* en la vecindad de un 2,6, mientras que en estos mismos sistemas, el parasitoidismo supera el 50 % cuando la *cobertura local* es de un 20%.

También se observa una interacción fuertemente significativa entre el *ratio de cultivos con flor* y el *coeficiente de variación de flores* en la vecindad (Tabla 3.3; Fig. 3.6 c). Ante valores bajos del *coeficiente de variación de flores*, el incremento del *ratio de cultivos con flor* produce una disminución de la tasa de parasitoidismo, que llega a desaparecer. En cambio, para niveles medios y altos del *coeficiente de variación de flores*, el efecto de la proporción de cultivos con flor es positivo, siendo más marcado cuanto mayor sea el *coeficiente de variación de flores*, de manera que la tasa de parasitoidismo registrada es más de doble que ante valores intermedios del *ratio de cultivos con flor*.

Finalmente, el efecto del *Ratio de cultivos con flor* está también modelado por la *cobertura de flores* a nivel local (Tabla 3.3; Fig. 3.6 d). Cuando no existe *cobertura local*, el efecto del *ratio de cultivos con flor* es negativo, mientras que incrementos progresivos de la *cobertura local* generan un fuerte efecto positivo del *ratio de cultivos con flor* sobre la tasa de parasitoidismo, que puede pasar de un 10 % a un 40 %.

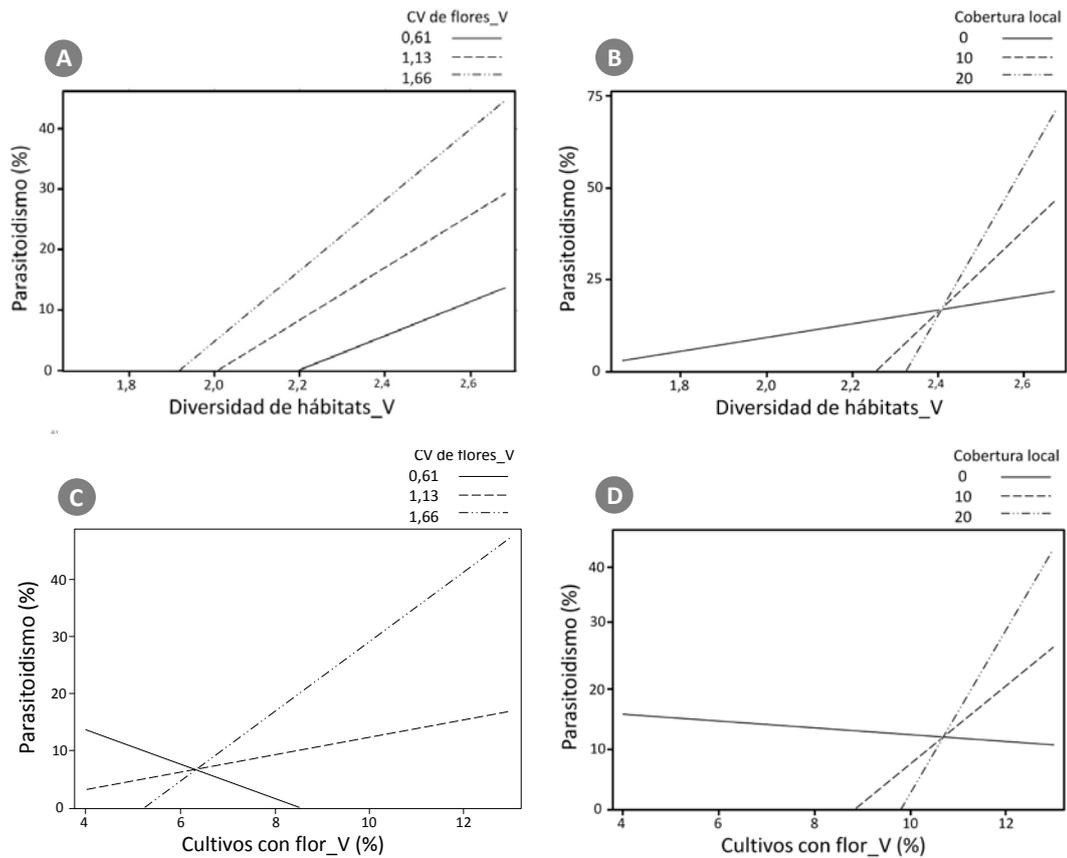


Figura 3.6. Gráficos de las interacciones entre las variables: (A) diversidad de hábitats (Diversidad de hábitats\_V) y coeficiente de variación de flores en la vecindad (CV de flores\_V), (B) diversidad de hábitats en la vecindad y cobertura de flores local (Cobertura local), (C) ratio de cultivos con flor en la vecindad (Cultivos con flor\_V) y coeficiente de variación de flores y (D) ratio de cultivos con flor en la vecindad y cobertura de flores local, sobre la tasa de parasitoidismo de *Osmia caerulea*. Los resultados se basan en los modelos de efectos mixtos reflejados en la Tabla 3.3. (Vecindad: radio de 150 m).

## Discusión

### **Población de *Osmia caerulea***

El estudio de las poblaciones de especies particulares de abejas potencialmente beneficiosas para las zonas agrícolas se ha desarrollado intensamente en los últimos años (Klein *et al.*, 2002; Westphal *et al.*, 2003; Williams & Kremen, 2007; Le Féon *et al.*, 2010; Hanley *et al.*, 2011; Jauker *et al.*, 2012; Diekötter *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2013; Kennedy *et al.*, 2013; Connelly *et al.*, 2015) y para conocer la dinámica de estas poblaciones, se analizan sus variables biológicas, cubriendo los efectos desde una escala local a una paisajística, que abarque el rango de forrajeo de la especie (Gathmann & Tschardt, 2002; Zurbuchen *et al.*, 2010). Además, es importante conocer el efecto del espacio circundante a las zonas de nidificación, ampliándose en este estudio las dos escalas que habitualmente utilizan otros, la paisajística y local (Rundlöf *et al.*, 2008; Carré *et al.*, 2009; Holzschuh *et al.*, 2011; Baños-Picón *et al.*, 2013), e incluyéndose la escala de vecindad. Se completa de este modo un estudio multiescalar, similar a la evaluación a múltiples escalas que han desarrollado otros investigadores con abejas y otros insectos, abarcando varios rangos (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Cozzi *et al.*, 2008; Holzschuh *et al.*, 2008; Rusch *et al.*, 2011).

Los resultados obtenidos para la población de *Osmia caerulea* revelan un efecto de todas las escalas estudiadas y que parece adaptarse a estos medios agrícolas, obteniendo los recursos necesarios tanto de los hábitats cultivados como de los hábitats seminaturales remanentes en los paisajes agrícolas, lo cual sugiere la necesidad de mantener los dos tipos de medios (cultivados y seminaturales), mostrando la relevancia de la heterogeneidad en áreas agrícolas.

### **Abundancia de celdas de cría**

*Osmia caerulea* se beneficia al establecer sus nidos en paisajes simples (*i. e.* mayor proporción de cultivos y menor presencia de hábitats seminaturales), donde parece obtener los recursos necesarios para generar una alta descendencia. Esto es contrario a lo esperado, ya que aunque se ha observado que algunos paisajes con una mayor presencia de cultivos podrían beneficiar a las abejas silvestres (Klein *et al.*, 2002; Westphal *et al.*, 2003; Williams & Kremen, 2007; Hanley *et al.*, 2011; Holzschuh *et al.*, 2013), se consideraba que una mayor complejidad paisajística, con más remanentes seminaturales, sería ventajosa para esta especie, tal y como se ha detectado para ciertas abejas en otros estudios (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Tschardt, Klein *et al.*, 2005; Steckel *et al.*, 2014). Otros autores destacan la importancia tanto a la presencia de hábitats seminaturales como de cultivos que puedan ofrecer recursos (Hagen & Kraemer, 2010; Jauker *et al.*, 2012; Diekötter *et al.*, 2013), aunque Carvalheiro *et al.* (2011) establecieron que, ante un mínimo de hábitats seminaturales (8 %), las visitas a los cultivos por parte de polinizadores se mantenían estables. En nuestros paisajes, cuya proporción de hábitats seminaturales excede este mínimo, la abundancia de cultivos en los paisajes simples podría servir de atrayente (Herrmann *et al.*, 2007; Hanley *et al.*, 2011) y proveer de más recursos a la población, para destinar a su descendencia, que los paisajes más complejos.

Además se observó una diferencia de efecto entre cultivos según el paisaje en el que se encontraran, siendo importante el efecto conjunto de las dos escalas espaciales (Tschardt, Klein *et al.*, 2005; Williams & Kremen, 2007). En paisajes simples, *O. caerulea* produce una mayor descendencia en cultivos de huerta y de patata, y en menor medida en los de alcachofa. Esto es en parte lo presumido inicialmente, en relación al papel de la huerta tradicional como cultivo clave en paisajes simples para el desarrollo de la población (Baños-Picón *et al.*, 2013; Kennedy *et al.*, 2013), aunque no era lo esperado en lo relativo al cultivo de patata. La propia agronomía del cultivo (*e. g.* densidad de plantas, riego, mantenimiento o eliminación de bordes) podría ofrecer unas condiciones propicias para la producción de descendencia, a pesar de ser un monocultivo que, a priori, no pueda ser utilizado por la especie, por las características de la flor (*i. e.* requiere vibración de las anteras) (Batra, 1993; Goulson, 2003). A pesar de ello, se ha comprobado que algunos

cultivos pueden resultar atrayentes para otras especies del género *Osmia* en zonas agrícolas (Westphal *et al.*, 2003; Hanley *et al.*, 2011; Holzschuh *et al.*, 2013). Así se observa que en paisajes más simples, más limitantes en cuanto a recursos disponibles debido a una heterogeneidad espacial de hábitats más restringida, el uso que hace *O. caerulea* de las parcelas de huerta tradicional y patata induce a pensar que estos cultivos podrían ser propicios para su establecimiento y para el abastecimiento de un elevado número de celdas de cría.

Por otro lado se observa que al encontrarse en paisajes más complejos (*i. e.* mayor diversidad de hábitats y proporción de hábitats seminaturales), que ofrecen una mayor cantidad de recursos y zonas de nidificación (Kremen *et al.*, 2002, 2007; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Tschardt, Klein *et al.*, 2005; Öckinger & Smith, 2007), *O. caerulea* obtiene una mayor descendencia en cultivos de alcachofa, frente a los de patata y huerta tradicional. Lo más llamativo es el descenso en la abundancia de celdas de cría en los cultivos de patata y huerta tradicional en paisajes complejos, ya que la disminución en los cultivos de alcachofa situados en paisajes complejos frente a los simples no es tan marcada. En los paisajes más complejos, esta especie de abeja podría priorizar el uso de hábitats seminaturales adecuados para el establecimiento del nido (Tschardt, Klein *et al.*, 2005; Öckinger & Smith, 2007; Steckel *et al.*, 2014), aunque posteriormente se desplace a los campos agrícolas desde estos espacios naturales (Kohler *et al.*, 2008; Schüepp *et al.*, 2012). Además del uso de los remanentes de hábitats seminaturales, podrían utilizar también otros parches, como pueden ser las parcelas del cultivo de alcachofa, que podría disponer de características particulares (*e. g.* altura de la planta, tipo de flor) que lo hagan propicio para facilitar el asentamiento de los nidos. De hecho, entre las familias de plantas que pueden ser empleadas por *O. caerulea* se encuentran las Asteraceae, familia a la cual pertenece la alcachofa (Tasei, 1976; Torres González, 1992; Vicens *et al.*, 1993). Mientras que en paisajes simples, con unas condiciones paisajísticas, en términos de hábitats adecuados, más limitantes, *O. caerulea* se emplaza en cultivos de patata y huerta tradicional, aunque con pocas diferencias con el de alcachofa.

Por lo tanto, sin una limitación de espacios para anidar y con una mayor variedad de parches y hábitats diferentes, el cultivo de alcachofa ofrece un buen lugar de

nidificación, y limitándose la población en cultivos de patata y huerta. Aunque *O. caerulescens* es capaz de asentarse y desarrollar una descendencia abundante en zonas cultivadas, a pesar de la restricción de espacios seminaturales en el área, tal y como se ha visto en otros estudios en los que diferentes especies de abejas y abejorros se establecen con éxito en zonas agrícolas dominadas por cultivos (Klein *et al.*, 2002; Westphal *et al.*, 2003; Hanley *et al.*, 2011; Schüepp *et al.*, 2012; Baños-Picón *et al.*, 2013; Fabian *et al.*, 2013).

En el estudio a escala local, una mayor cobertura de flores del cultivo donde se encuentran emplazados los nidos-trampa, determina una menor abundancia de celdas de cría. Sin embargo, a escala de vecindad, la presencia de cultivos que ofrecen flor en los espacios circundantes, se revela como un factor beneficioso para la producción de descendencia. Al observar estos resultados se comprueba que el efecto de una parcela cultivada puede ser beneficioso para generar una abundancia mayor, siendo importante la presencia de plantas cultivadas con flor, aunque características particulares a escala local como la mayor densidad de flores del cultivo puedan limitar la descendencia. A pesar de que en ciertas condiciones los cultivos con más densidad de flores, como la patata y la huerta tradicional, puedan resultar, como espacio cultivado, beneficiosos para *O. caerulescens* (ver Resultados, Escalas paisajística y local, pág. 123), esto revelaría una posible falta del uso directo de las flores cultivadas en este espacio cuando su cobertura es abundante, aunque se espere una mayor cantidad de visitas a una densidad de flores superior (Conner & Rush, 1996). Esto sería lo esperado para el cultivo de patata para el cual, como se ha mencionado anteriormente, no se ha citado un uso directo de sus flores por *O. caerulescens*, dada la incapacidad para vibrar sus anteras, tal y como precisan estas solanáceas. No obstante, no sería lo presumido inicialmente para los cultivos de alcachofa y huerta tradicional, cuyas plantas se consideraban a priori potenciales fuentes de recursos para *O. caerulescens*, ya que se ha comprobado la toma de polen por parte de esta especie y otras del mismo género, de plantas cultivadas o pertenecientes a las mismas familias, como Asteraceae, Rosaceae y Fabaceae (Tasei, 1976; Torchio, 1976; Batra, 1978; Vicens & Bosch, 2000; Bosch & Kemp, 2001; Cresti *et al.*, 2001; Maccagnani *et al.*, 2003; Bosch *et al.*, 2008; Holzschuh *et al.*, 2012). Por ello, una gran densidad de flores, y por lo tanto, de

características asociadas (*e. g.* densidad de plantas o dificultad en el acceso al polen), podrían ser limitantes para el desarrollo de poblaciones abundantes. Mientras que la parcela de cultivo como hábitat en sí constituiría un factor beneficioso para esta especie, contrariamente a lo esperado de que particularidades del cultivo, como la densidad de flores, fueran positivamente determinantes en la abundancia de crías. Por lo tanto, el efecto que se determina como importante para la toma de los recursos necesarios para la producción de una mayor descendencia es la presencia de parcelas que oferten flor, aunque para la adquisición de polen no se utilicen las propias plantas cultivadas, sobre todo cuando la densidad de flores es elevada, pudiendo ser determinantes las plantas silvestres asociadas a las parcelas (Hanley *et al.*, 2011; Holzschuh *et al.*, 2013).

Por último, a escala de vecindad se observa una relación con la variabilidad en la oferta de flores de cultivos en base a la diversidad de los hábitats circundantes. Si la diversidad de hábitats en la vecindad es elevada, la descendencia se mantiene en unos niveles relativamente estables, aunque no sean los más altos. Inicialmente se esperaba que este valor fuera más elevado, dado que la heterogeneidad a escalas pequeñas, como esta de vecindad, se había observado como parte fundamental para las comunidades de artrópodos en zonas agrícolas (Kennedy *et al.*, 2013; Vasseur *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2014; Fahrig *et al.*, 2015). En cambio, la mayor abundancia encontrada se corresponde con una diversidad de hábitats menor, aunque asociada a una alta estabilidad temporal en la oferta de flores. Steckel *et al.* (2014) observaron que impactos a pequeña escala en zonas agrícolas podrían perjudicar la producción de descendencia, viéndose mitigados por una heterogeneidad espacial en los hábitats circundantes.

*Osmia caerulescens* es una especie tolerante y resistente a las perturbaciones, capaz de establecerse con éxito en zonas cultivadas (Carré *et al.*, 2009; Baños-Picón *et al.*, 2013). Se observa que este éxito en el establecimiento puede ocurrir incluso en zonas que presentan una menor heterogeneidad espacial a escala de vecindad, aunque claramente para ello, la especie precisa de una mayor estabilidad en la oferta de flores, que implica la presencia de una menor perturbación asociada a las prácticas agrícolas (Vasseur *et al.*, 2013). Por lo tanto, en cuanto a la abundancia de la población, para *O. caerulescens* es más

importante la estabilidad temporal en la oferta de flores que la heterogeneidad espacial, primando la cantidad y no la calidad de los recursos.

### **Sex ratio**

La teoría de inversión parental de Fisher establece que, en una población panmíctica, la inversión en tiempo y energía dedicada a cada uno de los sexos estará distribuida equitativamente, de modo que se produzca un mayor número de individuos del sexo menos costoso. Adicionalmente en condiciones menos favorables en cuanto a la disponibilidad de recursos, entre otros factores (*e. g.* coste del nido, posible defensa de la descendencia), la producción de sexos se desvía hacia aquel menos costoso que, en este caso, se corresponde con los machos. Mientras que cuando los recursos presentes son suficientes y de calidad, la producción de hembras aumentará (Fisher, 1958; Frank, 1995; Rosenheim, 1996; Kim, 1999; Bosch, 2008; Rehan & Richards, 2010). Esta teoría ha sido comprobada para *O. caerulea* en esta zona agrícola, con mezcla de cultivos de regadío, por Rosas-Ramos *et al.* (2017), que asimismo han mostrado la influencia de factores a varias escalas (paisaje y local) sobre la descendencia de esta abeja, del mismo modo que en nuestros resultados observamos un efecto multiescalar.

La proporción de machos y hembras producida en la descendencia está determinada a escala paisajística por la cantidad de cultivos que no ofrecen flor en la vecindad, planteándose diferentes escenarios según el tipo de paisaje en el que se encuentren. En paisajes complejos (*i. e.* diversidad alta, mayor proporción de hábitats seminaturales), la población de *O. caerulea* prioriza una mayor producción de hembras cuando a escala de vecindad aumentan los cultivos que no ofrezcan flor, aproximándose a una proporción más común de 1,5:1 (Tasei, 1972; Torres González, 1992). A escala de vecindad, ante una mayor proporción de cultivos sin flor, se ha observado una mayor variabilidad temporal en la oferta de flores y una menor diversidad de hábitats y porcentaje de hábitats seminaturales. De este modo se observa que, al situarse en paisajes complejos, la producción de hembras aumenta con una mayor variabilidad en la oferta de flores, aunque la complejidad espacial a escala de vecindad sea menor. La variabilidad temporal de las flores de los cultivos indica una mayor actividad agrícola en el medio. Se ha observado

que una mayor diversidad en las prácticas agrícolas podría beneficiar a las comunidades de abejas, al incrementar la oferta de recursos a través de una mayor heterogeneidad espacio-temporal (Vasseur *et al.*, 2013; Fahrig *et al.*, 2015). De manera que, en las cercanías del lugar de nidificación, *O. caerulea* localiza los recursos necesarios, limitando su rango de forrajeo y beneficiando la producción de descendencia (Williams & Kremen, 2007; Rosas-Ramos *et al.*, 2017). Así, la mayor variación temporal en las flores de los cultivos a una escala intermedia beneficia la localización de recursos más diversos y de más calidad, ofrecidos tanto por una vecindad variada (Carré *et al.*, 2009; Batista Matos *et al.*, 2013) como por un paisaje más complejo (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Tschardt, Klein *et al.*, 2005).

Por otro lado, el elevado número de machos criados en paisajes complejos con una baja proporción de cultivos sin flor en la vecindad es contrario a lo esperado inicialmente, ya que se consideraba que la mayor complejidad paisajística, así como menos cultivos en la vecindad que no ofrecen recursos, beneficiaría a la población y se produciría una mayor proporción de hembras. Se esperaba que una mayor proporción de hábitats seminaturales en el paisaje y una menor intensificación promoviesen una mayor producción de hembras, aunque se ha encontrado lo contrario, al igual que Baños Picón (2011). Aunque, del mismo modo que en ese estudio, no se ha considerado la ordenación de los parches de hábitats en el paisaje, este resultado podría deberse a que en la vecindad las hembras no localizan parches adecuados de hábitats donde forrajear, debiendo desplazarse distancias mayores para localizar los recursos en los remanentes de hábitats seminaturales presentes en estos paisajes. La disminución en la producción de hembras por incrementos del periodo de vuelo para la localización de recursos ha sido observado por (Jason H. Peterson & Roitberg, 2006) en *Megachile rotundata*. La reducción en la eficacia de forrajeo, ya sea debida a falta de hábitats adecuados, costes elevados del vuelo, o como consecuencia de la senescencia de las hembras (Torchio & Tepedino, 1980; Bosch & Vicens, 2005), se traduce en un mayor tiempo para producir una sola celda y de este modo, quedan más tiempo expuestas las celdas en construcción al ataque de enemigos naturales (Rosenheim, 1996; Kim, 1999; Bosch, 2008; Sandrock *et al.*, 2014). En dichas situaciones, las hembras podrían optar por derivar el sex ratio hacia el sexo menos costoso, es decir machos, para poder completar las

celdas en un menor tiempo. Asimismo podría reducirse la distancia de forrajeo debido a un menor tamaño de las hembras (Gathmann & Tscharntke, 2002; Greenleaf *et al.*, 2007), provocando un menor aprovisionamiento de las celdas y desviando la distribución de sexos hacia los machos (Sugiura & Maeta, 1989; Rehan & Richards, 2010). Las limitaciones asociadas al propio desarrollo del estudio no han permitido comprobar estas situaciones, para las que habría que haber medido los tamaños de las hembras progenitoras, aunque Rosas-Ramos *et al.* (2017) observaron tamaños menores de la descendencia de *O. caerulea* en esta zona agrícola de cultivos de huerta frente a otros cultivos, con lo que los ejemplares en este estudio podrían también ser de menor tamaño. Asimismo, podría deberse a que en paisajes complejos, con una menor proporción de cultivos sin flor (*i. e.* mayor proporción de hábitats seminaturales en la vecindad), el conjunto de cultivos sea menor, y que éstos sean los espacios donde forrajea *O. caerulea*, ya que ciertos cultivos se han observado como potenciales fuentes de recursos para abejas (Westphal *et al.*, 2003; Winfree, Williams *et al.*, 2007; Baños-Picón *et al.*, 2013). Por lo tanto, con la limitación de los parches cultivados que pudieran ofrecer los recursos necesarios, las progenitoras dirigirían el sex ratio a una mayor producción del sexo menos costoso (Rosas-Ramos *et al.*, 2017).

En cambio, en paisajes más simples (*i. e.* menor diversidad de hábitats, proporción alta de cultivos y baja de hábitats seminaturales), donde la situación se consideraba más limitante (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Tscharntke, Klein *et al.*, 2005; Steckel *et al.*, 2014), el aumento a escala de vecindad de parcelas que no ofrecen recursos, hace que estas abejas se centren en la producción de machos. Como se ha mencionado anteriormente, la menor proporción de cultivos sin flor en la vecindad está relacionada con menor variabilidad de flores en los cultivos, además de una mayor diversidad de hábitats y remanentes de hábitats seminaturales en la vecindad. En esta situación, tal y como se esperaba inicialmente, la mayor inversión en la producción de hembras en paisajes simples se da con unas condiciones consideradas más favorables a escala de vecindad. La oferta de recursos que las madres aprovechan para abastecer a las crías podrían provenir, en este caso, de una mayor variedad de parches distintos en la vecindad (Gathmann *et al.*, 1994; Batista Matos *et al.*, 2013), tanto de cultivos (Klein *et al.*, 2002; Holzschuh *et al.*, 2013)

como remanentes de hábitats seminaturales (*e. g.* bordes entre parcelas, pequeños parches, acequias, caminos) (Winfree, Williams *et al.*, 2007; Holzschuh *et al.*, 2009; Le Féon *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2014), lo cual favorece disponer más recursos en los nidos y poder producir una descendencia con relación próxima al 1:1. De este modo se observa que las hembras de *O. caerulescens* priorizan el uso de los recursos en el área circundante cuando a una escala paisajística mayor, los hábitats son más limitantes.

Por lo tanto, se observan diferentes estrategias en la destinación de recursos a los distintos sexos en función del tipo de paisaje en el que se encuentren, viéndose modulada esta respuesta por factores a una escala menor de vecindad. Al contrario de lo esperado inicialmente, la complejidad paisajística no es determinante para la producción de más hembras en la descendencia, ya que se ve modulada a escala de vecindad (Rosas-Ramos *et al.*, 2017), mostrando la alta variabilidad en la proporción de sexos en la descendencia (Tasei, 1972; Torres González, 1992).

A escala local, la mayor cobertura de flores presente en la parcela de estudio favorece una mayor proporción de hembras en la descendencia, llegando a equipararse la proporción de ambos sexos. Los cultivos incluidos en el estudio que presentan una mayor cobertura local son la huerta tradicional y la patata. En la huerta tradicional, la gran variedad de plantas cultivadas se esperaba que beneficiara la producción de hembras, debido a la mayor oferta de recursos (Baños Picón, 2011; Kennedy *et al.*, 2013; Rosas-Ramos *et al.*, 2017), ya que una mayor heterogeneidad de cultivos facilita a diferentes especies el acceso a una mayor variedad de recursos (Gathmann *et al.*, 1994; Herrmann *et al.*, 2007; Batista Matos *et al.*, 2013), pero el resultado favorable del monocultivo de patata es contrario a lo esperado. Dado que no se ha observado la toma de polen por parte de *O. caerulescens* de la patata, tal y como ya se ha mencionado con anterioridad, y dada la teoría de Fisher de destinar más recursos al sexo más costoso, que es la hembra, los recursos necesarios para destinarlos a producir más hembras provendrían de otras plantas asociadas a dicho cultivo, como podrían ser los bordes en las parcelas (Westphal *et al.*, 2003; Hanley *et al.*, 2011; Holzschuh *et al.*, 2013). De hecho, este resultado no esperado inicialmente, concuerda con lo observado para la abundancia de celdas de cría que, al igual que en este caso, se ve incrementada, beneficiando a la población en cultivos de huerta y

de patata en paisajes simples. Una posible explicación sería que las parcelas de patata, durante el cultivo de la planta, se riegan por inundación de los canales entre los surcos cultivados. Este aumento del aporte hídrico podría beneficiar a plantas en los bordes, amortiguando los efectos nocivos de las épocas de sequía características en el clima mediterráneo (González-Estébanez *et al.*, 2011).

En el análisis a escala de vecindad se observa que tanto la diversidad de los hábitats circundantes como la mayor variabilidad en la oferta de flores de los cultivos (*i. e.* mayor actividad en las prácticas agrícolas) dirigen el sex ratio de *O. caerulescens* a una proporción más equitativa entre machos y hembras, aunque existe una interacción entre ambas variables que condiciona un resultado diferente. Cuando la diversidad de hábitats en la vecindad es alta, la producción de machos y hembras es más o menos estable en una proporción de 3 a 1, independientemente de la variabilidad de flores de los cultivos adyacentes. La disponibilidad de una mayor variedad de recursos y de una mayor calidad en la oferta de los mismos, dada por la mayor heterogeneidad espacial (*i. e.* mayor cantidad de parches de hábitats diferentes, tanto seminaturales como cultivos) (Gathmann *et al.*, 1994; Winfree, Williams *et al.*, 2007; Jauker *et al.*, 2012; Batista Matos *et al.*, 2013; Fahrig *et al.*, 2015), parece promover una producción de hembras que mantiene una población más estable, considerando la proporción habitual vista en otros estudios (Tasei, 1972; Torres González, 1992). En cambio, el reparto de sexos de las crías en la descendencia se ve condicionado por la variabilidad en la oferta de flores de los cultivos circundantes cuando la diversidad de hábitats en la vecindad es baja, siendo determinante la tendencia observada para el coeficiente de variación de flores. De esta forma, cuando los recursos que una mayor heterogeneidad espacial en la vecindad pudiera ofrecer son escasos, la heterogeneidad espacio-temporal relativa al manejo y variación de cultivos (Vasseur *et al.*, 2013) se muestra fundamental para la obtención de los recursos necesarios para que las progenitoras destinen la producción a más hembras. Por lo tanto, se puede determinar que las madres producen más hijas cuando los recursos, tanto provenientes de los cultivos (debido a una mayor actividad agrícola y a una mayor cobertura local) como de los remanentes seminaturales en la vecindad, son suficientes y variados (Gathmann *et al.*,

1994; Kremen, 2008; Jauker *et al.*, 2012; Fahrig *et al.*, 2015) como para sostener una población equitativa.

Al relacionar estos resultados con los valores de abundancia de descendencia, se observa que el mayor número de celdas de cría se corresponde con un sex ratio desviado hacia la mayor proporción de machos generada. Así, en ambientes a escala de vecindad estables en cuanto a la oferta de flores de cultivos, la población obtiene una gran cantidad de recursos, aunque no sean necesariamente de mayor calidad, ya que la descendencia está prácticamente en su totalidad formada por machos. En este caso, los recursos podrían ser de inferior calidad, prefiriendo la hembra invertir en machos. Asimismo la presión por parasitoidismo, u otras condiciones adversas no controladas, podrían provocar que la progenitora invierta menos tiempo por celda para evitar dejarla abierta y expuesta durante demasiado tiempo. De este modo produce machos, más rápidos de aprovisionar que las hembras, que requieren, en las mismas condiciones, mayor cantidad de recursos (Rosenheim, 1996; J. H. Peterson & Roitberg, 2006). Según Fisher (1958) y Kim (1999), los recursos disponibles son el principal factor que condiciona el sex ratio de la descendencia, aunque tienen cabida otros factores como la presión por parasitoidismo cuando los vuelos para localizar parches de donde obtener los recursos se encuentran poco accesibles. Mientras que en condiciones ambientales en las que las hembras de *O. caerulescens* promueven una descendencia más equivalente en cuanto a reparto de sexos, la abundancia es menor. Esta situación se observa con una mayor diversidad de hábitats en la vecindad y, ante mayor intensificación a escala de vecindad, con una mayor variabilidad en la oferta de flores de los cultivos adyacentes. De esta forma, se observa el esfuerzo destinado a la producción de hembras, que lleva a un mayor gasto y tiempo invertido (Fisher, 1958; Rosenheim, 1996; Kim, 1999) y por lo tanto, la población no es tan abundante pero sí presenta un reparto más equitativo de sexos (Tasei, 1972; Torres González, 1992). Por lo tanto, se puede observar la importancia de la heterogeneidad en zonas agrícolas, variedad proveniente tanto de cultivos diversos así como de hábitats seminaturales persistentes, que ofrezcan alimento y recursos suficientes (Rosas-Ramos *et al.*, 2017). Por último, sería interesante comprobar, mediante el análisis del contenido de las celdas y del tamaño de la descendencia, el uso que realiza del espacio cultivado, así como evaluar las plantas que

visita para el aprovisionamiento de las celdas, además de conocer las posibles estrategias seguidas por las hembras al destinar más o menos recursos por cada celda construida.

### **Tasa de mortalidad natural**

La tasa de mortalidad no se vio afectada ni a escala paisajística ni a escala local, ni en relación de estas con otras escalas como la de vecindad, lo cual es contrario al efecto de la intensificación agrícola esperado sobre esta variable a diferentes escalas.

De manera similar a lo observado para la abundancia de celdas de cría de *O. caerulea*, donde una mayor proporción de cultivos con flor en la vecindad promueve una mayor descendencia, se detecta una mayor tasa de mortalidad natural ante esta condición. Sin embargo, el valor observado (alrededor del 8 %) se considera dentro de lo normal en presencia de una baja proporción de cultivos con flor en la vecindad, atendiendo a lo observado por otros autores (en torno al 10 %) (Gathmann *et al.*, 1994; Bosch & Kemp, 2001; Tesoriero *et al.*, 2003; Gradish *et al.*, 2010). Esta especie podría verse atraída por los hábitats cultivados por la flor que producen (Tasei, 1976; Vicens & Bosch, 2000; Bosch & Kemp, 2001; Holzschuh *et al.*, 2012) y verse beneficiada por la presencia conjunta de hábitats seminaturales y cultivos, incrementando su abundancia, aunque no lleguen a abastecer las celdas exclusivamente con polen procedente de cultivos (Holzschuh *et al.*, 2013). Teniendo en cuenta que los factores que afectan al desarrollo de las larvas son patógenos, ataques fallidos de enemigos naturales (Danks, 1971; Gathmann *et al.*, 1994) y el uso de productos químicos en los cultivos (Jin *et al.*, 2015; Sgolastra *et al.*, 2015), en este caso se podría atribuir la inviabilidad de las larvas al uso de pesticidas, herbicidas y fungicidas en los cultivos con flor (Mussen, 2003; Thompson, 2003; Ladurner *et al.*, 2005). Aunque cada vez son más abundantes los estudios que analizan el efecto que los fitosanitarios empleados en agricultura tienen sobre las abejas silvestres (Tesoriero *et al.*, 2003; Thompson, 2003; Arena & Sgolastra, 2014; Sandrock *et al.*, 2014; Sgolastra *et al.*, 2015), ya que en su mayoría se centraban en la abeja de la miel (*Apis mellifera*) y en abejorros (*Bombus* sp) (Greig-Smith *et al.*, 1994; Frazier *et al.*, 2011; David *et al.*, 2016), todavía no son bien conocidos todos los efectos derivados del empleo de la multitud de productos existentes. Por ello, el incremento de la mortalidad ante una mayor proporción

de parcelas en flor en la vecindad podría deberse al aumento de la cantidad de polen contaminado que recogen, tanto de las plantas de los propios cultivos, como de aquellas silvestres afectadas por su proximidad a campos que estén siendo tratados, pudiendo precisar de más espacios sin contaminar por productos químicos, tales como hábitats seminaturales de gran tamaño (Park *et al.*, 2015). De hecho, ciertos productos químicos que se consideran inocuos para *Apis mellifera* (Linnaeus, 1758) y que, por lo tanto, no presentan restricciones en su uso incluso en épocas de floración, podrían ser peligrosos para otras especies (Ladurner *et al.*, 2005). Esta potencial peligrosidad se debe principalmente a que la acumulación de tóxicos en el alimento de las larvas es mayor en especies silvestres que en la abeja de la miel (Bosch & Kemp, 2001; Sgolastra *et al.*, 2015), con lo que estos estudios tradicionales podrían no ser determinantes para demostrar la inocuidad de determinadas sustancias que podrían estar afectando al desarrollo de abejas silvestres. Y por lo tanto existe la necesidad de realizar más estudios destinados a conocer los efectos directos e indirectos de los productos químicos usados en zonas agrícolas sobre las especies de polinizadores silvestres (Sandrock *et al.*, 2014) y, en este caso, sobre *O. caerulea*.

### **Comunidad de enemigos naturales**

La actividad de los enemigos naturales que afecta a los nidos establecidos por *Osmia caerulea*, medida como la tasa de parasitoidismo, no se encuentra determinada por la abundancia de celdas de cría del hospedador. Este resultado es similar a lo observado por Jauker *et al.* (2012) con otras especie del género *Osmia*, aunque opuesto a lo encontrado por Ebeling *et al.* (2012) y otros autores, que encontraron una relación entre los parámetros de enemigos naturales con variables biológicas relacionadas con sus hospedadores (*e. g.* abundancia de celdas de hospedador), además de con variables ambientales (*e. g.* diversidad de plantas, cobertura de flores, diversidad de hábitats en el paisaje, complejidad paisajística) (Doak, 2000; Steffan-Dewenter, 2003; Esch *et al.*, 2005; Albrecht *et al.*, 2007; Baños Picón, 2011; Fabian *et al.*, 2013; Steckel *et al.*, 2014). Al margen de lo observado, se han podido encontrar diversas relaciones entre los hospedadores y sus antagonistas, desde la ausencia de relación entre ambos niveles tróficos, hasta una relación directa entre enemigos naturales y sus hospedadores, tanto positiva como negativa, incluso

variando de un año a otro dentro de un mismo estudio temporal en la misma zona de estudio (Rosenheim, 1990; Steffan-Dewenter & Schiele, 2008). Por lo tanto, la ausencia de relación entre *O. caerulescens* y sus enemigos naturales determinada por las estrategias adoptadas por ambos grupos (*i. e.* localización de hospedadores y nidos por parte de los enemigos naturales, estrategias de defensa de los hospedadores), muestra que los factores que determinan la actividad de los enemigos naturales está condicionada por otros factores ajenos a la población hospedadora (Rosenheim, 1990).

Los enemigos naturales que atacan a *O. caerulescens* responden a diferentes estrategias, de modo que encontramos cleptoparásitos, parasitoides y depredadores, siendo los enemigos naturales más abundantes en la zona *Sapyga quinquepunctata* (Fabricius, 1781), *Melittobia acasta* (Walker, 1839), dípteros y coleópteros, que se corresponden con el 94,31 % del total de celdas atacadas. Estos principales enemigos naturales de *O. caerulescens* presentan un carácter generalista, pudiendo atacar tanto a esta especie como a otros hospedadores potenciales que puedan encontrar (Güler & Kodan, 2010). En la zona en la que se ha llevado a cabo el estudio, la población más abundante en cavidades aéreas es la de *O. caerulescens*, con lo que dada la amplia disponibilidad de celdas de esta especie, junto con el carácter generalista de los enemigos naturales, los principales factores que afectan a la actividad parasitaria son aquellos relacionados con la distribución y persistencia en el medio de los antagonistas (*e. g.* recursos, refugio), en vez de ser los patrones relacionados con *O. caerulescens* (Ebeling *et al.*, 2012). Por último, a diferencia de lo encontrado por otros autores (Ewers & Didham, 2006; Steckel *et al.*, 2014) y debido al carácter generalista de los enemigos naturales, la escala de influencia de los factores ambientales medidos afecta de igual manera a ambos niveles tróficos (*i. e.* escalas paisajística, de vecindad y local), en vez de responder los antagonistas a escalas superiores a las de sus hospedadores (Tscharncke, Klein *et al.*, 2005).

En análisis previos se ha observado una relación entre la tasa de parasitoidismo de la comunidad de abejas total y la de la población de *O. caerulescens* y, aunque ciertos factores ambientales afectan de manera similar a ambas tasas de parasitoidismo (*e. g.* la complejidad paisajística y la proporción de cultivos sin flor en la vecindad), la influencia de la mayoría de las variables, sobre todo a escalas de vecindad y local, se muestra diferente.

Por ello, a pesar de que la actividad de los enemigos naturales de la comunidad de abejas está dirigida por la actividad de los enemigos naturales que atacan las celdas de cría de *O. caerulea*, se debería analizar la relación de la actividad de los enemigos naturales sobre esta población de manera independiente de la comunidad de abejas.

### **Estudio a escalas paisajística y local**

Paisajes más complejos estructuralmente, lo cual implica mayor diversidad de hábitats y mayor cantidad de remanentes de hábitats seminaturales, favorecen la actividad de los enemigos naturales, que aumentan su actividad. Este efecto positivo de la complejidad sobre la actividad del grupo ha sido observado por otros autores (Steffan-Dewenter, 2003; Bianchi *et al.*, 2006). En la misma línea se encuentran otros estudios que muestran la importancia de los hábitats seminaturales y forestales para la comunidad de enemigos naturales (Tylianakis *et al.*, 2004; Boccaccio & Petacchi, 2009; Fabian *et al.*, 2013), así como la distancia a ellos al situarse en áreas agrícolas (Tscharntke *et al.*, 1998; Schüepp *et al.*, 2011). Sin embargo otros autores no han encontrado una relación de la complejidad paisajística (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002), aunque sí la haya con elementos seminaturales a pequeñas escalas, o de la intensificación agrícola sobre la actividad de los enemigos naturales (Klein *et al.*, 2002). Los paisajes complejos ofrecen una mayor cantidad de hábitats adecuados donde localizar los recursos necesarios para su alimentación, así como para encontrar refugio e hibernar (Boccaccio & Petacchi, 2009; Geiger *et al.*, 2009), zonas más estables que permiten colonizar más fácilmente las zonas cultivadas donde localizar a sus hospedadores u obtener recursos (Steckel *et al.*, 2014). Además, en los paisajes complejos se encuentra una mayor presencia de hábitats seminaturales y bordes, entre otras estructuras lineales como acequias, que pueden actuar como elementos conectores entre distintos hábitats y que favorecen el desplazamiento y dispersión de los enemigos naturales en la matriz agrícola (Fabian *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2014; Steckel *et al.*, 2014).

Al analizar conjuntamente las escalas paisajística y local, se observa que la mayor complejidad del paisaje favorece una mayor actividad de los enemigos naturales sobre las celdas de cría de *O. caerulea*, al situarse los nidos trampa en los cultivos de alcachofa y huerta tradicional. Inicialmente se esperaba que el policultivo de huerta tradicional

promoviera una mayor actividad de los enemigos naturales, incluso en paisajes simples, con respecto a los monocultivos, modulando así el esperado efecto negativo de paisajes simples (Tscharrntke, Klein *et al.*, 2005). Se esperaba que la mayor heterogeneidad local que ofrecen las huertas beneficiara indirectamente a los enemigos naturales a través de un aumento de sus hospedadores (Molina *et al.*, 2014), y directamente a través de la mayor oferta de recursos por la diversidad de plantas en las huertas frente a los monocultivos (Baños Picón, 2011; Steckel *et al.*, 2014). En cambio, se observa una pauta de mayor tasa de parasitoidismo sobre *O. caerulescens* en paisajes complejos, indistintamente del tipo de cultivo local, pudiendo ser que al aumentar los recursos disponibles a escalas mayores, se reduzca la importancia de los disponibles a escala local (Holzschuh *et al.*, 2011). Al contrario de lo observado para los cultivos de alcachofa y huerta tradicional, el cultivo de patata presenta los menores valores registrados al situarse en paisajes complejos. Esta baja actividad de los enemigos naturales sobre la especie de estudio podría deberse a alguna característica agronómica asociada al cultivo de patata que limite su acción (*e. g.* manejo, productos químicos, densidad de flores o plantas). Podría ser que las perturbaciones asociadas a este cultivo, tanto directas (*e. g.* tipo de labranza de la tierra, riego, uso de pesticidas), como indirectas (*e. g.* cambios en las condiciones ambientales locales, rotación de cultivos), modulen la actividad de la comunidad de enemigos naturales (Vasseur *et al.*, 2013). De este modo, particularidades de un cultivo masivo de flores podrían no promover la actividad de los enemigos naturales, tal y como han visto Jauker *et al.* (2012) para los cultivos de colza y con el parasitoidismo sobre otra especie de *Osmia*.

### **Estudio a escalas paisajística y de vecindad**

A escala de vecindad, la proporción de los cultivos que no presentan flor reduce la actividad de los enemigos naturales sobre *O. caerulescens*. Los cultivos sin flor incluyen tanto parcelas abandonadas y en barbecho, como segadas, aradas y recién plantadas, además de aquellos cultivos que no presentan o no desarrollan flor en su ciclo agrícola (*e. g.* lechuga, coliflor), con lo que no parecen ofrecer recursos útiles para los enemigos naturales o sus hospedadores (Jauker *et al.*, 2012; Molina *et al.*, 2014), como alimento o protección, debido al manejo propio de los cultivos (*e. g.* arado, plantado), que crea una

serie de perturbaciones que afectan a la cobertura de plantas asociadas a estos cultivos y que condicionan la posibilidad de refugiarse o de encontrar hospedadores (Thorbek & Bilde, 2004; Boccaccio & Petacchi, 2009; Vasseur *et al.*, 2013). Asimismo la proporción de cultivos sin flor en la vecindad se encuentra relacionada con una mayor variabilidad en la oferta de flores de los cultivos circundantes a lo largo del tiempo, además de con una menor diversidad de hábitats y con una menor proporción de hábitats seminaturales. Con lo que no sólo podría ser perjudicial la falta de aporte de recursos por parte de las parcelas que no presentan flor, sino también el estar asociado a una mayor incidencia de prácticas agrícolas en el tiempo debido a la mayor variabilidad de cultivos (Vasseur *et al.*, 2013), así como a una menor cantidad y calidad de recursos y hábitats disponibles en una vecindad más heterogénea, con mayor diversidad de hábitats y con más remanentes de hábitats seminaturales, lo cual es fundamental para el mantenimiento de la densidad de este nivel trófico (Steffan-Dewenter, 2003). Adicionalmente al efecto negativo de los cultivos sin flor en la vecindad, se observa una modulación a escala de vecindad del efecto positivo de la complejidad paisajística visto anteriormente (ver resultados, Escalas paisajística y local, pág. 123) sobre la actividad de los enemigos naturales. De este modo, este efecto perjudicial de los cultivos sin flor se acentúa en ambos tipos de paisaje, viéndose limitada la actividad de los enemigos naturales a valores bajos (entre 1 y 7 %).

### **Estudio a escalas de vecindad y local**

En el estudio a escalas de vecindad y local se observan varias interacciones entre diferentes variables, que determinan la actividad llevada a cabo por los enemigos naturales. Al analizar la diversidad de hábitats a escala de vecindad, en conjunto con la cobertura del cultivo local, queda remarcada la importancia de una mayor variedad de parches que ofrezcan diversidad de espacios y de recursos, además de observar un efecto positivo importante de la cobertura de flores del cultivo. Esta relación positiva con hábitats diversos está en concordancia con lo esperado inicialmente y se ve apoyado por Steffan-Dewenter (2003), que indica la importancia de la presencia de hábitats de diferentes tipos que aseguren la supervivencia de enemigos naturales. Una mayor diversidad incluye una mayor proporción de hábitats seminaturales y estructuras lineales como bordes, que favorecen a

la comunidad de enemigos naturales (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Bianchi *et al.*, 2006), ofreciendo hábitats más estables que los cultivos circundantes, los cuales abastecen de recursos y hospedadores alternativos, además de ofrecer refugio (Tylianakis *et al.*, 2004; Boccaccio & Petacchi, 2009; Baños Picón, 2011; Molina *et al.*, 2014; Steckel *et al.*, 2014), y de servir de conectores entre los hábitats cultivados y hábitats sucesionales naturales más desarrollados (Fabian *et al.*, 2013). Además a esta escala de vecindad, se incluyen en la variedad de parches como fuente de heterogeneidad una mayor variedad de cultivos, los cuales llevan asociada una heterogeneidad intrínseca que ofrece recursos diferentes en el espacio y a lo largo del tiempo, así como hospedadores y fuentes de alimento (Fabian *et al.*, 2013; Vasseur *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2014). Al mismo tiempo se observa un efecto interactivo entre ambas variables, diversidad de hábitats en la vecindad y cobertura de flores en el cultivo local, que incrementa el efecto positivo de ambas promoviendo una mayor actividad de los enemigos naturales. El aporte extra de recursos por parte de los cultivos podría favorecer a los enemigos naturales, ya que a pesar de ser aportes puntuales, pueden ser abundantes (Jauker *et al.*, 2012; Fabian *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2014), ofreciendo las plantas cultivadas un recurso directo como alimento (*i. e.* néctar de las flores de alcachofa y varios cultivos presentes en la huerta tradicional). Asimismo podría beneficiar la presencia de flores silvestres asociadas a los cultivos, como las cubiertas vegetales bajo los frutales (Bugg & Waddington, 1994), ya que durante el mantenimiento del cultivo, en caso de no eliminar los bordes, se desarrollan plantas gracias al riego y la humedad creada en las parcelas, ya que en zonas mediterráneas el aporte de agua en épocas tradicionalmente secas beneficia la presencia de plantas silvestres (González-Estébanez *et al.*, 2011).

Adicionalmente, la diversidad de hábitats en la vecindad acentúa su efecto positivo con una mayor variabilidad de las flores presentes en cultivos adyacentes a los nidos trampa. La mayor variabilidad implica un aumento en las prácticas agrícolas llevadas a cabo, tales como segado, arado y rotación de cultivos, hecho que a priori se esperaba fuera perjudicial para la actividad de los enemigos naturales (Thorbek & Bilde, 2004; Boccaccio & Petacchi, 2009). Siendo los hábitats en la vecindad favorables, ya que ofrecen una mayor heterogeneidad de parches habitables, podría ser que la mayor perturbación promoviese el

desplazamiento entre los diferentes parches y con ello, la localización de los hospedadores o de los nidos de los mismos. Además, teniendo en cuenta el carácter generalista tanto de la especie hospedadora, como de los enemigos naturales que la atacan, cierta cantidad de perturbaciones podrían resultar asumibles, siempre y cuando la calidad y variedad de parches ofrezcan los recursos necesarios, como alimento o la posibilidad de refugio (Burel *et al.*, 1998), además de resultar sencillo para grupos generalistas el desplazamiento entre parches de hábitats (Steffan-Dewenter & Schiele, 2008). Al mismo tiempo, una mayor variabilidad podría crear un mayor rango en la oferta de flores por parte de los cultivos, ya que podría ir ligado a una mayor rotación de los cultivos, aumentando la heterogeneidad intrínseca asociada a las zonas cultivadas (Vasseur *et al.*, 2013).

Tal y como se ha observado, la variabilidad de flores favorece la actividad de los enemigos naturales, efecto que se ve incrementado con una mayor proporción de cultivos con flor en la vecindad. Por lo tanto se observa que si a una mayor actividad agrícola asociada a los cultivos circundantes, se suma una mayor persistencia de parcelas dedicadas a cultivos que presentan flor, los enemigos naturales son capaces de aumentar la incidencia de su actividad sobre *O. caerulescens*. La ampliación en la oferta de recursos por parte de los cultivos (Jauker *et al.*, 2012; Molina *et al.*, 2014), cuando aumentan las prácticas agrícolas, lleva a los enemigos naturales a incrementar su actividad, a pesar de que las perturbaciones puedan crear estas condiciones adversas en las parcelas cultivadas (Thorbeck & Bilde, 2004; Boccaccio & Petacchi, 2009). Probablemente, el carácter generalista de los principales enemigos naturales favorezca la adaptación a estas perturbaciones por prácticas agrícolas (Burel *et al.*, 1998). Por el contrario, ante condiciones de mayor estabilidad en la oferta temporal de flores de los cultivos de la vecindad, se observa un efecto contrario, en el que la proporción de cultivos con flor afecta negativamente. A pesar de este efecto inverso, la tasa de parasitoidismo es relativamente baja (entre 0 y 13 %) comparado con una situación de mayores cambios en la oferta de flores además de mayor cantidad de cultivos con flor. Se podría deducir que a falta de cultivos que ofrezcan flor, aunque sea de manera puntual (Jauker *et al.*, 2012; Molina *et al.*, 2014), una mayor estabilidad que indica una menor perturbación agrícola, favorecería la presencia de bordes menos alterados que puedan compensar esa carencia por parte de los cultivos, ofreciendo éstos más recursos y

refugio (Bianchi *et al.*, 2006; Geiger *et al.*, 2009) aunque sea para mantener una actividad reducida. Por lo tanto se observa, al contrario de lo que se esperaba inicialmente, un efecto positivo tanto de las prácticas agrícolas como de las zonas cultivadas, para enemigos naturales generalistas.

Por último, el efecto interactivo entre la proporción de cultivos con flor en la vecindad y la cobertura de flores del cultivo local muestra un efecto positivo y aditivo, cuando el cultivo donde se sitúan los nidos-trampa exhibe cierta cobertura. Tanto los cultivos adyacentes como el cultivo local podrían aportar recursos directos además de generar una matriz más adecuada para el desplazamiento de los enemigos naturales para buscar a su hospedador o sus nidos (Jauker *et al.*, 2012; Molina *et al.*, 2014). En cambio, si el cultivo local no presenta cobertura local, la tasa de parasitoidismo se mantiene en unos niveles relativamente bajos y el efecto de la oferta de flores en los cultivos adyacentes es negativa.

Con todo ello se puede concluir que a escalas de vecindad y local, la actividad de los enemigos naturales se ve condicionada por una mayor diversidad de hábitats, una mayor proporción de cultivos con flor y una mayor variabilidad en la oferta de flores por parte de los cultivos, todo ello asociado con una mayor cobertura de flores. Con lo que se observa que los enemigos naturales precisan de una mayor heterogeneidad estructural a escala de vecindad (Vasseur *et al.*, 2013), con suficientes recursos ofrecidos tanto por las zonas naturales como por los cultivos.

## **Conclusión**

La población de *O. caerulea* es la principal y dominante en la comunidad de abejas registrada en el periodo de estudio del año 2010. A pesar del volumen de celdas de cría producidas por esta población con respecto al resto de abejas, se observan diferencias entre la comunidad total y esta especie, en cuanto a la respuesta a las diferentes variables ambientales estudiadas. Esta distinta tendencia entre la comunidad y la especie más abundante que la compone pone de manifiesto la importancia de un estudio dirigido a la comunidad al completo, focalizando entre las diferentes especies que la componen, para

analizar las estrategias seguidas por diferentes especies menos abundantes y por la dominante.

*Osmia caerulea* se muestra condicionada por factores medidos a diversas escalas, desde la paisajística hasta la local, incluyendo la medida de variables en las cercanías de los nidos-trampa. Asimismo se observa un efecto interescalar en el que las variables de una determinada escala ven modulado su efecto por características de otras escalas del paisaje.

*Osmia caerulea* establece sus nidos y genera una descendencia abundante en paisajes con predominio de cultivos (*i. e.* paisajes simples). El efecto de la escala paisajística sobre la abundancia se ve mediado por el tipo de cultivo en el que se localizan los nidos-trampa. A una escala menor se observa que esta especie se asienta con éxito en zonas cultivadas y con menor diversidad de hábitats, siendo tolerante a la mayor presencia de hábitats cultivados aunque se beneficia de una mayor estabilidad en las prácticas agrícolas. De modo que esta abeja generalista depende más de la estabilidad temporal en los cultivos en las cercanías a los nidos-trampa, obteniendo beneficio y provecho de los recursos ofrecidos por los cultivos circundantes.

El sex ratio de la descendencia está dirigido a una mayor proporción de machos, siendo fundamental para una mayor producción de hembras una mayor diversidad de hábitats, tanto a escala de vecindad como paisajística, además de una mayor variabilidad en la oferta de flores en los cultivos circundantes y una mayor cobertura de flores en el cultivo local.

La población de *O. caerulea* genera una descendencia menos abundante pero con una mayor proporción de hembras cuando las condiciones en la vecindad permiten obtener recursos de calidad, debido a la mayor diversidad de hábitats además de una mayor variabilidad en la oferta de los cultivos circundantes, que a pesar del aumento de las prácticas agrícolas y sus consecuentes perturbaciones, ofrecen recursos más variados temporalmente. En cambio, la producción de machos aumenta cuando las condiciones en la vecindad parecen menos propicias, con menor diversidad de hábitats y con menor variabilidad en la oferta de los cultivos circundantes.

Los cultivos con flor circundantes a los nidos-trampa condicionan la mortalidad natural en las celdas de cría de *O. caerulea*, quizás debido a la toma de polen contaminado por los productos químicos que se utilizan en dichos campos cultivados, que afectan no sólo a las plantas cultivadas sino a las silvestres asociadas a las parcelas contiguas.

En lo que respecta a la comunidad de enemigos naturales que ataca a *O. caerulea*, no se observa una relación de densidad dependencia entre la tasa de parasitoidismo y la abundancia de celdas de cría de su hospedador. Por otro lado se comprueba que a la escala superior paisajística, la actividad de esta comunidad sigue un patrón similar al de tasa de parasitoidismo de la comunidad de abejas, pero a escalas de vecindad y local existe un efecto directo de las variables ambientales sobre la tasa de parasitoidismo de *O. caerulea*.

La actividad de los enemigos naturales es más elevada en paisajes complejos, viéndose reducida al situarse en cultivos de patata, además de al existir una alta proporción de cultivos sin flor en la vecindad. Los enemigos naturales se benefician de una mayor heterogeneidad en la vecindad, asociada a la mayor variedad de hábitats tanto seminaturales como cultivados, además de una mayor actividad agrícola y una mayor cobertura de flores en el cultivo local y en los cultivos circundantes.



# **BLOQUE I**

**Referencias**

---



## Referencias

- Agricultura, D. G. D. (1929) 'Hojas Divulgadoras- La patata', 19–20.
- Albrecht, M., Duelli, P., Schmid, B. and Müller, C. B. (2007) 'Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows', *Journal of Animal Ecology*, 76, pp. 1015–1025.
- Alomar, O., Goula, M. and Albajes, R. (2002) 'Colonization of tomato fields by predatory mirid bugs (Hemiptera: Homoptera) in northern Spain', *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89, pp. 105–115.
- Arena, M. and Sgolastra, F. (2014) 'A meta-analysis comparing the sensitivity of bees to pesticides', *Ecotoxicology*, 23, pp. 324–334.
- Artz, D. R. and Pitts-Singer, T. L. (2015) 'Effects of fungicide and adjuvant sprays on nesting behavior in two managed solitary bees, *Osmia lignaria* and *Megachile rotundata*', *PLoS ONE*, 10, pp. 1–19.
- Asís, J. D., Tormos, J. and Gayubo, S. F. (1994) 'Biological observations on *Trypoxylon attenuatum* and description of its mature larva and its natural enemy *Trichrysis cyanea* (Hymenoptera: Sphecidae, Chrysididae)', *Journal of the Kansas entomological Society*. JSTOR, pp. 199–207.
- Baños-Picón, L., Torres, F., Tormos, J., Gayubo, S. F. and Asís, J. D. (2013) 'Comparison of two Mediterranean crop systems: Polycrop favours trap-nesting solitary bees over monocrop', *Basic and Applied Ecology*, 14(3), pp. 255–262.
- Baños Picón, L. (2011) '*La heterogeneidad en paisajes agrícolas: Análisis de su influencia en la diversidad e interacciones biológicas de las comunidades de avispas y abejas nidificantes aéreas (Hymenoptera : Apoidea) como indicadores sensibles de la calidad del medio*'. Universidad de Salamanca.
- Batista Matos, M. C., Sousa-Souto, L., Almeida, R. S. and Teodoro, A. V. (2013) 'Contrasting Patterns of Species Richness and Composition of Solitary Wasps and Bees (Insecta: Hymenoptera) According to Land-use', *Biotropica*, 45, pp. 73–79.
- Batra, S. W. T. (1978) '*Osmia cornifrons* and *Pithitis smaragdula*, two Asian bees introduced into the United States for crop pollination', in *Proceedings 4th International Symposium on Pollination*. Maryland Agricultural Experimental Station Miscellaneous Publication.
- Batra, S. W. T. (1993) 'Male-fertile potato flowers are selectively buzz-pollinated only by *Bombus terricola* Kirby in Upstate New York', *Journal of Kansas Entomological Society*, pp. 252–254.
- Beduschi, T., Tscharrntke, T. and Scherber, C. (2015) 'Using multi-level generalized path analysis to understand herbivore and parasitoid dynamics in changing landscapes', *Landscape Ecology*. Springer Netherlands, 30, pp. 1975–1986.
- Benton, T. G., Vickery, J. A. and Wilson, J. D. (2003) 'Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key?', *Trends in Ecology & Evolution*, 18, pp. 182–188.
- Bianchi, F. J. J. A., Booij, C. J. H. and Tscharrntke, T. (2006) 'Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control.', *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 273, pp. 1715–1727.
- Biddinger, D. J., Robertson, J. L., Mullin, C., Frazier, J., Ashcraft, S. A., Rajotte, E. G., Joshi, N. K. and Vaughn, M. (2013) 'Comparative Toxicities and Synergism of Apple Orchard Pesticides to *Apis mellifera* (L.) and *Osmia cornifrons* (Radoszkowski)', *PLoS ONE*, 8, pp. 1–6.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J. P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M. J. M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W. K. R. E., Zobel, M. and Edwards, P. J. (2008) 'Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: A pan-European study', *Journal of Applied Ecology*, 45, pp. 141–150.
- Boccaccio, L. and Petacchi, R. (2009) 'Landscape effects on the complex of *Bactrocera oleae* parasitoids and implications for conservation biological control', *BioControl*, 54, pp. 607–616.
- Bogya, S., Markó, V. and Szinetár, C. S. (1999) 'Comparison of pome fruit orchard inhabiting spider assemblages at different geographical scales', *Agricultural and Forest Entomology*. Wiley Online Library, 1, pp. 261–269.
- Bosch, J. (2008) 'Production of undersized offspring in a solitary bee', *Animal Behaviour*, 75, pp. 809–816.

- Bosch, J. and Kemp, W. P. (2001) *How to Manage the Blue Orchard Bee*, SUSTAINABLE AGRICULTURE NETWORK, Systematics. Beltsville: National Agricultural Library.
- Bosch, J., Kemp, W. P. and Trostle, G. E. (2006) 'Bee Population Returns and Cherry Yields in an Orchard Pollinated with *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae)', *Journal of Economic Entomology*, 99, pp. 408–413.
- Bosch, J., Sgolastra, F. and Kemp, W. P. (2008) 'Life cycle ecophysiology of *Osmia mason* bees used as crop pollinators', *Bee Pollination in Agricultural Ecosystems*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Bosch, J. and Vicens, N. (2005) 'Sex allocation in the solitary bee *Osmia cornuta*: Do females behave in agreement with Fisher's theory?', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, pp. 124–132.
- Breitbach, N., Tillmann, S., Schleuning, M., Grünewald, C., Laube, I., Steffan-Dewenter, I. and Böhning-Gaese, K. (2011) 'Influence of habitat complexity and landscape configuration on pollination and seed-dispersal interactions of wild cherry trees', *Oecologia*, 168, pp. 425–437.
- Bugg, R. L. and Waddington, C. (1994) 'Using cover crops to manage arthropod pests of orchards: A review', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 50, pp. 11–28.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brunel, E. and Lefeuvre, J. C. (1998) 'Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes', *Acta Oecologica*, 19, pp. 47–60.
- Buschini, M. L. T., Caldas, T. R., Borba, N. A. and Brescovit, A. D. (2010) 'Spiders used as prey by the hunting wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *agamemnon* Richards (Hymenoptera: Crabronidae)', *Zoological Studies*, 49, pp. 169–175.
- Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, K., Potts, S. G., Roberts, S. P. M. M., Rodet, G., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, C., Woyciechowski, M. and Vaissière, B. E. (2009) 'Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 133, pp. 40–47.
- Carvalho, L. G., Veldtman, R., Shenkute, A. G., Tesfay, G. B., Pirk, C. W. W., Donaldson, J. S. and Nicolson, S. W. (2011) 'Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity', *Ecology letters*. Wiley Online Library, 14, pp. 251–259.
- Carvell, C., Osborne, J. L., Bourke, a F. G., Freeman, S. N., Pywell, R. F. and Heard, M. S. (2011) 'Bumble bee species' responses to a targeted conservation measure depend on landscape context and habitat quality.', *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, 21, pp. 1760–71.
- Chacoff, N. P. and Aizen, M. a. (2006) 'Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest', *Journal of Applied Ecology*, 43, pp. 18–27.
- Collet, J. M. and Pérennec, S. (2009) 'Moths problems on artichoke (*Cynara scolymus*) in Brittany', in *VII International Symposium on Artichoke, Cardoon and Their Wild Relatives 942*, pp. 191–194.
- Connelly, H., Poveda, K. and Loeb, G. (2015) 'Landscape simplification decreases wild bee pollination services to strawberry', *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Elsevier B.V., 211, pp. 51–56.
- Conner, J. K. and Rush, S. (1996) 'Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*', *Oecologia*, 105, pp. 509–516.
- Coudrain, V., Herzog, F. and Entling, M. H. (2013) 'Effects of Habitat Fragmentation on Abundance, Larval Food and Parasitism of a Spider-Hunting Wasp', *PLoS ONE*, 8, pp. 1–7.
- Coville, R. E. and Griswold, C. (1983) 'Nesting biology of *Trypoxylon xanthandrum* in Costa Rica with observations on its spider prey (Hymenoptera: Sphecidae; Araneae: Senoculidae)', *Journal of the Kansas Entomological Society*. JSTOR, pp. 205–216.
- Cozzi, G., Müller, C. B. and Krauss, J. (2008) 'How do local habitat management and landscape structure at different spatial scales affect fritillary butterfly distribution on fragmented wetlands?', *Landscape Ecology*, 23, pp. 269–283.
- Cresti, L., Nepi, M., Maccagnani, B., Ladurner, E. and Pacini, E. (2001) 'Pear pollen digestion by larvae of *Osmia cornuta* (Latreille) (Hymenoptera: Megachilidae)', in *Proceedings of the International Congress of Apimondia*.
- Danks, H. V. (1971) 'Nest Mortality Factors in Stem-Nesting Aculeate Hymenoptera', *Journal of Animal Ecology*, 40, pp. 79–82.
- Dauber, J., Hirsch, M., Simmering, D., Waldhardt, R., Otte, A. and Wolters, V. (2003) 'Landscape structure as an indicator of biodiversity: Matrix effects on species richness', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 98, pp. 321–329.

- David, A., Botías, C., Abdul-Sada, A., Nicholls, E., Rotheray, E. L., Hill, E. M. and Goulson, D. (2016) 'Widespread contamination of wildflower and bee-collected pollen with complex mixtures of neonicotinoids and fungicides commonly applied to crops', *Environment International*, 88, pp. 169–178.
- Diekötter, T., Peter, F., Jauker, B., Wolters, V. and Jauker, F. (2013) 'Mass-flowering crops increase richness of cavity-nesting bees and wasps in modern agro-ecosystems', *GCB Bioenergy*, 6, pp. 219–226.
- Doak, P. (2000) 'The effects of plant dispersion and prey density on parasitism rates in a naturally patchy habitat', *Oecologia*, 122, p. 556.
- Doronin, M. (1996) 'The hosts of some cuckoo wasps (Hymenoptera, Chrysididae) in Latvia', *Latvijas Entomologs*, 35, pp. 17–19.
- Ebeling, A., Klein, A.-M. M., Schumacher, J., Weisser, W. W. and Tschardtke, T. (2008) 'How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits?', *Oikos*, 117, pp. 1808–1815.
- Ebeling, A., Klein, A. M., Weisser, W. W. and Tschardtke, T. (2012) 'Multitrophic effects of experimental changes in plant diversity on cavity-nesting bees, wasps, and their parasitoids', *Oecologia*, 169, pp. 453–465.
- Esch, S., Klinkhamer, P. G. L. and Van Der Meijden, E. (2005) 'Do distances among host patches and host density affect the distribution of a specialist parasitoid?', *Oecologia*, 146, pp. 218–226.
- Ewers, R. M. and Didham, R. K. (2006) 'Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation.', *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81, pp. 117–42.
- Fabian, Y., Sandau, N., Bruggisser, O. T., Aebi, A., Kehrl, P., Rohr, R. P., Naisbit, R. E. and Bersier, L. F. (2013) 'The importance of landscape and spatial structure for hymenopteran-based food webs in an agro-ecosystem', *Journal of Animal Ecology*, 82, pp. 1203–1214.
- Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J., Smith, A., Javorek, S., King, D., Lindsay, K. F., Mitchell, S. and Tischendorf, L. (2015) 'Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 200, pp. 219–234.
- Le Féon, V., Burel, F., Chifflet, R., Henry, M., Ricroch, A., Vaissière, B. E. and Baudry, J. (2013) 'Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes', *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Elsevier, 166, pp. 94–101.
- Le Féon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, F. and Burel, F. (2010) 'Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries', *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 137, pp. 143–150.
- Fernández Alcázar, J. I. (2012) 'Costes de cultivo en patata', *Cuaderno de Campo. Gobierno de La Rioja*, (50), pp. 14–18.
- Fisher, R. A. (1958) *The genetic theory of natural selection*. Dover.
- Flick, T., Feagan, S. and Fahrig, L. (2012) 'Effects of landscape structure on butterfly species richness and abundance in agricultural landscapes in eastern Ontario, Canada', *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Elsevier B.V., 156, pp. 123–133.
- Frank, S. A. (1995) 'Sex allocation in solitary bees and wasps', *The American Naturalist*, 146, pp. 316–323.
- Frazier, J., Mullin, C., Frazier, M. and Ashcraft, S. (2011) 'Pesticides and their involvement in colony collapse disorder', *American Bee Journal*, 151, pp. 779–781.
- Gardiner, M. A., Tuell, J. K., Isaacs, R., Gibbs, J., Ascher, J. S. and Landis, D. A. (2010) 'Implications of three biofuel crops for beneficial arthropods in agricultural landscapes', *Bioenergy Research*, 3, pp. 6–19.
- Gathmann, A., Greiler, H.-J. J. and Tschardtke, T. (1994) 'Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing', *Oecologia*, 98, pp. 8–14.
- Gathmann, A. and Tschardtke, T. (1997) 'Bees and wasps in the agricultural landscape: colonization and augmentation in trap nests', *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 11, pp. 91–94.
- Gathmann, A. and Tschardtke, T. (2002) 'Foraging ranges of solitary bees', *Journal of Animal Ecology*, (Westrich 1996), pp. 757–764.
- Geiger, F., Wäckers, F. L. and Bianchi, F. J. J. A. (2009) 'Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats', *BioControl*, 54, pp. 529–535.
- Gil Ortega, R. (1999) 'El cultivo de la alcachofa. Variedades de semilla', *Hojas divulgadoras del Ministerio de Agricultura*, p. 48.
- Gill, N. T. V., Gill, K. C. N. T. and Vear, K. C. (1965) *Agricultural botany. Botánica agrícola*.

- González-Estébanez, F. J., García-Tejero, S., Mateo-Tomás, P. and Olea, P. P. (2011) 'Effects of irrigation and landscape heterogeneity on butterfly diversity in Mediterranean farmlands', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 144, pp. 262–270.
- Goulson, D. (2003) 'Conserving wild bees for crop pollination', *Food, Agriculture & Environment*, 1, pp. 142–144.
- Gradish, A. E., Scott-Dupree, C. D., Shipp, L., Harris, C. R. and Ferguson, G. (2010) 'Effect of reduced risk pesticides for use in greenhouse vegetable production on *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae)', *Pest Management Science*, 66, pp. 142–146.
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R. and Kremen, C. (2007) 'Bee foraging ranges and their relationship to body size', *Oecologia*, 153(3), pp. 589–596.
- Greig-Smith, P. W., Thompson, H. M., Hardy, A. R., Bew, M. H., Findlay, E. and Stevenson, J. H. (1994) 'Incidents of poisoning of honeybees (*Apis mellifera*) by agricultural pesticides in Great Britain 1981-1991', *Crop Protection*, 13, pp. 567–581.
- Guédot, C., Bosch, J. and Kemp, W. P. (2009) 'Relationship between body size and homing ability in the genus *Osmia* (Hymenoptera; Megachilidae)', *Ecological Entomology*, 34, pp. 158–161.
- Güler, Y. and Kodan, M. (2010) 'A new record of ectoparasitoid *Melittobia acasta* (Walker, 1839) (Hymenoptera: Eulophidae) from Turkey.', *Mellicera*, 10, p. 6172.
- Hagen, M. and Kraemer, M. (2010) 'Agricultural surroundings support flower–visitor networks in an Afrotropical rain forest', *Biological Conservation*. Elsevier Ltd, 143, pp. 1654–1663.
- Hamm, A. H. and Richards, O. W. (1930) 'The biology of the British fossorial wasps of the families Mellinidae, Gorytidae, Philanthidae, Oxybelidae, and Trypoxylidae', *Ecological Entomology*. Wiley Online Library, 78, pp. 95–131.
- Hanley, M. E., Franco, M., Dean, C. E., Franklin, E. L., Harris, H. R., Haynes, A. G., Rapson, S. R., Rowse, G., Thomas, K. C., Waterhouse, B. R. and Knight, M. E. (2011) 'Increased bumblebee abundance along the margins of a mass flowering crop: evidence for pollinator spill-over', *Oikos*, 120, pp. 1618–1624.
- Harris, A. C. (1994) '*Ancistrocerus gazella* (Hymenoptera: Vespoidea: Eumenidae): a potentially useful biological control agent for leafrollers *Planotortrix octo*, *P. excessana*, *Ctenopseustis obliquana*, *C. herana*, and *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand', *New Zealand journal of crop and horticultural science*, 22, pp. 235–238.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P. P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V. and Bugter, R. (2007) 'How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes', *Journal of Applied Ecology*, 44, pp. 340–351.
- Herrmann, F., Westphal, C., Moritz, R. F. A. and Steffan-Dewenter, I. (2007) 'Genetic diversity and mass resources promote colony size and forager densities of a social bee (*Bombus pascuorum*) in agricultural landscapes', *Molecular Ecology*. Wiley Online Library, 16, pp. 1167–1178.
- Holzschuh, A., Dormann, C. F., Tschardtke, T. and Steffan-Dewenter, I. (2011) 'Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, pp. 3444–3451.
- Holzschuh, A., Dormann, C. F., Tschardtke, T. and Steffan-Dewenter, I. (2013) 'Mass-flowering crops enhance wild bee abundance', *Oecologia*, 172, pp. 477–484.
- Holzschuh, A., Dudenhöffer, J. H. and Tschardtke, T. (2012) 'Landscapes with wild bee habitats enhance pollination, fruit set and yield of sweet cherry', *Biological Conservation*. Elsevier Ltd, 153, pp. 101–107.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D. and Tschardtke, T. (2007) 'Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context', *Journal of Applied Ecology*, 44, pp. 41–49.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. (2008) 'Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity', *Oikos*, 117, pp. 354–361.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. (2010) 'How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids?', *The Journal of animal ecology*, 79, pp. 491–500.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. (2009) 'Grass strip corridors in agricultural landscapes enhance nest-site colonization by solitary wasps', *Ecological Applications*, 19, pp. 123–132.

- Jauker, F., Peter, F., Wolters, V. and Diekötter, T. (2012) 'Early reproductive benefits of mass-flowering crops to the solitary bee *Osmia rufa* outbalance post-flowering disadvantages', *Basic and Applied Ecology*. Elsevier GmbH, 13, pp. 268–276.
- Jin, N., Klein, S., Leimig, F., Bischoff, G. and Menzel, R. (2015) 'The neonicotinoid clothianidin interferes with navigation of the solitary bee *Osmia cornuta* in a laboratory test', *Journal of Experimental Biology*, 218, pp. 2821–2825.
- Johns, T. and Keen, S. L. (1986) 'Ongoing evolution of the potato on the altiplano of western Bolivia', *Economic Botany*, 40, pp. 409–424.
- Kennedy, C. M., Lonsdorf, E., Neel, M. C., Williams, N. M., Ricketts, T. H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A. L., Cariveau, D., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Cunningham, S. A., Danforth, B. N., Dudenhöffer, J. H., Elle, E., Gaines, H. R., Garibaldi, L. A., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Javorek, S. K., Jha, S., Klein, A. M., Krewenka, K., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Morandin, L., Neame, L. A., Otieno, M., Park, M., Potts, S. G., Rundlöf, M., Saez, A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Felipe Viana, B., Westphal, C., Wilson, J. K., Greenleaf, S. S., Kremen, C. (2013) 'A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems', *Ecology Letters*, 16, pp. 584–599.
- Kéry, M. and Hatfield, J. S. (2003) 'Normality of Raw Data in General Linear Models: the Most Widespread Myth in Statistics', *Bulletin of the Ecological Society of America*, 84, pp. 92–94.
- Kim, J. -y. (1999) 'Influence of resource level on maternal investment in a leaf-cutter bee (Hymenoptera: Megachilidae)', *Behavioral Ecology*, 10, pp. 552–556.
- Kimsey, L. S. and Bohart, R. (1991) *The Chrysidids wasps of the World*. Oxford University Press, New York.
- Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I., Buchori, D. and Tscharrntke, T. (2002) 'Effects of on Land-Use Coffee Bees Intensity in Tropical Agroforestry and Flower-Visiting Trap-Nesting and', *Conservation Biology*, 16, pp. 1003–1014.
- Kohler, F., Verhulst, J., Van Klink, R. and Kleijn, D. (2008) 'At what spatial scale do high-quality habitats enhance the diversity of forbs and pollinators in intensively farmed landscapes?', *Journal of Applied Ecology*. Wiley Online Library, 45, pp. 753–762.
- Krebs, C. J. (1989) *Ecological methodology*. Harper & Row New York.
- Kremen, C. (2008) 'Crop pollination services from wild bees', *Bee pollination in agricultural ecosystems*. Oxford University Press, pp. 10–26.
- Kremen, C., Bugg, R. L., Nicola, N., Smith, S. A., Thorp, R. W. and Williams, N. M. (2002) 'Native bees, native plants and crop pollination in California', *Fremontia*, 30, pp. 41–49.
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T. T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A.-M. M., Regetz, J. and Ricketts, T. H. (2007) 'Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: A conceptual framework for the effects of land-use change', *Ecology Letters*, 10, pp. 299–314.
- Krombein, K. V (1967) *Trap-nesting wasps and bees: Life Histories, Nests and Associates*, Smithsonian Institution. Washington, D.C.: Smithsonian Press.
- Kruess, A. and Tscharrntke, T. (2002) 'Grazing Intensity and the Diversity of Grasshoppers, Butterflies, and Trap-Nesting Bees and Wasps', *Conservation Biology*, 16, pp. 1570–1580.
- Ladurner, E., Bosch, J., Kemp, W. P. and Maini, S. (2008) 'Foraging and Nesting Behavior of *Osmia lignaria*; (Hymenoptera: Megachilidae) in the Presence of Fungicides: Cage Studies', *Journal of Economic Entomology*, 101, pp. 647–653.
- Ladurner, E., Bosch, J., Kemp, W. P., Maini, S., Ladurner, E., Bosch, J., Kemp, W. P. and Maini, S. (2005) 'Assessing delayed and acute toxicity of five formulated fungicides to *Osmia lignaria* Say and *Apis mellifera*, *Apidologie*, 36, 449-460.
- Landis, D. A., Wratten, S. D. and Gurr, G. M. (2000) 'Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture', *Annual review of entomology*, 45, pp. 175–201.
- Larraín, P. S., Salas, C. F., Jana, A. C. and Graña, S. F. (2012) 'Major artichoke pests (*Cynara cardunculus* sub. *scolymus* L.) in Coquimbo Region, Chile', in *VIII International Symposium on Artichoke, Cardoon and their Wild Relatives 983*, pp. 301–305.
- LLanos Company, M. and Dalmau Tarazona, A. (1962) 'Preparación del terreno en cultivos de huerta', *Hojas divulgadoras del Ministerio de Agricultura*, 3–62, p. 16.

- Maccagnani, B., Ladurner, E., Santi, F. and Burgio, G. (2003) 'Osmia cornuta (Hymenoptera, Megachilidae) as a pollinator of pear (*Pyrus communis*): fruit-and seed-set', *Apidologie*, 34, pp. 207–216.
- Maelfait, J.-P. and De Keer, R. (1990) 'The border zone of an intensively grazed pasture as a corridor for spiders Araneae', *Biological Conservation*, 54, pp. 223–238.
- Mansour, F. (1987) 'Effect of pesticides on spiders occurring on apple', *Phytoparasitica*, 15, pp. 43–50.
- Margalef, R. (1977) 'Ecologia; Ediciones Òmega SA', *Barcelona, Spain*.
- Martín Tomé, M. A. (2006) 'Ecología de nidificación de aculeados xilícolas, con especial referencia a *Trypoxylon attenuatum* (Hymenoptera: Aculeata)'. *Universidad de Salamanca*.
- Medler, J. T. (1967) 'Biology of Trypoxylon in trap nests in Wisconsin (Hymenoptera: Sphecidae)', *American Midland Naturalist*. JSTOR, pp. 344–358.
- Menalled, F. D., Marino, P. C., Gage, S. H. and Landis, D. A. (1999) 'Does Agricultural Landscape Structure Affect Parasitism and Parasitoid Diversity?', *Ecological Applications*, 9, pp. 634–641.
- Molina, G. A. R., Poggio, S. L. and Ghersa, C. M. (2014) 'Epigeal arthropod communities in intensively farmed landscapes: Effects of land use mosaics, neighbourhood heterogeneity, and field position', *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Elsevier B.V., 192, pp. 135–143.
- Morgan, D. (1984) 'Cuckoo-wasps. Hymenoptera, Chrysididae.', *Cuckoo-wasps. Hymenoptera, Chrysididae.*, 6.
- Mussen, E. (2003) 'Effects of selected fungicides on almond pollen germination and pollen tube growth and on the development of larval honey bees'.
- O'Neill, K. M. (2001) *Solitary wasps: behavior and natural history*. Cornell University Press.
- Öckinger, E. and Smith, H. G. (2007) 'Do corridors promote dispersal in grassland butterflies and other insects?', *Landscape Ecology*, 23, pp. 27–40.
- Osborne, A. J. L., Clark, S. J., Morris, R. J., Williams, I. H., Riley, J. R., Smith, A. D., Reynolds, R. and Edwards, A. S. (1999) 'A landscape-scale of bumble bee foraging study range and constancy using harmonic radar', *Journal of Applied Ecology*, 36, pp. 519–533.
- Park, M. G., Blitzer, E. J., Gibbs, J., Losey, J. E. and Danforth, B. N. (2015) 'Negative effects of pesticides on wild bee communities can be buffered by landscape context', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, p. 20150299.
- Pärn, M., Soon, V., Vallisoo, T., Hovi, K. and Luig, J. (2015) 'Host specificity of the tribe Chrysidini (Hymenoptera: Chrysididae) in Estonia ascertained with trap-nesting', *European Journal of Entomology*, 112, pp. 91–99.
- Pastor Coscolluela, F. (1983) 'Variedad de patata y siembra certificada', *Hojas divulgadoras del Ministerio de Agricultura*, 16–83, p. 24.
- Pérennec, S. and Collet, J. M. (2009) 'Artichoke's Pests in Brittany', in *VII International Symposium on Artichoke, Cardoon and Their Wild Relatives 942*, pp. 229–232.
- Peterson, J. H. and Roitberg, B. D. (2006) 'Impact of Resource Levels on Sex Ratio and Resource Allocation in the Solitary Bee, *Megachile rotundata*', *Environmental Entomology*, 35, pp. 1404–1410.
- Peterson, J. H. and Roitberg, B. D. (2006) 'Impacts of flight distance on sex ratio and resource allocation to offspring in the leafcutter bee, *Megachile rotundata*', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, pp. 589–596.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. and Core Team, R. (2017) *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.*, *R package version 3.1-131*.
- Prieto-Benítez, S. and Méndez, M. (2011) 'Effects of land management on the abundance and richness of spiders (Araneae): A meta-analysis', *Biological Conservation*, 144, pp. 683–691.
- Purves, R., Clifford, P. T. P. and Donovan, B. (1998) 'Preliminary observations of *Osmia coerulescens* as a pollinator of herbage seed crops', *Proceedings of the New Zealand Grasslands Association*, 164, pp. 161–164.
- R Core Team (2017) *R: A language environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Raw, A. (1972) 'The biology of the solitary bee *Osmia rufa* (L.) (Megachilidae)', *The Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 124, pp. 213–229.
- Reche Marmol, J. (1971) 'Cultivo de la alcachofa', *Hojas divulgadoras del Ministerio de Agricultura*, 2, p. 24.
- Rehan, S. M. and Richards, M. H. (2010) 'The influence of maternal quality on brood sex allocation in the small carpenter bee, *Ceratina calcarata*', *Ethology*, 116, pp. 876–887.

- Rosas-Ramos, N., Baños-Picón, L., Tobajas, E., Tormos, J. and Asís, J. D. (2017) 'Both landscape and local scale factors matter for the parental investment strategies of the pollinator *Osmia caerulescens*', *Journal of Apicultural Research*. Taylor & Francis, 56, pp. 1–12.
- Rosenheim, J. A. (1990) 'Density-Dependent Parasitism and the Evolution of Aggregated Nesting in the Solitary Hymenoptera', *Annals of the Entomological Society of America*, 83, pp. 277–286.
- Rosenheim, J. A. (1996) 'An Evolutionary Argument for Egg Limitation', *Evolution*, 50, pp. 2089–2094.
- Rundlöf, M., Nilsson, H. and Smith, H. G. (2008) 'Interacting effects of farming practice and landscape context on bumble bees', *Biological Conservation*, 141, pp. 417–426.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J. P. and Roger-Estrade, J. (2011) 'Multi-scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle parasitism rate', *Landscape Ecology*, 26, pp. 473–486.
- Sackett, T. E., Buddle, C. M. and Vincent, C. (2009) 'Dynamics of spider colonization of apple orchards from adjacent deciduous forest', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 129, pp. 144–148.
- Sandrock, C., Tanadini, L. G., Pettis, J. S., Biesmeijer, J. C., Potts, S. G. and Neumann, P. (2014) 'Sublethal neonicotinoid insecticide exposure reduces solitary bee reproductive success', *Agricultural and Forest Entomology*, 16, pp. 119–128.
- Sanford, J. C., Hanneman, R. E. Jr. (1981) 'The use of bees for the purpose of inter-mating in potato', *American Potato Journal*, 58, pp. 481–485.
- Schmidt, M. H. and Tschardtke, T. (2005) 'The role of perennial habitats for Central European farmland spiders', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 105, pp. 235–242.
- Schüepf, C., Herrmann, J. D., Herzog, F. and Schmidt-Entling, M. H. (2011) 'Differential effects of habitat isolation and landscape composition on wasps, bees, and their enemies', *Oecologia*, 165, pp. 713–721.
- Schüepf, C., Rittiner, S. and Entling, M. H. (2012) 'High Bee and Wasp Diversity in a Heterogeneous Tropical Farming System Compared to Protected Forest', *PLoS ONE*, 7 (12), e52109.
- Serrano Cermeño, Z. (2013) *Prontuario Del Cultivo De Solanáceas (Berenjena, pimiento, tomate y patata)*. Edited by Z. Serrano Cermeño. Málaga.
- Sgolastra, F., Tosi, S., Medrzycki, P., Porrini, C. and Burgio, G. (2015) 'Toxicity of spirotetramat on solitary bee larvae, *Osmia cornuta* (Hymenoptera: Megachilidae), in laboratory conditions', *Journal of Apicultural Science*, 59, pp. 73–83.
- Sobek, S., Tschardtke, T., Scherber, C., Schiele, S. and Steffan-Dewenter, I. (2009) 'Canopy vs. understory: Does tree diversity affect bee and wasp communities and their natural enemies across forest strata?', *Forest Ecology and Management*, 258, pp. 609–615.
- Steckel, J., Westphal, C., Peters, M. K., Bellach, M., Rothenwohrer, C., Erasmí, S., Scherber, C., Tschardtke, T. and Steffan-Dewenter, I. (2014) 'Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists', *Biological Conservation*. Elsevier Ltd, 172, pp. 56–64.
- Steffan-Dewenter, I. (2002) 'Landscape context affects trap-nestings bees, wasps, and their natural enemies', *Ecological Entomology*, pp. 631–637.
- Steffan-Dewenter, I. (2003) 'Importance of Habitat Area and Landscape Context Fragmented Orchard Meadows', *Conservation Biology*, 17, pp. 1036–1044.
- Steffan-dewenter, I. and Leschke, K. (2003) 'Effects of habitat management on vegetation and above-ground nesting bees and wasps of orchard meadows in Central Europe', *Biodiversity and Conservation*, 12, pp. 1953–1968.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., Tschardtke, T., Hristof, C. B. U., Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. and Tschardtke, T. (2002) 'Scale-dependant effects of landscape context on three pollinator guilds', *Ecology*, 83, pp. 1421–1432.
- Steffan-Dewenter, I. and Schiele, S. (2008) 'Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitats?', *Ecology*, 89, pp. 1375–1387.
- Sugiura, N. and Maeta, Y. (1989) 'Parental Investment and Offspring Sex Ratio in a Solitary Mason Bee, *Osmia cornifrons* (Radoszkowski) (Hymenoptera, Megachilidae)', *Japanese Journal of Entomology*, 57, pp. 861–875.
- Tasei, J.-N. (1972) 'Observations préliminaires sur la biologie D'*Osmia* (*Chalcosmia*) *coerulescens* L., (Hymenoptera Megachilidae), pollinisatrice de la luzerne (*Medicago sativa* L.)', *Apidologie*, 3, pp. 149–165.

- Tasei, J. N. N. (1976) 'Récolte des pollens et approvisionnement du nid chez *Osmia coerulescens* L', *Apidologie*, 7, pp. 277–300.
- Tesoriero, D., Maccagnani, B., Santi, F. and Celli, G. (2003) 'Toxicity of three pesticides on larval instars of *Osmia cornuta*: preliminary results', *Bulletin of Insectology*, 56, pp. 169–171.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. and Tscharntke, T. (2003) 'Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales', *Oikos*, 101, pp. 18–25.
- Thies, C. and Tscharntke, T. (1999) 'Landscape structure and biological control in agroecosystems', *Science (New York, N.Y.)*, 285, pp. 893–5.
- Thompson, H. M. (2003) 'Behavioural effects of pesticides in bees—their potential for use in risk assessment.', *Ecotoxicology (London, England)*, 12, pp. 317–30.
- Thorbek, P. and Bilde, T. (2004) 'Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management', *Journal of Applied Ecology*, 41, pp. 526–538.
- Thorbek, P., Sunderland, K. D. and Topping, C. J. (2004) 'Reproductive biology of agrobiont linyphiid spiders in relation to habitat, season and biocontrol potential', *Biological Control*, 30, pp. 193–202.
- Torchio, P. F. (1976) 'Use of *Osmia lignaria* Say (Hymenoptera: Apoidea, Megachilidae) as a pollinator in an apple and prune orchard', *Journal of the Kansas Entomological Society*. JSTOR, pp. 475–482.
- Torchio, P. F. and Tepedino, V. J. (1980) 'Sex Ratio, Body Size and Seasonality in a Solitary Bee, *Osmia lignaria* propinqua Cresson (Hymenoptera: Megachilidae)', *Evolution*, 34, pp. 993–1003. doi: 10.2307/2408004.
- Torres González, F. (1992) 'Estudio básico sobre la biología de la apidofauna polinizadora (Hymenoptera: Apoidea) nidificante en cavidades preestablecidas, en la submeseta norte.', *Universidad de Salamanca*.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T. O., Kleijn, D., Rand, T. A., Tylianakis, J. M., Nouhuys, S. Van and Vidal, S. (2007) 'Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale', *Biological Control*, 43, pp. 294–309.
- Tscharntke, T., Gathmann, A. and Steffan-Dewenter, I. (1998) 'Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions', *Journal of Applied Ecology*, 35, pp. 708–719.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. and Thies, C. (2005) 'Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - Ecosystem service management', *Ecology Letters*, 8, pp. 857–874.
- Tscharntke, T., Rand, T. A. and Bianchi, F. J. J. A. (2005) 'The landscape context of trophic interactions : insect spillover across the crop – noncrop interface', *Annales Zoologici Fennici*, Finnish Zoological and Botanical Publishing Board, pp. 421–432.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. and Thies, C. (2002a) 'Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review', *Ecological Research*, 17, pp. 229–239.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. and Thies, C. (2002b) 'Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes', *Ecological Applications*, pp. 354–363.
- Tylianakis, J., Veddeler, D., Lozada, T., López, R. M., Benítez, P., Klein, A.-M., Koning, G. H. J. de, Olschewski, R., Veldkamp, E., Navarrete, H., Onore, G. and Tscharntke, T. (2004) 'Biodiversity of land-use systems in coastal Ecuador and bioindication using trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies', *Lyonia*, 6, pp. 7–15.
- Ulber, B., Klukowski, Z. and Williams, I. H. (2010) 'Impact of insecticides on parasitoids of oilseed rape pests', in *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests*. Springer, pp. 337–355.
- Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.-M. M. and Baudry, J. (2013) 'The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations?', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 166, pp. 3–14.
- Vicens, N. and Bosch, J. (2000) 'Weather-Dependent Pollinator Activity in an Apple Orchard, with Special Reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae)', *Environmental Entomology*, 29, pp. 413–420.
- Vicens, N., Bosch, J. and Blas, M. (1993) 'Análisis de los nidos de algunos Megachilidae nidificantes en cavidades preestablecidas (Hymenoptera, Apoidea)', *Orsis*, 8, pp. 41–52.
- Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S. G., Roberts, S. P. M., Rgyi, H. S., Tscheulin, T., Vaissi Re, B. E., Woyciechowski, M., Biesmeijer, J. C., Kunin, W. E., Settele, J. and

- Steffan-Dewenter, I. (2008) 'Measuring bee diversity in different european habitats and biogeographical regions', *Ecological Monographs*, 78, pp. 653–671.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. and Tscharrntke, T. (2003) 'Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale', *Ecology Letters*, 6, pp. 961–965.
- Westwood, M. V (1982) 'Fruticultura de zonas templadas, Ediciones Mundi-Prensa, 2ª', *Edición, Madrid, España*, p. 101.
- Wilkaniec, Z. and Radajewska, B. (1996) 'Solitary bee *Osmia rufa* L.(Apoidea, Megachilidae) as pollinator of strawberry cultivated in an unheated plastic tunnel', in *III International Strawberry Symposium 439*, pp. 489–494.
- Williams, N. M. and Kremen, C. (2007) 'Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape.', *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, 17, pp. 910–21.
- Winfree, R., Griswold, T. and Kremen, C. (2007) 'Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem', *Conservation Biology*, 21, pp. 213–223..
- Winfree, R., Williams, N. M., Dushoff, J. and Kremen, C. (2007) 'Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses', *Ecology Letters*, 10, pp. 1105–1113.
- Winfree, R., Williams, N. M., Gaines, H., Ascher, J. S. and Kremen, C. (2008) 'Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA', *Journal of Applied Ecology*, 45, pp. 793–802.
- Wood, T. J. and Goulson, D. (2017) 'The Environmental Risks of neonicotinoid pesticides : a review of the evidence post-2013', *bioRxiv*, p. 098897.
- Wood, T. J., Holland, J. M. and Goulson, D. (2015) 'Pollinator-friendly management does not increase the diversity of farmland bees and wasps', *Biological Conservation*. Elsevier, 187, pp. 120–126.
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S. and Dorn, S. (2010) 'Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances', *Biological Conservation*. Elsevier Ltd, 143, pp. 669–676.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N. and Elphick, C. S. (2010) 'A protocol for data exploration to avoid common statistical problems', *Methods in Ecology and Evolution*, 1, pp. 3–14.



## **BLOQUE II**

**Estudio espacio-temporal de la  
población de *Osmia caerulescens*  
y sus enemigos naturales**



## **BLOQUE II**

### **Metodología General**

---



## Área de estudio y diseño experimental

El estudio se desarrolló durante el año 2011 en la región agrícola del valle del Ebro, en un área situada entre las comunidades de La Rioja y Navarra (España). La región del valle del Ebro es una importante zona agrícola que exhibe un notable contraste entre las zonas de regadío, con cultivos de hortalizas, frutales, olivos y viñedo, que se encuentran en las terrazas fluviales, y la zona de secano, de mayor altitud y más alejada del río, con cereales, viñedo y frutales. La región se caracteriza por un clima mediterráneo continentalizado de veranos cálidos, y pertenece al piso bioclimático mesomediterráneo. El área de estudio se localizó en las tierras de regadío en la ribera del Ebro a su paso por los municipios de Calahorra (La Rioja), Sartaguda y Azagra (Navarra). Este área comprende unos 32,17 km<sup>2</sup> (latitud media: 42° 19' 03,24"; longitud media: 1° 55' 50,60"; altura media sobre el nivel del mar: 295,17 ± 3,36 m) (Fig. i.a).



Figura i.a: Mapa del área donde se sitúan las localidades de estudio seleccionadas, pertenecientes a los municipios de (1) Sartaguda y (2) Azagra (Navarra), y (3) Calahorra (La Rioja).

Se definieron 3 escalas de estudio, representando las escalas paisajística, de vecindad y local. Para el estudio a la escala paisajística, se delimitaron 6 sectores circulares separados de modo que no se solaparan, con una distancia media de separación entre ellos

de  $8,21 \pm 1,38$  km, representando dos grados de complejidad paisajística. Cada sector paisajístico presentaba un radio de 600 m, así establecidos al considerar las distancias medias de forrajeo observadas por otros autores para otras especies de abejas de la misma familia a la que pertenece *Osmia caerulescens* (Linnaeus, 1758) (Megachilidae), la especie objeto de estudio, y sus enemigos naturales (Gathmann & Tscharrnke, 2002; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Guédot *et al.*, 2009; Zurbuchen *et al.*, 2010), y teniendo en cuenta las escalas y radios de paisaje considerados como más influyentes en otros trabajos para los grupos de estudio (Kitamura & Maeta, 1969; Holzschuh *et al.*, 2007; Steffan-Dewenter & Schiele, 2008).

Para la escala de vecindad se estableció un sector de 150 m de radio, que definía el área más inmediata alrededor del lugar de nidificación de los individuos. Este radio se juzgó adecuado para incluir diversos hábitats alrededor de la parcela de estudio seleccionada, considerando el tamaño medio de las parcelas ( $1,17 \pm 0,29$  ha) y, de esta manera, determinar el efecto que tienen los hábitats en la proximidad de la zona de nidificación, sobre la población de *O. caerulescens* y la comunidad de enemigos naturales.

Por último se estudió el efecto de la escala local sobre la especie objeto de estudio y sus enemigos naturales, usando como medida las parcelas de cultivo. Se seleccionaron dos monocultivos, la patata y la alcachofa, para analizar el efecto de diferentes cultivos hortícolas sobre el grupo de estudio. La patata (*Solanum tuberosum* Linnaeus) es una solanácea herbácea, vivaz, que puede tener una altura media de entre 0,5 – 1 m, de la cual se obtienen los tubérculos para su comercialización. Los cultivos de patata se presentan en parcelas con una gran densidad de plantas, pudiendo llegar a las 33.000 plantas por hectárea, que se sitúan sobre surcos separados entre sí alrededor de 0,6 m, manteniendo una distancia entre plantas de unos 0,4 – 0,5 m (Hojas divulgadoras, 1929; LLanos Company & Dalmau Tarazona, 1962). Sus flores son principalmente autógamas, llegando a presentar androesterilidad frecuente en las variedades cultivadas; no ofrecen néctar y presentan anteras poricidas, por lo que para su polinización mediada por insectos, se requiere de una previa vibración (Sanford *et al.*, 1981; Johns & Keen, 1986; Batra, 1993). Las variedades principales utilizadas en la región de estudio se corresponden con las consideradas de media estación y para su siembra, se plantan en marzo los tubérculos, completos o partidos

en dos, en los surcos, floreciendo la planta en los meses de mayo y junio, y cosechándose en septiembre (Pastor Cosculluela, 1983; Fernández Alcázar, 2012; Serrano Cermeño, 2013).

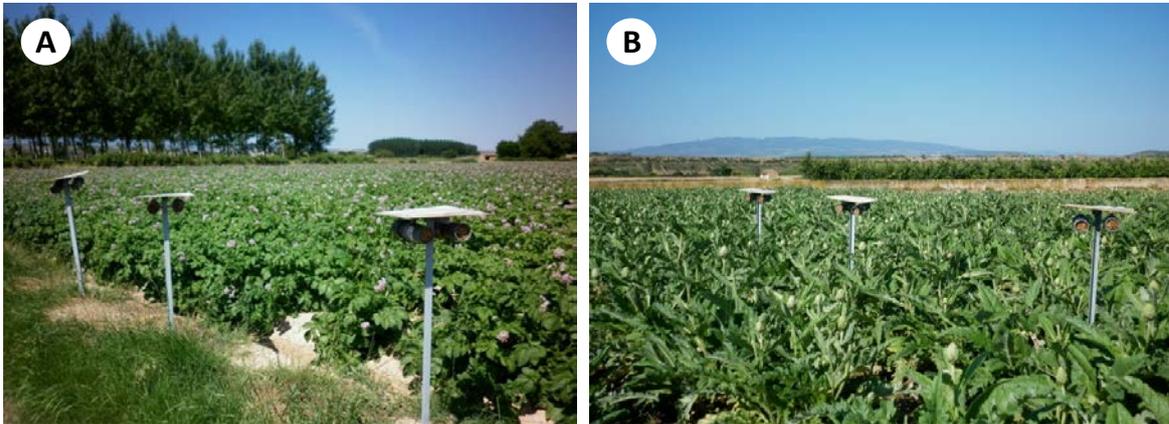


Figura i.b: Nidos-trampa situados en los dos tipos de parcelas de cultivo del estudio: (A) patata y (B) alcachofa.

Por otro lado, la alcachofa (*Cynara scolymus* Linnaeus, Asteraceae) es una planta vivaz de más de un metro de altura, que presenta inflorescencias muy gruesas y cubiertas por escamas membranosas imbricadas y carnosas, que son la parte comestible. A pesar de que el cultivo podría considerarse de tipo perenne, el agotamiento de los suelos tras su reiterado uso y la disminución de su productividad a partir del tercer año, hace que se emplee principalmente como cultivo bianual o trianual. Las plantas se encuentran sobre surcos separados entre sí unos 1 – 1,2 m, espaciando las plantas alrededor de unos 0,7 m. Este cultivo se desarrolla principalmente en invierno, pudiendo comenzar su cosecha en octubre, aunque la principal época de recolección es en primavera y principios de verano, llegando incluso a mayo o junio, pero evitando el calor intenso, que favorece el desarrollo de las inflorescencias. Las flores compuestas de la alcachofa pueden llegar, en su máximo desarrollo, a alcanzar los 14 cm de diámetro, siendo accesibles a numerosos insectos (Reche Marmol, 1971; Gil Ortega, 1999). Una vez finalizado el periodo de cosecha, en la región de estudio, muchos agricultores dejan desarrollar la planta antes de la poda u obtención de esquejes para nuevas plantaciones o siembras, o para mantener durante

varios años las mismas plantas para su cultivo, de modo que las inflorescencias se desarrollan completamente (Fig. i.b).

### **Grupos de estudio y nidos-trampa**

El estudio se centró en la especie generalista bivoltina *O. caerulescens*, que anida en cavidades aéreas, tales como tallos de herbáceas o galerías en la madera. Es una especie de origen paleártico, ampliamente distribuida en el hemisferio norte, con cierta presencia también en el norte de América. Esta abeja es principalmente bivoltina, poliléctica, que visita un amplio rango de familias de plantas, aunque muestra preferencia por las familias Fabaceae, Lamiaceae, Brassicaceae y Asteraceae (Tasei, 1976; Vicens *et al.*, 1993). Se realizó además un estudio de sus enemigos naturales, siendo el principal *Sapyga quinquepunctata* (Fabricius, 1781) (Hymenoptera: Sapygidae), un cleptoparásitoide univoltino que ataca principalmente a especies del género *Osmia* Panzer, 1806 y cuyos adultos se encuentran activos desde primavera hasta mediados de verano (Krombein, 1967; O'Neill, 2001).

Para el estudio de *O. caerulescens* y de sus enemigos naturales se construyeron 36 nidos-trampa, con dos tubos de PVC, de 63 mm de diámetro, colocados a cada lado de un poste metálico de 1,5 m de longitud, y protegidos por un tejado de madera en la parte superior (Fig. i.c). Cada tubo contenía 46 estaquillas de *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud y *Arundo donax* L., de 17 cm de longitud y 3 - 10 mm de diámetro, incluyéndose en todos los tubos el mismo número de unidades por diámetro, para capturar una muestra de toda la comunidad de especies que anidan en cavidades (Gathmann *et al.*, 1994), siendo más numerosas las de aquellos diámetros más utilizadas por *O. caerulescens*. La parte posterior de cada tubo se cubrió con un tapón plástico, ofreciendo sólo una entrada para la nidificación. Todos los nidos trampa se colocaron con una orientación NE (Martín Tomé, 2006) y a una altura de 1 m sobre el suelo. Los nidos trampa se situaron, en las parcelas de estudio, en los lugares en los que el agricultor colaborador indicó que interferían menos en su trabajo, ya fuera en el margen o dentro del cultivo, pero evitando que aquellas situadas en los bordes estuvieran junto a hábitats seminaturales o cultivos equivalentes a los de estudio, para mantener estable el factor del tipo de cultivo distinto al estudiado. Los nidos-

trampa permanecieron en el campo desde mediados de abril hasta mediados de septiembre del 2011, realizándose un recambio de las estaquillas a primeros de julio. Este renovación de estaquillas se efectuó para obtener la información de las dos generaciones que la especie de estudio, *O. caerulea*, muestra en estas latitudes (Tasei, 1972; Torres González, 1992; Purves et al., 1998). Durante el recambio se sustituyeron los haces de 46 estaquillas por otros completamente vacíos, manteniendo el mismo número de estaquillas por diámetro.

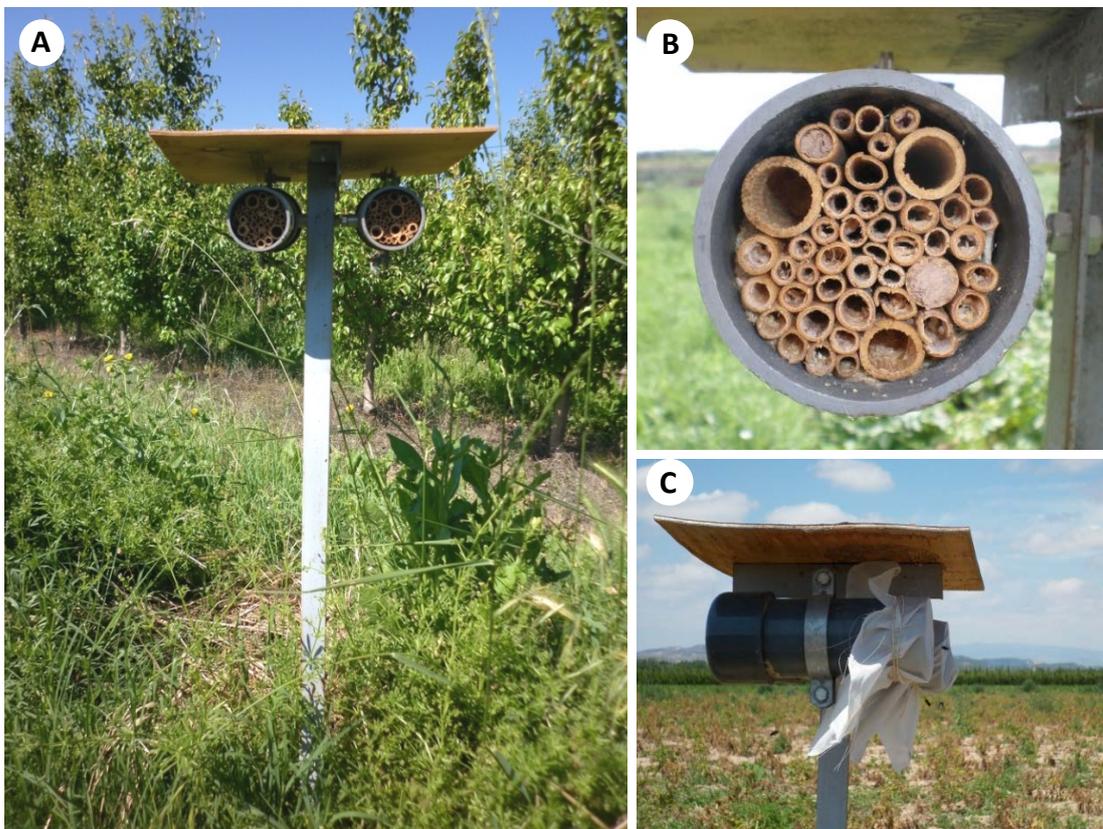


Figura i.c: (A) Modelo de nido-trampa utilizado en el estudio, (B) detalle de la entrada ofrecida para el establecimiento de los nidos, y (C) momento del recambio de estaquillas.

La eficacia de estas trampas en la captura de insectos nidificantes en cavidades aéreas ha sido ampliamente demostrada (Tscharntke *et al.*, 1998; Steffan-Dewenter & Schiele, 2008; Westphal *et al.*, 2008; Holzschuh *et al.*, 2010), además de utilizada previamente en la región de estudio que compete este proyecto (Baños Picón, 2011; Baños-Picón *et al.*, 2013; Rosas-Ramos *et al.*, 2017).



Figura i.d: (A) Detalle del interior de una estaquilla en el momento de la apertura, que muestra las celdas de cría de *Osmia caerulescens*, observándose las dos primeras celdas (desde la derecha) atacadas por dípteros (se pueden observar dos capullos de estos parásitos) y las tres siguientes con capullos de la abeja, y (B) contenidos de una celda de *Sapyga quinquepunctata* separada en un vial.

Los haces de estaquillas recogidos a principios de julio (recambio de mitad de estudio, coincidiendo con el tercer muestreo de vegetación (ver más abajo, Diseño experimental, pág. 177) se llevaron al laboratorio para analizar su ocupación. Las estaquillas ocupadas se separaron y marcaron con un código para conocer su procedencia, y se dejaron a temperatura ambiente para permitir el desarrollo de las larvas dispuestas en su interior. Una vez confirmada su transformación en pupa, se procedió a su apertura para extraer el contenido de cada una de las celdas de cría y depositarlas en viales marcados. Los tubos dispuestos en el campo hasta septiembre, el final del periodo de estudio, se llevaron al laboratorio tras su recogida y marcado, y se introdujeron en una cámara frigorífica a 4 - 6 ° C hasta su posterior procesado. Cada estaquilla, en los dos periodos de estudio, fue abierta para extraer el contenido de cada una de las celdas de cría, que se depositaron en viales (Fig. i.d). Durante la apertura se registraron diferentes parámetros de interés, tales como el número de celdas de cría por nido, la tasa de mortalidad natural (medida como el número de celdas cuyo(s) ocupante(s) ya había(n) muerto el momento de la apertura de la estaquilla) y el número de celdas atacadas por enemigos naturales. Asimismo se calculó la tasa de mortalidad natural de los parasitoides en el momento de la apertura de las estaquillas, a fin de conocer la eficacia de la actividad de las distintas especies de enemigos naturales. Los viales se etiquetaron mediante un código indicador y se depositaron de nuevo en la cámara frigorífica hasta la primavera siguiente, cuando se sometieron a

temperatura ambiente hasta la emersión de los adultos, tras la diapausa-quiescencia invernal.

Posteriormente, los individuos, tanto de las especies hospedadoras como de las parasitoides, se identificaron hasta nivel de especie, para determinar las celdas de cría pertenecientes a la especie de estudio, *O. caerulescens*. En algunos casos no emergieron los adultos, o todas las celdas de cría pertenecientes a un nido estaban parasitadas, con lo que sólo se pudo conocer el género o familia. En este caso, si se encontraban especies del mismo género o familia en el mismo nido-trampa, los ejemplares no identificados se adscribieron a las especies identificadas (Holzschuh *et al.*, 2009), tras comprobar, en el momento de apertura de las estaquillas, que los nidos presentaban una estructura y características similares.

Tras la emersión e identificación de los adultos, se registró y calculó para *O. caerulescens*: a) la abundancia, b) la tasa de mortalidad natural (medida como el número de celdas cuyo(s) ocupante(s) ya había(n) muerto en el momento de la apertura frente al número total de celdas de cría), c) el sex ratio (número de machos dividido por la suma de machos y hembras ( $\sigma/(\sigma + \text{♀})$ )), d) la tasa de parasitoidismo (medida como el porcentaje de celdas atacadas por enemigos naturales frente al número total de celdas de cría), e) la tasa de parasitoidismo efectuado por *S. quinquepunctata* sobre *O. caerulescens*, y f) la riqueza específica de enemigos naturales que atacaron a la especie de estudio.

## **Diseño experimental**

Dentro de cada uno de los 6 sectores paisajísticos utilizados en el estudio, situados en dos grados distintos de complejidad paisajística (ver definición de las variables de estudio, Escala paisajística, pág. 179), se seleccionaron 2 parcelas de monocultivos diferentes (patata y alcachofa), y dentro de cada parcela se colocaron 3 nidos-trampa dispuestos en fila, que constituían una unidad muestral (Fig. i.e). La selección de las localidades en el área de estudio y de los cultivos dentro de cada uno de los sectores paisajísticos se estableció aleatoriamente y pueden considerarse, teniendo en cuenta las distancias que las separan, independientes entre sí. No se observó un solapamiento entre

las localidades de estudio, siendo la distancia media de  $8,21 \pm 1,38$  km (rango: 2,15 - 19,80 km), ni entre los cultivos, cuya distancia media fue de  $604,75 \pm 75,59$  m (rango: 336,40 - 809,70 m).

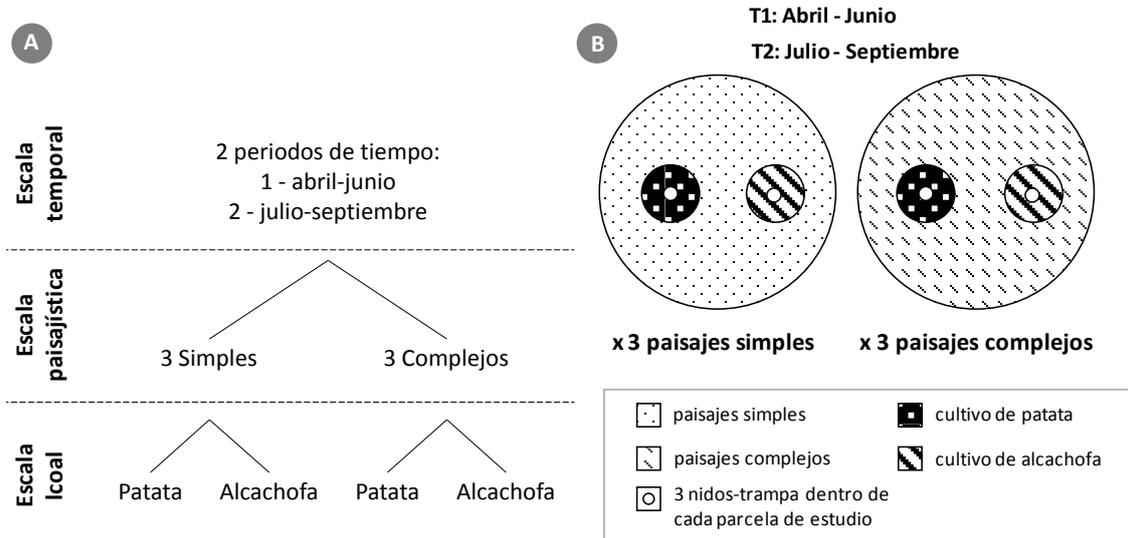


Figura i.e: (A) Esquema del modelo anidado de efectos mixtos, mostrando los dos niveles de anidamiento, cultivos (escala local) en el tipo de paisaje (escala paisajística) y en cada uno de los periodos de tiempo (escala temporal). (B) Gráfico donde se muestra el diseño experimental con nidos-trampa en las dos escalas espaciales (paisaje y local) para cada periodo de tiempo (escala temporal), con indicación del número de réplicas por combinación de paisaje (simple y complejo) y el tipo de cultivo local (patata, alcachofa).

Dado el recambio de estaquillas realizado a mitad del muestreo para el estudio de las dos generaciones de *O. caerulescens*, se obtuvieron dos muestras temporales por cada localidad de estudio. De esta manera, el diseño experimental muestra un modelo anidado a 3 escalas que incluye la escala paisajística, la escala local, representada por la parcela de estudio donde se sitúan los nidos-trampas, y dos réplicas temporales por cada una de las zonas de estudio (en conjunto 24 muestras: 2 periodos de tiempo  $\times$  6 paisajes de estudio  $\times$  2 cultivos diferentes) (Fig. i.e). Alrededor de cada uno de los cultivos se delimitó la escala de vecindad, a fin de definir las características de esta escala, pero no se incluyó en el diseño del modelo anidado.

## Definición de las variables de estudio

### Escala paisajística

A escala paisajística, se definieron los distintos hábitats situados en un radio de 600 m desde el punto central de las parcelas de estudio, usando para ello fotografías aéreas de la zona (escala de 1:18.000, Gobierno de La Rioja; 1:5.000, Gobierno de Navarra), además de la información agrícola de cada parcela registrada anualmente en el Sistema de Información Geográfica de Parcelas Agrícolas (SigPac). Mediante Sistemas de Información Geográfica y el paquete informático ArcGis 9.3 (ESRI), se determinaron los siguientes tipos de hábitat: hábitats seminaturales (bosques galería, bosques orientados a explotación forestal, zonas arbustivas y remanentes entre cultivos), bordes entre cultivos, cultivos de regadío, viñedos, frutales, huertas tradicionales, masas de agua y ríos, acequias, caminos, casetas de campo y zonas urbanas o carreteras.

Tras la definición de los distintos hábitats para cada sector paisajístico, se calculó la proporción de cada uno de ellos, para obtener el índice de Shannon-Wiener ( $H' = - \sum p_i \times \log p_i$ , donde:  $p_i$  = la proporción relativa de un determinado hábitat (Margalef, 1977; Krebs, 1989), excluyendo del análisis los hábitats de las zonas urbanas o carreteras, por no representar un espacio útil y actuar más como una barrera o una matriz hostil, así como los cultivos. De esta forma, la *diversidad de hábitats* está definida por la proporción de hábitats seminaturales, masas de agua, acequias, caminos, bordes entre cultivos y casetas. Asimismo se obtuvo la *diversidad de agrohábitats*, en la cual, empleando el mismo cálculo, se incluyeron además de los hábitats antes mencionados, los distintos tipos de cultivo, diferenciando entre cultivos de regadío, frutales, viñedos y huertas tradicionales (con varios cultivos). Por último se calculó la proporción total de superficie cultivada (*ratio de área cultivada*) y el *ratio de hábitats seminaturales*, en el cual se incluyeron los hábitats seminaturales, las masas de agua, acequias, caminos, bordes y casetas, por albergar espacios no cultivados que pueden ofrecer recursos naturales adicionales así como lugares de nidificación.

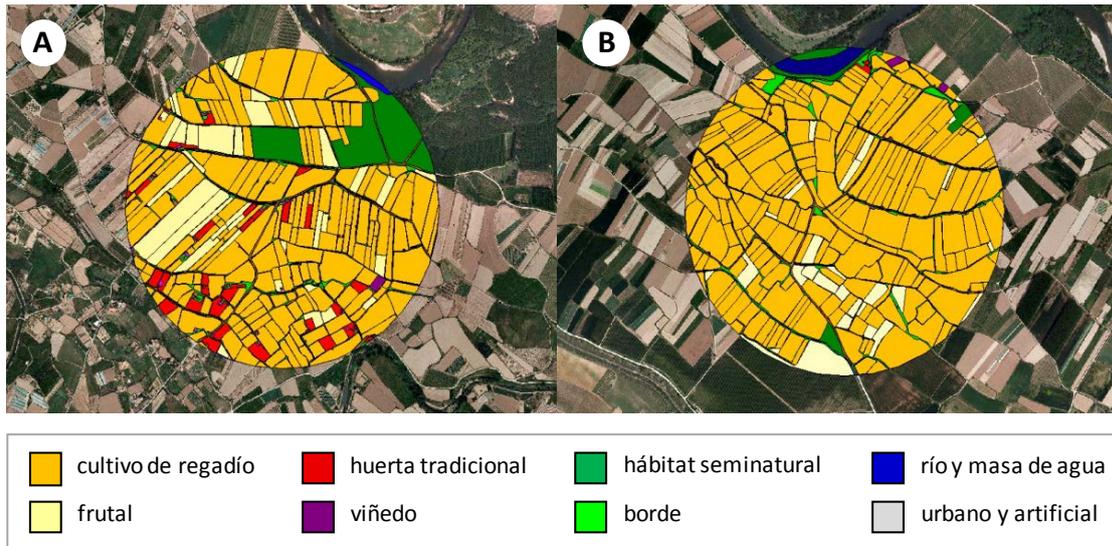


Figura i.f: Ejemplos de sectores de paisaje (A) complejo, y (B) simple (radio de 600m), en los que se muestran la superficie de hábitats seminaturales y la superficie de tierra cultivada, ilustrando los diferentes tipos de hábitats registrados.

Se realizó un primer análisis exploratorio mediante análisis de componentes principales (PCA) y de ANOVA para valorar la correlación entre variables. Se detectó una alta correlación entre variables, definiéndose dos tipos de paisaje diferentes, unos más complejos y otros más simples, que determinaban al resto de variables (Fig. i.f). De este modo, los paisajes más complejos tiene una mayor diversidad tanto de hábitats (ANOVA,  $F_{1,22} = 156,210$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,871$ ), como de agrohábitats (ANOVA,  $F_{1,22} = 64,615$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,735$ ), una mayor proporción de hábitats seminaturales (ANOVA,  $F_{1,22} = 286$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,925$ ) y una menor proporción de cultivos (ANOVA,  $F_{1,22} = 616$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,964$ ) (Fig. i.g).

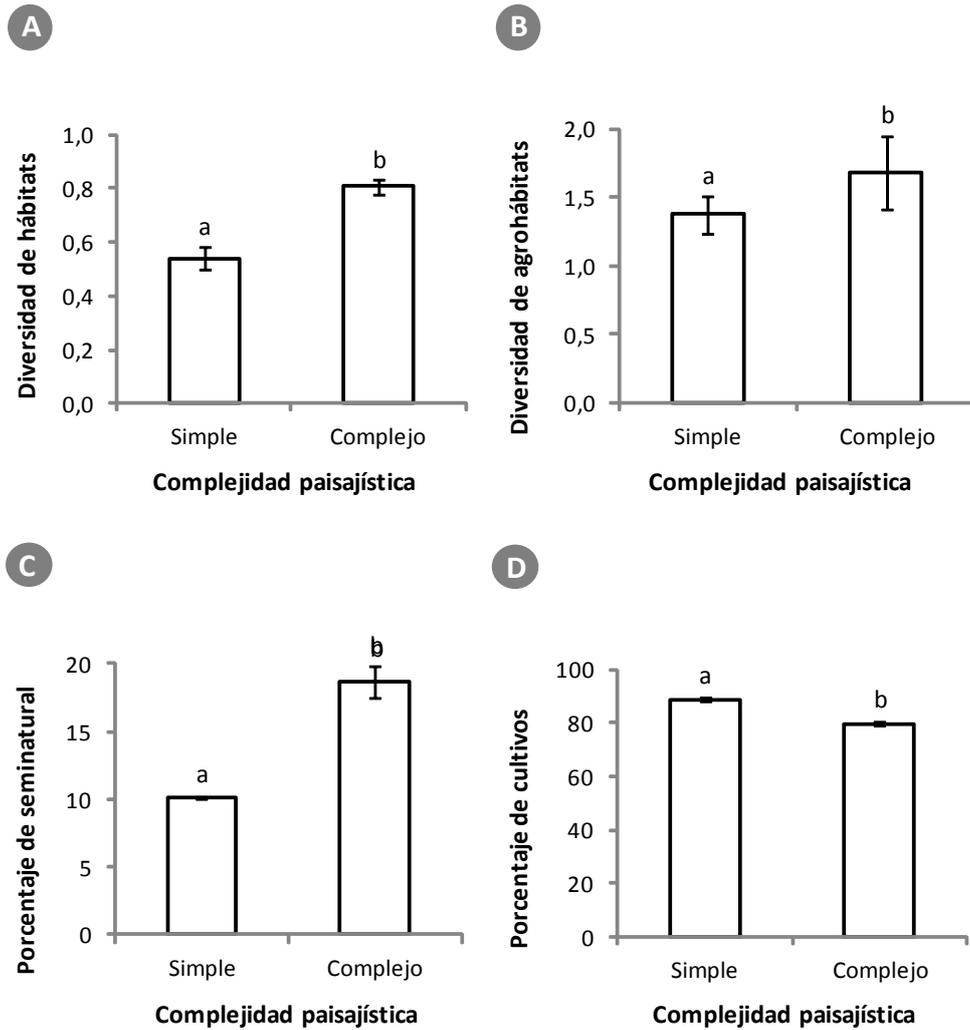


Figura i.g: Gráficas de relación entre la *complejidad paisajística* y las variables a) *diversidad de hábitats*, b) *diversidad de agrohábitats*, c) *ratio de hábitats seminaturales*, y d) *ratio de cultivos*, en el nivel de paisaje (radio 600 m). Letras distintas indican diferencias significativas en las comparaciones múltiples *a posteriori* ( $p < 0,05$ ).

### Escala de vecindad

Se delimitaron los distintos hábitats incluidos en un radio de 150 m alrededor del punto medio entre los nidos-trampa de cada una de las parcelas de cultivo estudiadas, obteniendo esta información para cada uno de los 2 cultivos analizados en cada sector paisajístico. Se realizaron mapas delimitando las parcelas incluidas en cada área de vecindad y, durante 5 muestreos a lo largo del periodo de estudio, se anotaron los usos que acogían en ese determinado momento, incluyendo en el muestreo la propia parcela de estudio (parcela central). Las tomas de datos se realizaron desde abril hasta septiembre, con un intervalo de 5-6 semanas entre periodos de muestreo. Al igual que con el estudio

del paisaje, se usaron mapas cartográficos (escala de 1:18.000, Gobierno de La Rioja; 1:5.000, Gobierno de Navarra) y el paquete informático ArcGis para delimitar estas zonas.

De las medidas obtenidas durante los 5 muestreos se obtuvo el promedio, clasificándose en: cultivos con flor (cultivos que en el momento de muestreo presentaban flor, independientemente de si era útil o no para los diversos grupos de estudio), cultivos sin flor (cultivos que no presentaban flor en el momento de muestreo), parcelas aradas (parcelas aradas, segadas o recién sembradas o plantadas), parcelas en barbecho, parcelas abandonadas (en las que se observó un desarrollo de plantas silvestres), hábitats seminaturales (remanentes seminaturales tales como bosques galería, bosques de explotación forestal, zonas arbustivas, bordes), urbano (incluyendo construcciones y casetas), masas de agua (incluyendo ríos, acequias y balsas) y caminos. A partir de estos datos se obtuvo la *diversidad de hábitats* a escala de vecindad ( $H' = - \sum p_i \times \log p_i$ , donde:  $p_i$  = proporción relativa de un determinado hábitat), incluyendo las proporciones de las categorías antes mencionadas. Para el resto de variables, las medidas se diferenciaron en dos periodos de estudio: un primer periodo de estudio, que incluye los valores medidos entre el primer y el tercer muestreo, y un segundo periodo de estudio que incluye los valores desde el tercer hasta el quinto muestreo. El resto de variables que se utilizaron a escala de vecindad fueron *ratio de hábitats seminaturales* (que incluyen, además de remanentes seminaturales y bordes, las masas de agua, acequias y caminos, por ofrecer recursos adicionales de alimento y nidificación), *ratio de cultivos con flor* y *ratio de cultivos sin flor* (variable en la cual se aglutinaron los cultivos sin flor, las parcelas aradas, segadas o recién plantadas o sembradas, ya que ninguna ofrecía flor en ese estado).

Además se utilizó como estimador de variación temporal el *coeficiente de variación de flores en la vecindad* para cada uno de los dos periodos de estudio, medido como la variación temporal de flores en las parcelas de cultivo en la vecindad (desviación estándar entre el promedio de los valores ( $Cv = \sigma / |\bar{x}|$ )), reflejando un valor más elevado del *coeficiente de variación de flores*, mayores cambios temporales en la disposición en los cultivos, e implicando un valor más bajo, una mayor estabilidad temporal, independientemente de que la oferta de flores se mantenga tanto alta como baja a lo largo del periodo.

### Escala local

La obtención de datos a escala local se realizó en 5 periodos de muestreo, desde abril hasta septiembre, coincidiendo con la colocación y retirada de los nidos-trampa, separando los muestreos entre 5 - 6 semanas. En cada parcela de estudio se calculó la superficie total de cultivo (superficie total medida en hectáreas ocupada por las plantas cultivadas dentro de la parcela), que coincidía con la superficie total de cada parcela. Por lo general las parcelas de cultivo de patata eran mayores (promedio:  $1,64 \pm 0,53$  ha; rango: de 3,87 a 0,35 ha) que las de alcachofa (promedio:  $0,69 \pm 0,10$  ha; rango: 1,02 a 0,30 ha), aunque las diferencias entre las seleccionadas no resultaron significativas (ANOVA,  $F_{1,10} = 3,14$ ,  $p = 0,107$ ,  $R^2 = 0,163$ ). Asimismo se estimó el número de plantas por cultivo, midiendo el espacio ocupado por una planta ( $n = 6$ ), el espacio ocupado por dos plantas seguidas en hilera ( $n = 6$ ) y el ocupado por grupos de  $6 \times 6$  plantas ( $n = 6$ ) (para incluir el espacio de separación entre hileras de plantas); tras ello, conociendo el área total de superficie cultivada en cada parcela, se infirió el número total de plantas dispuestas en las mismas. De la misma manera se calculó el número de flores ofrecidas por el cultivo, a través de una estimación realizada con varias mediciones de flores por planta ( $n = 15$ ) y, conociendo el número estimado de plantas por cultivo, poder extrapolar el número total de flores en cada parcela. Cuando el número de flores o de plantas era bajo o fácil de contar (por ejemplo, en cultivos de alcachofa con pocas flores), se realizaba el cómputo total directamente. Por último se estimó la cobertura de flores por cultivo de estudio, para lo cual se midió el espacio que ocupaban las flores (los ramilletes de flores por planta en el caso del cultivo de patata, o las inflorescencias en el de alcachofa) y se extrapoló, considerando el número de plantas por cultivo y el área de cada parcela de estudio. De estas medidas, se utilizaron posteriormente para los análisis el *número de flores* y la *cobertura de flores en el cultivo*.

Para concluir, se utilizó como medida de variación temporal el *coeficiente de variación de flores* en el cultivo local, calculado a partir de la variación de la cobertura de flores en los 5 muestreos temporales realizados (desviación estándar entre el promedio de los valores ( $Cv = \sigma / |\bar{x}|$ )). De la misma manera que para los cálculos a escala de vecindad, un menor valor indicaría una mayor estabilidad temporal en la oferta de recursos,

independientemente de si la oferta es alta o baja; y un valor más alto reflejaría una mayor variabilidad, sin hacer referencia a la cantidad disponible.

Se realizaron análisis de componentes principales (PCA) y ANOVA para testar la correlación entre las distintas variables seleccionadas y se detectó una relación entre el *tipo de cultivo* donde se situaron las trampas con el resto de variables medidas a escala local (Fig. i.h). De este modo, se observa que el *coeficiente de variación de flores* es mayor en la patata (ANOVA,  $F_{1,22} = 9,942$ ,  $p = 0,005$ ,  $R^2 = 0,280$ ) y menor el *número de flores* (ANOVA,  $F_{1,22} = 29,679$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,555$ ) y la *cobertura floral* (ANOVA,  $F_{1,22} = 98,270$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,809$ ). Teniendo en cuenta que la medida es a lo largo de varios meses, se aprecia una explosión de flores en el cultivo de patata, más puntual y menos duradera que en el cultivo de alcachofa, que mantiene una mayor cobertura de flores a lo largo del tiempo.

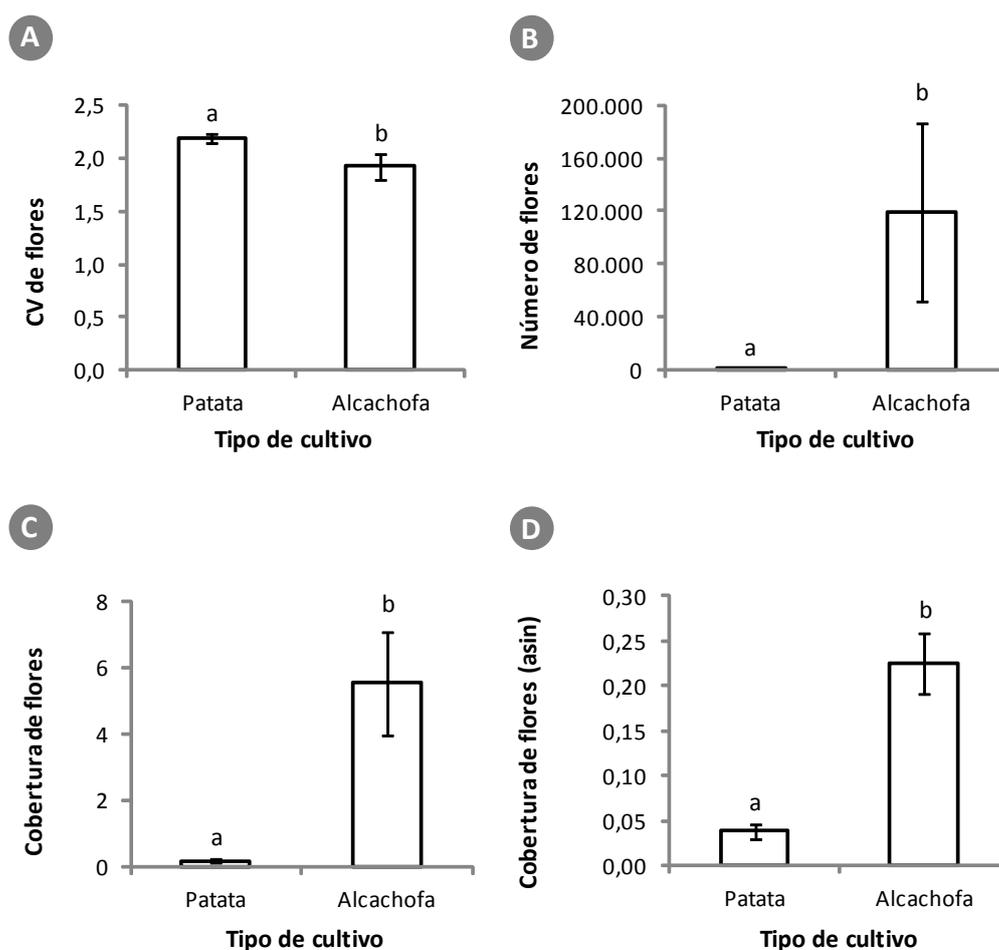


Figura i.h: Gráficas de relación entre el *tipo de cultivo* y las variables (A) *coeficiente de variación de flores* (CV de flores), (B) *número de flores*, (C) *cobertura de flores*, y D) *cobertura de flores normalizada* (transformación mediante  $\arcsin(\sqrt{x})$ ), en el cultivo local. Letras distintas indican diferencias significativas en las comparaciones múltiples *a posteriori* ( $p < 0,05$ ).

## Análisis estadístico

### Preparación de los datos

La comunidad de abejas registrada en el estudio estaba representada por 9 especies de abejas. *Osmia caerulescens* fue seleccionada de entre las especies encontradas en el área debido a la dominancia de esta población en la comunidad (ANOVA,  $F_{1,18} = 208,540$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,916$ ) (Fig. i.i).

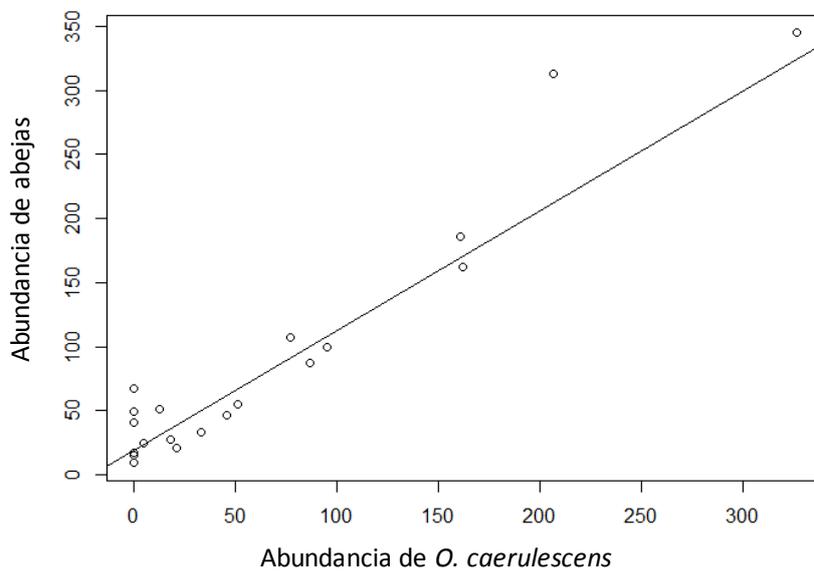


Figura i.i: Relación entre el número de celdas de *Osmia caerulescens* (Abundancia de *O. caerulescens*) y el total de celdas obtenido para la comunidad de abejas (Abundancia de abejas) (ANOVA,  $F_{1,18} = 208,540$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,916$ ).

Para el estudio 5 se analizaron las relaciones de densidad dependencia entre el número de celdas de cría de *O. caerulescens* y las tres variables dependientes a evaluar en dicho estudio, obteniéndose para las tres resultados similares (Figura i.a). No se observaron relaciones de densidad dependencia al analizar, para los dos periodos agrupados (abril – septiembre) sin incluir el factor tiempo en el modelo, la relación entre la abundancia del hospedador y las tasas de parasitoidismo (la tasa de parasitoidismo general y la efectuada por *S. quinquepunctata*) y la riqueza de parasitoides, aunque sí dieron resultados significativos cuando se introducía el factor tiempo. Esto obedece a que la mayor parte de

la actividad registrada fue llevada a cabo por *S. quinquepunctata* (94,09% del total de parasitoidismo), y esta especie, que es univoltina, sólo ataca a *O. caerulescens* durante el primer periodo de estudio. Por ello se realizaron los análisis de densidad dependencia para la abundancia de celdas de cría de *O. caerulescens* frente a las tasas de parasitoidismo total y la efectuada por *S. quinquepunctata*, y la riqueza de parasitoides durante el primer periodo de muestreo, haciéndose patente esta relación entre hospedador y parasitoide. Además, se comprobó la relación entre las dos tasas de parasitoidismo sobre *O. caerulescens*, la total y la efectuada por *S. quinquepunctata*, observándose una alta relación entre ambas (ANOVA,  $F_{1,11} = 43,381$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,779$ ).

**Tabla i.a. Resultados de los ANOVA de la relación entre el número de celdas de cría de *Osmia caerulescens* y las tasas de parasitoidismo total (1) y la efectuada por *Sapyga quinquepunctata* sobre *O. caerulescens* (2), y la riqueza de parasitoides (3). Se muestra la relación para los dos periodos agrupados (abril – septiembre), el modelo con el periodo (Tiempo) y la relación para el primer periodo de estudio (abril – julio).**

VARIABLES	F	p	R <sup>2</sup> ajustada	g.l.
<i>Tasa de parasitoidismo de O. caerulescens</i>				
Celdas de cría de <i>O. caerulescens</i>	1,396	0,260	0,030	1,12
<i>Tasa de parasitoidismo de O. caerulescens</i>				
Celdas de cría de <i>O. caerulescens</i>	3,095	0,011	0,452	3,10
Tiempo	2,020	0,071		
Celdas de cría de <i>O. caerulescens</i> X Tiempo	2,648	0,024		
<i>Tasa de parasitoidismo de O. caerulescens</i>				
Celdas de cría de <i>O. caerulescens</i> en el primer tiempo	7,635	0,028	0,453	1,7
<i>Tasa de parasitoidismo de S. quinquepunctata sobre O. caerulescens</i>				
Celdas de cría de <i>O. caerulescens</i>	2,065	0,179	0,082	1,11
<i>Tasa de parasitoidismo de S. quinquepunctata sobre O. caerulescens</i>				
Celdas de cría de <i>O. caerulescens</i>	2,575	0,030	0,348	3,9
Tiempo	1,583	0,148		
Celdas de cría de <i>O. caerulescens</i> X Tiempo	2,077	0,068		
<i>Tasa de parasitoidismo de S. quinquepunctata sobre O. caerulescens</i>				
Celdas de cría de <i>O. caerulescens</i> en el primer tiempo	6,186	0,042	0,393	1,7
<i>Riqueza de parasitoides</i>				
Celdas de cría de <i>O. caerulescens</i>	0,004	0,952	0,083	1,12
<i>Riqueza de parasitoides</i>				
Celdas de cría de <i>O. caerulescens</i>	3,040	0,013	0,457	3,10
Tiempo	3,712	0,004		
Celdas de cría de <i>O. caerulescens</i> X Tiempo	3,687	0,004		
<i>Riqueza de parasitoides</i>				
Celdas de cría de <i>O. caerulescens</i> en el primer tiempo	33,209	<0,001	0,801	1,7

Previamente a los análisis, se llevaron a cabo análisis exploratorios de las variables para detectar la posible presencia de datos extremos (*outliers*), utilizando gráficos de cajas y de Cleveland, no encontrándose para ninguna de las variables. Se testó la normalidad de

las variables mediante el test de Jarque-Bera, transformándose aquellas que no lo eran: *abundancia de celdas de cría de O. caerulescens* y *número de flores del cultivo local*, que se transformaron mediante  $\log_{10}(X + 1)$ , y la tasa de parasitoidismo de *O. caerulescens* y la *cobertura de flores del cultivo local*, que se transformaron mediante  $\arcsin(\sqrt{X})$ .

### Pruebas de correlación

Para valorar las relaciones existentes entre las variables independientes, se realizaron análisis de componentes principales (PCA) exploratorios, separadamente para cada una de las 3 escalas de estudio: paisaje, vecindad y local. Dado que se pretendía evaluar el efecto temporal (habiéndose llevado a cabo un recambio de los nidos-trampa para discriminar entre generaciones) se realizó, para cada una de las tres escalas, un análisis con el tiempo total (incluyendo los dos periodos de muestreo) y un análisis para cada uno de los períodos temporales por separado, cuando el efecto del tiempo sobre el resto de variables era significativo.

A escala paisajística, las 5 variables analizadas se encuentran relacionadas, explicando el primer componente principal el 92,85 % de la varianza. En general, las *diversidades de hábitats* y *agrohábitats*, y el *ratio de hábitats seminaturales* responden positivamente hacia los *paisajes complejos*, mientras que el *ratio de cultivos* lo hace hacia los *paisajes simples* (Fig. i.j). Dado que la medida de las variables de la escala paisajística se mantuvo constante a lo largo del periodo de estudio, la inclusión del factor temporal no afectaba a la relación entre las mismas.

A escala de vecindad, los dos primeros componentes explicaban el 74,08 % de la varianza original existente en las 5 variables analizadas a esta escala. El primer componente (53,70 % de la varianza) recoge básicamente la *diversidad de hábitats* (además del *ratio de cultivos con flor*) y el *ratio de cultivos sin flor*, con respuestas opuestas. El segundo componente explica un porcentaje mucho menor de varianza (20,39 %), capturando fundamentalmente la relativa al *coeficiente de variación de flores* y al *ratio de cultivos con flor*, y parte de la correspondiente al *ratio de hábitats seminaturales*, que quedaría principalmente en el tercer componente (Fig. i.k).

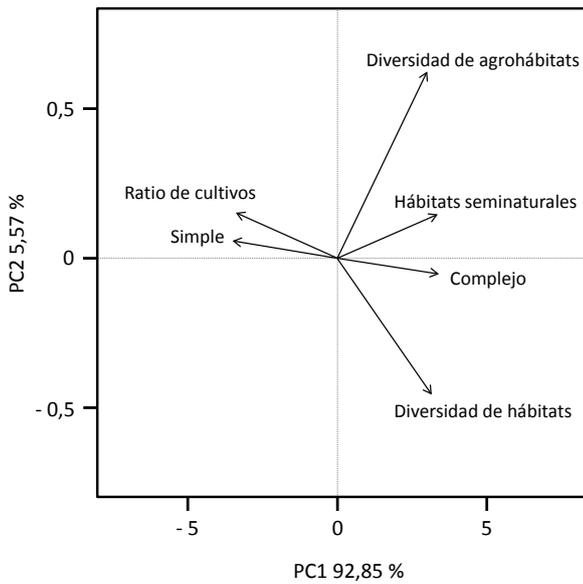


Figura i.j: Representación gráfica de las variables *complejidad paisajística* (complejo, simple), *diversidad de hábitats*, *diversidad de agrohábitats*, *hábitats seminaturales* y *ratio de cultivos*, para la escala de paisaje, en los dos primeros componentes del PCA.

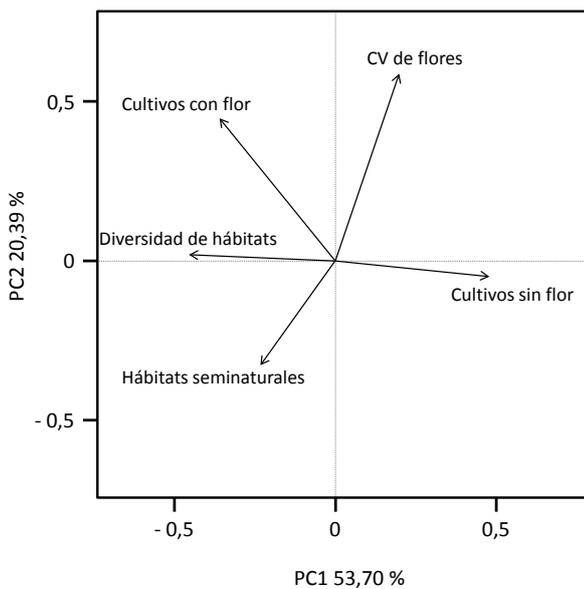
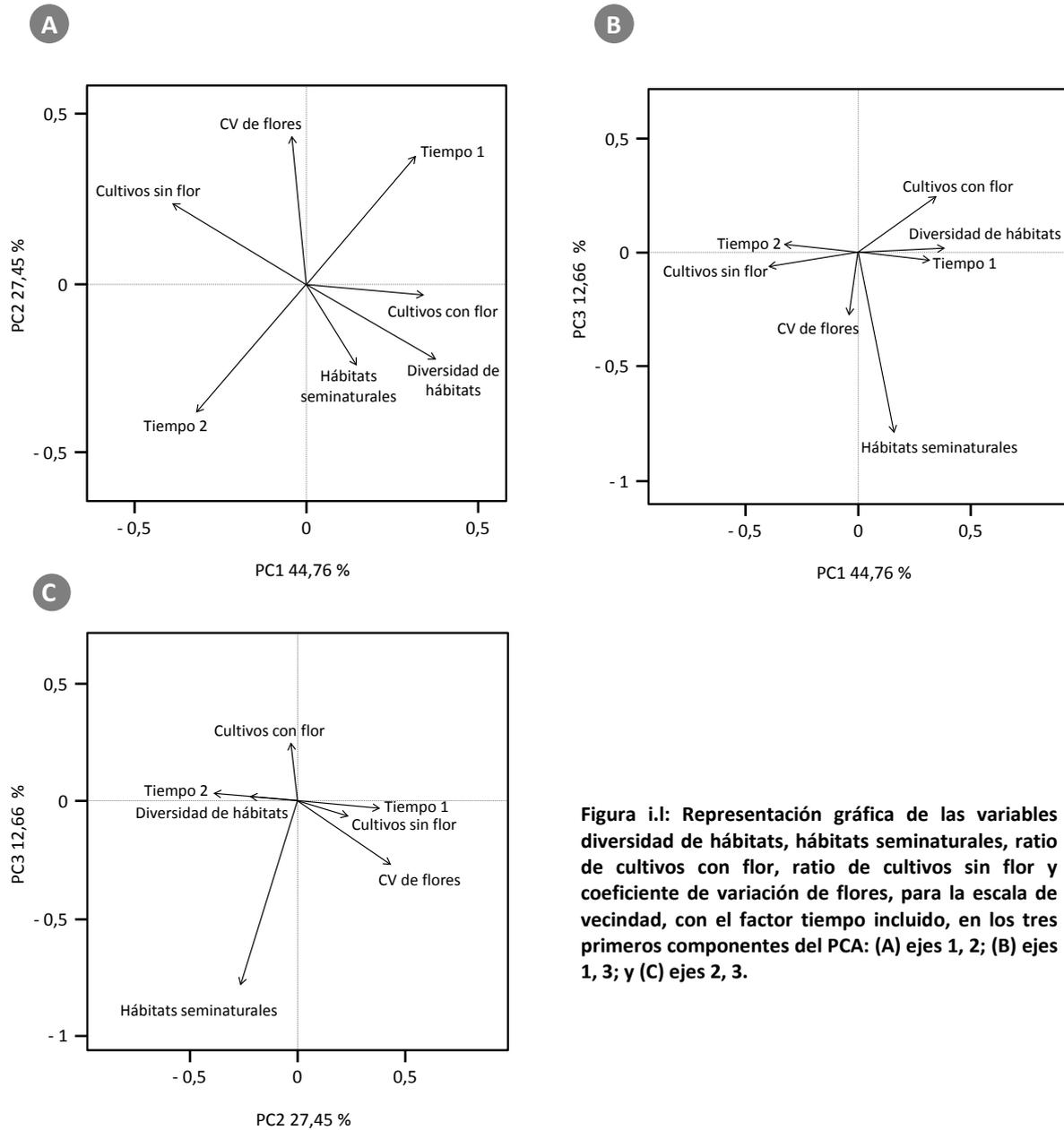


Figura i.k: Representación gráfica de las variables *diversidad de hábitats*, *hábitats seminaturales*, *ratio de cultivos con flor*, *ratio de cultivos sin flor* y *coeficiente de variación de flores*, para la escala de vecindad, en los dos primeros componentes del PCA.

Al incluir el factor *tiempo* en el análisis, los 3 primeros componentes explicaban un 84,88 % de la varianza original existente con las 6 variables de partida. El primer componente (44,76 % de varianza) capturaba, en la misma dirección y con el primer periodo de muestreo (*tiempo 1*), la *diversidad de hábitats* y el *ratio de cultivos con flor*, y en sentido opuesto el *ratio de cultivos sin flor*, con el segundo periodo de muestreo (*tiempo 2*). El segundo eje (27,45 % de varianza) recogía el factor *tiempo* y el *coeficiente de variación de flores* (relacionado con el primer periodo de muestreo), y el tercer eje (12,66 % de varianza) representaba el *ratio de hábitats seminaturales* (Fig. i.l)



**Figura i.l:** Representación gráfica de las variables diversidad de hábitats, hábitats seminaturales, ratio de cultivos con flor, ratio de cultivos sin flor y coeficiente de variación de flores, para la escala de vecindad, con el factor tiempo incluido, en los tres primeros componentes del PCA: (A) ejes 1, 2; (B) ejes 1, 3; y (C) ejes 2, 3.

Dadas las diferencias a escala de vecindad registradas entre ambos periodos de tiempo, se llevaron a cabo PCA separados para cada uno de los dos periodos de muestreo, a esta misma escala de vecindad. En el PCA para el primer periodo de tiempo, los dos primeros componentes explicaban el 83,39 % de la varianza acumulada, con el *ratio de cultivos sin flor*, el *coeficiente de variación de flores* y la *diversidad de hábitats* en el primer componente (61,82 % de varianza), y el *ratio de cultivos con flor* y el *ratio de hábitats seminaturales* (21,58 %) en el segundo (Fig. i.m). En el PCA para el segundo periodo, los dos primeros componentes explicaban un porcentaje ligeramente menor de varianza (75,79 %), siendo las principales diferencias en relación con lo observado para el primer periodo la

mayor independencia del *coeficiente de variación de flores*, que pasa a situarse en el segundo eje, y la mayor relación observada entre el *ratio de cultivos con flor*, la *diversidad de hábitats* y el *ratio de hábitats seminaturales*, y su relación inversa con el *ratio de cultivos sin flor* (Fig. i.n).

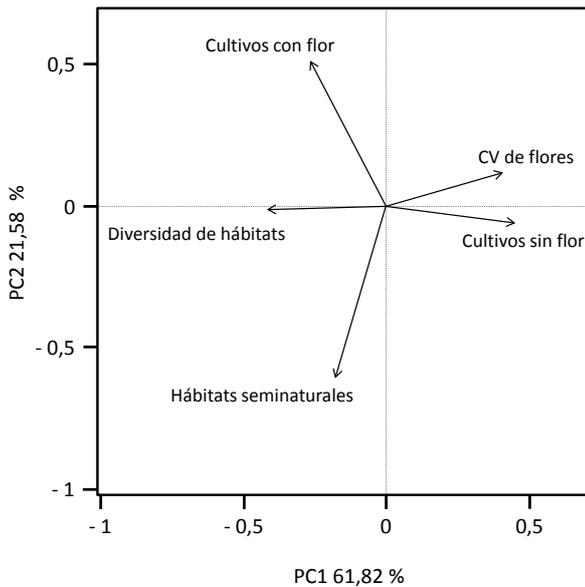


Figura i.m: Representación gráfica de las variables diversidad de hábitats, hábitats seminaturales, ratio de cultivos con flor, ratio de cultivos sin flor y coeficiente de variación de flores, para la escala de vecindad, en los dos primeros componentes del PCA, para el primer periodo de estudio.

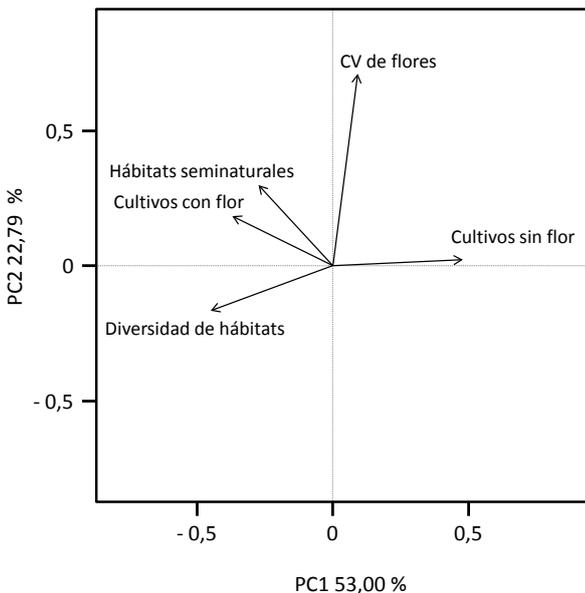


Figura i.n: Representación gráfica de las variables diversidad de hábitats, hábitats seminaturales, ratio de cultivos con flor, ratio de cultivos sin flor y coeficiente de variación de flores, para la escala de vecindad, en los dos primeros componentes del PCA, para el segundo periodo de estudio.

A escala local y a partir de 4 variables, los dos primeros componentes explicaban el 91,22 % de la varianza acumulada. El primer componente (68,38 % de varianza) recogía la *cobertura de flores del cultivo* y el *cultivo de alcachofa* y, en sentido contrario, el *cultivo de patata*; en el segundo componente (22,85 % de varianza) se disponían el *número de flores en el cultivo* y el *coeficiente de variación de flores en el cultivo* (Fig. i.o). Al incluir la variable *tiempo*, no se observó una relación con el resto de variables medidas a escala local.

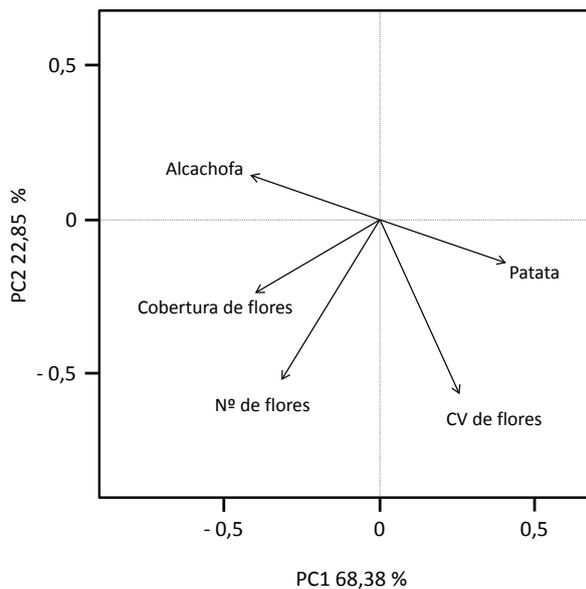


Figura i.o: Representación gráfica de las variables *tipo de cultivo* (patata y alcachofa), *número de flores*, *cobertura de flores* y *coeficiente de variación de flores*, para la escala local, en los dos primeros componentes del PCA.

Para evitar introducir variables correlacionadas en los modelos, se analizó la relación entre las variables explicativas mediante ANOVA. Todas las variables a escala paisajística por un lado, y las variables a escala local por otro, estaban correlacionadas entre sí, excepto el *coeficiente de variación de flores del cultivo local* con el *número de flores a escala local* (ANOVA,  $F_{1,22} = 3,093$ ,  $p = 0,093$ ,  $R^2 = 0,093$ ). En cuanto a las variables a escala de vecindad, la *diversidad de hábitats* se mostró correlacionada con el *ratio de cultivos con flor* (ANOVA,  $F_{1,22} = 10,92$ ,  $p = 0,003$ ,  $R^2 = 0,301$ ) y con el *ratio de cultivos sin flor* (ANOVA,  $F_{1,22} = 80,39$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,775$ ), las cuales también se encontraron correlacionadas entre sí (ANOVA,  $F_{1,22} = 18,36$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,430$ ). Por otra parte, el *coeficiente de variación de flores* y el *ratio de hábitats seminaturales* no mostraron relación con el resto de variables, a esta escala de vecindad (Tabla i.b).

Tabla i.b. Significación ( $p$  valor) de las relaciones entre las variables de la escala de vecindad entre sí (*diversidad de hábitats*, *ratio de hábitats seminaturales*, *ratio de cultivos con flor*, *ratio de cultivos sin flor* y *coeficiente de variación de flores*).

	Diversidad de hábitats	Ratio de hábitats seminaturales	Ratio de cultivos con flor	Ratio de cultivos sin flor	Coeficiente de variación de flores
Diversidad de hábitats					
Ratio de hábitats seminaturales	0,080				
Ratio de cultivos con flor	0,003	0,702			
Ratio de cultivos sin flor	<0,001	0,080	<0,001		
Coeficiente de variación de flores	0,146	0,598	0,963	0,106	

Asimismo se analizó la posible existencia de relaciones entre variables de diferentes escalas, para evitar introducirlas simultáneamente como variables explicativas en su efecto sobre las variables dependientes analizadas. La *diversidad de hábitats* en la vecindad estaba relacionada con el *ratio de hábitats seminaturales* (ANOVA,  $F_{1,22} = 7,105$ ,  $p = 0,014$ ,  $R^2 = 0,210$ ) y el *ratio de cultivos* a escala paisajística (ANOVA,  $F_{1,22} = 5,842$ ,  $p = 0,024$ ,  $R^2 = 0,174$ ). El *ratio de cultivos sin flor* en la vecindad estaba relacionado con todas las variables a escala paisajística, excepto con la *diversidad de agrohábitats*, y el *coeficiente de variación de flores* en la vecindad lo estaba con todas las paisajísticas, con la excepción de la *diversidad de hábitats*. El *ratio de hábitats seminaturales* y el *ratio de cultivos con flor* en la vecindad no mostraban relación con ninguna de las variables a escala de paisaje. De las variables medidas a escala local, sólo el *número de flores* en el cultivo local se vio correlacionada con las variables paisajísticas, siendo significativa la relación con el *ratio de hábitats seminaturales* (ANOVA,  $F_{1,22} = 5,232$ ,  $p = 0,032$ ,  $R^2 = 0,155$ ) y con el *ratio de cultivos* (ANOVA,  $F_{1,22} = 4,698$ ,  $p = 0,041$ ,  $R^2 = 0,139$ ) (Tabla i.c). Por último, de las relaciones observadas entre las variables a escala de vecindad y local, sólo se encontró significación entre el *ratio de hábitats seminaturales* en la vecindad y el *tipo de cultivo* local (ANOVA,  $F_{1,22} = 7,755$ ,  $p = 0,011$ ,  $R^2 = 0,227$ ), la *cobertura de flores* (ANOVA,  $F_{1,22} = 6,563$ ,  $p = 0,018$ ,  $R^2 = 0,195$ ) y el *número de flores* del cultivo local (ANOVA,  $F_{1,22} = 4,731$ ,  $p = 0,0407$ ,  $R^2 = 0,140$ ), no estando relacionada con el *coeficiente de variación de flores* en el cultivo local; y el *coeficiente de variación de flores* en la vecindad con el *número de flores* del cultivo local (ANOVA,  $F_{1,22} = 6,025$ ,  $p = 0,022$ ,  $R^2 = 0,179$ ). Mientras que la *diversidad de hábitats*, y los *ratios de cultivos con flor* y *sin flor* en la escala de vecindad no mostraron relación con ninguna variables local (Tabla i.d).

Tabla i.c. Significación (p valor) de las relaciones entre las variables de la escala paisajística (*complejidad paisajística, diversidad de hábitats, diversidad de agrohábitats, ratio de hábitats seminaturales y ratio de cultivos*) y las variables a escala de vecindad (*diversidad de hábitats, ratio de hábitats seminaturales, ratio de cultivos con flor, ratio de cultivos sin flor y coeficiente de variación de flores*) y a escala local (*tipo de cultivo, coeficiente de variación de flores, cobertura de flores (asin) y número de flores (log)*).

	Complejidad paisajística	Diversidad de hábitats	Diversidad de agrohábitats	Ratio de hábitats seminaturales	Ratio de cultivos
<b>VECINDAD</b>					
Diversidad de hábitats	0,087	0,055	0,137	0,014	0,024
Ratio de hábitats seminaturales	1,000	0,510	0,646	0,920	0,634
Ratio de cultivos con flor	0,400	0,788	0,405	0,197	0,320
Ratio de cultivos sin flor	0,016	0,007	0,170	0,005	0,003
Coeficiente de variación de flores	0,046	0,057	0,044	0,016	0,020
<b>LOCAL</b>					
Tipo de cultivo	-----	1,000	1,000	1,000	1,000
Coeficiente de variación de flores	0,974	0,454	0,268	0,912	0,727
Cobertura de flores	0,055	0,079	0,076	0,030	0,040
asin Cobertura de flores	0,211	0,230	0,276	0,172	0,182
Número de flores	0,151	0,310	0,092	0,037	0,097
log Número de flores	0,058	0,081	0,081	0,032	0,041

Tabla i.d. Significación (p valor) de las relaciones entre las variables de la escala de vecindad (*diversidad de hábitats, ratio de hábitats seminaturales, ratio de cultivos con flor, ratio de cultivos sin flor y coeficiente de variación de flores*) y de la escala local (*tipo de cultivo, coeficiente de variación de flores, cobertura de flores (asin) y número de flores (log)*).

	Diversidad de hábitats	Ratio de hábitats seminaturales	Ratio de cultivos con flor	Ratio de cultivos sin flor	Coeficiente de variación de flores
Tipo de cultivo	0,280	0,011	0,940	0,450	0,610
Coeficiente de variación de flores	0,514	0,547	0,541	0,940	0,823
Cobertura de flores	0,476	0,042	0,756	0,410	0,020
asin Cobertura de flores	0,964	0,012	0,935	0,845	0,106
Número de flores	0,043	0,106	0,234	0,750	0,004
log Número de flores	0,503	0,041	0,772	0,429	0,023

Se analizó además la relación entre las variables independientes y el factor tiempo, no observándose ninguna relación estadísticamente significativa (únicamente, y de manera marginal, el *ratio de cultivos con flor en la vecindad*: ANOVA,  $F_{1,22} = 3,630$ ,  $p = 0,070$ ,  $R^2 = 0,103$ ) (Tabla i.e).

Tabla i.e. Significación (p valor) de las relaciones entre el factor tiempo y las variables de la escala paisajística (*complejidad paisajística, diversidad de hábitats, diversidad de agrohábitats, ratio de hábitats seminaturales y ratio de cultivos*), las variables a escala de vecindad (*diversidad de hábitats, ratio de hábitats seminaturales, ratio de cultivos con flor, ratio de cultivos sin flor y coeficiente de variación de flores*) y local (*tipo de cultivo, número de flores, cobertura de flores y coeficiente de variación de flores*).

	Tiempo
<b>VECINDAD</b>	
Complejidad	-----
Diversidad de hábitats	1, 000
Diversidad de agrohábitats	1, 000
Ratio de hábitats seminaturales	1, 000
Ratio de cultivos	1, 000
<b>VECINDAD</b>	
Diversidad de hábitats	0, 126
Ratio de hábitats seminaturales	1, 000
Ratio de cultivos con flor	0, 070
Ratio de cultivos sin flor	0, 150
Coeficiente de variación de flores	0, 164
<b>LOCAL</b>	
Tipo de cultivo	-----
Coeficiente de variación de flores	1, 000
Cobertura de flores	1, 000
asin Cobertura de flores	1, 000
Número de flores	1, 000
log Número de flores	1, 000

Se analizaron las posibles relaciones entre todas las variables independientes con las variables dependientes medidas, a través de modelos lineales mixtos (LME), para introducir el efecto del anidamiento en el análisis, llevando a cabo también los análisis para cada periodo de tiempo por separado. En los análisis con las variables dependientes utilizadas durante el Estudio 4, el factor *tiempo* mostró un efecto significativo sobre la abundancia de celdas de cría de *O. caerulea* (ANOVA,  $F_{1,11} = 5,038$ ,  $p = 0,046$ ) y la tasa de mortalidad (ANOVA,  $F_{1,4} = 61,875$ ,  $p = 0,001$ ). A escala de vecindad, sólo el *ratio de cultivos con flor* afecta, aunque de manera marginal, a la *abundancia de celdas de cría* en el segundo tiempo de muestreo (ANOVA,  $F_{1,5} = 6,272$ ,  $p = 0,054$ ). A escala local, el sex ratio se vio influido de manera significativa por el *número de flores en el cultivo local* (ANOVA,  $F_{1,2} = 37,608$ ,  $p = 0,026$ ) y, de forma marginal, con la *cobertura de flores en el cultivo* (ANOVA,  $F_{1,2} = 17,717$ ,  $p = 0,052$ ), en ambos casos, durante el primer periodo de muestreo (Tabla i.f).

Tabla i.f. Significación (p valor) de los LME analizando el efecto de las variables explicativas sobre las variables dependientes del Estudio 4 (abundancia de celdas de cría, tasa de mortalidad natural y sex ratio de *Osmia caerulescens*), para el periodo completo de estudio (T), el primer periodo (1), y el segundo periodo (2), además de la relación con el factor tiempo.

VARIABLES	Abundancia			Mortalidad natural			Sex ratio		
	T	1	2	T	1	2	T	1	2
<b>ESCALA PAISAJÍSTICA</b>									
Complejidad	0,698	0,891	0,598	0,602	0,966	0,385	0,734	0,468	0,190
Diversidad de hábitats	0,976	0,958	0,998	0,647	0,811	0,509	0,563	0,376	0,457
Diversidad de agrohábitats	0,868	0,690	0,511	0,769	0,848	0,504	0,960	0,701	0,167
Hábitats seminaturales	0,455	0,725	0,347	0,883	0,798	0,622	0,909	0,696	0,272
Ratio de cultivos	0,556	0,688	0,539	0,770	0,984	0,544	0,803	0,561	0,275
<b>ESCALA DE VECINDAD</b>									
Diversidad de hábitats	0,622	0,872	0,326	0,689	0,477		0,965	0,239	
Hábitats seminaturales	0,815	0,679	0,800	0,350	0,981		0,325	0,234	
Cultivos con flor	0,251	0,208	0,054	0,809	0,166		0,518	0,782	
Cultivos sin flor	0,588	0,765	0,320	0,949	0,711	0,241	0,689	0,668	0,607
CV de flores	0,828	0,223	0,207	0,384	0,824		0,326	0,686	
<b>ESCALA LOCAL</b>									
Tipo de cultivo	0,389	0,623	0,420	0,682	0,791		0,247	0,150	
CV de flores	0,326	0,242	0,701	0,941	0,894		0,322	0,214	
Cobertura de flores	0,458	0,590	0,488	0,818	0,747		0,168	0,052	
Número de flores	0,526	0,645	0,502	0,970	0,696		0,176	0,026	
<b>TIEMPO</b>	0,046			0,001			0,226		

Para las variables biológicas empleadas en el Estudio 5 se observó que a escala de vecindad, considerando el periodo completo, sólo el *ratio de cultivos sin flor* afectó a la tasa de parasitoidismo de *O. caerulescens* (ANOVA,  $F_{1,4} = 11,245$ ,  $p = 0,029$ ). Durante el primer periodo de muestreo, a escala de vecindad se observaron varias correlaciones significativas: entre el *ratio de cultivos con flor en la vecindad* y las tasas de parasitoidismo total sobre *O. caerulescens* (ANOVA,  $F_{1,3} = 11,170$ ,  $p = 0,044$ ) y la determinada por *S. quinquepunctata* (ANOVA,  $F_{1,3} = 32,979$ ,  $p = 0,011$ ); y entre el *coeficiente de variación de flores en la vecindad* sobre las 3 variables dependientes (la tasa de parasitoidismo total (ANOVA,  $F_{1,3} = 10,782$ ,  $p = 0,046$ ) y la llevada a cabo por *S. quinquepunctata* (ANOVA,  $F_{1,3} = 11,077$ ,  $p = 0,045$ ), y la riqueza de parasitoides (ANOVA,  $F_{1,3} = 24,955$ ,  $p = 0,015$ ) (Tabla i.g).

Tabla i.g. Significación (p valor) de los LME analizando el efecto de las variables explicativas sobre las variables dependientes del Estudio 5 (tasa de parasitoidismo, tasa de parasitoidismo de *Sapyga quinquepunctata* y riqueza de parasitoides) para el periodo completo de estudio (T), el primer periodo (1) y el segundo periodo (2), además de la relación con el factor tiempo.

VARIABLES	Parasitoidismo		Parasitoidismo de <i>S. quinquepunctata</i>		Riqueza de parasitoides	
	T	2	T	2	T	2
<b>ESCALA PAISAJÍSTICA</b>						
Complejidad	0,690	0,755	0,473	0,524	0,613	0,797
Diversidad de hábitats	0,949	0,845	0,843	0,933	0,478	0,480
Diversidad de agrohábitats	0,658	0,629	0,399	0,425	0,710	0,967
Hábitats seminaturales	0,761	0,703	0,487	0,530	0,729	0,940
Ratio de cultivos	0,884	0,917	0,602	0,692	0,549	0,443
<b>ESCALA DE VECINDAD</b>						
Diversidad de hábitats	0,113	0,593	0,348	0,523	0,993	0,878
Hábitats seminaturales	0,116	0,078	0,206	0,088	0,510	0,569
Cultivos con flor	0,094	0,044	0,237	0,011	0,907	0,159
Cultivos sin flor	0,029	0,178	0,097	0,099	0,708	0,951
CV de flores	0,378	0,046	0,437	0,045	0,119	0,015
<b>ESCALA LOCAL</b>						
Tipo de cultivo	0,965	0,554	0,544	0,646	0,114	0,176
CV de flores	0,938	0,738	0,572	0,479	0,692	0,679
Cobertura de flores	0,983	0,721	0,732	0,621	0,127	0,195
Número de flores	0,986	0,791	0,845	0,780	0,156	0,218
<b>TIEMPO</b>	0,029		0,187		0,759	

### Selección de variables

Tras los análisis exploratorios se seleccionaron las variables a evaluar en ambos estudios, teniendo en cuenta las relaciones mostradas entre las variables independientes, dentro y entre las tres escalas, y sus relaciones con las variables dependientes.

En el Estudio 4, las variables seleccionadas fueron *tiempo*, *diversidad de agrohábittats en la escala paisajística*, *ratio de cultivos con flor en la vecindad*, *cobertura de flores en el cultivo local*, y *coeficiente de variación de flores en las escalas de vecindad y local*. Una vez seleccionadas, se realizaron nuevamente PCA, para cada una de las 3 escalas, incluyendo las variables biológicas por separado (abundancia de celdas de cría, tasa de mortalidad y sex ratio de *O. caerulescens*) y para los diferentes períodos (primer y segundo períodos de muestreo).

Por otro lado, para el Estudio 5, las variables seleccionadas fueron el *tiempo*, la *diversidad de agrohábittats en el paisaje*, el *ratio de hábitats seminaturales en el paisaje y en la vecindad*, la *diversidad de hábitats en la vecindad*, y el *coeficiente de variación de flores en la vecindad y en el cultivo local*. Una vez seleccionadas se realizaron nuevamente PCA, para cada una de las 3 escalas, durante el primer periodo de muestreo, ya que fue en dicho periodo cuando se detectó la mayor parte de la actividad de los enemigos naturales (el 33,38 % durante el primer periodo frente al 1,09 % del segundo), incluyendo las variables dependientes por separado (tasa de parasitoidismo sobre *O. caerulescens*, tasa de parasitoidismo producido por *S. quinquepunctata* sobre *O. caerulescens* y riqueza de parasitoides). Debido a las relaciones de densidad dependencia de las tasas de parasitoidismo y de la riqueza de parasitoides sobre *O. caerulescens*, en los PCA se incluyeron la abundancia de celdas de cría de la especie hospedadora y el *ratio de cultivos con flor en la vecindad*. Al introducirlas en los análisis se pudo comprobar la tendencia de las variables respuesta analizadas en este estudio con la abundancia del hospedador, además de incluir una variable que también afecta a la población hospedadora y que se incluyó en su estudio.

#### **Modelos estadísticos para el Estudio 4**

Se utilizaron dos modelos estadísticos para realizar por un lado, un estudio espacial de la composición de hábitats (*tiempo + diversidad de agrohábitats + ratio de cultivos con flor + cobertura local*) y por otro, un estudio de la temporalidad de recursos (*tiempo + coeficiente de variación de flores en la vecindad + coeficiente de variación de flores en el cultivo local*). Ambos modelos incluían un doble anidamiento (dos tipos de cultivo por paisaje y dos periodos de muestreo sobre cada unidad muestral), siendo los factores fijos el tipo de cultivo y el tiempo, y los aleatorios las localidades de estudio y las otras variables explicativas seleccionadas, realizando un sólo nivel de interacción entre variables. Para cada modelo usado se comprobó la homocedasticidad de los errores, a través de la representación gráfica de los residuales ( $e_{ij}$ ) frente a las predicciones ( $\bar{y}_i$ ) (Kéry & Hatfield, 2003; Zuur *et al.*, 2010).

#### **Modelos estadísticos para el Estudio 5**

Se seleccionaron dos modelos estadísticos para un estudio del total de los datos obtenidos durante el periodo completo de muestreo, uno para un estudio de la influencia de la composición paisajística (*tiempo + ratio de hábitats seminaturales en el paisaje + ratio de hábitats seminaturales en la vecindad*) y otro estudio de la temporalidad de recursos (*tiempo \* coeficiente de variación de flores en la vecindad*). Ambos modelos incluían un doble anidamiento (dos tipos de cultivo por paisaje y dos periodos de muestreo sobre cada unidad muestral), siendo los factores fijos el tipo de cultivo y el tiempo, y los factores aleatorios, las localidades de estudio y el resto de variables explicativas, analizando las variables solo en el primer nivel de interacción. Además se seleccionaron dos modelos para estudiar los efectos de las distintas escalas sobre la acción de los enemigos naturales durante el primer periodo de muestreo, ya que éste fue en el que más actividad se registró. Para el estudio de las escalas paisajística y de vecindad se utilizó el modelo (*diversidad de agrohábitats \* ratio de hábitats seminaturales en la vecindad*), y para el estudio de las escalas de vecindad y local (*diversidad de hábitats en la vecindad \* coeficiente de variación de flores en el cultivo local*). Estos modelos sólo incluían un nivel de anidamiento (dos cultivos por paisaje) ya que sólo se analiza un periodo de tiempo, siendo el cultivo a escala

local el único factor fijo, y los aleatorios, las localidades de estudio y las otras variables independientes. Para cada modelo usado se comprobó la homocedasticidad de los errores, a través de la representación gráfica de los residuales ( $e_{ij}$ ) frente a las predicciones ( $\bar{y}_i$ ) (Kéry & Hatfield, 2003; Zuur *et al.*, 2010).

### **Estadística**

Para los análisis de los modelos lineales de efectos mixtos (LME) se usó el paquete de R *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2017); para el resto de análisis se emplearon los siguientes paquetes: *stats*, *gplots*, *tseries*, *AED*, *labdsv*, *lsmeans*, *effects*. Se utilizaron Arcgis 9.3 (ESRI), Primer 5 version 5.2.9, y R version 2.14.2 (2012-02-29).



# **BLOQUE II**

## **Estudio 4**

---



## Resumen

La región agrícola del Ebro es un sistema con una elevada concentración de cultivos pero de tipo minifundista, con parcelas de pequeño tamaño y gran variedad de cultivos de regadío, entre los cuales se pueden encontrar remanentes de hábitats seminaturales en un gradiente tal, que va desde áreas más intensificadas (*i. e.* mayor espacio cultivado con menor variedad de cultivos) a zonas más tradicionales y heterogéneas (*i. e.* más hábitats seminaturales y más variedad de cultivos). La importancia de la fauna asociada a los medios agrícolas ha promovido los estudios centrados en comprender las relaciones entre las diferentes poblaciones y la relación con las áreas cultivadas, considerando el desarrollo biológico de cada grupo a lo largo de su ciclo de vida.

Se analizan los parámetros biológicos de *Osmia caerulea* (Linnaeus, 1758), una abeja solitaria nidificante en cavidades aéreas, evaluando los efectos sobre los mismos de diferentes variables, medidas a tres escalas espaciales (paisajística, de vecindad y local) y para las dos generaciones que presenta esta abeja en nuestras latitudes. Para el estudio, se emplearon nidos-trampa estandarizados emplazados en dos tipos de paisaje, según su complejidad paisajística (complejo y simple) y dentro de cada uno, en dos cultivos de regadío (patata y alcachofa).

Se comprueba que sólo el sex ratio de la población está condicionado por la mayor escala medida, la paisajística, además de no verse afectado por el tiempo, siendo constante a lo largo de las dos generaciones que presenta *O. caerulea*. La abundancia de celdas de cría, mayor durante la primera generación, se incrementa con la proporción de cultivos con flor en la vecindad durante el primer periodo de estudio, y con el aumento de los que no presentan flor durante el segundo. Además, la descendencia con una mayor estabilidad en las prácticas agrícolas tanto en el cultivo local de estudio como en los circundantes en la escala de vecindad. La tasa de mortalidad natural es superior durante el primer periodo de estudio, sufriendo la primera generación una mayor mortalidad que la segunda, la cual incrementa sus valores con una mayor perturbación a escala local debida a una mayor

variabilidad en el cultivo de estudio. La producción de hembras se ve favorecida por una mayor proporción de cultivos con flor en la vecindad y una mayor diversidad de agrohábitats a escala paisajística.

## Objetivos e hipótesis

El objetivo general del estudio es evaluar el efecto de diferentes variables asociadas a los paisajes agrícolas sobre las poblaciones de *Osmia caerulescens* a lo largo de los dos periodos que comprenden sus dos generaciones. Este efecto se pretende evaluar mediante un análisis multiescalar, a 3 escalas espaciales (paisajística, de vecindad y local), de los espacios cultivados por un lado, y de la temporalidad en la oferta de recursos por parte de los mismos, sobre las poblaciones de *O. caerulescens*, a través de varios parámetros biológicos.

En relación con ello, se establecieron las siguientes hipótesis específicas:

1- En *O. caerulescens*, la abundancia de celdas de cría, el reparto de sexos en las mismas y la tasa de mortalidad natural varían entre las dos generaciones de la estación de vuelo, por los cambios en las características particulares de las zonas agrícolas en las que aparecen.

2- Una mayor diversidad de hábitats en el paisaje produce, en *O. caerulescens*, un incremento en el número de celdas de cría, un sex ratio más equilibrado y una menor tasa de mortalidad natural, a través de la mayor oferta de flores provista por parte de los espacios cultivados a varias escalas, paisajística, de vecindad y en el cultivo local.

3- La variabilidad de flores en los cultivos, tanto a nivel local como en las parcelas adyacentes a los nidos-trampa, asociada a un incremento en las prácticas agrícolas, condiciona los parámetros biológicos de *O. caerulescens*, generando diferencias a lo largo de los dos periodos de estudio que ocupan el desarrollo de ambas generaciones.

## Resultados

### Estudio de la población de *Osmia caerulescens*

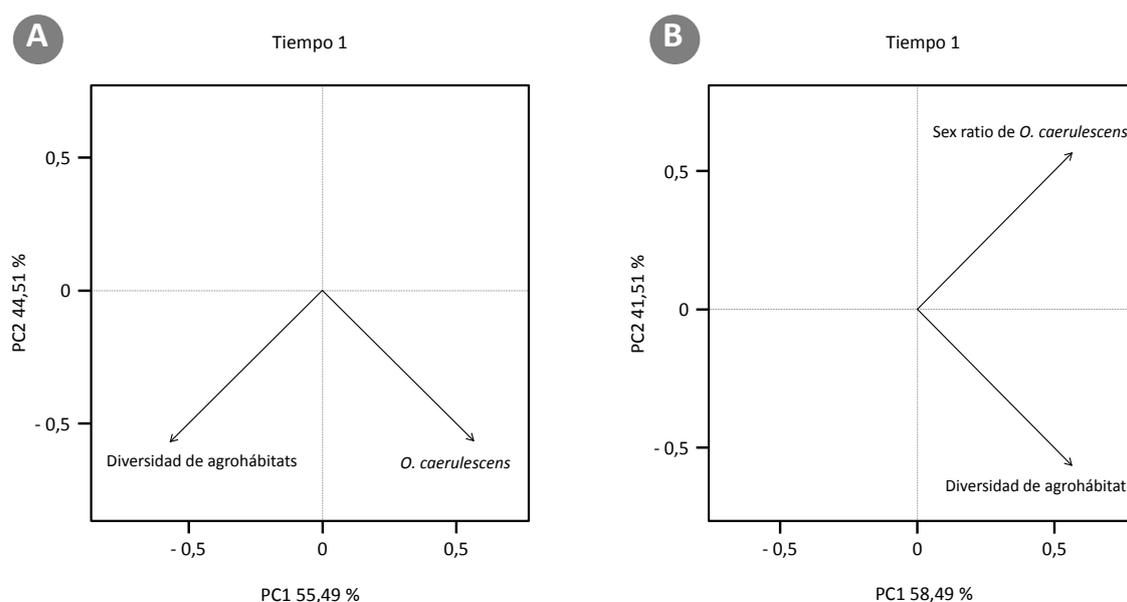
Se dispusieron 72 nidos trampa, 36 por cada periodo de estudio, con un total de 3.312 estaquillas en cada uno de ellos. *Osmia caerulescens* ocupó 432 estaquillas (6,52 %), 229 en el primer periodo de estudio y 193 en el segundo, de los que se obtuvieron 1.303 celdas de cría, 659 durante el primer periodo de estudio y 644 durante el segundo. Un total de 215 celdas de cría aparecieron muertas de forma natural, correspondiéndose con el 16,5 % del total (138 celdas durante el primer periodo, 20,94 %; 77 celdas durante el segundo periodo, 11,97 %). Se obtuvieron 355 machos y 250 hembras, registrándose un valor medio de sex ratio de 0,57. Durante el primer periodo de estudio, el sex ratio registrado fue de 0,32 (43 machos y 90 hembras), mientras que en el segundo fue de 0,66 (312 machos, 160 hembras).

### Análisis de correlación y de componentes principales

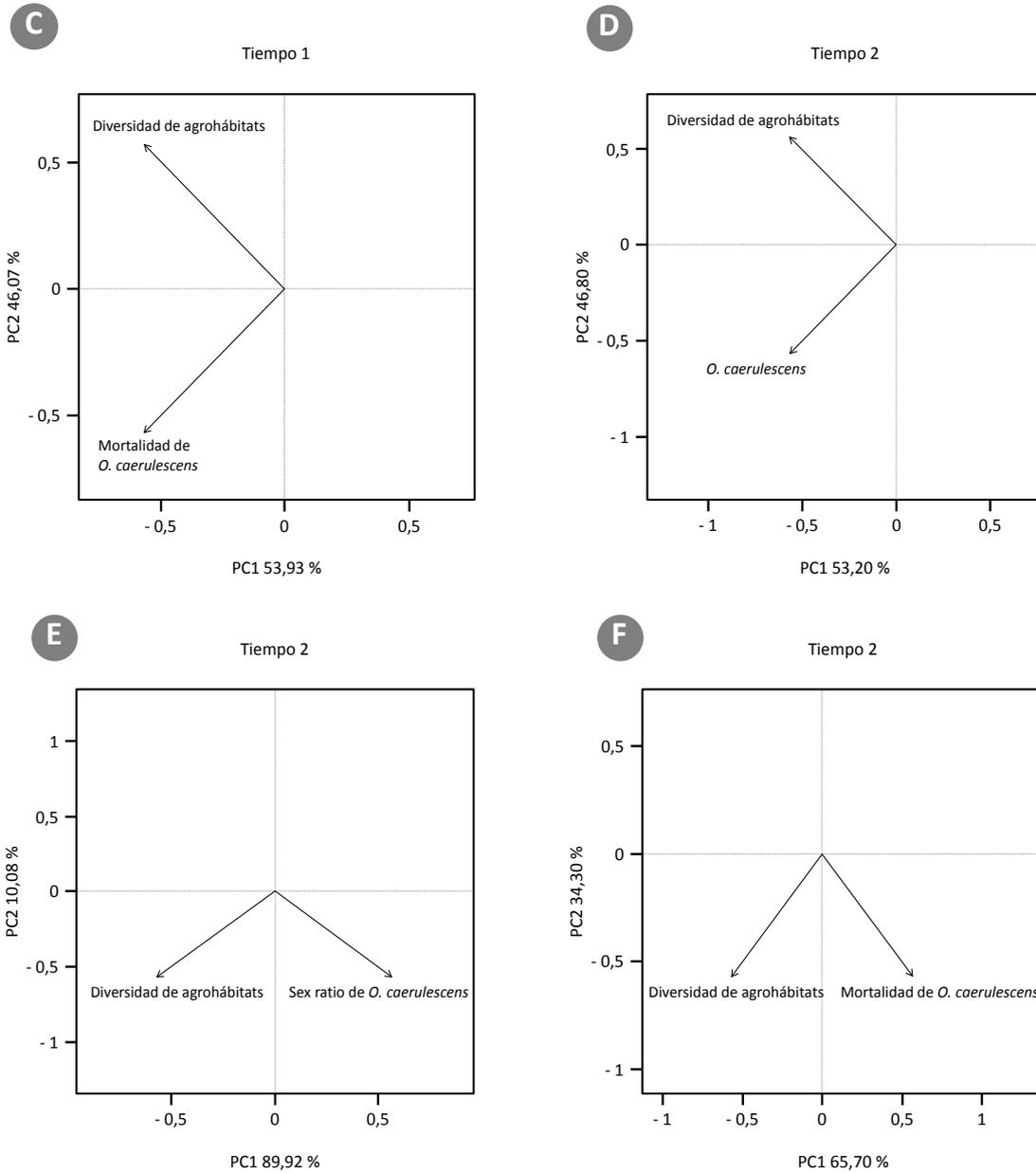
Se analizaron las correlaciones entre las tres variables biológicas de estudio de la población de *O. caerulescens*: abundancia de celdas de cría, sex ratio y tasa de mortalidad natural, cada una independientemente frente a las variables explicativas usadas en los modelos: *tiempo*, *diversidad de agrohábittats en la escala paisajística*, *ratio de cultivos con flor en la vecindad*, *cobertura de flores en el cultivo local*, y *coeficiente de variación de flores en las escalas de vecindad y local*, por medio de modelos lineales de efectos mixtos (LME) (ver tabla i. f. de Metodología general, pág. 195) para introducir el efecto del anidamiento. Se observó que sólo la tasa de mortalidad natural está significativamente influida por el *tiempo*, mientras que la abundancia de celdas de cría lo hace de manera débil. La variable paisajística *diversidad de agrohábittats* y las de vecindad *ratio de cultivos con flor* y *coeficiente de variación de flores* no mostraron ningún efecto directo sobre estas variables

biológicas. A nivel local fue la *cobertura de flores en el cultivo* la que influyó sobre el sex ratio de la especie, de forma débil en el primer periodo de estudio.

Los análisis de PCA para la escala paisajística y las variables biológicas estudiadas identificaron un eje de componentes único en el que se situaron las dos variables de estudio, la *diversidad de agrohábitats* analizada por separado por cada uno de los dos tiempos de estudio, frente a cada variable biológica. Este eje explicaba una varianza de entre un 53,20 % hasta un 89,92 %, mostrando en algunos casos la misma dirección dentro del eje (abundancia en el segundo periodo, sex ratio y tasa de mortalidad natural en el primer periodo), y en otros, dirección contraria (abundancia en el primer periodo, sex ratio y tasa de mortalidad natural en el segundo periodo) (Fig. 4.1).



**Figura 4.1:** Representación gráfica de las variables *diversidad de agrohábitats* y (A) abundancia de celdas de cría y (B) sex ratio, de *Osmia caerulescens*, para el tiempo 1, para la escala paisajística, en los dos primeros componentes del PCA.



Continuaci3n de la figura 4.1: Representaci3n gràfica de las variables *diversidad de agrohàbitats* y (C) tasa de mortalidad, para el tiempo 1, (D) abundancia de celdas de cría (E) sex ratio y (F) tasa de mortalidad de *Osmia caerulea*, para el tiempo 2, para la escala paisajística, en los dos primeros componentes del PCA.

Los PCA para la escala de vecindad y la variable abundancia de celdas de cría de *O. caerulea* identificaron dos ejes para ambos tiempos de estudio, mostrando en ambos casos una mayor relaci3n de la abundancia de celdas de cría con el *ratio de cultivos con flor a nivel de vecindad*. En el primer periodo, el primer eje, con un 47,97 % de varianza, se correspondía con el *coeficiente de variaci3n de flores*; y el segundo, con un 42,17% de

varianza, con la variable respuesta y el *ratio de cultivos con flor*, con una relación negativa entre ambas. En el segundo periodo, el primer eje (54,48 % de varianza) era de la abundancia de la especie y el *ratio de cultivos con flor*, mostrando una relación negativa; y el segundo (32,01 % de varianza) del *coeficiente de variación de flores* (Fig. 4.2).

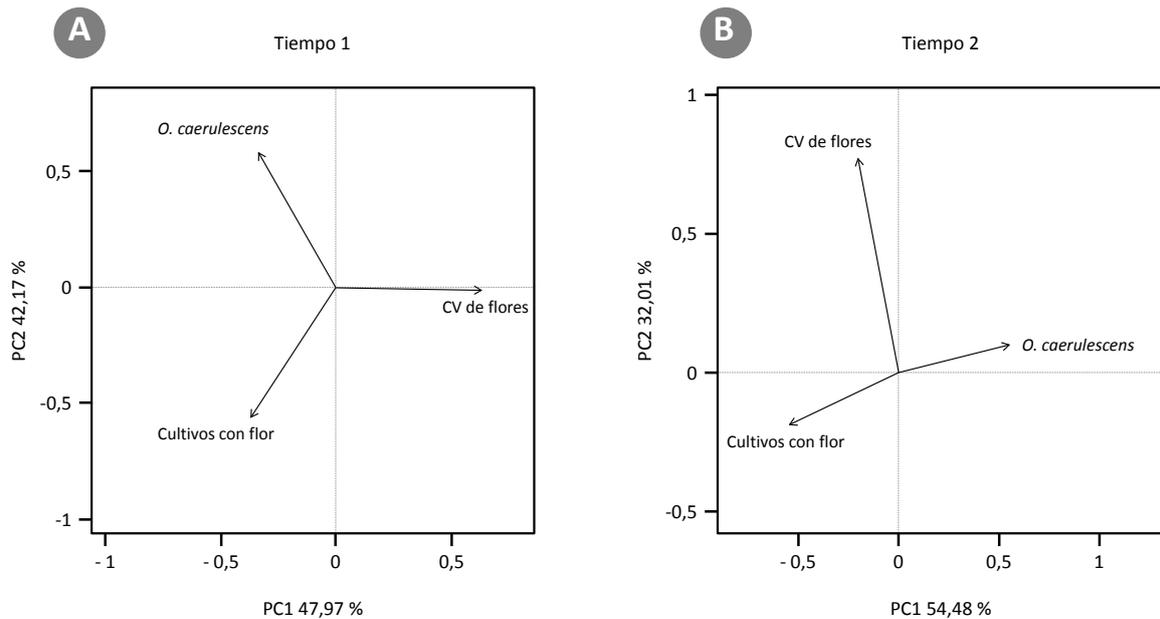
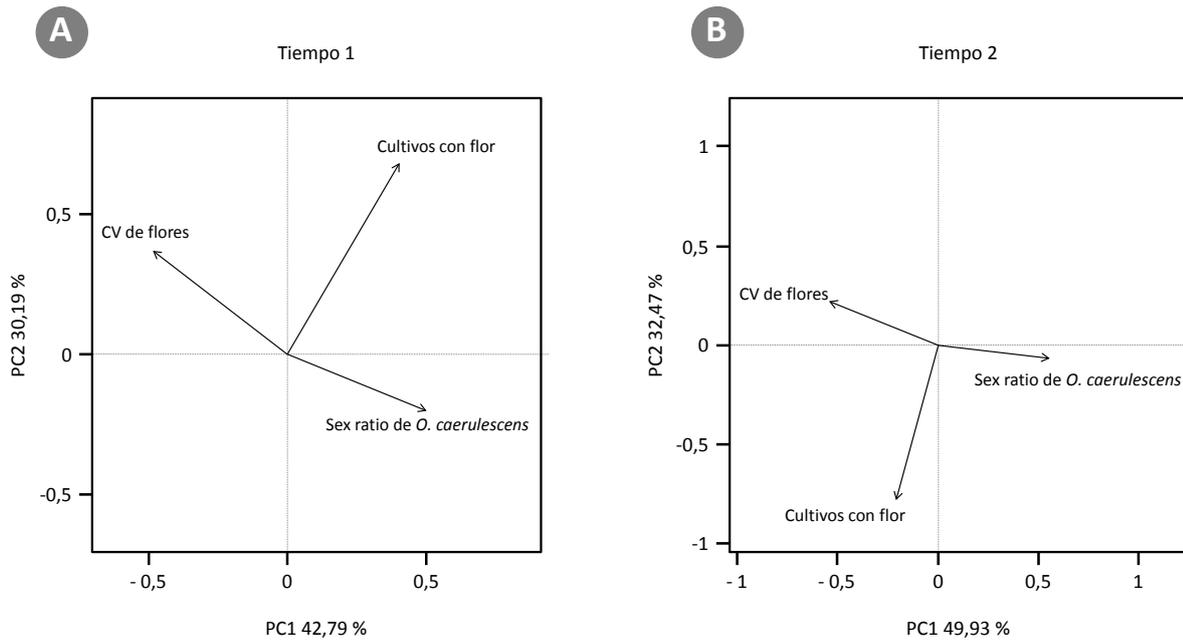


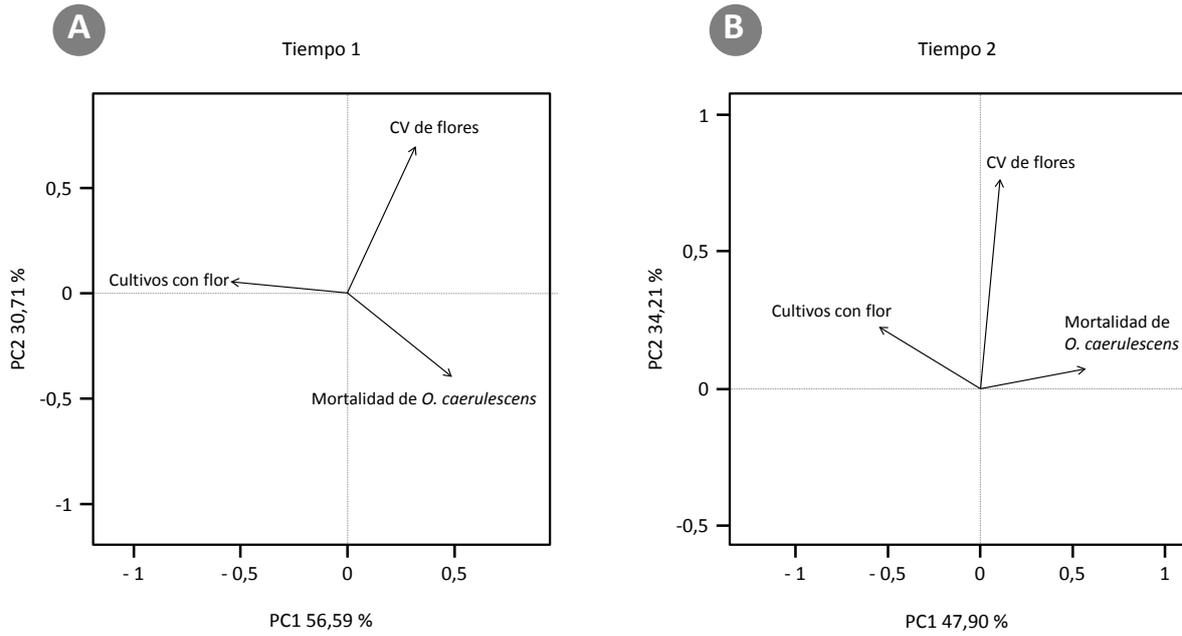
Figura 4.2: Representación gráfica de las variables *ratio de cultivos con flor*, *coeficiente de variación de flores* y abundancia de celdas de cría de *Osmia caerulescens*, para (A) el tiempo 1 y (B) el tiempo 2, para la escala de vecindad, en los dos primeros componentes del PCA.

Los PCA para la escala de vecindad y la variable biológica sex ratio de *O. caerulescens* identificaron dos ejes para ambos tiempos de estudio, mostrando una mayor relación entre el sex ratio y el *coeficiente de variación de flores a nivel de vecindad*. En el primer eje de componentes se situaron el sex ratio y el *coeficiente de variación de flores*, con relación negativa entre sí, (42,79 % de varianza explicada en el primer periodo, 49,93 % en el segundo); y el segundo eje con el *ratio de cultivos con flor* (30,19 % de la variabilidad explicada en el primer periodo, 32,47 % en el segundo) (Fig. 4.3).



**Figura 4.3:** Representación gráfica de las variables *ratio de cultivos con flor*, *coeficiente de variación de flores* y *sex ratio de *Osmia caerulescens**, para (A) el tiempo 1 y (B) el tiempo 2, para la escala de vecindad, en los dos primeros componentes del PCA.

Los PCA para la escala de vecindad y la variable biológica tasa de mortalidad natural de *O. caerulescens* identificaron dos ejes para los dos tiempos de estudio, observando una relación mayor entre la tasa de mortalidad natural y el *ratio de cultivos con flor*. Para ambos periodos de tiempo, en el primer eje se situaron la tasa de mortalidad y el *ratio de cultivos con flor*, con relación negativa entre ellas (56,59 % de la variabilidad explicada en el primer periodo de tiempo; 47,90 % en el segundo periodo). En el segundo eje se situó el *coeficiente de variación de flores*, con un 30,71 % de varianza explicada en el primer periodo, y un 34,21 % en el segundo (Fig. 4.4).



**Figura 4.4:** Representación gráfica de las variables *ratio de cultivos con flor*, *coeficiente de variación de flores* y *tasa de mortalidad natural de *Osmia caerulescens**, para (A) el tiempo 1 y (B) el tiempo 2, para la escala de vecindad, en los dos primeros componentes del PCA.

Los PCA para la escala local y la variable abundancia de celdas de cría de *O. caerulescens* identificaron dos ejes para ambos tiempos de estudio, siendo mayor la relación entre las variables explicativas que con la variable respuesta. Para los dos periodos de tiempo, en el primer eje se situaron ambas variables independientes, el *coeficiente de variación de flores local* y la *cobertura de flores del cultivo*, con relación negativa (44,95 % de la variabilidad explicada en el primer periodo de tiempo; 45,41 % en el segundo periodo). En el segundo eje se situó la variable respuesta, con un 36,42 % de varianza explicada en el primer periodo, y un 33,42 % en el segundo (Fig. 4.5).

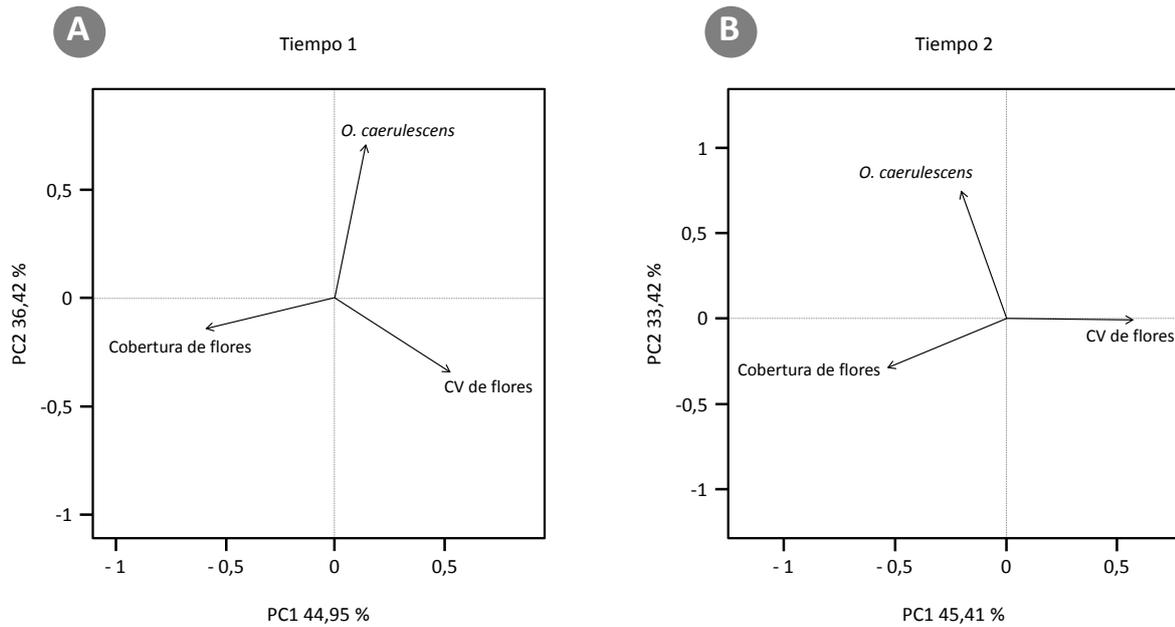


Figura 4.5: Representación gráfica de las variables *cobertura de flores*, *coeficiente de variación de flores* y *abundancia de celdas de cría de Osmia caerulescens*, para (A) el *tiempo 1*, y (B) el *tiempo 2*, para la escala local, en los dos primeros componentes del PCA.

El PCA para la escala local y la variable biológica sex ratio de *O. caerulescens* identificaron durante el primer periodo de estudio un sólo eje que explicaba el 84,69 % de la varianza. La variable que menos explicaba este eje fue el *coeficiente de variación de flores*, la cual se mostró bastante correlacionada, negativamente, con la *cobertura de flores del cultivo* y con el sex ratio, las cuales presentaban una fuerte correlación positiva entre ellas. En el segundo periodo se identificaron dos ejes, el primero (51,21 % de varianza) incluyó la *cobertura de flores del cultivo*; el segundo eje (44,57 % de varianza), el sex ratio de la especie de estudio y el *coeficiente de variación de flores del cultivo*, con cierta relación positiva (Fig. 4.6).

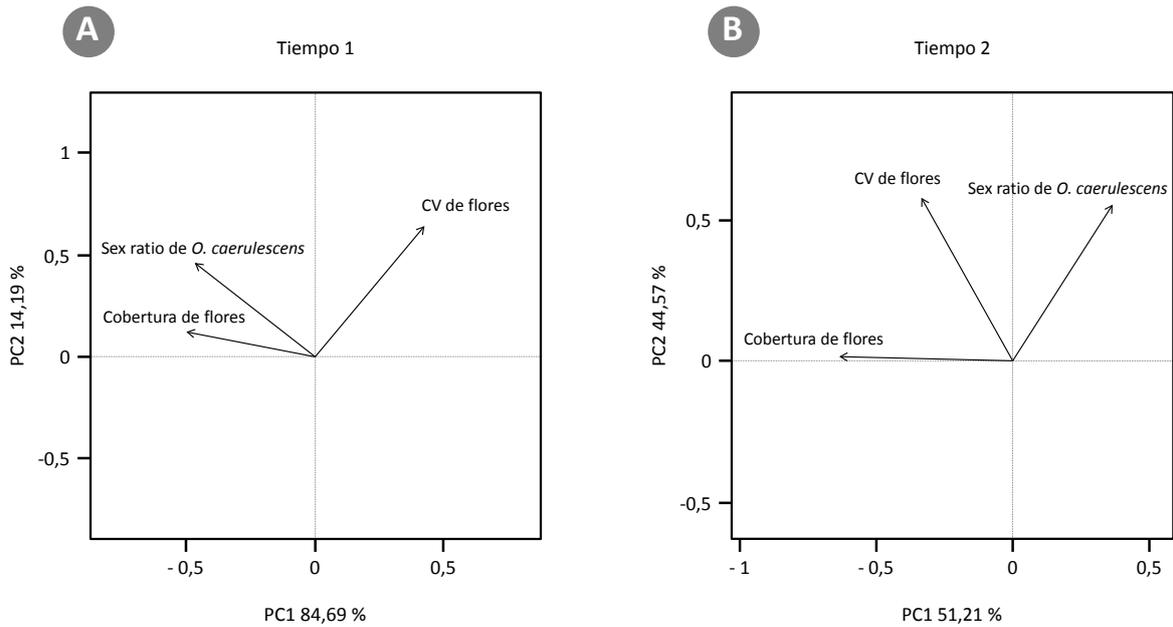


Figura 4.6: Representación gráfica de las variables *cobertura de flores*, *coeficiente de variación de flores* y *sex ratio de *Osmia caerulescens**, para (A) el *tiempo 1* y (B) el *tiempo 2*, para la escala local, en los dos primeros componentes del PCA.

Los PCA para la escala local y la variable biológica tasa de mortalidad natural de *O. caerulescens* identificaron dos ejes para ambos tiempos de estudio. En el primer periodo, el primer eje de componentes (43,53 % de varianza) se correspondía con las variables independientes con relación negativa entre ellas; y el segundo (31,61 % de varianza) con la variable respuesta. Por lo contrario, en el segundo periodo se observó que el primer eje (58,26 % de varianza) mostraba la tasa de mortalidad relacionada, y en el mismo sentido que el *coeficiente de variación local*; y el segundo (40,29 % de varianza) la *cobertura de flores del cultivo local* (Fig. 4.7).

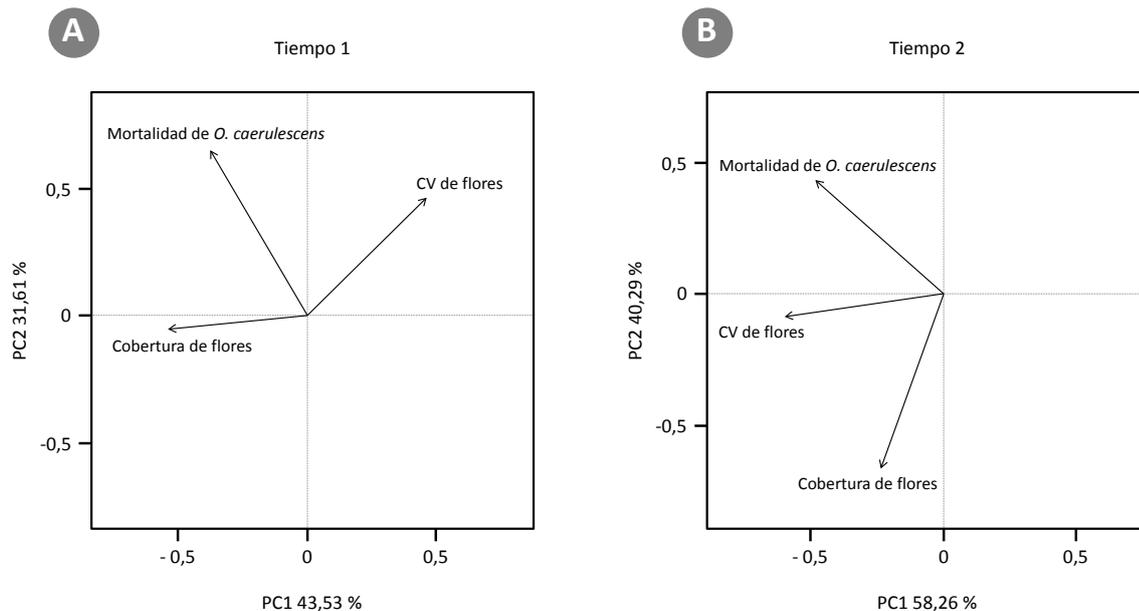


Figura 4.7: representación gráfica de las variables *cobertura de flores*, *coeficiente de variación de flores* y *tasa de mortalidad natural *Osmia caerulescens**, para (A) el tiempo 1 y (B) el tiempo 2, para la escala local, en los dos primeros componentes del PCA.

### Abundancia de celdas de cría

En el estudio espacio-temporal, la población de *O. caerulescens* se ve condicionada por el factor *tiempo*, de manera que la abundancia de celdas de cría es mayor en el primer periodo, que comprende los meses de abril a julio (Tabla 4.1). Además, este factor temporal se ve afectado por la variable *ratio de cultivos con flor en la vecindad* (Fig. 4.8 a). Así observamos que durante el primer periodo, un incremento del 15 % del *ratio de cultivos con flor en la vecindad* produce un efecto positivo sobre la abundancia de la especie, duplicando su valor. Mientras que, durante el segundo periodo de estudio, el mismo aumento del *ratio de cultivos con flor* hace que disminuya el valor de abundancia, hasta llegar a cero. Además se encuentra un efecto interactivo entre las variables *ratio de cultivos con flor en la vecindad* y *cobertura de flores en el cultivo local* (Fig. 4.8 b). Cuando la *cobertura de flores local* es cero, el *ratio de cultivos con flor en la vecindad* muestra una relación negativa con la variable respuesta; mientras que cuanto mayor sea la *cobertura local*, más pronunciada es la relación positiva entre abundancia y cultivos *con flor en la vecindad*.

Tabla 4.1. Estudio temporal a escalas paisajística (radio de 600 m), de vecindad (radio de 150 m) y local. Modelos lineales de efectos mixtos (LME) del efecto de las variables *tiempo*, *diversidad de agrohábitats en el paisaje* (Diversidad de agrohábitats), *ratio de cultivos con flor en la vecindad* (Cultivos con flor\_V (%)) y *cobertura de flores en el cultivo local* (Cobertura local) y las distintas interacciones dadas entre las distintas variables, para el estudio espacial; y las variables *tiempo*, *coeficiente de variación de flores en la vecindad* (CV de flores\_V) y *coeficiente de variación de flores en el cultivo local* (CV de flores\_L) y las distintas interacciones dadas entre las distintas variables, para el estudio temporal; sobre la abundancia (celdas de cría), sex ratio y tasa de mortalidad natural (%) de *Osmia caerulescens*. Se indica el sentido del efecto de las variables independientes sobre la dependiente (tiempo 1 (T1) y tiempo 2 (T2); + / -).

VARIABLES	Valor	F	p	g.l.
<b>ABUNDANCIA DE <i>Osmia caerulescens</i></b>				
<i>Estudio espacial</i>				
Tiempo	T1 > T2	9,116	0,017	1, 8
Cultivos con flor_V (%)		1,925	0,203	1, 8
Cobertura local		1,936	0,223	1, 5
Tiempo × Cultivos con flor_V (%)		11,542	0,010	1, 8
Cultivos con flor_V (%) × Cobertura local		5,405	0,049	1, 8
<i>Estudio temporal - primer periodo</i>				
CV de flores_V	-	12,784	0,037	1, 3
CV de flores_L		2,046	0,248	1, 3
CV de flores_V × CV de flores_L		14,406	0,032	1, 3
<b>SEX RATIO DE <i>Osmia caerulescens</i> (%)</b>				
<i>Estudio espacial</i>				
Diversidad de agrohábitats	+	81,282	0,003	1, 3
Cultivos con flor_V (%)		0,043	0,855	1, 2
Diversidad de agrohábitats × Cultivos con flor_V (%)		40,124	0,024	1, 2
<i>Estudio temporal</i>				
Ninguna				
<b>MORTALIDAD NATURAL DE <i>Osmia caerulescens</i> (%)</b>				
<i>Estudio espacial</i>				
Tiempo	T1 > T2	61,875	0,001	1, 4
<i>Estudio temporal</i>				
Tiempo	T1 > T2	478,601	<0,001	1, 3
CV de flores_L		0,001	0,985	1, 3
Tiempo × CV de flores_L		27,967	0,013	1, 3

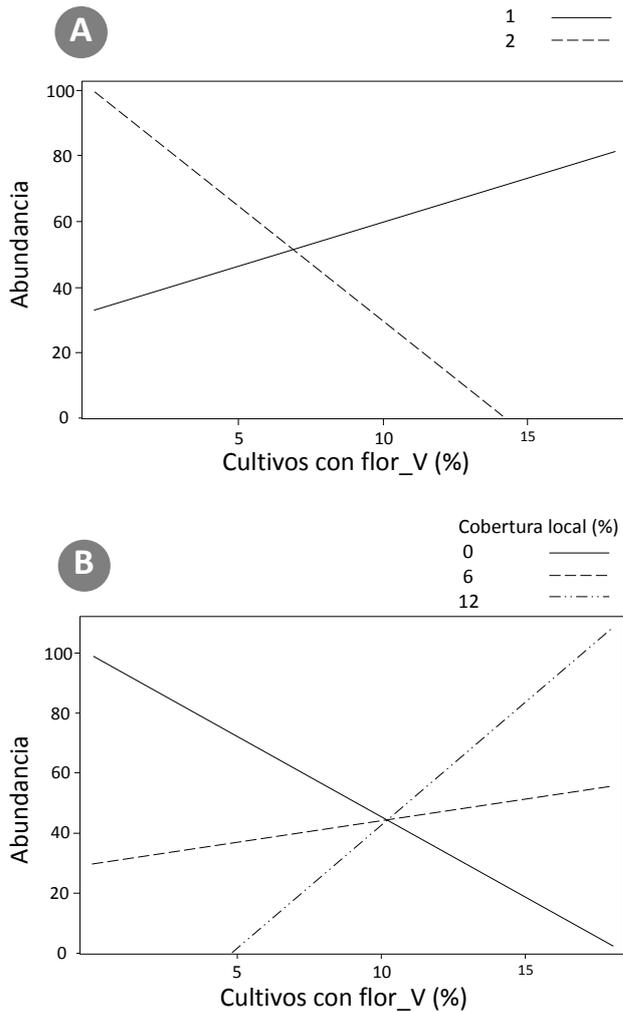


Figura 4.8: Gráficos de interacción entre las variables: (A) *ratio de cultivos con flor en la vecindad* (Cultivos con flor\_V (%)) y *tiempo* y (B) *ratio de cultivos con flor en la vecindad* (Cultivos con flor\_V (%)) y *cobertura de flores local* (Cobertura local (%)), sobre la abundancia de celdas de cría de *Osmia caerulescens*. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 4.1. (Gráfico a: Primer periodo de estudio, línea continua; segundo periodo de estudio, línea discontinua). (Vecindad: radio de 150 m).

En cuanto al estudio temporal, además del efecto significativo del *tiempo* sobre la variable abundancia de celdas de cría de *O. caerulescens*, se observa un interacción significativa entre los *coeficientes de variación de flores*, tanto a nivel de vecindad como local, durante el primer periodo de estudio (Tabla 4.1; Fig. 4.9). Incrementos en el *coeficiente de variación de flores a nivel de vecindad* muestran un efecto negativo sobre esta variable, siendo más fuerte esta relación negativa cuanto menor es el valor del *coeficiente de variación a nivel local*. De esta manera, el mayor valor de abundancia se observa con valores más bajos de ambos *coeficientes de variación*, llegando a ser cero a medida que estos llegan a su máximo valor.

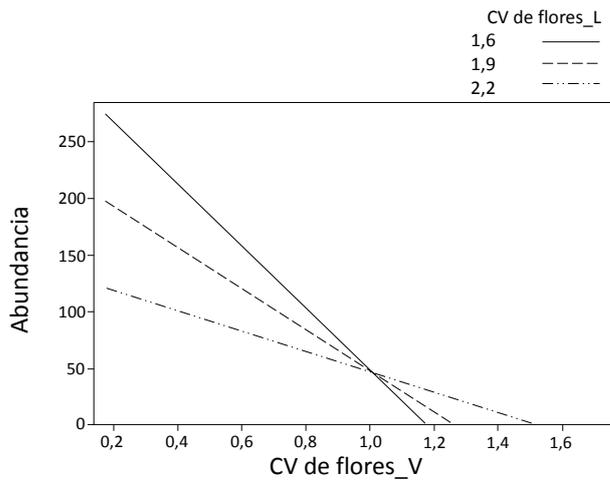


Figura 4.9: Gráfico de la interacción entre las variables *coeficiente de variación de flores en la vecindad (CV de flores\_V)* y *coeficiente de variación de flores en el cultivo local (CV de flores\_L)* sobre la abundancia de celdas de cría de *Osmia caerulescens* durante el primer periodo de estudio. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 4.1. (Vecindad: radio de 150 m).

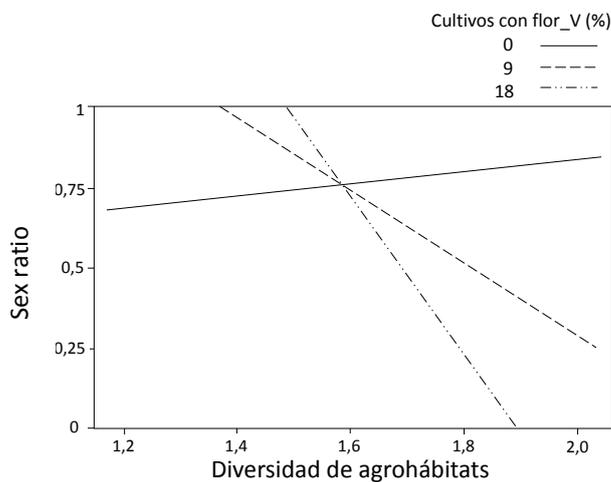


Figura 4.10: Gráfico de interacción entre las variables *diversidad de agrohábitats en el paisaje (Diversidad de agrohábitats)* y *ratio de cultivos con flor en la vecindad (Cultivos con flor\_V (%))*, sobre el sex ratio de *Osmia caerulescens*. Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 4.1. (Paisaje: radio de 600 m; vecindad: radio de 150 m).

### Sex ratio

El sex ratio de la población de estudio sólo se ve afectada por variables espaciales, influyendo positivamente sobre el mismo la *diversidad de agrohábitats en el paisaje*, es decir, reduciendo la producción de hembras (Tabla 4.1). Además se observa un efecto interactivo de la *diversidad de agrohábitats en el paisaje* y el *ratio de cultivos con flor en la vecindad* (Fig. 4.10). Cuando el valor del *ratio de cultivos con flor* es cero, el valor de sex ratio se ve afectado positivamente por la *diversidad de agrohábitats* pero apenas varía en torno a una proporción de 3 machos por cada hembra. Mientras que ante un valor positivo

de *ratio de cultivos con flor*, el efecto de la *diversidad de agrohábitats* es negativo sobre el sex ratio, es decir, se producen más hembras en las celdas de cría. Esta relación negativa es mayor cuanto más elevado sea el valor del *ratio de cultivos con flor en la vecindad*. De esta manera, con un aumento del 0,5 de la *diversidad de agrohábitats* cuando el *ratio de cultivos con flor* es mayor, se pasa de una producción del 100 % de machos al 100 % de hembras.

### Tasa de mortalidad natural

El *tiempo* se muestra como un factor determinante sobre esta variable biológica, siendo mayor durante el primer periodo de estudio (Tabla 4.1; Fig. 4.11 a). Además existe un efecto interactivo entre este factor y la variable *coeficiente de variación de flores en el cultivo local* (Fig. 4.11 b). De esta forma durante el primer periodo, la tasa de mortalidad natural es prácticamente estable en un valor máximo registrado. Mientras que en el segundo periodo, el *coeficiente de variación* afecta positivamente a la tasa de mortalidad, aunque manteniéndose siempre por debajo de los valores registrados durante el primer periodo, siendo su valor máximo la mitad que el registrado en éste.

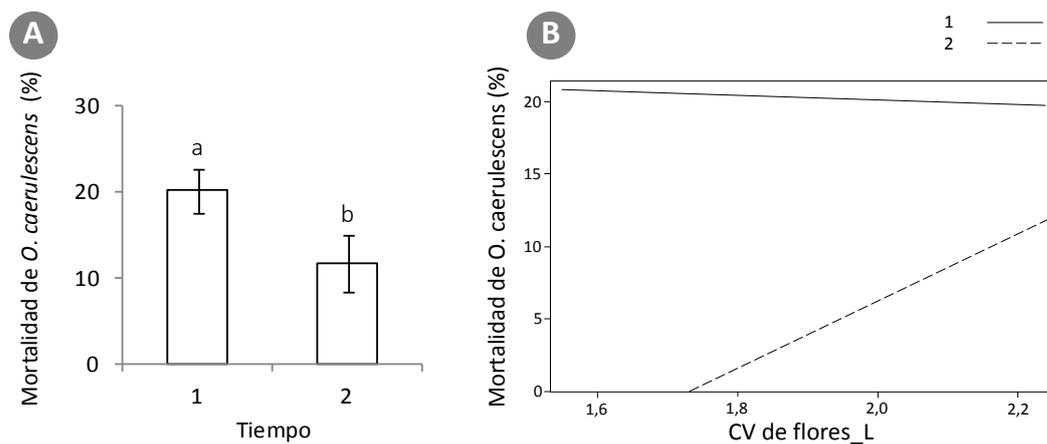


Figura 4.11: Gráficos de: (A) el efecto de la variable *tiempo* y (B) la interacción entre las variables *tiempo* y *coeficiente de variación de flores en el cultivo local* (CV de flores\_L), sobre la tasa de mortalidad natural de *Osmia caerulea*. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ). Los resultados se basan en los modelos lineales de efectos mixtos reflejados en la Tabla 4.1. (Gráfico b: Primer periodo de estudio, línea continua; segundo periodo de estudio, línea discontinua). (Vecindad: radio de 150 m).

## Discusión

### **Población de *Osmia caerulea***

El estudio temporal de las dos generaciones que presenta *Osmia caerulea*, teniendo en cuenta el uso de los recursos y del espacio agrícola a diversas escalas, permite comprender la dinámica de la población en los agroecosistemas mediterráneos, la cual ha mostrado capacidad de adaptación a este medio agrícola, aprovechando los recursos presentes (Carré *et al.*, 2009; Baños-Picón *et al.*, 2013; Fabian *et al.*, 2013; Rosas-Ramos *et al.*, 2017). Los estudios realizados con comunidades de polinizadores en paisajes agrícolas, aunque utilicen medidas temporales para analizar los cambios agrícolas sobre la comunidad o poblaciones determinadas (Le Féon *et al.*, 2013; Cutler *et al.*, 2015), o el efecto de la oferta de recursos cambiantes sobre la producción de nidos a lo largo del ciclo vital de las especies (Jauker *et al.*, 2012; Dainese *et al.*, 2017), no se han centrado, hasta la fecha, en evaluar el efecto temporal sobre cada una de las generaciones de una especie bivoltina.

Los resultados muestran un efecto diferenciado de las escalas espaciales sobre cada parámetro biológico, viéndose influidas la abundancia de celdas de cría y la tasa de mortalidad natural a las escalas menores (*i. e.* de vecindad y local), además de variar durante las dos generaciones presentes. Por otro lado, el sex ratio se ve condicionado por escalas mayores (*i. e.* paisajística y de vecindad), no viéndose afectada la producción de sexos en cada periodo generacional. La primera generación, más abundante, está favorecida a escala de vecindad por una mayor proporción de cultivos con flor y por una menor variabilidad en las prácticas agrícolas, medida a través de la variabilidad de flores en los cultivos. La segunda generación, que sufre una menor tasa de mortalidad natural, es más abundante si los cultivos con flor en la vecindad son menos abundantes. La producción de sexos, invariable en cada generación, se dirige a una mayor cantidad de hembras con una mayor proporción de cultivos con flor en la vecindad y una mayor diversidad de agrohábitats a escala paisajística.

### Abundancia de celdas de cría

La descendencia de *O. caerulea* se ve afectada, en sus valores de abundancia, por escalas espaciales menores (*i. e.* vecindad y local), no mostrando relación con la variable paisajística. Esto es contrario a la hipótesis inicial de que la diversidad de agrohábitats, medida en un radio de 600 metros, ejercería una influencia positiva sobre la abundancia de esta especie. Esta hipótesis de partida se basa en los resultados de numerosos estudios, que observan cómo un incremento de la presencia de hábitats seminaturales, así como de cultivos, en un radio de entre 1 y 2 km, promueve una mayor abundancia y riqueza de abejas (Klein *et al.*, 2002; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Williams & Kremen, 2007; Billeter *et al.*, 2008; Jauker *et al.*, 2012; Diekötter *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2013; Steckel *et al.*, 2014). A pesar de este efecto demostrado, existen otros estudios que, al igual que en nuestro caso, no observaron relación entre la abundancia de *O. caerulea* y la escala paisajística (Baños-Picón *et al.*, 2013), o entre la comunidad de abejas y diversas variables a dicha escala, como la intensificación agrícola y la visita de abejas a cultivos (Winfree *et al.*, 2008), o la proporción de hábitats seminaturales y la abundancia de abejas (Carré *et al.*, 2009).

La producción de descendencia es mayor durante el primer periodo de estudio, desde abril hasta finales de junio, coincidiendo con la mayor época de floración, tanto de plantas naturales asociadas a zonas agrícolas como de los cultivos presentes en la región. *Osmia caerulea* es una especie poliléctica, que toma el polen de plantas de diversas familias, tales como Fabaceae (*e. g.* *Coronilla* L., *Hippocrepis* L., *Lotus* L., *Medicago* L., *Trifolium* L., *Vicia* L.), Lamiaceae, (*e. g.* *Ajuga* L., *Clinopodium* L., *Lamium* L., *Salvia* L., *Stachys* L., *Teucrium* L.), Rosaceae (*e. g.* *Rubus* L.), Scrophulariaceae, Boraginaceae (*e. g.* *Echium* L.) y Antirrhineae (Raw, 1974; Tasei, 1976; Torres González, 1992; Müller, 1996). Vicens *et al.* (1993) enumeran asimismo en su análisis Asteraceae y Brassicaceae, aparte de Lamiaceae, como familias más abundantes y frecuentes. Muchas de las plantas que se consideran fuente de alimentación y recursos para *O. caerulea* se localizan de manera natural en hábitats seminaturales y en los bordes asociados a cultivos (*e. g.* Fabaceae, Rosaceae como *Rubus*, Boraginaceae, Asteraceae) (obs. pers.), además de en la cubierta vegetal bajo los frutales (*e. g.* Fabaceae como *Medicago sativa*, diversos *Trifolium*, como *T. pratense*,

diversas especies de Asteraceae) (Bugg & Waddington, 1994). Entre los cultivos con flor presentes se observan algunos que son visitados por abejas del género *Osmia* Panzer, 1806, como diversos frutales (e. g. cerezo, manzano, peral, melocotón) (Vicens & Bosch, 2000; Bosch & Kemp, 2001; Maccagnani *et al.*, 2003), la fresa (Williams & Kremen, 2007), o el trébol y alfalfa (Purves *et al.*, 1998). Dado que se ha observado que ciertas abejas son capaces de aprovechar los recursos florales provenientes de los cultivos, además de complementarlos con plantas silvestres (Jauker *et al.*, 2012; Batista Matos *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2013; Dainese *et al.*, 2017), se considera que esta primera generación de *O. caerulescens* se ve favorecida en la producción de descendencia por una mezcla de recursos naturales y agrícolas, tal y como se había esperado inicialmente.

La reducción en la producción de celdas de cría durante el segundo periodo podría deberse a una menor cantidad y calidad de los recursos localizados en la zona de estudio. Durante este segundo periodo, de julio hasta septiembre, los cultivos que presentan flor en la zona pertenecen a familias o son plantas de las cuales no existen referencias de visitas por parte de la especie de estudio (o del género *Osmia* en particular) (e. g. solanáceas como pimiento, cultivos como el maíz, o diferentes cucurbitáceas como melón o calabaza). A este factor se le suma la menor presencia de plantas silvestres en flor asociadas a hábitats seminaturales, debido a las condiciones propias del clima mediterráneo, con meses estivales muy secos y elevadas temperaturas, que condicionan la presencia de estas plantas. Sin embargo, en zonas agrícolas donde se realiza aporte de agua a los cultivos por medio del riego, aumenta la humedad y disponibilidad de agua para las plantas silvestres en los remanentes entre parcelas, como bordes y márgenes de caminos, con lo cual ciertos insectos pueden beneficiarse de la presencia de plantas silvestres, más abundantes en estos medios que en los hábitats seminaturales de mayor tamaño (González-Estébanez *et al.*, 2011). Para el éxito reproductivo, las abejas precisan de recursos disponibles en su rango de acción (Gathmann & Tschardt, 2002), tales como lugares de nidificación y materiales específicos para la construcción de nidos, y fuentes de néctar y de polen para las larvas (Kremen *et al.*, 2007; Winfree *et al.*, 2008), reduciéndose el coste de forrajeo en los medios agrícolas ricos en recursos (Williams & Kremen, 2007). Por ello, se especula con que la reducción en la disponibilidad de recursos durante este segundo periodo implicaría, para

*O. caerulea*, una mayor inversión de tiempo en cada desplazamiento para localizar y obtener los recursos necesarios para construir y aprovisionar cada celda de cría, de modo que la finalización de cada nido tendría un coste temporal total más elevado, estableciéndose menos celdas. Este tipo de reducción en la eficacia de forrajeo, que conlleva una menor producción de descendencia, ha sido observado por Bosch & Vicens (2005) con *Osmia cornuta* (Latreille, 1805), atribuyendo el aumento del periodo de vuelo a la menor capacidad de forrajeo de las hembras según avanza el periodo y/o a la reducción de recursos (Torchio & Tepedino, 1980), o por Peterson & Roitberg (2006) con *Megachile rotundata* (Fabricius, 1787). Por otro lado, según Tasei, (1972), los factores que determinan el univoltinismo o el bivoltinismo de *O. caerulea* son desconocidos, y este autor observó que parte de la primera generación de la primavera emerge sin necesidad de un periodo invernal, mientras que otra parte permanece en el capullo hasta el año siguiente, pasando por el periodo de frío. Con todo esto, podría darse la situación de que durante la segunda generación haya un menor volumen de individuos progenitores, comparado con el inicio de la primavera (recogería los de la segunda generación, además de aquellos de la primera que permanecieron en el capullo). Por tanto, junto a una estrategia de forrajeo menos eficiente, debido a la posible escasez de recursos, si inicialmente hubiera menos individuos, la segunda generación originaría una menor descendencia.

Se observa además un efecto de la proporción de cultivos con flor en la vecindad, diferente según el periodo de estudio. Durante los primeros meses, entre abril y finales de junio, la mayor cantidad de parcelas que presentan flor en la vecindad tiene un efecto positivo para la producción de descendencia. Muchos estudios muestran el beneficio del área cultivada sobre diferentes abejas y especies de *Osmia* (Klein *et al.*, 2002; Westphal *et al.*, 2003; Williams & Kremen, 2007; Hanley *et al.*, 2011; Holzschuh *et al.*, 2013; Le Féon *et al.*, 2013). Durante los meses de primavera hasta mediados de verano, florecen muchos cultivos, entre ellos los cultivos de estudio (*i. e.* patata y alcachofa) coincidiendo además con el periodo de floración de los frutales (*e. g.* manzano, peral, cerezo), abundantes en esta región. Se ha observado en otros estudios que estos frutales son visitados por otras especies del género *Osmia* (Bosch & Blas, 1994; Bosch *et al.*, 2006; Maccagnani *et al.*, 2007; Tepedino *et al.*, 2007; Biddinger *et al.*, 2013). Además, estudios preliminares (obs. pers.)

han mostrado que *O. caerulea* en esta zona agrícola toma polen de plantas rosáceas, familia a la cual pertenecen los frutales cultivados, al igual que se ha citado como una de las familias que puede visitar la especie de estudio (Tasei, 1976; Torres González, 1992).

Como se ha mencionado anteriormente, durante la parte central y final del verano se produce un descenso del número de celdas de cría, que en interacción con la proporción de cultivos con flor, promueve la disminución de la población al aumentar esta proporción. Tal y como se ha comentado, no se tiene constancia de que esta especie, o alguna otra del género *Osmia*, visite los cultivos que en esta época se presentan en la zona de estudio (e. g. tomate y pimiento (Solanaceae), calabaza y pepino (Cucurbitaceae), maíz (Poaceae)). La especie se podría beneficiar de la presencia de otros parches de hábitats, tales como remanentes de hábitats seminaturales o parcelas sin flor (i. e. parcelas aradas o segadas, o mantenidas en barbecho o sin cultivar). De hecho, la proporción de cultivos con flor en la vecindad está correlacionada negativamente con los que no presentan flor, con lo que estas parcelas podrían estar favoreciendo el desarrollo de una mayor descendencia. Quizás la menor actividad agrícola asociada a parcelas que no se están manejando (e. g. tras la cosecha no se vuelve a sembrar hasta otra temporada, o permanece en barbecho), podría favorecer el desarrollo de una mayor descendencia (Vasseur *et al.*, 2013). Además muchas especies no toleran las perturbaciones agrícolas y precisan de un mayor equilibrio entre las parcelas y los hábitats seminaturales (Westrich, 1996). Por ello, aunque esta especie es generalista y tolera cierto grado de perturbaciones (Winfrey *et al.*, 2007; Kremen, 2008; Carré *et al.*, 2009), una reducción de las mismas en parcelas que reposan hasta el siguiente periodo de producción, podría beneficiar a esta especie cuando los recursos de los cultivos con flor no son aprovechables. Asimismo podría suceder que durante el primer periodo, los abundantes recursos ofrecidos por los cultivos resulten atractivos para *O. caerulea*, de modo que fomente la concentración de individuos, dada la mayor facilidad para ocupar parches con gran oferta puntual de recursos. Mientras que durante el segundo periodo se produce un efecto de dilución en la matriz paisajística, al no encontrarse una alta concentración de recursos, reduciendo la posibilidad de ocupar un determinado parche (Holzschuh *et al.*, 2011; Vasseur *et al.*, 2013), en este caso, los nidos-trampa dispuestos.

Se puede considerar por tanto, que para el mantenimiento de una población abundante de esta especie, es esencial la presencia de un paisaje agrícola diverso que ofrezca recursos complementarios tras la floración de los cultivos durante el primer periodo, para compensar el efecto negativo de la matriz agrícola cuando cesa el aporte de recursos desde los cultivos potencialmente beneficiosos para *O. caerulescens* (Jauker *et al.*, 2012; Diekötter *et al.*, 2013; Mallinger *et al.*, 2016; Dainese *et al.*, 2017).

Las parcelas con flor en la vecindad promueven la producción de descendencia cuando en la parcela local el cultivo presenta flor, siendo este efecto más marcado cuanto mayor sea la cobertura local. Este resultado concuerda con lo esperado inicialmente, de que una mayor cobertura de flores beneficiará a la producción de descendencia (Ebeling *et al.*, 2008), ya que se esperaba que una mayor densidad de flores en el medio agrícola favoreciera a esta abeja (Hagen & Kraemer, 2010). A escala local, el cultivo de alcachofa es el que mayor cobertura de flores presenta, y en este caso, *O. caerulescens* es capaz de generar una mayor descendencia con una mayor presencia de cultivos con flor en la vecindad. Puede ser tanto por un posible beneficio de la flor compuesta de la alcachofa, dada la observación de la toma de polen de asteráceas (Torres González, 1992; Vicens *et al.*, 1993; Müller, 2016), así como del propio manejo del cultivo, menos agresivo que el de patata, ya que permanece un tiempo sin ser eliminado y reemplazado por otro de rotación, situación que podría favorecer el establecimiento de la población (Thorbeck & Bilde, 2004; Kremen, 2008; Vasseur *et al.*, 2013). Por tanto, al beneficio de la presencia de flores a escala local se adiciona la oferta de recursos ofrecida por los cultivos adyacentes.

Por otro lado, si la parcela de estudio carece de cubierta floral, el efecto de los cultivos con flor en la vecindad sobre la producción de descendencia es negativo. Las mediciones de cobertura local se realizaron a lo largo de todo el periodo de estudio, obteniéndose un promedio general desde la primavera hasta el final de verano. Según los datos colectados, el cultivo de patata muestra una baja o nula cobertura floral, lo cual indica no que careciese de ella, sino que fue tan puntual que en el promedio no aparece un valor positivo, como en el caso del cultivo de alcachofa. Al establecer sus nidos en cultivos de patata, *O. caerulescens* obtendría un mayor beneficio de una vecindad con una menor proporción de cultivos con flor. En estas condiciones, *O. caerulescens* establece una mayor

descendencia con cultivos que no ofrezcan flor ya que, tal y como se ha mencionado anteriormente, la proporción de parcelas sin flor está relacionada negativamente con la proporción de aquellas que sí la ofrecen. Las particularidades del cultivo de patata, del cual no se ha observado que la especie de estudio pueda utilizar como fuente de recursos (*i. e.* requiere vibración de las anteras) (Batra, 1993; Goulson, 2003; Gemmill-Herren & Ochieng', 2008), condiciona un mayor número de celdas cuando en la vecindad se incrementan las parcelas que no ofrecen flor, por ejemplo aquellas en barbecho o cosechadas. Estos espacios agrícolas podrían favorecer la descendencia de *O. caerulea* por una limitación del uso de herbicidas así como de la aplicación de prácticas agrícolas, que reducirían la calidad de los bordes (Westrich, 1996; Burel *et al.*, 1998; Hendrickx *et al.*, 2007; Vasseur *et al.*, 2013).

El estudio temporal realizado durante el primer periodo de muestreo para la abundancia de celdas de cría de *O. caerulea* muestra una relación negativa con la variabilidad de flores de los cultivos, tanto a nivel de vecindad como local. Una mayor variabilidad de flores a lo largo del tiempo indica una mayor perturbación a través de una mayor actividad en las prácticas agrícolas, lo cual parece perjudicar a la producción de celdas por parte de esta población (Thorbek & Bilde, 2004; Vasseur *et al.*, 2013). Además, teniendo en cuenta que la proporción de los cultivos con flor en la vecindad es mayor durante el primer periodo de estudio, una mayor estabilidad en la oferta de flores por parte de los cultivos circundantes indica una mayor persistencia de recursos potencialmente útiles para la especie de estudio, tales como frutales, leguminosas o fresas. Por lo tanto se puede concluir que *O. caerulea* se beneficia, durante el primer periodo, de una mayor cantidad de cultivos con flor (Holzschuh *et al.*, 2013), que se mantienen estables en su oferta durante este periodo de estudio.

### **Sex ratio**

Según la teoría de la inversión parental de Fisher, la distribución de sexos en una población panmíctica resultará en una inversión de tiempo y energía equivalente para cada sexo, de modo que la producción de sexos se desvía hacia el que resulta menos costoso de producir. Además se incrementa la proporción del sexo menos costoso cuando las

condiciones ambientales son menos favorables (e. g. menos recursos, coste del nido, posible defensa de la descendencia), que en el caso de *O. caerulescens* es el macho, y cuando los recursos son más abundantes y de calidad, hacia el más costoso, en este caso la hembra (Fisher, 1958; Torchio & Tepedino, 1982; Rosenheim *et al.*, 1996; Kim, 1999; Bosch, 2008). En la zona de estudio ya se ha citado una mayor producción de hembras con cultivos diversos frente a monocultivos (Rosas-Ramos *et al.*, 2017).

En el presente estudio se observa un efecto negativo de la diversidad de agrohábittats a escala paisajística, siempre y cuando haya una cierta proporción de cultivos con flor en la vecindad, con lo cual la descendencia vira a la producción de hembras. Este efecto negativo es más fuerte a medida que aumenta la proporción de cultivos adyacentes con flor, llegando a producir un 100 % de hembras en la descendencia. La mayor diversidad de agrohábittats hace referencia a un mayor porcentaje de hábitats seminaturales, así como de una mayor diversidad de los cultivos presentes en el paisaje, con lo que el aumento de este valor implica un incremento en la cantidad de recursos disponibles en diferentes parches de hábitats. A la variedad y diversidad de recursos localizados a escala paisajística se adicionan los encontrados en los cultivos a escala de vecindad, promoviendo un mayor número de hembras en la descendencia (el sexo más costoso), lo cual coincide con lo esperado inicialmente. Además, se ha observado en otros estudios este mismo efecto positivo de estas zonas agrícolas a través de intensificación agraria (Baños Picón, 2011), o de los policultivos de zonas de regadío (Rosas-Ramos *et al.*, 2017). Asimismo se comprueba que la proximidad de los posibles recursos que aportan a los nidos permite limitar los rangos de forrajeo de las hembras y así favorecer la producción de descendencia (Williams & Kremen, 2007), invirtiendo más en la producción de hembras (Rosas-Ramos *et al.*, 2017) por no tener que incrementar la duración de los vuelos (Torchio & Tepedino, 1980; Bosch & Vicens, 2005; Peterson & Roitberg, 2006). Por lo tanto, los recursos asociados a una mayor diversidad de parches a diferentes escalas, son suficientes y variados como para beneficiar a la población de *O. caerulescens* (Gathmann *et al.*, 1994; Kremen, 2008; Fahrig *et al.*, 2015; Rosas-Ramos *et al.*, 2017) y permiten asegurar una mayor producción del sexo más costoso.

En caso contrario, la ausencia de cultivos que presenten flor en la vecindad modula el efecto de la diversidad de agrohábittats a escala paisajística, haciendo que muestre un

efecto positivo, de modo que se producen más machos. Esto es contrario a lo esperado, ya que se hipotetizaba que la mayor diversidad de hábitats en el paisaje compensaría la falta de recursos provenientes de los cultivos y se producirían más hembras, comparado con la situación de menor diversidad de agrohábitats. En cambio, la ausencia de cultivos con flor favorece la producción de machos, aunque este incremento del sexo menos costoso no es muy elevado, pasando de una relación en la producción de 2 a 5 machos por cada hembra. Esta relación, dada la flexibilidad de *O. caerulea* (Tasei, 1972), se considera dentro de los límites estables de esta especie (Asensio & Rodríguez, 1980; Torres González, 1992). Por ello, se estima que los recursos localizados no son suficientes como para generar un número de hembras elevado, pero sí para mantener una descendencia equilibrada según la teoría de la inversión parental de Fisher. Con ello se observa que los cultivos que ofrecen flor a escala de vecindad son fundamentales para derivar la producción hacia las hembras, no mostrando influencia la diversidad de agrohábitats a escala paisajística si escasean los cultivos con flor en la vecindad, precisando de recursos a diversas escalas.

Contrariamente a lo esperado, no se observa una variación en la inversión por sexos a lo largo del tiempo, de modo que el sex ratio se mantiene estable en los dos periodos de estudio. Se consideraba que al avanzar el verano, la disminución de recursos de calidad provenientes tanto de cultivos como de los hábitats seminaturales, produciría un incremento en la proporción de machos. De hecho, en otros estudios con distintas especies de *Osmia*, se ha observado que al avanzar la temporada, ya sea por la falta de recursos o por la senescencia de las hembras, el sex ratio se deriva hacia el sexo menos costoso (Sugiura & Maeta, 1989; Paini & Bailey, 2002). Podría ser que, en caso de disminuir los recursos y que con las hembras senescentes del final de temporada, la inversión por cada sexo se mantenga equivalente al realizado durante el primer periodo de tiempo y que la menor inversión se realizara reduciendo el número de celdas de cría y/o el tamaño de las mismas (Torchio & Tepedino, 1982; Paini & Bailey, 2002). La disminución en la abundancia de celdas de cría sí que se ha comprobado menor para el segundo tiempo (ver Resultados, Abundancia de celdas de cría, pág. 214) pero para la comprobación del tamaño de la descendencia sería necesario la medición de la misma, para poder estimar el peso y los recursos destinados a cada celda.

### **Tasa de mortalidad natural**

La proporción de celdas afectadas por mortalidad natural es mayor durante el primer periodo de estudio, es decir, durante la primavera y principios de verano. Aunque la tasa media de mortalidad encontrada en cada periodo no es muy elevada (máxima en torno al 20 %) según Bosch & Kemp (2001), la mortalidad medida durante el final del verano responde a unos niveles normales, en torno al 10 %, según lo encontrado por otros autores (Gathmann *et al.*, 1994; Tesoriero *et al.*, 2003; Gradish *et al.*, 2010). El desarrollo completo de las larvas se ve condicionado por enfermedades o ataques fallidos de parasitoides (Danks, 1971; Gathmann *et al.*, 1994), o por la aplicación de productos fitoquímicos en las parcelas cultivadas (Jin *et al.*, 2015; Sgolastra *et al.*, 2015). Según los datos derivados de este estudio, la mayor tasa de mortalidad hallada durante el primer periodo de estudio podría verse relacionada con el uso de productos químicos, los cuales se han observado que muestran efectos negativos sobre las comunidades de abejas silvestres (Tesoriero *et al.*, 2003; Thompson, 2003; Arena & Sgolastra, 2014; Sgolastra *et al.*, 2015). A consecuencia de la asimilación de productos tóxicos, las abejas pueden verse afectadas tanto directa (efectos letales o subletales sobre larvas o adultos) (Abbott *et al.*, 2008; Ladurner *et al.*, 2008) como indirectamente (abandono de nidos por parte de progenitora) (Ladurner *et al.*, 2005; Biddinger *et al.*, 2013; Artz & Pitts-Singer, 2015). Además la mayoría de estudios se centran sobre especies comerciales y sociales (Greig-Smith *et al.*, 1994; Frazier *et al.*, 2011; David *et al.*, 2016), con lo que queda por conocer el potencial efecto negativo de diversos pesticidas sobre abejas silvestres, ya que la acumulación de tóxicos en el alimento de sus larvas es mayor que en el de otras abejas más estudiadas, como la de la miel (Bosch & Kemp, 2004; Sgolastra *et al.*, 2015). De la misma forma que las plantas de cultivos ofrecen polen contaminado por pesticidas, estos productos tóxicos se desplazan por el ambiente, contaminando asimismo las plantas silvestres asociadas a estas parcelas, y reducen la calidad de los bordes asociados a cultivos (Hendrickx *et al.*, 2007). Por lo que no solo se ve comprometido el desarrollo de la larva por los propios cultivos, sino que también, la actividad agrícola podría reducir la calidad del polen de las plantas asociadas a zonas agrícolas. Otro factor a tener en cuenta es el ataque fallido de parasitoides, que puede originar el abandono de un nido o el incorrecto desarrollo de una larva (Danks, 1971;

Gathmann *et al.*, 1994). Durante el primer periodo de estudio, la tasa de parasitoidismo registrada fue mayor, siendo además durante estos primeros meses el periodo de actuación de uno de los mayores enemigos naturales de *O. caerulescens* en esta región, *Sapyga quinquepunctata* (Fabricius, 1781). Por tanto, durante el primer periodo de estudio, la primera generación de la especie podría ver aumentada su tasa de mortalidad debido a la toma de polen contaminado de los cultivos con flor en la escala de vecindad, así como por una mayor presencia de enemigos naturales, entre los que destaca *S. quinquepunctata*.

Por otro lado, durante el segundo periodo de muestreo, la tasa de mortalidad asociada a la segunda generación de *O. caerulescens* se mantiene en unos niveles estables. Esto podría deberse a que al haber una menor proporción de cultivos con flor, el aporte de potenciales contaminantes utilizados en las parcelas agrícolas se reduzca, siendo menor la influencia sobre el polen colectado. Además, el parasitoidismo se ve reducido y ya no hay presencia de *S. quinquepunctata*, de modo que los ataques fallidos de enemigos naturales se verían también reducidos.

Observando el efecto del periodo de estudio sobre la tasa de mortalidad, incluyendo la variabilidad de la cobertura de flores local, se comprueba que durante la primavera y principios de verano, el estado de la parcela a escala local no muestra efecto sobre la viabilidad de las larvas, por lo que otros factores locales, independientemente de la variabilidad temporal de las flores, son los que dirigen el efecto a esta escala. Las prácticas agrícolas asociadas al cultivo de alcachofa y patata durante el primer periodo (*e. g.* sembrado, aplicación de productos químicos) podrían inducir una mayor mortalidad en las larvas de los nidos-trampa, ya que es el periodo en el cual se llevan a cabo la mayor parte de los tratamientos en estos cultivos (Reche Marmol, 1971; Gil Ortega, 1999; Fernández Alcázar, 2012; Serrano Cermeño, 2013). Por el contrario, durante el segundo periodo hay menos cultivos con flor en la vecindad y por lo tanto, un menor efecto de los pesticidas, de modo que el efecto de la escala local donde se sitúan los nidos-trampa se muestra determinante para el desarrollo de las celdas de cría. Así, al haber una mayor variabilidad en la oferta de flores, las celdas de cría se ven perjudicadas por mayores prácticas agrícolas locales (*i. e.* aplicación de químicos, eliminación de bordes). La aplicación de productos químicos, como se ha mencionado antes, puede tener efectos directos e indirectos sobre

las larvas y los adultos (Ladurner *et al.*, 2005; Arena & Sgolastra, 2014), además de reducir la calidad de los bordes y la riqueza de plantas silvestres (Bengtsson *et al.*, 2005; Roschewitz *et al.*, 2005; Hendrickx *et al.*, 2007), a lo que se suman las perturbaciones asociadas a la labranza (Tscharrntke, Rand *et al.*, 2005).

## Conclusión

El estudio temporal a diversas escalas espaciales de la población de *O. caerulescens* en paisajes agrícolas muestra la adaptación de esta especie a los medios cultivados, observándose diferencias entre las dos generaciones que tienen lugar a lo largo del periodo de estudio.

Así, durante el primer periodo *O. caerulescens* aprovecha la mayor presencia de cultivos que ofrecen flor en la vecindad, generando una mayor descendencia, mientras que en la segunda generación disminuye la producción de celdas de cría con los cultivos que ofrecen flor. De este modo, la especie dependería de los cultivos con flor durante el primer periodo, mientras que al final del verano podría beneficiarse de hábitats no cultivados, tales como parcelas en barbecho o hábitats seminaturales. De hecho, se genera una mayor descendencia, que sufre una menor tasa de mortalidad, con una reducción de prácticas agrícolas a escalas menores (vecindad y local). De este modo se comprueba la capacidad de *O. caerulescens* para adaptarse y obtener provecho de ciertos cultivos, aunque precisa de estructuras complementarias que ofrezcan recursos una vez finalizada la producción de flores de dichos cultivos y faciliten el desplazamiento para poder localizarlos con una menor distancia de vuelo, sobre todo teniendo en cuenta la posible senescencia de las hembras hacia el final de su ciclo vital. El sex ratio de *O. caerulescens* no varía entre cada una de las generaciones y está dirigido a una mayor producción de hembras con una mayor proporción de cultivos que ofrecen flor en la vecindad, cuando la diversidad de hábitats a escala paisajística, incluyendo los cultivos, es más elevada, lo cual muestra la estrategia hacia la producción de hembras, el sexo más costoso, en matrices agrícolas con mayor oferta de flores.

Por ello que para el mantenimiento de las poblaciones de *O. caerulescens*, potencial polinizador de diferentes cultivos, se precisa de un adecuado manejo de los cultivos

potenciales, así como de una complementación con recursos silvestres procedentes de hábitats seminaturales, disponibles tras el periodo de floración de los cultivos útiles, que sostengan una población abundante en la segunda generación.



# **BLOQUE II**

## **Estudio 5**

---



## Resumen

La región agrícola del Ebro se caracteriza por el mantenimiento de parcelas de cultivos variados y de pequeño tamaño, entre las cuales persisten remanentes de hábitats seminaturales, mostrando un gradiente que va desde áreas más intensificadas, con un mayor espacio dominado por cultivos, hasta áreas más tradicionales y heterogéneas, donde se observa una mayor variedad de cultivos y de hábitats seminaturales. La intensificación agrícola ha promovido cambios en la entomofauna asociada a las zonas agrícolas, poniendo en peligro algunos de los servicios ecosistémicos ofrecidos de manera natural, tales como la polinización.

Las dinámicas poblacionales de los polinizadores están determinadas por la disponibilidad de zonas, materiales de nidificación y recursos alimenticios, como polen y néctar, además de hallarse condicionadas por la actuación de sus enemigos naturales. El estudio de la actividad de los enemigos naturales permite conocer las dinámicas existentes entre los diferentes niveles tróficos, para comprender cómo el efecto del parasitoidismo y la depredación, condicionan las poblaciones de las abejas presentes en las áreas cultivadas. Mediante el uso de nidos-trampa estandarizados, se ha estudiado la actividad de los enemigos naturales de *Osmia caerulescens* (Linnaeus, 1758), una abeja solitaria nidificante en cavidades aéreas, a lo largo de las dos generaciones que presenta esta abeja, con especial énfasis en su principal enemigo natural, *Sapyga quinquepunctata* (Fabricius, 1781). Los nidos-trampa se dispusieron en dos cultivos de regadío (patata y alcachofa), dentro de dos tipos de paisaje que difieren en su complejidad paisajística (complejo y simple), y se analizaron diferentes variables a 3 escalas espaciales (paisaje, de vecindad y local).

La actividad de los enemigos naturales y la del principal antagonista, *S. quinquepunctata*, sobre *O. caerulescens* muestra una relación de densidad dependencia con la abundancia de celdas de hospedador, observándose un efecto tanto directo como indirecto de algunas variables ambientales sobre la comunidad de enemigos naturales, a través de la abundancia de celdas de cría de su hospedador. La tasa de parasitoidismo es

mayor durante el primer periodo de estudio (abril – junio), condicionada por la mayor actividad de *S. quinquepunctata*, que actúa principalmente coincidiendo con la primera generación de *O. caerulescens*. A pesar de este efecto, la riqueza de la comunidad se mantiene estable entre ambos periodos de estudio.

La proporción de hábitats seminaturales a escala de paisaje condiciona únicamente la actividad de la comunidad de enemigos durante el segundo periodo de estudio (julio – septiembre), promoviendo una menor tasa de parasitoidismo. A escala de vecindad, la proporción de dichos hábitats favorece la actividad de la comunidad y de *S. quinquepunctata* cuando a escala paisajística la diversidad de hábitats o la proporción de hábitats seminaturales es menor. Las perturbaciones asociadas a una mayor variabilidad en la oferta de flores en los cultivos de la vecindad, reducen la presión ejercida por la comunidad de enemigos naturales sobre *O. caerulescens*, así como el número de especies que la componen. A escala local, la variabilidad de flores en el cultivo de estudio condiciona la actividad de la comunidad de enemigos naturales y su riqueza, de modo que si es elevada, precisa de una vecindad con hábitats más diversos, mientras que con mayor estabilidad, promueve su actividad y riqueza con una vecindad menos diversa.

## Objetivos e hipótesis

En este estudio se pretende analizar el efecto, mediante un análisis multiescalar a 3 escalas espaciales (paisaje, vecindad, local), de diferentes variables ambientales asociadas a los paisajes agrícolas, sobre la actividad de la comunidad de enemigos naturales que parasita a *Osmia caerulescens*, a lo largo de las dos generaciones que presenta la especie hospedadora, centrando el estudio en su principal antagonista, *Sapyga quinquepunctata*. De esta manera se evalúa la influencia de los hábitats seminaturales a diferentes escalas, de la heterogeneidad de hábitats de las matrices agrícolas y de la temporalidad de los cultivos, sobre los enemigos naturales que atacan a *O. caerulescens*, tanto durante el periodo completo de desarrollo de las dos generaciones del hospedador, como durante su primera generación. Para ello se establecen las siguientes hipótesis específicas:

1- La actividad de los enemigos naturales varía a lo largo de los dos periodos de estudio, además de estar condicionada por la abundancia de celdas de *Osmia caerulescens*.

2- Los hábitats seminaturales tanto a escala paisajística como de vecindad, favorecen el desarrollo de la actividad de los enemigos naturales y promueven la riqueza de la comunidad, viéndose favorecidos a escala paisajística por una matriz más compleja y diversa.

3- La variabilidad de flores en los cultivos, tanto en la vecindad como a escala local, afecta a la actividad de los enemigos naturales, viéndose modulados los efectos negativos a escala local por una diversidad de hábitats elevada a escala de vecindad.

# Resultados

## Estudio de la comunidad de enemigos naturales

Se dispusieron 72 nidos trampa, con un total de 3312 estaquillas en cada uno de los dos periodos de estudio. De las 1986 celdas de cría establecidas durante los dos períodos, 1303 correspondieron a la especie *Osmia caerulescens*, que representó el 65,61% de las celdas ocupadas por el total de la comunidad y el 74,20% de las establecidas por la comunidad de abejas. Un 17,42 % de las celdas de *O. caerulescens*, 227, fueron atacadas por enemigos naturales, la mayor parte de ellas (220, un 33,38 % de las establecidas) durante el primer período, mientras que en el segundo, únicamente 7 celdas (1,09 % de las obtenidas) resultaron afectadas.

Se obtuvieron de los nidos 5 especies de enemigos naturales, 3 de ellas generalistas y 2 pertenecientes al género *Coelioxys* Latreille, 1809, un género de abejas cleptoparásitas especializadas, cuyos hospedadores son abejas del género *Megachile* Latreille, 1802. Los otros 3 enemigos naturales fueron dípteros, *Melittobia acasta* (Walker, 1839) (Hymenoptera: Eulophidae) y *Sapyga quinquepunctata* (Fabricius, 1781) (Hymenoptera: Sapygidae). Aunque *S. quinquepunctata* sea un cleptoparasitoide generalista, en este estudio sólo atacó a *O. caerulescens* que, aunque era la especie más abundante, no fue la única abeja presente en la comunidad y susceptible de ser parasitadas por esta especie.

## Análisis de correlación y de componentes principales

Al analizar la relación entre las variables dependientes de interés para el estudio (tasa de parasitoidismo sobre *O. caerulescens*, tasa de parasitoidismo producido por *S. quinquepunctata* sobre *O. caerulescens* y riqueza de parasitoides) y las variables independientes (*tiempo, diversidad de agrohábitats, ratio de hábitats seminaturales en el paisaje y en la vecindad, diversidad de hábitats en la vecindad, y coeficiente de variación de flores en la vecindad y en el cultivo local*), por medio de modelos lineales de efectos mixtos

para tener en cuenta el factor de anidamiento (LME) (ver tabla i. g. de Metodología general, pág. 196), sólo se observó una relación directa con el factor *tiempo* para el parasitoidismo total. A las escalas paisajística y local ninguna variable explicativa mostró un efecto directo sobre las variables dependientes. Únicamente se detectaron relaciones directas a nivel de vecindad, respondiendo en el primer periodo de estudio las tres variables dependientes al *coeficiente de variación de flores en la vecindad*, (las tasas de la actividad de manera marginal y la riqueza de forma significativa).

Dado que la mayor parte de actividad de los enemigos naturales se desarrolló durante el primer período de estudio (en el que se registró una tasa de ataque del 33,38 %, frente al 1,09 % obtenido en el segundo), los PCA se limitaron a este primer periodo.

El PCA para la escala paisajística, incluyendo las variables abundancia de *O. caeruleus* y tasa de parasitoidismo global sobre esta especie, y el restringido al parasitoidismo producido por *S. quinquepunctata*, seguían un mismo patrón identificando dos componentes que explicaban la mayor parte de la variabilidad de los datos. El primer componente, que explicaba el 52,63 % de la varianza en la tasa de parasitoidismo total y el 53,79 % en el causado por el cleptoparasitoide, se correspondía con las variables paisajísticas usadas (*diversidad de agrohábitats* y *ratio de hábitats seminaturales*), que se encontraban altamente correlacionadas; el segundo, con un 41,99 % en el primer caso y un 40,49 % en el segundo, se corresponde con las variables dependientes (tasas de parasitoidismo global y de *S. quinquepunctata*), las cuales estaban positivamente relacionadas (Fig. 5.1).

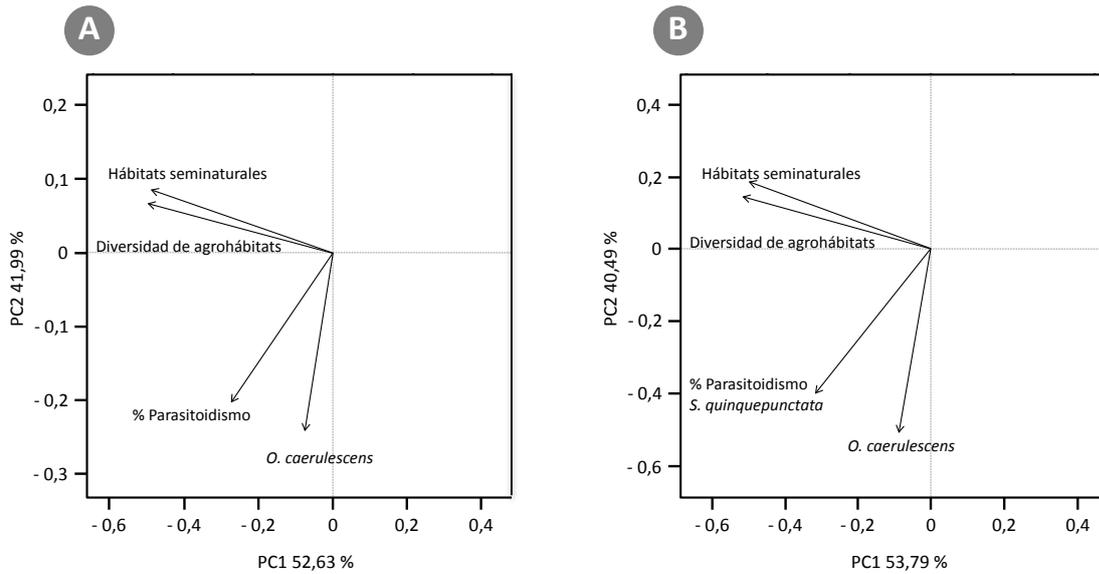


Figura 5.1: Representación gráfica de las variables *diversidad de agrohábitats*, *hábitats seminaturales* y (a) tasa de parasitoidismo y (b) tasa de parasitoidismo de *Sapyga quinquepunctata* sobre *Osmia caerulescens*, y la abundancia de celdas de cría del hospedador, para la escala paisajística, en los dos primeros componentes del PCA.

El PCA para la escala paisajística y la riqueza de parasitoides mostró dos componentes que explicaban la mayoría de la variabilidad. El primer componente se correspondía con las variables paisajísticas explicando un 67,87 % de la varianza; el segundo, donde se situó la variable respuesta, explicaba 31,64 % de la varianza (Fig. 5.2).

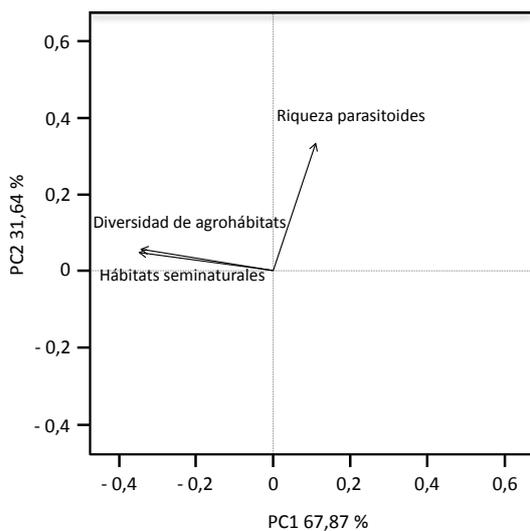


Figura 5.2: Representación gráfica de las variables *diversidad de agrohábitats*, *hábitats seminaturales* y la riqueza de enemigos naturales de *Osmia caerulescens*, para la escala paisajística, en los dos primeros componentes del PCA.

Los PCA para la escala de vecindad, incluyendo las variables abundancia de *O. caerulescens* y tasa de parasitoidismo global y el limitado al producido por *S.*

*quinquepunctata*, mostraron una relación similar e identifican dos componentes que explicaban alrededor de una 75 % de la varianza. El primer componente (51,30 % en el parasitoidismo global; 51,21 % en el causado por *S. quinquepunctata*) incluye las tasas de parasitoidismo, la abundancia de *O. caerulescens* y el *coeficiente de variación de flores*. El segundo componente (24,18 % en el parasitoidismo total; 23,91 % en el causado por *S. quinquepunctata*) es el del *ratio de cultivos con flor*, el *ratio de hábitats seminaturales* y el de la *diversidad de hábitats* (Fig. 5.3).

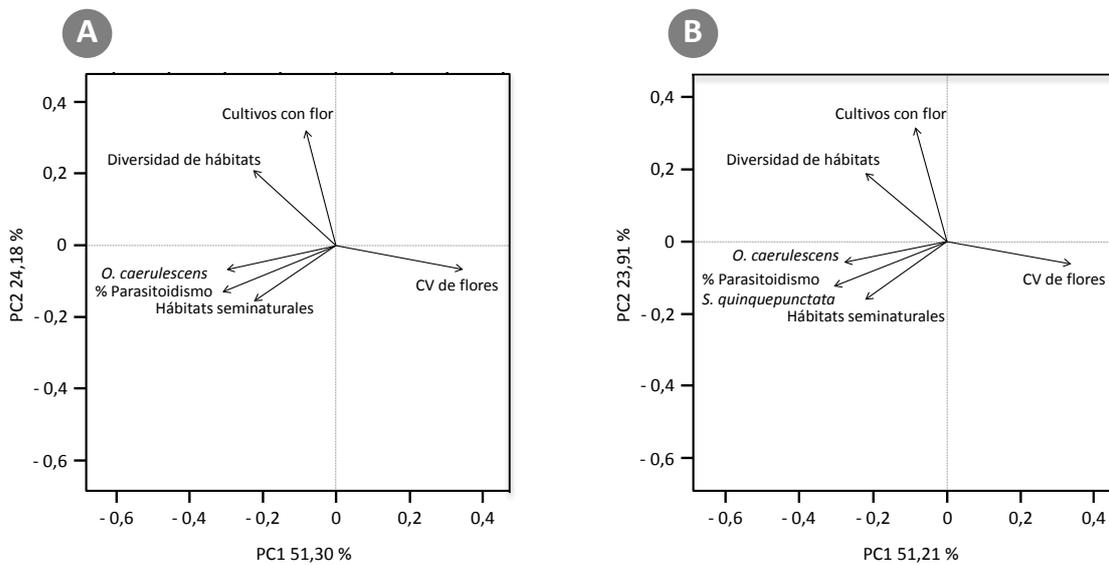


Figura 5.3: Representación gráfica de las variables *diversidad de hábitats*, *hábitats seminaturales*, *ratio de cultivos con flor* y *coeficiente de variación de flores*, y (a) tasa de parasitoidismo y (b) tasa de parasitoidismo de *Sapyga quinquepunctata* sobre *Osmia caerulescens*, y la abundancia de celdas de cría del hospedador, para la escala de vecindad, en los dos primeros componentes del PCA, para el primer periodo de estudio.

El PCA para la escala de vecindad y la riqueza de parasitoides identificó dos componentes que capturaban gran parte de la varianza. El primer componente, que explicaba el 46,14 %, se correspondía con el *coeficiente de variación de flores*, la *diversidad de hábitats* y el *ratio de hábitats seminaturales*. El segundo, con un 29,38 % explicado, incluía el *ratio de cultivos con flor* y la riqueza de los parasitoides (Fig. 5.4).

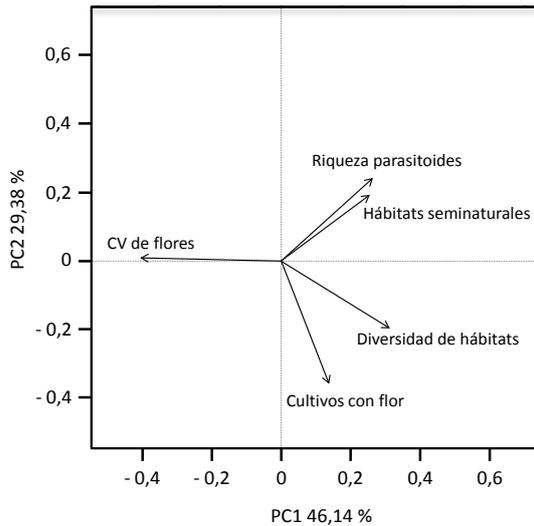


Figura 5.4: Representación gráfica de las variables *diversidad de hábitats*, *hábitats seminaturales*, *ratio de cultivos con flor* y *coeficiente de variación de flores*, y la riqueza de enemigos naturales de *Osmia caerulescens*, para la escala de vecindad, en los dos primeros componentes del PCA, para el primer periodo de estudio.

El PCA para la escala local, incluyendo las variables abundancia de *O. caerulescens* y tasa de parasitoidismo identificaba dos componentes que explicaban la mayoría de la variabilidad de los datos. El primer componente (50,49 % de varianza) incluía la abundancia de celdas de cría de la especie de estudio. El segundo (24,77 % de varianza) se correspondía con la tasa de parasitoidismo y las variables locales *cobertura de flores* y *coeficiente de variación de flores del cultivo*, aunque en la gráfica de componentes se apreció cierta tendencia de la tasa de parasitoidismo con la especie hospedadora (Fig. 5.5).

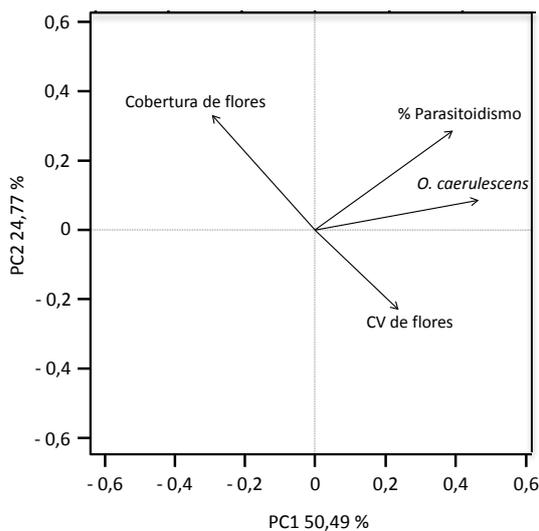


Figura 5.5: Representación gráfica de las variables *cobertura de flores*, *coeficiente de variación de flores*, y tasa de parasitoidismo y abundancia de celdas de cría de *Osmia caerulescens*, para la escala local, en los dos primeros componentes del PCA.

El PCA para la escala local, incluyendo las variables abundancia de *O. caerulea* y tasa de parasitoidismo producido por *S. quinquepunctata* identificaba dos componentes que explicaban casi un 75 % de la varianza. El primero (50,20 % de la varianza explicada), se correspondía con la abundancia de *O. caerulea* y el *coeficiente de variación de flores del cultivo*, y el segundo (24,74%) capturaba la *cobertura de flores del cultivo* y la tasa de parasitoidismo por *S. quinquepunctata* (Fig. 5.6).

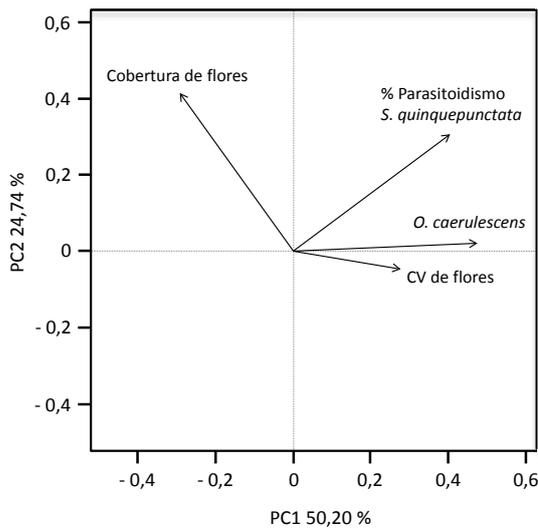


Figura 5.6: Representación gráfica de las variables *cobertura de flores*, *coeficiente de variación de flores*, y tasa de parasitoidismo sobre *Osmia caerulea* y abundancia de celdas de cría del hospedador, para la escala local, en los dos primeros componentes del PCA.

El PCA para la escala local y la riqueza de parasitoides identificó dos componentes que explicaban la mayor parte de la variabilidad. El primero incluía la riqueza y la *cobertura de flores del cultivo*, y explicaba un 51,19 %; el segundo (26,41 %), se correspondía con el *coeficiente de variación de flores en el cultivo* (Fig. 5.7).

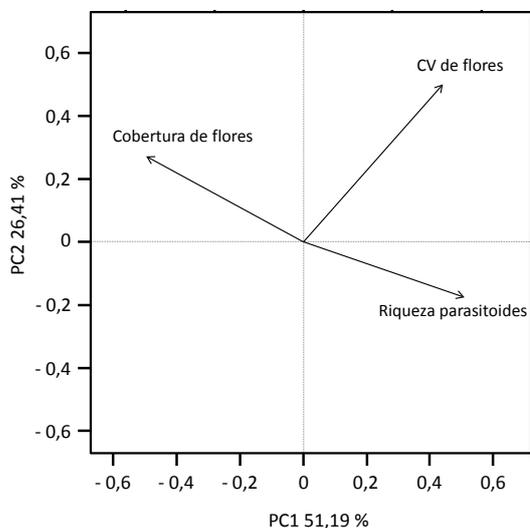


Figura 5.7: Representación gráfica de las variables *cobertura de flores*, *coeficiente de variación de flores*, y riqueza de enemigos naturales y abundancia de celdas de cría de *Osmia caerulea*, para la escala local, en los dos primeros componentes del PCA.

Tabla 5.1. Estudio temporal a escalas paisajística (radio de 600 m) y de vecindad (radio de 150 m). Modelos lineales de efectos mixtos (LME) del efecto de las variables *tiempo*, *ratio de hábitats seminaturales en el paisaje* (Hábitats seminaturales (%)) y *ratio de hábitats seminaturales en la vecindad* (Hábitats seminaturales\_V (%)), y las interacciones dadas entre las distintas variables, para el estudio espacial; y las variables *tiempo* y *coeficiente de variación de flores en la vecindad* (CV de flores\_V), y su interacción, para el estudio temporal; sobre la tasa de parasitoidismo de la población de *Osmia caerulescens* (%), la tasa de parasitoidismo efectuada por *Sapyga quinquepunctata* sobre *O. caerulescens* (%) y la riqueza de parasitoides que atacan a *O. caerulescens*. Se indica el sentido del efecto de las variables independientes sobre la dependiente (Tiempo 1 (T1) y Tiempo 2 (T2); + / -).

VARIABLES	Valor	F	p	g.l.
<b>Tasa de parasitoidismo</b>				
<i>Estudio espacial</i>				
Tiempo	T1 > T2	122,446	0,002	1, 3
Hábitats seminaturales (%)		0,069	0,810	1, 3
Hábitats seminaturales_V (%)		0,027	0,885	1, 2
Tiempo × Hábitats seminaturales (%)		10,297	0,049	1, 3
Hábitats seminaturales (%) × Hábitats seminaturales_V (%)		68,637	0,014	1, 2
<i>Estudio temporal</i>				
Tiempo	T1 > T2	92,401	0,002	1, 3
CV de flores_V	-	38,166	0,009	1, 3
<b>Tasa de parasitoidismo de <i>S. quinquepunctata</i></b>				
<i>Estudio espacial</i>				
Tiempo	T1 > T2	28,094	0,034	1, 2
Hábitats seminaturales_V (%)		2,996	0,182	1, 3
Tiempo × Hábitats seminaturales_V (%)		33,959	0,028	1, 2
<i>Estudio temporal</i>				
Ninguna				
<b>Riqueza de parasitoides</b>				
<i>Estudio espacial</i>				
Ninguna				
<i>Estudio temporal</i>				
CV de flores_V	-	25,627	0,007	1, 4

### Resultados para el tiempo total de estudio

La tasa de parasitoidismo total sobre *O. caerulescens* es significativamente mayor durante el primer periodo de muestreo (Tabla 5.1; Fig. 5.8 a); además, el *tiempo* afecta a esta actividad en interacción con el *ratio de hábitats seminaturales en el paisaje* (Fig. 5.8 b). Así, durante el primer periodo de muestreo, el *ratio de hábitats seminaturales* no afecta a esta tasa, mientras que ejerce un efecto negativo durante el segundo. También se detecta una interacción significativa entre el *ratio de hábitats seminaturales* a nivel de paisaje y a nivel de vecindad (Fig. 5.8 c). El *ratio de hábitats seminaturales en el paisaje* afecta positivamente a la tasa de parasitoidismo cuando el *ratio de hábitats seminaturales en la vecindad* es menor; mientras que el efecto es negativo cuando a nivel de vecindad el

porcentaje de seminatural es mayor. Por último, la tasa se mantiene en niveles medios cuando el *ratio de hábitats seminaturales en la vecindad* es medio, independientemente del porcentaje a nivel de paisaje.

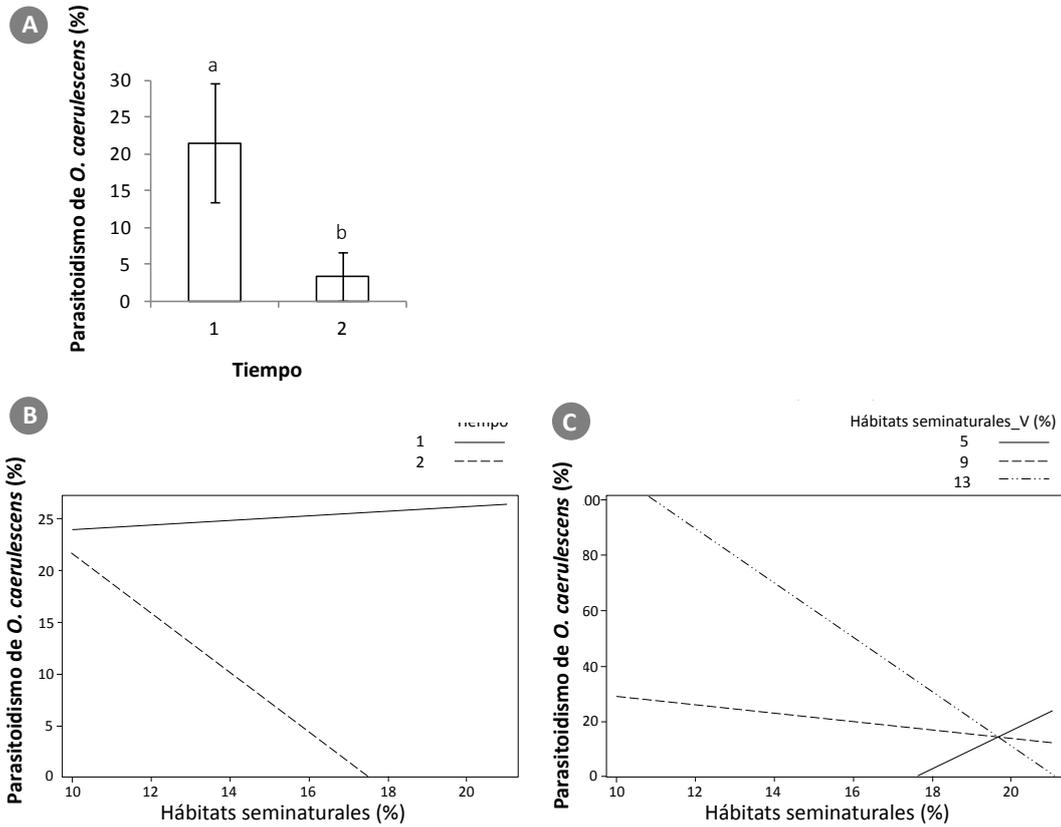


Figura 5.8. Gráficos de: (a) el efecto de la variable *Tiempo*, (b) la interacción entre las variables *tiempo* y *ratio de hábitats seminaturales en el paisaje* (Hábitats seminaturales (%)) y (c) la interacción entre las variables *Ratio de hábitats seminaturales en el paisaje* y *ratio de hábitats seminaturales en la vecindad* (Hábitats seminaturales\_V (%)), sobre la tasa de parasitoidismo de *O. caerulescens*. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ). Los resultados se basan en los modelos de efectos mixtos reflejados en la Tabla 5.1. (Gráfico b: Primer periodo de estudio, línea continua; segundo periodo de estudio, línea discontinua). (Paisaje: radio de 600 m. Vecindad: radio de 150 m).

Además del tiempo, el *coeficiente de variación de flores en la vecindad* es un factor para esta tasa de parasitoidismo, afectándola negativamente (ante una mayor variabilidad de flores en los cultivos, la tasa se reduce) (Tabla 5.1; Fig. 5.9 b).

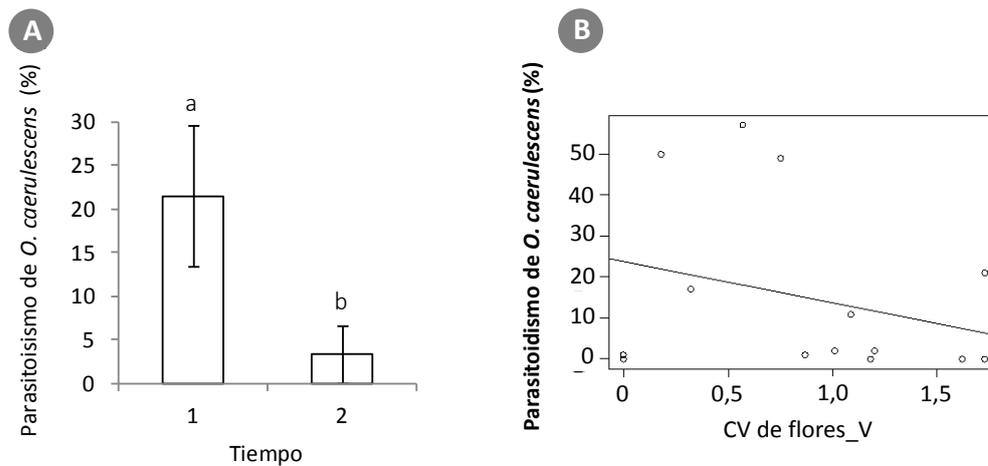


Figura 5.9. Gráficos del efecto de las variables (a) *tiempo* y (b) *coeficiente de variación de flores en la vecindad*, sobre la tasa de parasitoidismo de *Osmia caerulescens*. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ). Los resultados se basan en los modelos de efectos mixtos reflejados en la Tabla 5.1. (Vecindad: radio de 150 m).

La tasa de parasitoidismo ejercida por *S. quinquepunctata* sobre *O. caerulescens* es significativamente mayor en el primer periodo (Fig. 5.10a), siendo también significativa la interacción con el *ratio de hábitats seminaturales en la vecindad* (Tabla 5.1; Fig. 5.10 b). Esta tasa específica de parasitoidismo muestra una relación positiva con el *ratio de hábitats seminaturales* durante el primer periodo de estudio, mientras que es negativa en el segundo. Por otro lado, la *coeficiente de variación de flores en la vecindad* no muestra ningún efecto sobre esta variable respuesta (Tabla 5.1).

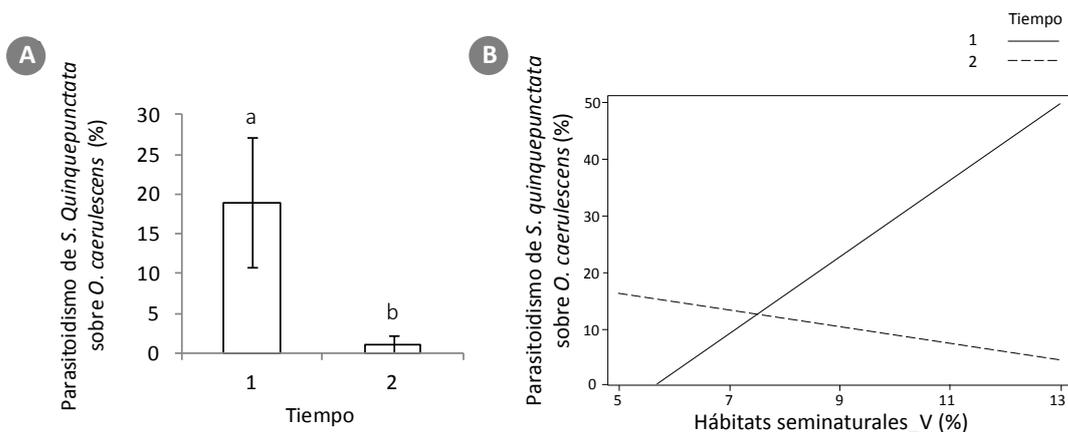


Figura 5.10. Gráficos de: (a) el efecto de la variable *tiempo* y (b) la interacción entre las variables *tiempo* y *ratio de hábitats seminaturales en la vecindad* (Hábitats seminaturales\_V (%)), sobre la tasa de parasitoidismo de *Sapyga quinquepunctata* sobre *Osmia caerulescens*. Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ). Los resultados se basan en los modelos de efectos mixtos reflejados en la Tabla 5.1. (Gráfico b: Primer periodo de estudio, línea continua; segundo periodo de estudio, línea discontinua). (Vecindad: radio de 150 m).

La riqueza de especies de enemigos naturales que atacan a *O. caerulescens* no se ve influida ni por el *tiempo* ni por el *ratio de hábitats seminaturales* en el área, aunque no sucede lo mismo con el *coeficiente de variación de flores en la vecindad*, que afecta significativamente, de manera negativa, a esta variable (Tabla 5.1; Fig. 5.11).

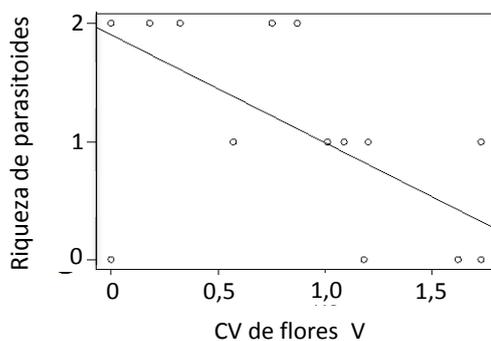


Figura 5.11. Gráfico del efecto de la variable *coeficiente de variación de flores en la vecindad* (CV de flores\_V) sobre la riqueza de parasitoides. Los resultados se basan en los modelos de efectos mixtos reflejados en la Tabla 5.1. (Vecindad: radio de 150 m).

### Resultados para el primer periodo de estudio

La interacción de las escalas paisajística y de vecindad, medidas a través de la *diversidad de agrohábitats en el paisaje* y *ratio de hábitats seminaturales en la vecindad*, muestra un efecto sobre la tasa de parasitoidismo de *O. caerulescens* en el primer periodo de estudio (Tabla 5.2; Fig. 5.12). Cuando en la vecindad el *ratio de hábitats seminaturales* es menor, el efecto de la *diversidad de agrohábitats* a nivel de paisaje es positivo, mientras que para valores altos de *ratio de hábitats seminaturales en la vecindad*, el efecto observado es negativo, hasta llegar a un valor estable alrededor del 25 % de parasitoidismo con niveles altos de *diversidad de agrohábitats*. En cuanto al estudio de las escalas de vecindad y local, tanto la *diversidad de hábitats a nivel de vecindad* como el *coeficiente de variación de flores a nivel local* muestran una relación negativa con la variable respuesta (Tabla 5.2). La interacción entre estas dos variables es significativa, y cuando el *coeficiente de variación de flores a nivel local* es menor, la *diversidad de hábitats en la vecindad* afecta negativamente a la tasa de parasitoidismo, mientras que con valores superiores del *coeficiente de variación de flores*, la relación es positiva, manteniéndose estable en niveles medios, ante valores medios del *coeficiente de variación de flores* (Fig. 5.13).

Tabla 5.2. Estudios a escalas paisajística (radio de 600 m) y de vecindad (radio de 150 m), y a escalas de vecindad y local, durante el primer periodo de estudio. Modelos lineales de efectos mixtos (LME) del efecto de las variables *diversidad de agrohábitats en el paisaje* (Diversidad de agrohábitats) y *ratio de hábitats seminaturales en la vecindad* (Hábitats seminaturales\_V (%)) y su interacción, para el estudio de las escalas paisajística y de vecindad; y de las variables *diversidad de hábitats en la vecindad* (Diversidad de hábitats\_V) y *coeficiente de variación de flores en el cultivo local* (CV de flores\_L), y su interacción, para el estudio de las escalas de vecindad y local; sobre la tasa de parasitoidismo sobre la población de *Osmia caerulescens* (%), la tasa de parasitoidismo efectuada por *Sapyga quinquepunctata* sobre *O. caerulescens* (%) y la riqueza de parasitoides que atacan a *O. caerulescens*. Se indica el sentido del efecto de las variables independientes sobre la dependiente (+ / -).

VARIABLES	Valor	F	p	g.l.
<b>Tasa de parasitoidismo</b>				
<i>Escalas paisajística y de vecindad</i>				
Diversidad de agrohábitats		0,404	0,570	1, 3
Hábitats seminaturales_V (%)		1,560	0,338	1, 2
Diversidad de agrohábitats × Hábitats seminaturales_V (%)		26,841	0,035	1, 2
<i>Escalas de vecindad y local</i>				
Diversidad de hábitats_V	-	6.269,153	0,008	1, 1
CV de flores_L	-	5.700,123	0,008	1, 1
Diversidad de hábitats_V × CV de flores_L		23.534,407	0,004	1, 1
<b>Tasa de parasitoidismo de <i>S. quinquepunctata</i></b>				
<i>Escalas paisajística y de vecindad</i>				
Diversidad de agrohábitats	+	739,855	<0,001	1, 3
Hábitats seminaturales_V (%)	+	1.420,348	<0,001	1, 2
Diversidad de agrohábitats × Hábitats seminaturales_V (%)		39,365	0,025	1, 2
<i>Escalas de vecindad y local</i>				
Ninguna				
<b>Riqueza de parasitoides</b>				
<i>Escalas paisajística y de vecindad</i>				
Ninguna				
<i>Escalas de vecindad y local</i>				
Diversidad de hábitats_V	-	1.352,710	0,017	1, 1
CV de flores_L	-	2.657,450	0,012	1, 1
Diversidad de hábitats_V × CV de flores_L		17.471,170	0,005	1, 1

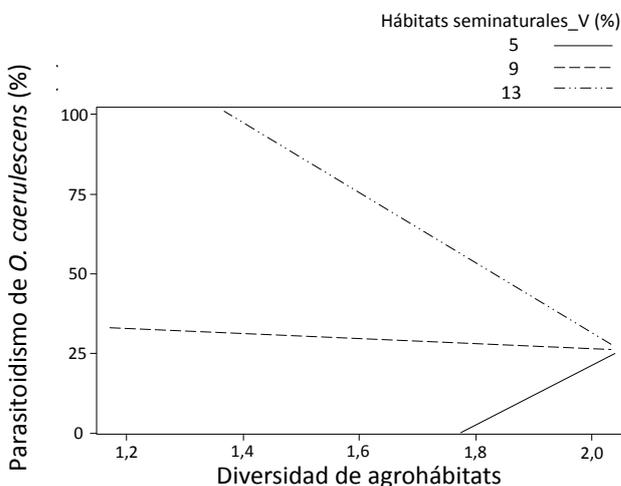


Figura 5.12. Gráfico de la interacción entre las variables *diversidad de agrohábitats en el paisaje* (Diversidad de agrohábitats) y *ratio de hábitats seminaturales en la vecindad* (Hábitats seminaturales\_V (%)) sobre la tasa de parasitoidismo de *Osmia caerulescens*, en el primer periodo de estudio. Los resultados se basan en los modelos de efectos mixtos reflejados en la Tabla 5.2. (Paisaje: radio de 600 m. Vecindad: radio de 150 m).

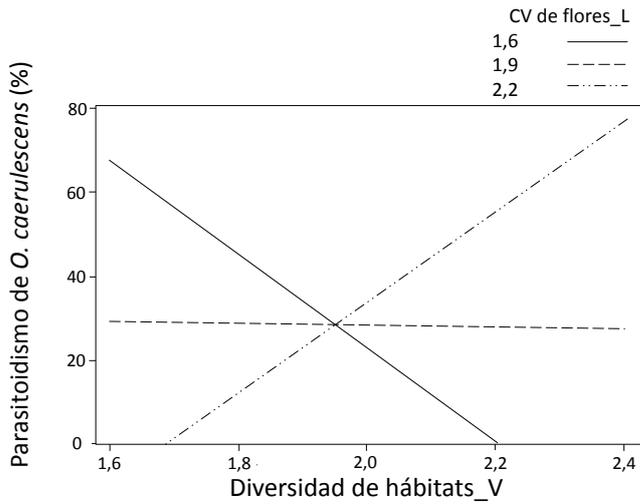


Figura 5.13. Gráfico de la interacción entre las variables *diversidad de hábitats en la vecindad* (Diversidad de hábitats\_V) y *coeficiente de variación de flores en el cultivo local* (CV de flores\_L) sobre la tasa de parasitoidismo de *Osmia caerulescens*, en el primer periodo de estudio. Los resultados se basan en los modelos de efectos mixtos reflejados en la Tabla 5.2. (Vecindad: radio de 150 m).

La tasa de parasitoidismo de *O. caerulescens* por *S. quinquepunctata* se ve afectada significativamente, de manera negativa, por la *diversidad de agrohábitats a escala paisajística* y por el *ratio de hábitats seminaturales a nivel de vecindad* (Tabla 5.2). También existe una interacción significativa entre estas variables, que revela un progresivo efecto negativo de la *diversidad de agrohábitats* para incrementos del *ratio de hábitats seminaturales en la vecindad* (Fig. 5.14). Por otro lado, el *coeficiente de variación de flores local* no muestra ningún efecto sobre la variable respuesta, así como tampoco lo hace la *diversidad de hábitats en la vecindad* (Tabla 5.2).

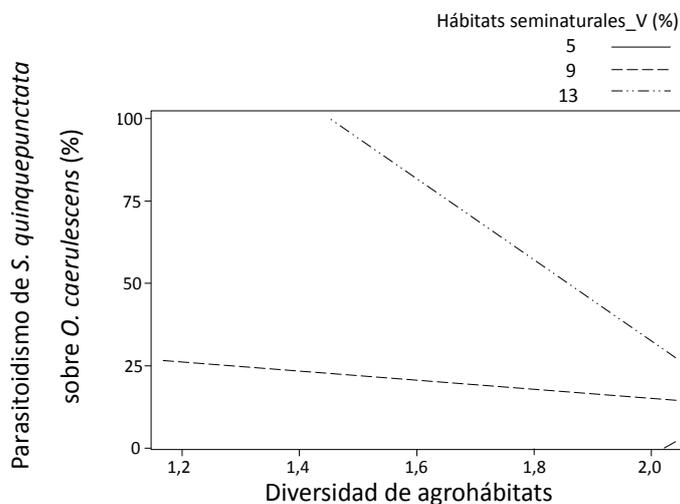


Figura 5.14. Gráfico de la interacción entre las variables *diversidad de agrohábitats en el paisaje* (Diversidad de agrohábitats) y *ratio de hábitats seminaturales en la vecindad* (Hábitats seminaturales\_V (%)) sobre la tasa de parasitoidismo de *Sapyga quinquepunctata* sobre *Osmia caerulescens*, en el primer periodo de estudio. Los resultados se basan en los modelos de efectos mixtos reflejados en la Tabla 5.2. (Paisaje: radio de 600 m. Vecindad: radio de 150 m).

A escala paisajística, las variables de estudio *diversidad de agrohábitats* y *ratio de hábitats seminaturales en la vecindad* no influyen sobre la riqueza de parasitoides; en cambio, la *diversidad de hábitats en la vecindad* muestra una relación negativa con la variable respuesta, mientras que el *coeficiente de variación de flores local* media positivamente sobre ésta (Tabla 5.2). La riqueza de parasitoides también está influida por la interacción entre las variables *diversidad de hábitats en la vecindad* y *coeficiente de variación de flores local*, de modo que ante valores bajos del *coeficiente de variación de flores* y, en menor medida, a niveles medios, la *diversidad de hábitats en la vecindad* afecta negativamente a la riqueza; mientras que para valores elevados del *coeficiente de variación de flores del cultivo*, la diversidad afecta positivamente (Tabla 5.2; Fig. 5.15).

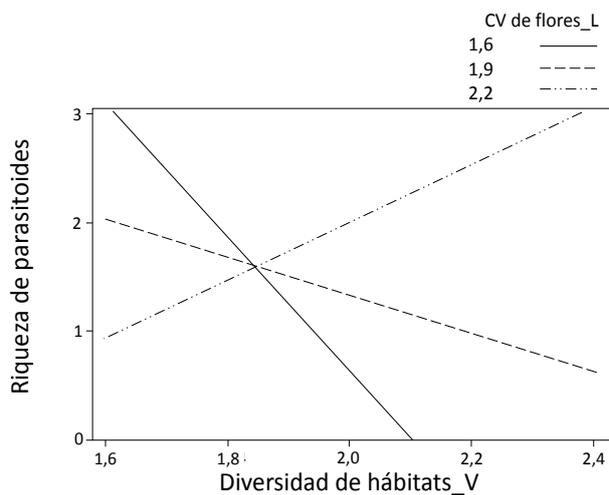


Figura 5.15. Gráfico de la interacción entre las variables *diversidad de hábitats en la vecindad* (Diversidad de hábitats\_V) y *coeficiente de variación de flores en el cultivo local* (CV de flores\_L) sobre la riqueza de parasitoides, en el primer periodo de estudio. Los resultados se basan en los modelos de efectos mixtos reflejados en la Tabla 5.2. (Vecindad: radio de 150 m).

## Discusión

### **Comunidad de enemigos naturales de *Osmia caerulescens***

En el presente estudio se analiza la actuación de diversos enemigos naturales sobre la población de *Osmia caerulescens*, la especie dominante de abejas en la zona de estudio, examinando las características de la comunidad de enemigos naturales para cada una de las generaciones que presenta la especie hospedadora. Aunque algunos autores consideran a esta especie univoltina (Bonelli, 1967; Raw, 1974), Tasei (1972) observa que una parte de la primera generación permanece en el interior del capullo hasta el año siguiente, mientras que la otra puede emerger sin necesidad de un periodo de frío, estableciendo un bivoltinismo que coincide con lo observado en nuestro estudio y en otros previos (Torres González, 1992; Purves *et al.*, 1998; Diekötter *et al.*, 2013).

Para valorar las posibles diferencias entre estas dos generaciones, se han separado dos periodos de estudio, a lo largo de los cuales se han medido la actividad parasitaria y la riqueza de la comunidad de enemigos naturales. Existen numerosos trabajos que evalúan la relación entre comunidades de hospedadores y sus antagonistas (Steffan-Dewenter, 2002; Ebeling *et al.*, 2012; Steckel *et al.*, 2014; Dainese *et al.*, 2017), que estudian especies univoltinas (Steffan-Dewenter & Schiele, 2008), o que consideran el periodo completo, incluyendo las dos generaciones de especies bivoltinas (Baños Picón, 2011). Asimismo, Diekötter *et al.* (2013), para determinar la influencia temporal de determinados cultivos, marcaron los nidos-trampa para separar los dos periodos de estudio (floración y post-floración de colza), aunque los nidos pertenecientes a la primera generación de especies bivoltinas aparecieron vacíos, no permitiendo su evaluación. El presente estudio, según los datos constatados hasta el momento, es el primero en el que se evalúan las relaciones tróficas de los enemigos naturales sobre una especie bivoltina en zonas agrícolas, analizando cada una de sus generaciones. Adicionalmente, valora la influencia espacial de diferentes variables relacionadas con los medios agrícolas, incorporando la temporalidad y

la variabilidad de los recursos ofrecidos por los medios cultivados para cada uno de los dos periodos. Por último, analiza las relaciones tróficas de la principal especie atacante de *O. caerulescens* a través de la medición de su actividad, evaluando la influencia del tiempo sobre ambas poblaciones. *Sapyga quinquepunctata* es una especie univoltina que ataca, entre otras especies, a abejas del género *Osmia* (O'Neill, 2001) y es un cleptoparásito, cuyas crías se alimentan de las provisiones del hospedador.

Se observa una relación de densidad dependencia por parte de los enemigos naturales, tanto en el porcentaje de celdas atacadas como en la riqueza de especies de enemigos naturales, con la abundancia de celdas de cría del hospedador, que muestra cómo, al igual que sucede con otras especies, la comunidad de enemigos naturales está relacionada con la densidad de hospedadores, además de con otras variables ambientales (Doak, 2000; Cronin, 2003; Esch *et al.*, 2005; Baños Picón, 2011). Esta relación ha sido observada en algunos estudios (Ebeling *et al.*, 2012; Fabian *et al.*, 2013; Steckel *et al.*, 2014), aunque en otros no ha podido establecerse, explicándose esta independencia con el carácter generalista o los requerimientos específicos de cada especie. De este modo, estudios como los de Alomar *et al.* (2002), Esch *et al.* (2005) o Coudrain *et al.* (2013) no han observado esta relación, mientras que en otros trabajos, la relación existe o no según el año de estudio (incluso con los mismos grupos estudiados), o puede ser tanto directa como indirecta (Rosenheim, 1990; Steffan-Dewenter & Schiele, 2008).

La incidencia de los enemigos naturales sobre *O. caerulescens* es mayor durante la primavera y principios del verano (abril - junio), coincidiendo con la primera generación de la especie hospedadora, y el efecto que tiene la proporción de hábitats seminaturales en la matriz agrícola sobre la actividad de estos enemigos naturales varía según el periodo de tiempo y la escala estudiada. De esta manera, durante el primer periodo, a escala paisajística los hábitats seminaturales no determinan significativamente la actividad de los enemigos naturales, mientras que durante el segundo, la tasa de parasitoidismo de la comunidad de enemigos naturales a escala de paisaje, y de la población de *S. quinquepunctata* a escala de vecindad, se reducen. La diversidad de los hábitats presentes en el paisaje, incluyendo los parches cultivados, favorece la actividad de los enemigos naturales durante el primer periodo, aunque con niveles bajos de ésta, y la presencia de

hábitats seminaturales promueve la actividad de la comunidad, pudiendo afectar a la totalidad de celdas establecidas por el hospedador. Por otro lado, la variabilidad de flores en los cultivos, que conlleva una mayor actividad agrícola, reduce la actividad y la riqueza de la comunidad de enemigos naturales, aunque durante el primer periodo de estudio, estas perturbaciones asociadas a una mayor diversidad de hábitats en la vecindad, incrementan el valor de estas dos variables.

### **Tasa de parasitoidismo total**

La actividad de los enemigos naturales que atacan a *O. caerulea* es marcadamente superior en el primer periodo de estudio, entre los meses de abril y finales de junio. Durante estos meses, la actividad detectada está mayoritariamente desarrollada por *S. quinquepunctata*, que actúa como el principal enemigo natural de la población hospedadora, registrándose un 95,40 % de celdas atacadas durante el primer periodo. El resto de enemigos naturales durante este periodo son dípteros y un himenóptero parasitoide, *Melittobia acasta* (Walker, 1839), considerados como generalistas (Güler & Kodan, 2010). Durante el segundo periodo se produce un descenso muy marcado de la actividad de los enemigos naturales sobre *O. caerulea*, a pesar de que la abundancia de celdas de cría sigue siendo relativamente elevada (644 celdas durante el segundo periodo frente a 659 durante el primero). *Sapyga quinquepunctata* es un cleptoparásito, generalista que parasita diferentes especies de *Heriades* Spinola, 1808, *Chalicodoma* Lepeletier, 1841, *Chelostoma* Latreille, 1809 y *Osmia* Panzer, 1806. Las larvas de la avispa atacan y se alimentan de la larva hospedadora primero, y del alimento almacenado en la celda después. Es una especie univoltina y su periodo de vuelo transcurre principalmente entre los meses de mayo y julio (Bwars, 2017), aunque observaciones personales sitúan su periodo de vuelo incluso antes, no observándose apenas actividad durante el mes de julio. El resto de la actividad parasitaria sobre *O. caerulea* durante el final de verano es ejercido por otras especies, como las del género *Coelyoxis* Latreille, 1809 (una abeja cleptoparásita), además de los otros enemigos naturales ya mencionados.

Al analizar el efecto, durante los dos periodos de estudio, de la proporción de hábitats seminaturales a escala paisajística sobre la tasa de actuación del parásito, se

observan diferencias significativas entre ambos tiempos. Durante el primer período, la actividad es independiente de la presencia de elementos (semi-) naturales en el paisaje, lo cual contradice lo esperado inicialmente (Bianchi *et al.*, 2006). Esta ausencia de efecto puede deberse a la condición generalista de los enemigos naturales, que les permiten actuar con independencia de la presencia de estos medios seminaturales, basando su actividad en los recursos de los medios cultivados y adaptándose a la perturbación inherente a los mismos. Esta condición ya ha sido observada en otros estudios, que muestran que las especies más generalistas son capaces de adaptarse a los hábitats más modificados (Burel *et al.*, 1998; Steffan-Dewenter, 2003; Güler & Kodan, 2010) y que no precisan de grandes estructuras naturales que les permitan un desplazamiento entre los diferentes parches en la matriz, pudiendo encontrar refugio incluso en las zonas más perturbadas (Tscharntke, Klein *et al.*, 2005; Albrecht *et al.*, 2007; Holzschuh *et al.*, 2009).

Adicionalmente, según lo observado por Dainese *et al.* (2017), se esperaría un efecto determinante de la presencia de estos remanentes de hábitats seminaturales durante el segundo periodo (julio - septiembre), que en la región mediterránea coincide con la época de mayor sequía y temperaturas más elevadas. En las áreas agrícolas, debido a los constantes riegos y a la difusión de los excesos de fertilizantes desde los cultivos, los bordes y estructuras asociadas a las parcelas cultivadas pueden acoger una flora más desarrollada (Thompson, 2001), que ofrezca más recursos que los remanentes de hábitats seminaturales (Tscharntke *et al.*, 2007; González-Estébanez *et al.*, 2011). Sin embargo, a pesar de esta posible mayor oferta de recursos, durante el segundo periodo se observa una disminución de la actividad de los enemigos naturales si aumentan estos remanentes de hábitats seminaturales a escala paisajística. Durante este segundo periodo, los hábitats seminaturales podrían ser más atractivos para los enemigos naturales, bien por la calidad o cantidad de recursos, o bien por el exceso de perturbaciones en los espacios cultivados (Boccaccio & Petacchi, 2009). Asimismo, podría obedecer a una emigración de los enemigos naturales hacia espacios seminaturales, buscando refugios para hibernar hacia el final de la temporada (Alderweireldt, 1989; Thorbek & Bilde, 2004). De este modo, la comunidad de enemigos naturales podría concentrarse en estos hábitats al final del verano (Vasseur *et al.*,

2013), permitiendo a la población de *O. caerulescens* desarrollarse sin la presión ejercida por aquéllos.

Por otro lado, si se analiza el efecto de la proporción de hábitats seminaturales a diferentes escalas (*i. e.* paisajística y de vecindad) durante el periodo completo de estudio, se continúa observando un efecto negativo de la cantidad de remanentes de hábitats seminaturales a escala paisajística sobre la actividad de los enemigos naturales. Este resultado se opone a lo esperado inicialmente, acerca de que una mayor proporción de hábitats seminaturales propiciaría la actividad de los enemigos naturales en los medios agrícolas, incrementando su impacto positivo al adicionarse el efecto a varias escalas de paisaje. Sin embargo, cuando los remanentes de hábitats seminaturales a escala de paisaje son mayores, la tasa de parasitoidismo observada se sitúa alrededor del 20 %, un valor relativamente estable y similar al encontrado por otros autores (Tscharntke *et al.*, 1998; Steffan-Dewenter, 2003; Steffan-Dewenter & Schiele, 2008; Holzschuh *et al.*, 2009, 2010; Jauker *et al.*, 2012; Fabian *et al.*, 2013). Probablemente, la distribución abundante en el paisaje de recursos y refugio, además de facilitar la movilidad entre parches, permitiría a la comunidad de enemigos naturales distribuirse por todo el espacio de manera similar, independientemente de las condiciones existentes a escalas menores y siendo más importante la escala superior (Boccaccio & Petacchi, 2009; Holzschuh *et al.*, 2011), promoviendo la dilución de la comunidad en el paisaje y reduciendo la presión sobre *O. caerulescens* a unos niveles estables (Thies *et al.*, 2008). Debido a la presencia de hábitats seminaturales, serían capaces de localizar las celdas de sus hospedadores potenciales por todo el paisaje a través de un desplazamiento más efectivo (Molina *et al.*, 2014), mostrando una mayor dependencia de las escalas superiores a aquellas que recogen los márgenes de los cultivos adyacentes (Thies *et al.*, 2003; Cronin & Reeve, 2005).

Por el contrario, con una menor cantidad de hábitats seminaturales a escala paisajística, el efecto de los mismos a escala de vecindad es determinante, llegando los enemigos naturales a atacar el 100 % de las celdas de cría de *O. caerulescens*. Esta mayor actividad podría deberse a un efecto de concentración de la comunidad de enemigos naturales en los hábitats seminaturales circundantes a los nidos-trampa, cuando a una escala mayor (*i. e.* paisajística) existen menos parches de hábitat que puedan acoger a esta

comunidad (Thies *et al.*, 2008; Vasseur *et al.*, 2013). Por ello, en las zonas a escala de vecindad que presentan recursos suficientes y espacios tales como bordes y otras estructuras, que sirvan de refugio y protección (Tylianakis *et al.*, 2004; Bianchi *et al.*, 2005; Geiger *et al.*, 2009; Molina *et al.*, 2014), los enemigos naturales tenderán a concentrarse cuando los recursos son escasos en el paisaje (Vasseur *et al.*, 2013), pudiendo aumentar su actividad hasta parasitar la totalidad de las celdas del hospedador. Mientras que si no se encuentran estas estructuras beneficiosas a una escala menor, de vecindad, los enemigos naturales no estarán presentes, al establecerse en zonas más atractivas para ellos (Vasseur *et al.*, 2013), no registrándose actividad alguna. Cabe tener en cuenta que estos enemigos naturales atacan no sólo a *O. caerulescens*, sino también a otras especies (Güler & Kodan, 2010), con lo que podrían encontrar los recursos necesarios en otros parches de hábitat y no actuar sobre *O. caerulescens*, a pesar de estar presentes en el área de estudio.

En el estudio temporal de la tasa de parasitoidismo se observa que, además del efecto del periodo de tiempo que determina las diferencias en las tasas registradas, la variabilidad temporal de flores ofrecidas por los cultivos adyacentes de la vecindad afecta negativamente a la tasa de parasitoidismo. Una mayor estabilidad temporal, que favorece la actuación de los enemigos naturales, está relacionada con una menor cantidad de perturbaciones agrícolas asociadas al manejo de los campos de cultivo (*e. g.* arado, segado, rotación de cultivos). Las prácticas agrícolas, aunque puedan favorecer la aparición de más recursos a lo largo del tiempo y una mayor heterogeneidad asociada a los cultivos (Vasseur *et al.*, 2013), se encuentran también relacionadas con mayores cambios estructurales (*e. g.* eliminación de bordes, coberturas vegetales) y con perturbaciones tales como cambios en las condiciones microclimáticas, que reducen la presión de los enemigos naturales así como su número (Holland & Reynolds, 2003; Thorbek & Bilde, 2004; Tscharrntke *et al.*, 2007; Boccaccio & Petacchi, 2009). Por ello, la preservación de la comunidad de enemigos naturales y de su actividad, más afectados por las perturbaciones como nivel trófico superior (Kruess, 2003; Ewers & Didham, 2006), precisa del mantenimiento de una matriz a escala de vecindad más estable a lo largo del tiempo, que ofrezca estructuras, tanto cultivadas como naturales asociadas a las parcelas agrícolas, menos perturbadas.

En el estudio multiescalar realizado durante el primer periodo de estudio (abril – junio), se observa una relación entre la diversidad de agrohábittats a escala paisajística y la proporción de hábitats seminaturales a escala de vecindad. De manera similar a lo que sucede para la proporción de hábitats seminaturales a escala paisajística, con un valor elevado de diversidad de agrohábittats, la tasa de parasitoidismo se mantiene estable en unos valores intermedios. Una matriz paisajística con una gran variedad de parches que ofrezcan recursos, tanto por parte de los espacios naturales como de los cultivados, podría estar favoreciendo una actuación y un desplazamiento entre parches efectivo (Tscharrntke *et al.*, 2007). En otros estudios se ha comprobado que los enemigos naturales precisan de una matriz heterogénea para cubrir todas las necesidades (Steffan-Dewenter, 2003; Fahrig *et al.*, 2015), pero además se observa un beneficio de la heterogeneidad inherente al espacio cultivado, ya que a este valor de mayor agrodiversidad se asocia una mayor variedad de cultivos (Fahrig *et al.*, 2011; Vasseur *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2014). Durante el primer periodo florecen la mayoría de cultivos que pueden ofrecer recursos, como los frutales (*e. g.* manzano, peral, melocotonero, ciruelo, almendro), muy abundantes en el área de estudio y que se han mostrado beneficiosos para diversas especies, entre las que se incluyen *O. caeruleascens* y otros megaquílidos (Vicens & Bosch, 2000; Bosch & Kemp, 2001; Maccagnani *et al.*, 2003). Dada la relación de densidad dependencia existente entre la actividad de la comunidad de enemigos naturales con la abundancia de celdas de cría de la especie hospedadora, podría entenderse que una mayor concentración de nidos de hospedador, y por lo tanto de celdas de cría disponibles, favorezca el ataque por parte de sus enemigos naturales (Rosenheim, 1990; Ebeling *et al.*, 2012; Steckel *et al.*, 2014), principalmente el ejercido por *S. quinquepunctata*. Dado que *Osmia* se encuentra entre los géneros que ataca *S. quinquepunctata* y considerando la elevada densidad de *O. caeruleascens* en la zona de estudio, es esperable una alta tasa de parasitoidismo y de relación entre ambos niveles tróficos.

Por otro lado, cuando la diversidad de agrohábittats es menor, hay un marcado efecto de la proporción de hábitats seminaturales en la vecindad. Durante el primer periodo de estudio, los hábitats seminaturales localizados dentro de la matriz agrícola, siempre y cuando no estén sometidos a perturbaciones como la eliminación de la cubierta

vegetal de los bordes (Nilsson, 1985; Maudsley *et al.*, 2002), son considerados espacios ricos en plantas silvestres, que se ven favorecidos por el riego y la fertilización de los campos adyacentes (Tscharntke *et al.*, 2007; González-Estébanez *et al.*, 2011). De ahí que cuando la matriz agrícola no es tan favorable, la concentración de enemigos naturales en los pocos espacios que ofrecen recursos y refugio (Tylianakis *et al.*, 2004; Geiger *et al.*, 2009; Vasseur *et al.*, 2013) podría fomentar la actividad de los mismos, aumentando hasta atacar a todas las celdas disponibles del hospedador. Por lo tanto, una matriz paisajística estable en cuanto a prácticas agrícolas a escala de vecindad, y más heterogénea a escala paisajística, sin una concentración de los recursos en pequeños parches de la matriz, podría favorecer la actividad de los enemigos naturales de *O. caerulescens*.

El estudio a escalas menores, de vecindad y local, durante el primer periodo (abril - junio), muestra una modulación de la diversidad de hábitats a escala de vecindad por la variabilidad de flores en el cultivo de estudio local. Aunque podría esperarse un efecto interesalar entre ambas variables, la mayor diversidad a escala de vecindad debería favorecer la actividad de los enemigos naturales (Steffan-Dewenter, 2003). Por el contrario, la tasa de parasitoidismo está condicionada por las características particulares de la parcela de estudio. De este modo se observa que la estabilidad local en la oferta de flores del cultivo local (*i. e.* menos prácticas agrícolas), proporciona unas condiciones favorables para el desarrollo de la actividad de los enemigos naturales, dadas las menores perturbaciones asociadas a las prácticas agrícolas (Thorbeck & Bilde, 2004; Boccaccio & Petacchi, 2009), y favorece la actuación de los enemigos naturales cuando en la vecindad no se localizan los recursos necesarios debido a una menor diversidad de hábitats (Steffan-Dewenter & Kuhn, 2003; Vasseur *et al.*, 2013). La mayor estabilidad en las parcelas seleccionadas se corresponde con el cultivo de alcachofa, cuya planta suele permanecer un tiempo en la parcela tras la cosecha, antes de ser retirada o incluso pueden mantenerse los mismos pies de planta para el cultivo del siguiente año, lo cual reduce la cantidad de prácticas agrícolas en dicha parcela. Adicionalmente, la no eliminación del pie de planta permite el desarrollo de la gran flor compuesta que presenta este cultivo, que puede servir de fuente de alimento (néctar y polen) para el hospedador principal de estudio u otros hospedadores alternativos, así como para los enemigos naturales (Tasei, 1976). Además de la relación

directa de la actividad de la comunidad de enemigos naturales con la variabilidad de flores en el cultivo local, esta actividad podría verse también favorecida de manera indirecta a través del aumento en la disponibilidad de celdas de cría de *O. caerulescens*, ya que esta población genera una descendencia más elevada con una mayor estabilidad local (*i. e.* menor variabilidad de flores) (ver Resultados Estudio 4, Abundancia de celdas de cría pág. 214), dada la relación de densidad dependencia entre ambos niveles tróficos (Ebeling *et al.*, 2012; Steckel *et al.*, 2014).

Por otro lado, el descenso en la actividad cuando aumenta la heterogeneidad de parches en la vecindad y con mayor variabilidad de flores local (*i. e.* cultivo de alcachofa), podría deberse a una disminución de la presión por parasitoidismo sobre *O. caerulescens* (Baños Picón, 2011). La mayor diversidad de hábitats en la vecindad podría ofrecer más recursos para otros potenciales hospedadores (Jervis *et al.*, 1993), con un aumento de la disponibilidad de celdas de hospedador para estos enemigos naturales de carácter generalista, que llevaría a una dilución de la comunidad de enemigos naturales que se concentran en los espacios que ofrecen más recursos (Vasseur *et al.*, 2013), de modo que la presión de los parásitos sobre *O. caerulescens* se vería reducida.

Por último, la mayor heterogeneidad de parches en la vecindad, que ofrecen suficientes recursos y refugio, es favorable para la tasa de parasitoidismo cuando en la parcela de estudio hay una mayor variabilidad en la oferta de flores, lo cual se corresponde con el cultivo de patata. Inicialmente, las perturbaciones asociadas a las prácticas agrícolas, como la completa eliminación de la cubierta vegetal (Holland & Reynolds, 2003; Thorbek & Bilde, 2004), se creía que reducirían la actividad de los enemigos naturales. De este modo se observa un posible beneficio proveniente de las características particulares agronómicas del cultivo de la patata (*i. e.* densidad de plantas, altura del pie de planta) y de las prácticas asociadas a dicho cultivo (*i. e.* eliminación de la cubierta vegetal, riego, arado), que se adiciona al efecto positivo encontrado por una matriz más heterogénea, donde la comunidad encuentra recursos suficientes (*i. e.* alimento, hospedadores, refugio) (Steffan-Dewenter, 2003; Geiger *et al.*, 2009; Molina *et al.*, 2014).

### **Tasa de parasitoidismo de *Sapyga quinquepunctata***

El estudio espacial de la actividad parasitaria del principal enemigo natural de *O. caerulescens* muestra un marcado efecto del primer periodo de estudio, en el cual se desarrolla principalmente la única generación del cleptoparásito. *Sapyga quinquepunctata* es una especie univoltina, cuyo periodo de vuelo tiene lugar entre mayo y julio, atacando los nidos de diferentes especies, entre las que se encuentran del género *Osmia* (Bwars, 2017). El periodo de vida del adulto de este cleptoparásito coincide en el tiempo con la primera generación de *O. caerulescens*, además de hacerlo con la única generación de otras especies del género *Osmia* que le sirven de hospedador (e. g. *O. bicornis* (Linnaeus, 1758), *O. niveata* (Fabricius, 1804), *O. latreillei* (Spinola, 1806)), de modo que esta especie ha sincronizado su desarrollo con el de sus hospedadores (Krombein, 1967). A pesar de que en la región de estudio donde se dispusieron los nidos-trampa se recogieron otros megaquílidos, potenciales hospedadores de este cleptoparásito, se observa que las celdas atacadas correspondieron únicamente con *O. caerulescens*. Una posible explicación podría derivar de que, a lo largo de todo el ciclo vital, mostraran una mayor afinidad por la especie más abundante en los nidos-trampa y que, una vez atacadas un tipo de celdas, manifestaran cierta tendencia por mantener los ataques sobre una misma especie.

Además de este efecto temporal, se observa una tendencia diferente según la proporción de hábitats seminaturales presentes en la vecindad, siendo favorables durante el primer periodo de estudio, tal y como se esperaba inicialmente. Este marcado efecto positivo sobre *S. quinquepunctata* indica una preferencia por la presencia de remanentes de hábitats seminaturales a menor escala espacial, de modo que los adultos puedan encontrar recursos, hospedadores alternativos y refugio (Landis *et al.*, 2000; Tylianakis *et al.*, 2004; Bianchi *et al.*, 2006; Boccaccio & Petacchi, 2009; Baños Picón, 2011). Las estructuras lineales como bordes y acequias, presentes entre los cultivos, favorecen además el desplazamiento de los individuos entre los diferentes parches de hábitats (Fabian *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2014; Steckel *et al.*, 2014), facilitando así la localización de nidos de hospedador y condicionando de esta forma la actividad.

Por otro lado, durante el segundo periodo de muestreo (julio - septiembre), los últimos individuos de la población de este cleptoparásito, reducen su ya escasa actividad, a

medida que aumenta la proporción de hábitats seminaturales a escala de vecindad. Como se ha mencionado, durante el segundo periodo la abundancia de celdas de cría sigue siendo elevada, de modo que la presión por parasitoidismo de esta especie podría decrecer debido a la mayor presencia de hospedador en el medio en comparación con la densidad del parásito. La acumulación de hembras trabajando en los nidos podría limitar la actuación de *S. quinquepunctata* debido a una protección del nido más eficaz, tal y como describieron Ebeling *et al.* (2012) (*e. g.* estrategias de patrulla, confusión de grupo) (Rosenheim, 1990). Asimismo, podría aumentar la competencia entre enemigos naturales si las poblaciones de *S. quinquepunctata* decrecen por aproximarse al final de su ciclo vital, mientras otras especies siguen activas y se ven favorecidas por el incremento de hábitats seminaturales que propician su dispersión y la localización de nidos (Steffan-Dewenter, 2002; Boccaccio & Petacchi, 2009; Steckel *et al.*, 2014).

En los estudios realizados durante el primer periodo de muestreo, tiempo en el que la actividad de esta especie es fundamental, se observa un patrón similar al encontrado para la comunidad de enemigos naturales con respecto a la interacción entre la diversidad de agrohábitats a escala de paisaje y la proporción de hábitats seminaturales a escala de vecindad, aunque con un efecto más acentuado. Se comprueba que la diversidad de hábitats, incluyendo los cultivos a escala paisajística, ejerce un efecto negativo sobre la actividad de *S. quinquepunctata*. A diferencia de lo esperado inicialmente, la inclusión de la heterogeneidad de los cultivos en los valores de diversidad espacial no favorece la actividad de este parásito. Se creía que los cultivos presentes durante el primer periodo de estudio (*e. g.* manzano, peral, almendro), aunque solo fuera indirectamente a través de la abundancia de celdas de hospedador (Vicens & Bosch, 2000; Bosch & Kemp, 2001; Maccagnani *et al.*, 2003; Ebeling *et al.*, 2012), favorecerían el aumento de la tasa de parasitoidismo. Asimismo, tal y como han visto otros autores, una mayor diversidad en zonas agrícolas, teniendo en cuenta las parcelas cultivadas, pueden favorecer a ciertas especies (Fahrig *et al.*, 2011, 2015; Vasseur *et al.*, 2013; Molina *et al.*, 2014). En cambio, en este estudio se ha demostrado una reducción de la actividad con el incremento de variabilidad estructural incluyendo el espacio cultivado, por lo que el aumento de área cultivada podría ser perjudicial para esta especie (Thies & Tschardt, 1999; Pfiffner & Luka,

2000; Thies *et al.*, 2003; Jauker *et al.*, 2012). Aunque la comunidad completa de enemigos naturales tiende a estabilizarse para valores elevados de esta diversidad paisajística, con respecto a *S. quinquepunctata* este valor no es estable y está condicionado por la proporción de hábitats seminaturales en la vecindad. Los hábitats seminaturales facilitan la actividad parasitaria sobre *O. caerulescens*, siendo fundamental su presencia cuando a escala paisajística la diversidad de agrohábitats decrece. La influencia positiva de estos hábitats seminaturales es importante, de manera que con una baja proporción de los mismos, *S. quinquepunctata* no localiza ni ataca eficazmente los nidos de la especie de estudio. Diversos trabajos revelan la importancia de los remanentes de hábitats seminaturales en las zonas agrícolas (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Bianchi *et al.*, 2006), ofreciendo espacios que dan alimento y refugio (Tylianakis *et al.*, 2004; Bianchi *et al.*, 2005; Geiger *et al.*, 2009) y permiten el desplazamiento entre parches para localizar los nidos susceptibles de ataque (Williams & Kremen, 2007; Molina *et al.*, 2014; Steckel *et al.*, 2014).

### **Riqueza de enemigos naturales**

En los estudios temporal y espacial para el periodo completo de muestreo no se observan diferencias en el número de especies que componen la comunidad de enemigos naturales a lo largo del tiempo. La riqueza se mantiene estable entre periodos, debido a que, aunque durante el segundo periodo prácticamente no se encuentran individuos de *S. quinquepunctata*, otras especies, como las del género *Coelyoxis*, la sustituyen. Asimismo no se observa relación entre la riqueza de especies de enemigos naturales y los factores medidos a escala paisajística, ni tampoco con la diversidad de los agrohábitats o la proporción de remanentes de hábitats seminaturales. Esto es contrario a lo esperado, ya que ciertos estudios relacionan a la comunidad de enemigos naturales con variables que miden la intensificación agrícola, beneficiando a la comunidad la presencia de más espacios naturales y una menor homogeneización del área cultivada (Thies & Tschardt, 1999; Steffan-dewenter, 2003; Tylianakis *et al.*, 2006); otros estudios, en cambio, no detectan una relación con escalas mayores, como la paisajística (Steffan-Dewenter & Schiele, 2008; Coudrain *et al.*, 2013). Asimismo, tampoco se observa una relación con la proporción de hábitats seminaturales a menor escala, de vecindad, a diferencia de lo encontrado por

Steffan-Dewenter (2002) quien, aunque no encontró efecto de la complejidad paisajística, sí detectó un incremento de la riqueza de enemigos naturales al aumentar, a escalas menores, la proporción de estos hábitats.

La única variable de carácter temporal que determina el número de especies encontradas es la variabilidad de flores a escala de vecindad. Una mayor variabilidad estructural reduce el número de especies, de modo que el aumento de prácticas agrícolas asociadas a esta variabilidad, que ocasionan mayores perturbaciones estructurales (*e. g.* reducción de cubierta vegetal, arado), limitando las plantas y estructuras naturales asociadas a cultivos (Tschardt *et al.*, 2007; Geiger *et al.*, 2009), además de modificar las condiciones ambientales (*e. g.* microclimáticas, humedad), impiden a un mayor número de especies asentarse y poder encontrar alimento y refugio (Thorbek & Bilde, 2004; Boccaccio & Petacchi, 2009; Vasseur *et al.*, 2013). De este modo, se encuentran menos especies, aunque más generalistas, capaces de tolerar las perturbaciones asociadas a las prácticas agrícolas (Burel *et al.*, 1998; Ewers & Didham, 2006).

En el estudio durante el primer periodo de muestreo, de los efectos medidos a diferentes escalas, sólo se encontró un efecto en las menores, de vecindad y local. El resultado es similar al hallado para la tasa de parasitoidismo total, por lo que la mayor actividad podría derivar de la presencia de un mayor número de especies de enemigos naturales, dado que se observa, durante este primer periodo de actividad, una relación significativa entre la tasa y la riqueza de los enemigos naturales. De manera similar, Ebeling *et al.* (2012) observaron una relación entre la tasa de parasitoidismo y la diversidad de parasitoides. De este modo, se encuentra una comunidad más rica con mayor variabilidad de flores a escala local y con mayor diversidad de hábitats. La mayor variabilidad asociada al cultivo de patata condiciona la necesidad de una vecindad más heterogénea y diversa en cuanto a los espacios que ofrece, al contrario de lo encontrado por Steffan-Dewenter *et al.* (2002), de modo que los enemigos naturales dispondrían de más zonas para refugiarse y de más alimento y hospedadores alternativos (Steffan-Dewenter, 2003; Boccaccio & Petacchi, 2009; Geiger *et al.*, 2009; Vasseur *et al.*, 2013). Por otra parte, en el cultivo de alcachofa, con una mayor estabilidad en las flores del cultivo local, la ausencia de heterogeneidad en la matriz circundante al nido-trampa se vería compensada por una mayor abundancia de

celdas de cría del hospedador, debido a esta mayor estabilidad local y a una posible mayor disponibilidad de recursos alimenticios relacionados con el propio cultivo o las plantas asociadas a esta menor perturbación (Holzschuh *et al.*, 2011; Ebeling *et al.*, 2012; Molina *et al.*, 2014; Steckel *et al.*, 2014).

## Conclusión

El estudio de la comunidad de los enemigos naturales de *O. caerulescens* muestra una relación de densidad dependencia con la abundancia de celdas de cría de hospedador, así como una dominancia de la actividad de su principal enemigo natural, *S. quinquepunctata*, durante el primer periodo de estudio.

El estudio temporal revela una importante diferencia entre periodos, siendo mayor la actividad durante el primer periodo (abril - junio), coincidiendo con la presencia de *S. quinquepunctata*, con lo que la presión sobre la población de *O. caerulescens* es mayor para la primera generación de la misma. Durante el segundo periodo (julio - septiembre), el número de especies se mantiene, pero la actividad decae, quizás como consecuencia de una defensa activa de los nidos del hospedador más eficaz.

A escala de paisaje, la diversidad de agrohábitats durante el primer periodo y la proporción de hábitats seminaturales durante ambos, condicionan una menor tasa de parasitoidismo, que no obstante se mantiene en unos niveles normales. La distribución de los recursos a una escala mayor propicia la dispersión de los individuos a través del paisaje, revelando la adaptación de esta comunidad a zonas agrícolas favorecidas por una mayor cantidad de estructuras y parches seminaturales en el paisaje, que faciliten la dispersión y localización del hospedador. Asimismo, a esta adaptación a los medios agrícolas podría contribuir también, de manera indirecta, la abundancia de *O. caerulescens*, sobre todo durante el primer periodo, cuando los hospedadores obtienen mayor beneficio de las áreas cultivadas.

A escala de vecindad, los hábitats seminaturales son fundamentales para la actividad de los enemigos naturales, concentrando a los individuos en parches y ejerciendo una mayor presión sobre la población de *O. caerulescens* cuando las características

paisajísticas o locales son menos propicias (menos hábitats seminaturales en el paisaje, menor diversidad de hábitats o mayor actividad agrícola local). Por ello son necesarias estructuras seminaturales a una escala superior de paisaje, que favorezcan la dispersión y ofrezcan refugio, además de facilitar la localización de hospedadores alternativos, para mantener la comunidad de enemigos naturales y de la población de *S. quinquepunctata*, reduciendo su concentración y limitación a parches concretos.

Además toda la comunidad se ve perjudicada por la variabilidad de las flores de los cultivos durante todo el periodo de estudio, supuestamente por la mayor aplicación de prácticas agrícolas. De ahí que, a pesar de que la comunidad está compuesta por especies generalistas, capaces de tolerar perturbaciones, precisan de una menor presión por perturbaciones mecánicas y por aplicación de productos químicos. Conjuntamente con el efecto de corredores y refugio para enemigos naturales, espacios naturales mayores y de más calidad podrían compensar de una manera más eficaz las perturbaciones asociadas a las prácticas agrícolas.

Por ello que, para conservar y favorecer una comunidad de enemigos naturales rica, sería fundamental el mantenimiento, a diversas escalas, de unas condiciones favorables, a través de una oferta de espacios menos perturbados y de estructuras naturales, que concentren una mayor diversidad, favoreciendo la localización de recursos, refugio y hospedadores alternativos, que sostengan las redes tróficas en paisajes agrícolas, a pesar de las perturbaciones asociadas a este medio antropizado.



# **BLOQUE II**

**Referencias**

---



## Referencias

- Abbott, V. A., Nadeau, J. L., Higo, H. A. and Winston, M. L. (2008) 'Lethal and sublethal effects of imidacloprid on *Osmia lignaria* and clothianidin on *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae)', *Journal of Economic Entomology*, BioOne, 101, pp. 784–796.
- Agricultura, D. G. D. (1929) 'Hojas Divulgadoras- La patata', 19–20.
- Albrecht, M., Duelli, P., Schmid, B. and Müller, C. B. (2007) 'Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows', *Journal of Animal Ecology*, 76, pp. 1015–1025.
- Alderweireldt, M. (1989) 'An ecological analysis of the spider fauna (Araneae) occurring in maize fields, Italian ryegrass fields and their edge zones, by means of different multivariate techniques', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 27, pp. 293–306.
- Alomar, O., Goula, M. and Albajes, R. (2002) 'Colonization of tomato fields by predatory mirid bugs (Hemiptera: Homoptera) in northern Spain', *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89, pp. 105–115.
- Arena, M. and Sgolastra, F. (2014) 'A meta-analysis comparing the sensitivity of bees to pesticides', *Ecotoxicology*, 23(3), pp. 324–334.
- Artz, D. R. and Pitts-Singer, T. L. (2015) 'Effects of fungicide and adjuvant sprays on nesting behavior in two managed solitary bees, *Osmia lignaria* and *Megachile rotundata*', *PLoS ONE*, 10, pp. 1–19.
- Asensio, E. and Rodríguez, J. A. (1980) 'Selección de abejas solitarias para polinización de alfalfa en España', *ANIAJSer Agric*, (13), pp. 33–48.
- Baños-Picón, L., Torres, F., Tormos, J., Gayubo, S. F. and Asís, J. D. (2013) 'Comparison of two Mediterranean crop systems: Polycrop favours trap-nesting solitary bees over monocrop', *Basic and Applied Ecology*, 14, pp. 255–262.
- Baños Picón, L. (2011) *La heterogeneidad en paisajes agrícolas: Análisis de su influencia en la diversidad e interacciones biológicas de las comunidades de avispas y abejas nidificantes aéreas (Hymenoptera : Apoidea) como indicadores sensibles de la calidad del medio*. Universidad de Salamanca.
- Batista Matos, M. C., Sousa-Souto, L., Almeida, R. S. and Teodoro, A. V. (2013) 'Contrasting Patterns of Species Richness and Composition of Solitary Wasps and Bees (Insecta: Hymenoptera) According to Land-use', *Biotropica*, 45, pp. 73–79.
- Batra, S. W. T. (1993) 'Male-fertile potato flowers are selectively buzz-pollinated only by *Bombus terricola* Kirby in Upstate New York', *Journal of Kansas Entomological Society*, pp. 252–254.
- Bengtsson, J., Ahnström, J. and Weibull, A.-C. (2005) 'The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis', *Journal of Applied Ecology*, 42, pp. 261–269.
- Bianchi, F. J. J. A., Booij, C. J. H. and Tscharntke, T. (2006) 'Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control.', *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 273, pp. 1715–1727.
- Bianchi, F. J. J. A., Van Wingerden, W. K. R. E., Griffioen, A. J., Van Der Veen, M., Van Der Straten, M. J. J., Wegman, R. M. A. and Meeuwsen, H. A. M. (2005) 'Landscape factors affecting the control of *Mamestra brassicae* by natural enemies in Brussels sprout', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 107, pp. 145–150.
- Biddinger, D. J., Robertson, J. L., Mullin, C., Frazier, J., Ashcraft, S. A., Rajotte, E. G., Joshi, N. K. and Vaughn, M. (2013) 'Comparative Toxicities and Synergism of Apple Orchard Pesticides to *Apis mellifera* (L.) and *Osmia cornifrons* (Radoszkowski)', *PLoS ONE*, 8, pp. 1–6.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J. P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M. J. M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W. K. R. E., Zobel, M. and Edwards, P. J. (2008) 'Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: A pan-European study', *Journal of Applied Ecology*, 45, pp. 141–150.
- Boccaccio, L. and Petacchi, R. (2009) 'Landscape effects on the complex of *Bactrocera oleae* parasitoids and implications for conservation biological control', *BioControl*, 54, pp. 607–616.

- Bonelli, B. (1967) 'Osservazioni biologiche sugli imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme. XIX Contributo. *Osmia coerulea* Linne (Hymenoptera–Megachilidae)', *Studi Trent. Sci. Natur.(Sez. B)*, 44, p. 30.
- Bosch, J. (2008) 'Production of undersized offspring in a solitary bee', *Animal Behaviour*, 75(3), pp. 809–816.
- Bosch, J. and Blas, M. (1994) 'Foraging behaviour and pollinating efficiency of *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* on almond (Hymenoptera, Megachilidae and Apidae)', *Applied Entomology and Zoology*, 29, pp. 1–9.
- Bosch, J. and Kemp, W. P. (2001) *How to Manage the Blue Orchard Bee Sustainable agriculture network, Systematics*. Beltsville: National Agricultural Library.
- Bosch, J. and Kemp, W. P. (2004) 'Effect of pre-wintering and wintering temperature regimes on weight loss, survival, and emergence time in the mason bee *Osmia cornuta* (Hymenoptera: Megachilidae)', *Apidologie*, 35, pp. 469–479.
- Bosch, J., Kemp, W. P. and Trostle, G. E. (2006) 'Bee Population Returns and Cherry Yields in an Orchard Pollinated with *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae)', *Journal of Economic Entomology*, 99, pp. 408–413.
- Bosch, J. and Vicens, N. (2005) 'Sex allocation in the solitary bee *Osmia cornuta*: Do females behave in agreement with Fisher's theory?', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, pp. 124–132.
- Bugg, R. L. and Waddington, C. (1994) 'Using cover crops to manage arthropod pests of orchards: A review', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 50, pp. 11–28.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brunel, E. and Lefeuvre, J. C. (1998) 'Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes', *Acta Oecologica*, 19, pp. 47–60.
- Bwars (2017) *Sapyga quinquepunctata*, *Bees, Wasps & Ants Recording Society*. Available at: <http://www.bwars.com/wasp/sapygidae/sapyga-quinquepunctata>.
- Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, K., Potts, S. G., Roberts, S. P. M. M., Rodet, G., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, C., Woyciechowski, M. and Vaissière, B. E. (2009) 'Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 133, pp. 40–47.
- Coudrain, V., Herzog, F. and Entling, M. H. (2013) 'Effects of Habitat Fragmentation on Abundance, Larval Food and Parasitism of a Spider-Hunting Wasp', *PLoS ONE*, 8, pp. 1–7.
- Cronin, J. T. (2003) 'Matrix Heterogeneity and Host – Parasitoid Interactions in Space', *Ecology*, 84, pp. 1506–1516.
- Cronin, J. T. and Reeve, J. D. (2005) 'Host-parasitoid spatial ecology: a plea for a landscape-level synthesis', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, pp. 2225–2235.
- Cutler, G. C., Nams, V. O., Craig, P., Sproule, J. M. and Sheffield, C. S. (2015) 'Wild bee pollinator communities of lowbush blueberry fields: Spatial and temporal trends', *Basic and Applied Ecology*, 16, pp. 73–85.
- Dainese, M., Riedinger, V., Holzschuh, A., Kleijn, D. and Scheper, J. (2017) 'Managing trap-nesting bees as crop pollinators: spatiotemporal effects of floral resources and antagonists', *Journal of Applied Ecology*, (April), pp. 1–62.
- Danks, H. V. (1971) 'Nest Mortality Factors in Stem-Nesting Aculeate Hymenoptera', *Journal of Animal Ecology*, 40, pp. 79–82.
- David, A., Botías, C., Abdul-Sada, A., Nicholls, E., Rotheray, E. L., Hill, E. M. and Goulson, D. (2016) 'Widespread contamination of wildflower and bee-collected pollen with complex mixtures of neonicotinoids and fungicides commonly applied to crops', *Environment International*, 88, pp. 169–178.
- Diekötter, T., Peter, F., Jauker, B., Wolters, V. and Jauker, F. (2013) 'Mass-flowering crops increase richness of cavity-nesting bees and wasps in modern agro-ecosystems', *GCB Bioenergy*, 6, pp. 219–226.
- Doak, P. (2000) 'The effects of plant dispersion and prey density on parasitism rates in a naturally patchy habitat', *Oecologia*, 122, p. 556.
- Ebeling, A., Klein, A.-M. M., Schumacher, J., Weisser, W. W. and Tschardtke, T. (2008) 'How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits?', *Oikos*, 117, pp. 1808–1815.
- Ebeling, A., Klein, A. M., Weisser, W. W. and Tschardtke, T. (2012) 'Multitrophic effects of experimental changes in plant diversity on cavity-nesting bees, wasps, and their parasitoids', *Oecologia*, 169, pp. 453–465.
- Esch, S., Klinkhamer, P. G. L. and Van Der Meijden, E. (2005) 'Do distances among host patches and host density affect the distribution of a specialist parasitoid?', *Oecologia*, 146(2), pp. 218–226.

- Ewers, R. M. and Didham, R. K. (2006) 'Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation', *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81, pp. 117–42.
- Fabian, Y., Sandau, N., Bruggisser, O. T., Aebi, A., Kehrl, P., Rohr, R. P., Naisbit, R. E. and Bersier, L. F. (2013) 'The importance of landscape and spatial structure for hymenopteran-based food webs in an agro-ecosystem', *Journal of Animal Ecology*, 82, pp. 1203–1214.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Sirami, C., Siriwardena, G. M. and Martin, J.-L. L. (2011) 'Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes', *Ecology Letters*, 14, pp. 101–12.
- Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J., Smith, A., Javorek, S., King, D., Lindsay, K. F., Mitchell, S. and Tischendorf, L. (2015) 'Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 200, pp. 219–234.
- Le Féon, V., Burel, F., Chifflet, R., Henry, M., Ricoch, A., Vaissière, B. E. and Baudry, J. (2013) 'Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes', *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Elsevier, 166, pp. 94–101.
- Fernández Alcázar, J. I. (2012) 'Costes de cultivo en patata', *Cuaderno de Campo. Gobierno de La Rioja*, (50), pp. 14–18.
- Fisher, R. A. (1958) *The genetic theory of natural selection*. Dover.
- Frazier, J., Mullin, C., Frazier, M. and Ashcraft, S. (2011) 'Pesticides and their involvement in colony collapse disorder', *American Bee Journal*, 151, pp. 779–781.
- Gathmann, A., Greiler, H.-J. J. and Tschardt, T. (1994) 'Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing', *Oecologia*, 98(1), pp. 8–14.
- Gathmann, A. and Tschardt, T. (2002) 'Foraging ranges of solitary bees', *Journal of Animal Ecology*, (Westrich 1996), pp. 757–764.
- Geiger, F., Wäckers, F. L. and Bianchi, F. J. J. A. (2009) 'Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats', *BioControl*, 54, pp. 529–535.
- Gemmill-Herren, B. and Ochieng', A. O. (2008) 'Role of native bees and natural habitats in eggplant (*Solanum melongena*) pollination in Kenya', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 127, pp. 31–36.
- Gil Ortega, R. (1999) 'El cultivo de la alcachofa. Variedades de semilla', *Hojas divulgadoras del Ministerio de Agricultura*, p. 48.
- González-Estébanez, F. J., García-Tejero, S., Mateo-Tomás, P. and Olea, P. P. (2011) 'Effects of irrigation and landscape heterogeneity on butterfly diversity in Mediterranean farmlands', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 144, pp. 262–270.
- Goulson, D. (2003) 'Conserving wild bees for crop pollination', *Food, Agriculture & Environment*, 1, pp. 142–144.
- Gradish, A. E., Scott-Dupree, C. D., Shipp, L., Harris, C. R. and Ferguson, G. (2010) 'Effect of reduced risk pesticides for use in greenhouse vegetable production on *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae)', *Pest Management Science*, 66, pp. 142–146.
- Greig-Smith, P. W., Thompson, H. M., Hardy, A. R., Bew, M. H., Findlay, E. and Stevenson, J. H. (1994) 'Incidents of poisoning of honeybees (*Apis mellifera*) by agricultural pesticides in Great Britain 1981-1991', *Crop Protection*, 13, pp. 567–581.
- Guédot, C., Bosch, J. and Kemp, W. P. (2009) 'Relationship between body size and homing ability in the genus *Osmia* (Hymenoptera; Megachilidae)', *Ecological Entomology*, 34, pp. 158–161.
- Güler, Y. and Kodan, M. (2010) 'A new record of ectoparasitoid *Melittobia acasta* (Walker, 1839) (Hymenoptera: Eulophidae) from Turkey.', *Mellifera*, 10(19), p. 6172.
- Hagen, M. and Kraemer, M. (2010) 'Agricultural surroundings support flower–visitor networks in an Afrotropical rain forest', *Biological Conservation*. Elsevier Ltd, 143, pp. 1654–1663.
- Hanley, M. E., Franco, M., Dean, C. E., Franklin, E. L., Harris, H. R., Haynes, A. G., Rapson, S. R., Rowse, G., Thomas, K. C., Waterhouse, B. R. and Knight, M. E. (2011) 'Increased bumblebee abundance along the margins of a mass flowering crop: evidence for pollinator spill-over', *Oikos*, 120, pp. 1618–1624.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P. P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V. and Bugter, R. (2007) 'How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes', *Journal of Applied Ecology*, 44, pp. 340–351.

- Holland, J. M. and Reynolds, C. J. M. (2003) 'The impact of soil cultivation on arthropod (Coleoptera and Araneae) emergence on arable land', *Pedobiologia*, 47, pp. 181–191.
- Holzschuh, A., Dormann, C. F., Tschardtke, T. and Steffan-Dewenter, I. (2011) 'Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, pp. 3444–3451.
- Holzschuh, A., Dormann, C. F., Tschardtke, T. and Steffan-Dewenter, I. (2013) 'Mass-flowering crops enhance wild bee abundance', *Oecologia*, 172, pp. 477–484.
- Holzschuh, A., Steffan-dewenter, I., Kleijn, D. and Tschardtke, T. (2007) 'Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context', *Journal of Applied Ecology*, 44, pp. 41–49.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. (2010) 'How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids?', *The Journal of animal ecology*, 79, pp. 491–500.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. (2009) 'Grass strip corridors in agricultural landscapes enhance nest-site colonization by solitary wasps', *Ecological Applications*, 19, pp. 123–132.
- Jauker, F., Peter, F., Wolters, V. and Diekötter, T. (2012) 'Early reproductive benefits of mass-flowering crops to the solitary bee *Osmia rufa* outbalance post-flowering disadvantages', *Basic and Applied Ecology*. Elsevier GmbH, 13, pp. 268–276.
- Jervis, M. A., Kidd, N. A. C., Fitton, M. G., Huddleston, T. and Dawah, H. A. (1993) *Flower-visiting by hymenopteran parasitoids*, *Journal of Natural History*.
- Jin, N., Klein, S., Leimig, F., Bischoff, G. and Menzel, R. (2015) 'The neonicotinoid clothianidin interferes with navigation of the solitary bee *Osmia cornuta* in a laboratory test', *Journal of Experimental Biology*, 218, pp. 2821–2825.
- Johns, T. and Keen, S. L. (1986) 'Ongoing evolution of the potato on the altiplano of western Bolivia', *Economic Botany*, 40, pp. 409–424.
- Kéry, M. and Hatfield, J. S. (2003) 'Normality of Raw Data in General Linear Models: the Most Widespread Myth in Statistics', *Bulletin of the Ecological Society of America*, 84, pp. 92–94.
- Kim, J. -y. (1999) 'Influence of resource level on maternal investment in a leaf-cutter bee (Hymenoptera: Megachilidae)', *Behavioral Ecology*, 10, pp. 552–556.
- Kitamura, T. and Maeta, Y. (1969) 'Studies on the pollination of apple by *Osmia*:(III) Preliminary report on the homing ability of *Osmia cornifrons* (Radoszkowski) and *O. pedicornis* Cockerell', *昆蟲. 日本昆虫学会*, 37(1), pp. 83–90.
- Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I., Buchori, D. and Tschardtke, T. (2002) 'Effects of on Land-Use Coffee Bees Intensity in Tropical Agroforestry and Flower-Visiting Trap-Nesting and', *Conservation Biology*, 16, pp. 1003–1014.
- Krebs, C. J. (1989) *Ecological methodology*. Harper & Row New York.
- Kremen, C. (2008) 'Crop pollination services from wild bees', *Bee pollination in agricultural ecosystems*. Oxford University Press, pp. 10–26.
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T. T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A.-M. M., Regetz, J. and Ricketts, T. H. (2007) 'Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: A conceptual framework for the effects of land-use change', *Ecology Letters*, 10, pp. 299–314.
- Krombein, K. V (1967) *Trap-nesting wasps and bees: Life Histories, Nests and Associates*, *Smithsonian Institution*. Washington, D.C.: Smithsonian Press.
- Kruess, A (2003) 'Effects of landscape structure and habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community', *Ecography*, 26, pp. 283–290.
- Ladurner, E., Bosch, J., Kemp, W. P. and Maini, S. (2008) 'Foraging and Nesting Behavior of *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae) in the Presence of Fungicides: Cage Studies', *Journal of Economic Entomology*, 101, pp. 647–653.
- Ladurner, E., Bosch, J., Kemp, W. P., Maini, S., Ladurner, E., Bosch, J., Kemp, W. P. and Maini, S. (2005) 'Assessing delayed and acute toxicity of five formulated fungicides to *Osmia lignaria* Say and *Apis mellifera*, *Apidologie*, 36, 449-460.

- Landis, D. A., Wratten, S. D. and Gurr, G. M. (2000) 'Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture', *Annual review of entomology*, 45, pp. 175–201.
- LLanos Company, M. and Dalmau Tarazona, A. (1962) 'Preparación del terreno en cultivos de huerta', *Hojas divulgadoras del Ministerio de Agricultura*, 3–62, p. 16.
- Maccagnani, B., Burgio, G., Stanisavljević, L. Ž. and Maini, S. (2007) '*Osmia cornuta* management in pear orchards', *Bulletin of Insectology*, 60, pp. 77–82.
- Maccagnani, B., Ladurner, E., Santi, F. and Burgio, G. (2003) '*Osmia cornuta* (Hymenoptera, Megachilidae) as a pollinator of pear (*Pyrus communis*): fruit-and seed-set', *Apidologie*, 34, pp. 207–216.
- Mallinger, R. E., Gibbs, J. and Gratton, C. (2016) 'Diverse landscapes have a higher abundance and species richness of spring wild bees by providing complementary floral resources over bees' foraging periods', *Landscape Ecology*, 31, pp. 1523–1535.
- Margalef, R. (1977) 'Ecología; Ediciones Òmega SA', *Barcelona, Spain*.
- Martín Tomé, M. A. (2006) '*Ecología de nidificación de aculeados xilícolas, con especial referencia a Trypoxylon attenuatum* (Hymenoptera: Aculeata)'. *Universidad de Salamanca*.
- Maudsley, M., Seeley, B. and Lewis, O. (2002) 'Spatial distribution patterns of predatory arthropods within an English hedgerow in early winter in relation to habitat variables', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 89, pp. 77–89.
- Molina, G. A. R., Poggio, S. L. and Ghersa, C. M. (2014) 'Epigeal arthropod communities in intensively farmed landscapes: Effects of land use mosaics, neighbourhood heterogeneity, and field position', *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Elsevier B.V., 192, pp. 135–143.
- Müller, A. (1996) 'Convergent evolution of morphological specializations in Central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae)', *Biological Journal of the Linnean Society*. Wiley Online Library, 57, pp. 235–252.
- Müller, A. (2016) *Palaeartic Osmiine Bees*, *ETH Zürich*,. Available at: <https://blogs.ethz.ch/osmiini/>.
- Nilsson, C. (1985) 'Impact of ploughing on emergence of pollen beetle parasitoids after hibernation', *Journal of Applied Entomology*. Wiley Online Library, 100, pp. 302–308.
- O'Neill, K. M. (2001) *Solitary wasps: behavior and natural history*. Cornell University Press.
- Paini, D. R. and Bailey, W. J. (2002) 'Seasonal sex ratio and unbalanced investment sex ratio in the Banksia bee *Hylaeus alcyoneus*', *Ecological Entomology*, 27, pp. 713–719.
- Pastor Coscolluela, F. (1983) 'Variedad de patata y siembra certificada', *Hojas divulgadoras del Ministerio de Agricultura*, 16–83, p. 24.
- Peterson, J. H. and Roitberg, B. D. (2006) 'Impacts of flight distance on sex ratio and resource allocation to offspring in the leafcutter bee, *Megachile rotundata*', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, pp. 589–596.
- Pfiffner, L. and Luka, H. (2000) 'Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 78, pp. 215–222.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. and Core Team, R. (2017) *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*, *R package version 3.1-131*.
- Purves, R., Clifford, P. T. P. and Donovan, B. (1998) 'Preliminary observations of *Osmia coerulescens* as a pollinator of herbage seed crops', *Proceedings of the New Zealand Grasslands Association*, 164, pp. 161–164.
- R Core Team (2017) *R: A language environment for statistical computing*. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Raw, A. (1974) 'Pollen preferences of three *Osmia* species (Hymenoptera)', *Oikos*. JSTOR, pp. 54–60.
- Reche Marmol, J. (1971) 'Cultivo de la alcachofa', *Hojas divulgadoras del Ministerio de Agricultura*, 2, p. 24.
- Rosas-Ramos, N., Baños-Picón, L., Tobajas, E., Tormos, J. and Asís, J. D. (2017) 'Both landscape and local scale factors matter for the parental investment strategies of the pollinator *Osmia coerulescens*', *Journal of Apicultural Research*. Taylor & Francis, 56, pp. 1–12.
- Roschewitz, I., Gabriel, D., Tscharnkte, T. and Thies, C. (2005) 'The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming', *Journal of Applied Ecology*, 42, pp. 873–882.

- Rosenheim, J. A. (1990) 'Density-Dependent Parasitism and the Evolution of Aggregated Nesting in the Solitary Hymenoptera', *Annals of the Entomological Society of America*, 83, pp. 277–286.
- Rosenheim, J. A., Nonacs, P. and Mangel, M. (1996) 'Sex ratios and multifaceted parental investment', *American Journalist*, 148, pp. 501–535.
- Sanford, J. C., Hanneman, R. E. Jr. (1981) 'The use of bees for the purpose of inter-mating in potato', *American Potato Journal*, 58, pp. 481–485.
- Serrano Cermeño, Z. (2013) *Prontuario Del Cultivo De Solanáceas (Berenjena, pimiento, tomate y patata)*. Edited by Z. Serrano Cermeño. Málaga.
- Sgolastra, F., Tosi, S., Medrzycki, P., Porrini, C. and Burgio, G. (2015) 'Toxicity of spirotetramat on solitary bee larvae, *Osmia cornuta* (Hymenoptera: Megachilidae), in laboratory conditions', *Journal of Apicultural Science*, 59, pp. 73–83.
- Steckel, J., Westphal, C., Peters, M. K., Bellach, M., Rothenwoehrer, C., Erasmi, S., Scherber, C., Tschardtke, T. and Steffan-Dewenter, I. (2014) 'Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists', *Biological Conservation*. Elsevier Ltd, 172, pp. 56–64.
- Steffan-Dewenter, I. (2002) 'Landscape context affects trap-nestings bees, wasps, and their natural enemies', *Ecological Entomology*, pp. 631–637.
- Steffan-Dewenter, I. (2003) 'Importance of Habitat Area and Landscape Context Fragmented Orchard Meadows', *Conservation Biology*, 17, pp. 1036–1044.
- Steffan-Dewenter, I. and Kuhn, A. (2003) 'Honeybee foraging in differentially structured landscapes.', *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270, pp. 569–575.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., Tschardtke, T., Hristof, C. B. U., Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. and Tschardtke, T. (2002) 'Scale-dependant effects of landscape context on three pollinator guilds', *Ecology*, 83, pp. 1421–1432.
- Steffan-Dewenter, I. and Schiele, S. (2008) 'Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitats?', *Ecology*, 89, pp. 1375–1387.
- Sugiura, N. and Maeta, Y. (1989) 'Parental Investment and Offspring Sex Ratio in a Solitary Mason Bee, *Osmia cornifrons* (Radoszkowski) (Hymenoptera, Megachilidae)', *Japanese Journal of Entomology*, 57, pp. 861–875.
- Tasei, J.-N. (1972) 'Observations préliminaires sur la biologie D'*Osmia* (*Chalcosmia*) *coerulescens* L., (Hymenoptera Megachilidae), pollinisatrice de la luzerne (*Medicago sativa* L.)', *Apidologie*, 3, pp. 149–165.
- Tasei, J. N. N. (1976) 'Récolte des pollens et approvisionnement du nid chez *Osmia coerulescens* L', *Apidologie*, 7, pp. 277–300.
- Tepedino, V. J., Alston, D. G., Bradley, B. A., Toler, T. R. and Griswold, T. L. (2007) 'Orchard pollination in Capitol Reef National Park, Utah, USA. Honey bees or native bees?', *Biodiversity and Conservation*, 16, pp. 3083–3094.
- Tesoriero, D., Maccagnani, B., Santi, F. and Celli, G. (2003) 'Toxicity of three pesticides on larval instars of *Osmia cornuta*: preliminary results', *Bulletin of Insectology*, 56, pp. 169–171.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. (2003) 'Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales', *Oikos*, 101, pp. 18–25.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. (2008) 'Interannual landscape changes influence plant-herbivore-parasitoid interactions', *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Elsevier, 125, pp. 266–268.
- Thies, C. and Tschardtke, T. (1999) 'Landscape structure and biological control in agroecosystems', *Science (New York, N.Y.)*, 285, pp. 893–5.
- Thompson, H. M. (2003) 'Behavioural effects of pesticides in bees-their potential for use in risk assessment.', *Ecotoxicology (London, England)*, 12, pp. 317–30.
- Thompson, J. D. (2001) 'How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system?', *Oecologia*, 126, pp. 386–394.
- Thorbek, P. and Bilde, T. (2004) 'Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management', *Journal of Applied Ecology*, 41, pp. 526–538.
- Torchio, P. F. and Tepedino, V. J. (1980) 'Sex Ratio, Body Size and Seasonality in a Solitary Bee, *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae)', *Evolution*, 34, pp. 993–1003.

- Torchio, P. F. and Tepedino, V. J. (1982) 'Parsivoltinism in Three Species of *Osmia* Bees', *Psyche (New York)*, 89, pp. 221–238.
- Torres González, F. (1992) *Estudio básico sobre la biología de la apidofauna polinizadora (Hymenoptera: Apoidea) nidificante en cavidades preestablecidas, en la submeseta norte.*, Universidad de Salamanca.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T. O., Kleijn, D., Rand, T. A., Tylianakis, J. M., Nouhuys, S. Van and Vidal, S. (2007) 'Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale', *Biological Control*, 43, pp. 294–309.
- Tscharntke, T., Gathmann, A. and Steffan-Dewenter, I. (1998) 'Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions', *Journal of Applied Ecology*, 35, pp. 708–719.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. and Thies, C. (2005) 'Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - Ecosystem service management', *Ecology Letters*, 8, pp. 857–874.
- Tscharntke, T., Rand, T. A. and Bianchi, F. J. J. A. (2005) 'The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop – noncrop interface', (August), pp. 421–432.
- Tylianakis, J. M., Tscharntke, T. and Klein, A.-M. (2006) 'Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid host interactions across a tropical habitat gradient', *Ecology*, 87, pp. 3047–3057.
- Tylianakis, J., Veddeler, D., Lozada, T., López, R. M., Benítez, P., Klein, A.-M., Koning, G. H. J. de, Olschewski, R., Veldkamp, E., Navarrete, H., Onore, G. and Tscharntke, T. (2004) 'Biodiversity of land-use systems in coastal Ecuador and bioindication using trap-nesting bees, wasps, and their natural', *Lyonia*, 6, pp. 7–15.
- Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.-M. M. and Baudry, J. (2013) 'The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations?', *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 166, pp. 3–14.
- Vicens, N. and Bosch, J. (2000) 'Weather-Dependent Pollinator Activity in an Apple Orchard, with Special Reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae)', *Environmental Entomology*, 29, pp. 413–420.
- Vicens, N., Bosch, J. and Blas, M. (1993) 'Análisis de los nidos de algunos Megachilidae nidificantes en cavidades preestablecidas (Hymenoptera, Apoidea)', *Orsis*, 8, pp. 41–52.
- Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S. G., Roberts, S. P. M., Rgyi, H. S., Tscheulin, T., Vaissiere, B. E., Woyciechowski, M., Biesmeijer, J. C., Kunin, W. E., Settele, J. and Steffan-Dewenter, I. (2008) 'Measuring bee diversity in different european habitats and biogeographical regions', *Ecological Monographs*, 78, pp. 653–671.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. and Tscharntke, T. (2003) 'Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale', *Ecology Letters*, 6, pp. 961–965.
- Westrich, P. (1996) 'Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats', *The Conservation of Bees*, pp. 1–15.
- Williams, N. M. and Kremen, C. (2007) 'Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape.', *Ecological applications: a publication of the Ecological Society of America*, 17, pp. 910–21.
- Winfree, R., Williams, N. M., Dushoff, J. and Kremen, C. (2007) 'Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses', *Ecology Letters*, 10, pp. 1105–1113.
- Winfree, R., Williams, N. M., Gaines, H., Ascher, J. S. and Kremen, C. (2008) 'Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA', *Journal of Applied Ecology*, 45, pp. 793–802.
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S. and Dorn, S. (2010) 'Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances', *Biological Conservation*. Elsevier Ltd, 143, pp. 669–676.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N. and Elphick, C. S. (2010) 'A protocol for data exploration to avoid common statistical problems', *Methods in Ecology and Evolution*, 1, pp. 3–14.



# CONCLUSIONES FINALES

---



## CONCLUSIONES FINALES

**Primera.** Desde una perspectiva multiescalar, los parámetros biológicos de la comunidad de abejas de nidos-trampa se ven condicionados por las escalas espaciales menores (vecindad y local), observándose que una vecindad con diferentes tipos de hábitats, tanto seminaturales como cultivados, y variabilidad en la oferta de cultivos con flor circundantes, genera una comunidad abundante y diversa, a pesar de las perturbaciones asociadas al manejo de las parcelas.

**Segunda.** La actividad de la comunidad de los enemigos naturales de las abejas no está condicionada por los parámetros asociados a la comunidad de hospedadores, sino que está determinada por escalas espaciales de paisaje y vecindad, incrementando su valor en matrices agrícolas diversas y complejas, con mayor presencia de hábitats seminaturales. El medio cultivado a escala de vecindad muestra diferentes efectos sobre la actividad de los enemigos naturales, resultando más beneficioso una mayor estabilidad en la oferta de flores de los cultivos y por lo tanto, menos prácticas agrícolas, o la presencia de parches cultivados que ofrezcan flor.

**Tercera.** La comunidad de avispas de nidos-trampa muestra una relación positiva con los medios agrícolas a múltiples escalas espaciales, siendo fundamentales el paisaje y la vecindad. Los parámetros biológicos de la comunidad se ven favorecidos en paisajes simples y con una matriz diversa a escala de vecindad, con cultivos que ofrezcan flor pero sean estables a lo largo del tiempo.

**Cuarta.** Desde una perspectiva a múltiples escalas, los enemigos naturales de avispas muestran diversidad de respuestas en función del tipo de paisaje en el que se encuentren, respondiendo de manera diferente a las condiciones establecidas a escala de vecindad. De este modo, su actividad puede verse favorecida tanto en matrices agrícolas dominadas por cultivos que presentan una variabilidad espacio-temporal asociada, como en mosaicos agrícolas diversos con mezcla de hábitats cultivados y seminaturales. Por otro lado, su actividad no está determinada por la abundancia o riqueza de la comunidad hospedadora.

**Quinta.** La vecindad es la escala espacial más determinante para los parámetros biológicos de la población de *Osmia caerulea*, la especie de abeja más abundante en el estudio. La respuesta de estos parámetros a escalas de vecindad y local está condicionada por el efecto de la complejidad sobre la población a escala paisajística. Un mosaico agrícola más diverso a escala de vecindad, con presencia de hábitats cultivados y seminaturales, y con parcelas de cultivo cambiantes en el tiempo y el espacio, genera una descendencia más abundante y con mayor proporción de hembras.

**Sexta.** El estudio espacio-temporal de la población de *O. caerulea*, revela la importancia de la perspectiva multiescalar para cada una de las dos generaciones de la especie, existiendo diferencias significativas en la producción de descendencia en cada periodo, y muestra la relevancia de un espacio agrícola que ofrezca recursos cambiantes en el tiempo. La abundancia y descendencia de la primera generación (abril - junio) se beneficia de un mosaico con cultivos en flor que se mantengan estables en el tiempo, sin perturbaciones por prácticas agrícolas. En cambio, la segunda generación (julio - septiembre) no se ve favorecida por una matriz agrícola homogénea, precisando de un espacio diverso, con mezcla de cultivos cambiantes y hábitats seminaturales.

**Séptima.** Desde una perspectiva multiescalar, la escala paisajística ejerce una fuerte influencia sobre la escala de vecindad, de modo que en paisajes complejos (*i. e.* alta diversidad de hábitats y elevada proporción de hábitats seminaturales), el efecto de la escala de vecindad sobre la actividad de los enemigos naturales de *O. caerulea* se diluye. Por otro lado, en paisajes simples (*i. e.* menor diversidad de hábitats y baja proporción de hábitats seminaturales), la actividad de los enemigos naturales está modulada por la escala de vecindad, revelando la importancia de las características a escalas inmediatas al radio de acción de estos organismos.

**Octava.** Desde una perspectiva temporal se observan claras diferencias en la actividad de los enemigos naturales de *O. caerulea* durante las dos generaciones que presenta, principalmente dirigidas por una mayor tasa de parasitoidismo durante el primer periodo, ejercida por *Sapyga quinquepunctata*. La actividad de los enemigos naturales durante el primer periodo (abril – junio) está determinada de manera directa por factores

asociados a la escala de vecindad (diversidad de hábitats y proporción de hábitats seminaturales), además de indirectamente a través de la mayor abundancia de celdas de cría del hospedador (en matrices agrícolas con cultivos variables en el tiempo y el espacio). En el segundo periodo, la actividad se muestra independiente de la abundancia de hospedador, disminuyendo por la ausencia de *S. quinquepunctata*.

**Novena.** Para la implementación de políticas agrarias que promuevan la conservación de las comunidades de abejas y avispas nidificantes aéreas, así como de las relaciones tróficas con sus enemigos naturales, resultan fundamentales los resultados derivados de estudios a diferentes escalas espaciales, que incluyan desde una perspectiva paisajística hasta un radio de acción menor en la escala de vecindad. Del mismo modo, es esencial el planteamiento de estudios a escala temporal para la correcta evaluación de las características de las poblaciones de especies bivoltinas, así como de otras especies univoltinas que viven en medios cambiantes en espacio y tiempo, como los paisajes agrícolas. El mantenimiento de las comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa en estos medios cultivados requiere de la presencia, por un lado, de una matriz agrícola heterogénea, que conserve la dinámica de mosaico agrícola cambiante en espacio y tiempo característica de la zona, y por otro, del mantenimiento de los remanentes de hábitats seminaturales que persisten en el paisaje, que complementen con recursos adicionales a las comunidades adaptadas a estos medios perturbados.



**ANEXOS**

---



## ANEXO I

Clasificación taxonómica de la Península Ibérica para los grupos estudiados

### HYMENOPTERA

#### Apocrita

#### Apoidea

##### Sphecidae

###### Sphecinae

###### Sphecini

*Isodontia* Patton, 1880

*Isodontia mexicana* (Saussure, 1867)

##### Crabronidae

###### Crabroninae

###### Trypoxylini

*Pison* Jurine, 1808

*Pison atrum* (Spinola, 1808)

*Trypoxylon* Latreille, 1796

*Trypoxylon figulus* (Linnaeus, 1758)

##### Megachilidae

###### Megachilinae

###### Anthidiini

*Anthidium* Fabricius, 1804

*Anthidium florentinum* (Fabricius, 1775)

*Anthidium manicatum* (Linnaeus, 1758)

*Stelis* Panzer, 1806

*Stelis phaeoptera* (Kirby, 1802)

*Stelis punctulatissima* (Kirby, 1802)

###### Lithurgini

*Lithurgus*, Berthold, 1827

*Lithurgus chrysurus* Fonscolombe, 1834

###### Megachilini

*Coelioxys* Latreille, 1809

*Chalicodoma* Lepeletier, 1841

*Chalicodoma ericetorum* (Lepeletier, 1841)

*Megachile* Latreille, 1802

*Megachile atratula* af. Rebmann, 1968

*Megachile centuncularis* (Linnaeus, 1758)

###### Osmiini

###### Osmiina

*Hoplitis* Klug, 1807

*Hoplitis (Hoplitis) adunca* (Panzer, 1798)

*Osmia* Panzer, 1806

*Helicosmia* Thompson, 1872

*Osmia (Helicosmia) caerulea* (Linnaeus, 1758)

*Osmia (Helicosmia) latreillei* (Spinola, 1806)

*Osmia (Helicosmia) niveata* (Fabricius, 1804)

*Osmia* Panzer, 1806

*Osmia (Osmia) bicornis* (Linnaeus, 1758)

*Osmia (Osmia) tricornis* Latreille, 1811

*Pyrosmia* Tkalcu, 1975

*Osmia (Pyrosmia) submicans* Morawitz, 1870

#### Colletidae

##### Hylaeinae

*Hylaeus* Fabricius, 1793

*Hylaeus gracilicornis* (Morawitz, 1877)

*Hylaeus pictus* (Smith, 1853)

#### **Chalcidoidea**

##### Eulophidae

##### Tetrastichinae

*Melittobia*, Westwood, 1848

*Melittobia acasta* (Walker, 1839)

##### Pteromalidae

##### Pteromalinae

Género *Spintherus* Thomson, 1878

*Spintherus dubius* (Nees, 1834)

##### Torymidae

##### Toryminae

*Monodontomerus* Westwood, 1833

*Monodontomerus obscurus* Westwood, 1833

#### **Chrysoidea**

##### Chrysididae

##### Chrysidinae

##### Chrysidini

*Chrysis* Linnaeus, 1761

*Chrysis maroccana* Mocsáry, 1883

*Trichrysis* Lichtenstein, 1876

*Trichrysis cyanea* (Linnaeus, 1758)

#### **Ichneumonoidea**

##### Ichneumonidae

##### Campopleginae

*Diadegma* Förster, 1869

#### **Vespoidea**

##### Vespidae

##### Eumeninae

*Ancistrocerus* Wesmael, 1836

*Ancistrocerus gazella* (Panzer, 1798)

*Euodynerus* Dalla Torre, 1904  
*Paraeuodynerus* Bluethgen, 1938  
     *Euodynerus (Paraeuodynerus) posticus* (Herrich-Schäffer, 1841)  
*Leptochilus* Saussure, 1853  
*Neoleptochilus* Bluethgen, 1961  
     *Leptochilus (Neoleptochilus) regulus* (Saussure, 1855)  
*Microdynerus* Thomson, 1874  
*Microdynerus* Thompson, 1874  
     *Microdynerus (Microdynerus) timidus* (Saussure, 1856)  
*Stenodynerus* Saussure, 1863  
     *Stenodynerus vergesi* (Giordani Soika, 1961)

Sapygidae

*Sapyga* Latreille 1796  
     *Sapyga quinquepunctata* (Fabricius, 1781)

**Diptera**

**Brachycera**

Milichiidae

Sarcophagidae

Miltogramminae

**Coleoptera**

**Polyphaga**

**Tenebrionoidea**

Meloidae

Nemognathinae

Nemognathini

*Zonitis* Fabricius, 1775

**Bostrichoidea**

Dermestidae

*Anthrenus* Muller, 1764

ANEXO II

Lista de especies de abejas y avispas encontradas en los nidos-trampa, en dos tipos de paisaje según complejidad paisajística y tres tipos de cultivo, y sus enemigos naturales en el periodo de estudio de 2010

	PATATA		ALCACHOFA		HUERTA		ENEMIGOS NATURALES
	COMPLEJO	SIMPLE	COMPLEJO	SIMPLE	COMPLEJO	SIMPLE	
<i>Ancistrocerus gazella</i>	0	0	0	20	0	0	Diptera
<i>Anthidium florentinum</i>	6	0	11	1	22	10	<i>Stelis punctulatisima</i>
<i>Anthidium manicatum</i>	0	9	0	10	0	0	
<i>Chalicodoma ericetorum</i>	2	24	0	16	26	2	<i>Melittobia acasta</i> , Diptera, Coleoptera
<i>Euodynerus posticus</i>	0	13	0	54	0	22	Diptera, <i>Melittobia acasta</i>
<i>Hoplitis adunca</i>	11	0	22	0	0	0	
<i>Hylaeus gracilicomis</i>	15	0	0	6	0	0	
<i>Hylaeus pictus</i>	0	0	0	0	13	0	
<i>Isodontia mexicana</i>	0	36	0	0	2	16	Diptera
<i>Leptochilus regulus</i>	0	0	0	42	0	0	<i>Melittobia acasta</i>
<i>Lithurgus chrysurus</i>	0	0	0	0	2	0	
<i>Megachile atratula af.</i>	22	5	0	9	0	0	
<i>Megachile centuncularis</i>	3	11	0	13	23	27	Coleoptera, Diptera
<i>Microdynerus timidus</i>	0	16	6	0	0	19	<i>Spintherus dubius</i>
<i>Osmia bicornis</i>	58	92	0	125	0	17	<i>Sapyga quinquepunctata</i> , Coleoptera
<i>Osmia caeruleascens</i>	883	1189	1226	583	521	515	Diptera, <i>Melittobia acasta</i> , <i>Sapyga quinquepunctata</i> , Coleoptera, <i>Monodontomerus obscurus</i> , <i>Chrysis maroccana</i> , <i>Stelis punctulatisima</i> , <i>Stelis phaeoptera</i> , <i>Stelis sp</i> , <i>Coelioxys</i> , <i>Diadegma</i>
<i>Osmia latreille</i>	0	0	20	0	0	0	<i>Melittobia acasta</i>
<i>Osmia niveata</i>	0	0	14	35	0	26	<i>Melittobia acasta</i> , <i>Monodontomerus obscurus</i>
<i>Osmia submicans</i>	0	0	10	0	0	0	<i>Sapyga quinquepunctata</i>
<i>Osmia tricornis</i>	0	11	0	0	0	0	
<i>Pison atrum</i>	0	0	0	0	5	0	
<i>Stenodynerus vergesi</i>	17	4	9	29	27	55	<i>Melittobia acasta</i> , <i>Chrysis maroccana</i> , Coleoptera, Diptera, <i>Monodontomerus obscurus</i>
<i>Trypoxylon figulus</i>	0	13	0	0	1	234	Diptera, <i>Trichrysis cyanea</i>

TRAMPAS NIDO 2010	PATATA		ALCACHOFA		HUERTA	
	COMPLEJO	SIMPLE	COMPLEJO	SIMPLE	COMPLEJO	SIMPLE
Enemigos naturales						
<i>Chrysis maroccana</i>	2	1	0	1	1	9
<i>Coelioxys</i>	0	0	0	0	0	2
<i>Coleoptera</i>	7	6	17	0	65	4
<i>Diadegma</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Diptera</i>	16	65	31	41	4	14
<i>Melittobia acasta</i>	4	5	140	4	33	7
<i>Monodontomerus obscurus</i>	4	9	0	2	0	2
<i>Sapyga quinquepunctata</i>	0	29	10	4	46	1
<i>Spintherus dubius</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Stelis sp</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Stelis punctulatissima</i>	1	2	5	3	0	0
<i>Stelis phaeoptera</i>	0	0	0	7	0	0
<i>Trichrysis cyanea</i>	0	0	0	0	0	1

