

**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.**

*Memoria presentada por Laura Baños Picón para optar al título de Doctor en Ciencias
Biológicas, dirigida por los doctores Josep Daniel Asís Pardo, Severiano Fernández
Gayubo y José Tormos Ferrando*

Salamanca, 2011

La doctoranda,
Laura Baños Picón

Los Doctores D. Josep Daniel Asís Pardo, D. Severiano Fernández Gayubo y D. José Tormos Ferrando, del Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca,

AUTORIZAN:

La presentación, para su lectura, de la Tesis Doctoral titulada “**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**”, realizada por Dña. Laura Baños Picón, bajo su dirección, en la Universidad.

Fdo. Josep Daniel Asís Pardo

Fdo. Severiano Fernández Gayubo

Fdo. José Tormos Ferrando

Salamanca a 28 de Febrero de 2011

***A mis padres y hermana,
con amor y eterna gratitud...***

*"Un río humilde, el Fogueva,
la falda a los cerros lame,
y entre huertas y majuelos
lleva a rastra sus cristales.
Entre los olmos y vides
con que tapiza su margen,
y ambas filas de colinas
que le interrumpen el aire,
hay derramados sin orden
más de un ciento de lugares
que, amasados todos ellos,
un pueblo tal vez no valen;
pues los pueblos con el río,
y las huertas de la margen,
las colinas que le cercan
en dos bandas desiguales,
y los tres cerros distintos
con tres torres semejantes,
de tal modo unos en otros
vegetan, pasan o yacen,
que todo el conjunto entero,
sin que esto lo dude nadie,
tomando nombre del río,
forma sin disputa el valle."*

José Zorrilla

AGRADECIMIENTOS

“Siempre llegamos a donde nos esperan”, reza en el Libro de los Itinerarios. Lo abrí al azar, un día en la Plaza Mayor, y pensé que muchas personas me estaban esperando aquí, en este punto. Me esperaba yo misma, desde hacía años, y a pesar de todo...

Muchas personas me han hecho el camino más fácil durante este tiempo.

Quiero dar las gracias, en primer lugar, a mis padres. Nada de esto hubiera sido posible sin vosotros. Primero, por inculcarme el valor del esfuerzo, de la constancia y del trabajo bien hecho. Después, por creer siempre en mí, por vuestro apoyo diario, tanto moral como económico –ambos importantes para acabar un proyecto como este-. Habéis estado presentes en este trabajo, en su desarrollo, al pie del cañón con las trampas y sus ocupantes, las parcelas... ilusionados tanto como yo. Por eso, esta tesis también es vuestra, y os la dedico íntegramente, con todo mi cariño y respeto. A mi hermana Victoria, participe igualmente de los días de campo, prestando siempre una pizca de alegría a mis días de trabajo, animándome. Estoy muy orgullosa de todas las puertas que se han abierto gracias a tu forma de ser, irrepetible y admirable.

Sólo una persona ha vivido el verdadero día a día. Sencillamente, gracias Javi, por haber sido la mano a la que agarrarme cuando tenía tanto miedo, y por hacerme sentir tan feliz y tan afortunada.

Quiero dar las gracias a mis directores, Josep Daniel Asís, Severiano F. Gayubo y José Tormos, por su amistad y confianza en este proyecto, por las palabras de ánimo y buenos consejos, por los buenos momentos vividos y los que deseo para el futuro. Gracias por vuestra disposición, en todo momento, para facilitarme el camino, y por estar ahí cuando más lo he necesitado.

Gracias a mis compañeros de departamento, los que fueron y los que son, por su amistad y apoyo a pesar, en muchos casos, de la distancia. Gracias, especialmente, Marina, por tu gran ayuda, con las estaquillas y el montaje, cuando todo se acumulaba y dos manos no eran suficientes.

A mis amigas y amigos de Cenicero, porque aunque estamos mucho tiempo separados, no hay un sólo día en el que no me sienta arropada por vuestro apoyo y amistad.

A mis amigos de Salamanca, especialmente a Antonio, Ana Carla, Chago y David, por vuestra amistad incondicional, por los buenos momentos pasados y los buenos que nos esperan. A Xaro y Jordi, por sus palabras de ánimo y su cariño; por hacerme sentir como en familia. Gracias.

A Publio y Nani, y a todos los Carbonero, por su cariño y apoyo. Muchas gracias a Miguel A. Carbonero por su interés y las palabras de ánimo a diario, y por su estupendo trabajo con el diseño de la portada.

Gracias a José Ignacio, por la ayuda a la hora de buscar las parcelas, por proporcionarme contactos, acompañarnos en la colocación de las trampas y por su posterior interés en el desarrollo del proyecto. Asimismo, agradecer a los propietarios de las parcelas, por su ayuda, simpatía e interés.

Agradecer a las personas que han llevado a cabo las identificaciones, dentro y fuera de España, por su trabajo imprescindible en un proyecto como este. Muchas gracias Félix.

Gracias al Prof. Teja Tschardt (Universidad de Göttingen) y al Prof. Ingolf Steffan-Dewenter (Universidad de Würzburg) por darme la oportunidad de compartir y discutir mis resultados con sus grupos de investigación. Gracias a la Dra. Andrea Holzschuh por sus estimables consejos y aportaciones y por su amistad.

A la memoria del profesor Javier Fernández Díez. Gracias por enseñarme que en la amistad no hay límites de edad, por haber sido para mí, un buen profesor y mejor compañero.

Finalmente, dedicar esta tesis a la memoria de los que quise y me quisieron, y ya no están entre nosotros. Hombres y mujeres de campo, que influyeron en mi actitud hacia la tierra, por sus enseñanzas y cariño.

Laura

ÍNDICE:

CAPÍTULO INTRODUCTORIO

1. Introducción.....	1
2. Metodología general.....	7
2.1. Área de estudio.....	7
2.1.1. Evolución del paisaje agrícola de la provincia de la Rioja.....	7
2.1.2. Localidades de estudio.....	11
2.1.3. Cultivos seleccionados.....	12
2.1.4. Grado de intensificación agrícola.....	12
2.1.5. Lugares de estudio y combinaciones. Selección de réplicas...	13
2.2. Grupo de estudio.....	17
2.3. Métodos de muestreo.....	17
2.3.1. Nidos – trampa estandarizados.....	17
2.3.2. Manguero por transectos.....	18
2.3.3. Manguero por barrido.....	19
2.4. Procesado en el laboratorio.....	20
2.5. Análisis de variables paisajísticas y locales.....	22
2.5.1. Análisis del paisaje.....	22
2.5.2. Análisis de variables locales.....	24
2.5.3. Análisis del aislamiento de la parcela.....	25
2.6. Análisis estadístico de los datos.....	26
3. Bibliografía.....	26
OBJETIVOS.....	33

CAPITULO 1

Polinizadores y depredadores: distintos grupos funcionales aprovechan la matriz de paisaje agrícola mediterráneo de forma diferente.

Resumen.....	35
Introducción.....	37
Métodos.....	41
Resultados.....	49
Discusión.....	54
Conclusión.....	61
Bibliografía.....	62

CAPITULO 2

Policultivos vs. monocultivos: los recursos adicionales favorecen la ocupación de los nidos y la descendencia de comunidades de polinizadores.

Resumen.....	69
Introducción.....	71
Métodos.....	76
Resultados.....	83
Discusión.....	87
Conclusión.....	93
Bibliografía.....	95

CAPITULO 3.

La abundancia de hospedadores y la estructura del paisaje determinan la persistencia de enemigos naturales de comunidades de nidos – trampa, en agroecosistemas intensificados mediterráneos.

Resumen.....	103
Introducción.....	105
Métodos.....	108
Resultados.....	117
Discusión.....	121
Conclusión.....	127
Bibliografía.....	128

CAPITULO 4.

¿Qué factores locales de la parcela de cultivo modelan las comunidades de abejas, avispa y sus enemigos naturales?

Resumen.....	137
Introducción.....	139
Métodos.....	143
Resultados.....	152
Discusión.....	157
Conclusión.....	164
Bibliografía.....	166

CAPITULO 5.

Aislamiento espacial de la parcela de cultivo: la distancia al hábitat natural o seminatural más próximo determina la riqueza de especies de comunidades de abejas, avispa y enemigos naturales.

Resumen.....	177
Introducción.....	180

Métodos.....	184
Resultados.....	194
Discusión.....	198
Conclusión.....	206
Bibliografía.....	207

CAPITULO 6.

Análisis del papel de setos y bandas herbáceas, en matrices agrícolas de viñedo, para la persistencia de comunidades de insectos polinizadores y depredadores.

Resumen.....	219
Introducción.....	222
Métodos.....	225
Resultados.....	232
Discusión.....	237
Conclusión.....	242
Bibliografía.....	243

CONCLUSIONES.....	249
-------------------	-----

ANEXOS.....	255
-------------	-----

Capítulo introductorio

1. Introducción

Europa posee una importante diversidad de paisajes agrícolas que difieren de manera notable en el tipo de utilización del suelo, el tamaño y estructura de los cultivos y la abundancia y modelo de los elementos seminaturales (Billeter *et al.* 2008). Aunque muchos de estos agroecosistemas eran en principio ricos en biodiversidad (Edwards *et al.* 1999), en las últimas décadas muchas especies que habían sido comunes se han vuelto escasas o incluso han desaparecido, haciendo que la riqueza de especies muestre un importante declive (Robinson & Sutherland, 2002).

Existen muchas evidencias que sugieren que la disminución en la biodiversidad de estas zonas, está relacionada con los cambios en las prácticas agrícolas, afectando, en numerosos aspectos diferentes, a los hábitats cultivados. Los incentivos económicos y las iniciativas tecnológicas para incrementar la productividad han desembocado en una rápida intensificación agraria. Como consecuencia, se está produciendo una pérdida de heterogeneidad ecológica a múltiples escalas espaciales y temporales (Benton *et al.* 2003), sustituida por una homogeneidad en la estructura de los hábitats.

Desde la perspectiva de una conservación clásica, esta matriz antropogénica ha sido tratada normalmente como una superficie estéril, un área considerada biológicamente uniforme, inhabitable y por lo tanto ecológicamente irrelevante (Jules & Shahani, 2003; Ricketts, 2001). Sin

embargo, una gran proporción de la biodiversidad europea se mantiene en los paisajes agrícolas (Benton *et al.* 2003; Dauber *et al.* 2003; Fahrig & Josen, 1998; Krebs *et al.* 1999), convirtiendo a éstos en un foco de conservación a tener en cuenta, tanto a pequeña como a gran escala (Browne *et al.*, 2000; Chamberlain *et al.* 1999; Weibull *et al.* 2000).

La estructura paisajística es particularmente importante cuando las especies, aunque prefieran principalmente un tipo de hábitat, son capaces de utilizar diferentes recursos del paisaje (Lin & Batzli, 2004; Norton *et al.* 2000; Ricketts, 2001); además, las características de este paisaje pueden contribuir de manera distinta a la supervivencia poblacional y a la riqueza de especies (Debinsky & Holt, 2000; Norton *et al.* 2000; Zschokke *et al.* 2000). El requerimiento del uso de recursos separados espacialmente está relacionado con el concepto de complementación paisajística, el cual ocurre cuando la estructura del paisaje permite el acceso entre los múltiples recursos requeridos (Dunning *et al.* 1992).

El estudio de los organismos móviles y los servicios que proporcionan al ecosistema demanda el uso tanto de una escala local, como de una perspectiva paisajística, que reflejarían la distribución espacial de recursos y los movimientos de forrajeo y dispersión de los organismos en sí mismos, considerando los factores o características espaciales así como los del área cultivada (Kareiva, 1990; Ricketts, 2001; Ronald & Taylor 1997; Thies *et al.* 2003; Thies Turner & Gardner, 1991). Diversos estudios (Menalled *et al.* 1999; Thies & Tscharntke, 1999) indican que algunos procesos concretos tienen lugar a escalas espaciales particulares y que, esta escala espacial a la que los organismos interactúan, puede depender tanto del tipo de paisaje como de los

atributos de las especies. Únicamente un análisis multiescalar puede detectar la importancia del contexto paisajístico para comunidades de polinizadores (Steffan-Dewenter *et al.* 2002), así como para establecer una base para la mejora del manejo y gestión de los paisajes agrícolas (Tschardt *et al.* 2005).

Desde una perspectiva paisajística, diversos trabajos, llevados a cabo fundamentalmente en las dos últimas décadas, han destacado la influencia que poseen diferentes variables en el mantenimiento de la diversidad: heterogeneidad del hábitat, complejidad, fragmentación, grado de manejo de los agroecosistemas... La ecología del paisaje proporciona una amplia variedad de parámetros para cuantificar su estructura (e.g. Turner & Gardner, 1991). Los cambios en la estructura del paisaje pueden ser caracterizados por la proporción de hábitats disponibles (Andrén, 1994), la diversidad de hábitats y el tamaño y características espaciales de los hábitats en un paisaje (Gustafson, 1998).

A pesar de la diversidad estructural, dos parámetros generales del paisaje se distinguen como los contribuyentes más significativos para explicar la riqueza de especies a lo largo de diferentes grupos taxonómicos. El más importante de ellos es la porción de hábitats seminaturales circundantes, seguido de la diversidad de hábitats presentes en la matriz (Billeter *et al.* 2008). A nivel local, aunque las especies se ven afectadas de forma diferente por la fragmentación del hábitat, tanto la estructura de la comunidad, como las interacciones interespecíficas, y las funciones ecológicas, pueden cambiar (Dirham *et al.* 1996; Ewers & Didham, 2006; Holt *et al.* 1999), siendo muy significativo el contexto del fragmento dentro de la estructura espacial del mosaico paisajístico (Chacoff & Aizen, 2006; Westphal *et al.* 2003). Las

características abióticas de estos parches de hábitat (debido a las diferencias geológicas e hidrográficas) y las zonas adyacentes (denominadas zonas de emigración e inmigración) difieren en una escala geográfica (Tscharntke *et al.* 2002). Las series de fragmentos, de pequeño y mediano tamaño, incluyen una heterogeneidad de hábitats y de microclimas más amplia que las áreas de gran tamaño. Los grupos de especies encontradas en estas zonas difieren, ya que la calidad del hábitat y la estructura de la comunidad varían con la localización o geografía del fragmento (Quinn & Harrison, 1988; Tscharntke *et al.* 2002).

Los ecosistemas agrícolas se relacionan con su entorno, más que otros tipos de hábitats, ya que parte de la cobertura vegetal es clarificada o eliminada a través de las prácticas agrícolas, por lo que gran parte de su biodiversidad depende de la recolonización desde los hábitats perennes circundantes (Roschewitz *et al.* 2005; Tscharntke & Kruess 1999). Cuando los parches de hábitat adecuados empiezan a reducirse en tamaño, y a separarse entre sí, los rangos de extinción local no pueden ser compensados por la recolonización si la movilidad de las especies involucradas es baja (Fahrig 2003; Thomas, 2000). Se asume, por tanto, que la presencia dispersa de los hábitats seminaturales, dentro de un área agrícola intensiva, mejora la heterogeneidad del ecosistema agrícola en general, lo cual implica una alta biodiversidad y la mejora de las propiedades estéticas del mismo (Stein *et al.* 1999).

Desde una perspectiva multiescalar, la matriz circundante puede influir significativamente en la conectividad estructural de los parches de hábitat y posibilitar el incremento, o declive, de la densidad de población a nivel local y el riesgo de extinción (Gonzales *et al.* 1998; Ricketts, 2001). Los corredores biológicos, formados a menudo por zonas no cultivadas o residuales de un

hábitat seminatural, permiten la conexión de diferentes fragmentos de hábitat, facilitando el acceso a múltiples recursos por parte de los organismos, dentro de la matriz paisajística (Boren *et al.* 1999; Hanski *et al.* 1998; Norderhaug *et al.* 2000). Los hábitats naturales remanentes, rodeados por cultivos agrícolas, pastos o desarrollo urbano, mantienen un grado de conectividad terrestre a través de los hábitats circundantes modificados (Chacoff & Aizen, 2006). Así, la ordenación espacial del paisaje es también una variable a tener en cuenta, ya que refleja la mayor o menor accesibilidad a los recursos adicionales de la matriz por parte de los organismos persistentes en un hábitat local.

Adicionalmente, también debe considerarse la interacción entre heterogeneidad espacial y temporal. Así como la agricultura moderna induce a la uniformidad espacial, conlleva igualmente una uniformidad temporal, debido principalmente a que la estación durante la cual la tierra es productiva ha sido ampliada y los períodos no productivos, reducidos. No obstante, la, frecuentemente, elevada productividad de las áreas cultivadas, comparada con la de los sistemas naturales, puede proporcionar más recursos (como plantas, flores y frutos). Así, el valor del hábitat de los agroecosistemas se ve con frecuencia determinado por la amplitud de los recursos alimenticios, resultantes de su elevada productividad (y no sólo por los altos niveles de perturbación) (Tscharntke *et al.* 2005). La diversidad de cultivos se ha revelado como una importante variable, asociada positivamente con la riqueza de artrópodos (Tscharntke *et al.* 2005). Por tanto, el mantenimiento de la variabilidad espacial en paisajes agrícolas, actuaría como un amortiguador de variación temporal de recursos, proporcionando hábitats replegados que podrían no ser explotados

en situaciones que son más favorables (Benton *et al.* 2003; Payne & Wilson, 1999).

Las reducciones en la diversidad y abundancia de insectos visitantes de flores han recibido mucha atención en años recientes (Buchmann & Nabhan, 1996), principalmente debido a que la polinización representa un servicio crítico para ecosistemas tanto naturales como agrícolas (Costanza *et al.* 1997). El éxito en la polinización para muchas plantas depende de la disponibilidad de abejas, que desempeñan un papel esencial como polinizadores. Una polinización efectiva incrementa la producción de muchos cultivos (Corbet, 1987; Williams, 1996) y contribuye a la conservación de numerosas especies de plantas en peligro de extinción (Kwak *et al.* 1996). Por otro lado, las avispas pueden ser consideradas como insectos beneficiosos, al constituir depredadores efectivos de otros insectos (Harris, 1994). La existencia de estos grupos depende de la proporción de hábitats adecuados en un sector local del paisaje y también de la diversidad de tipos de hábitat a una escala espacial más amplia (Tscharntke *et al.* 1998).

Tanto en plantas, como en vertebrados, se han llevado a cabo estudios sobre la relación entre complejidad de paisaje y riqueza de especies y densidad de individuos (Atauri & De Lucio, 2001; Metzger, 2000), aunque las comunidades de insectos y sus interacciones tróficas han sido poco analizadas (Cane, 2001; Holt *et al.* 1999; Steffan-Dewenter & Tscharntke, 2000). En zonas agrícolas, los efectos de la complejidad paisajística sobre las comunidades de insectos es prácticamente desconocida (Kareiva & Wennergren, 1995; Steffan-Dewenter & Tscharntke, 2002), así como la contribución que el paisaje

circundante tiene sobre la reproducción y vida de estos organismos (Gustafson & Gardner, 1996; Tschardtke *et al.* 1998).

Por todo ello, los estudios cuyo objetivo sea esclarecer estos aspectos son esenciales para valorar la pérdida de diversidad biológica debido a la disminución de la calidad del medio y de los ecosistemas, así como del estado de los servicios ecológicos derivados, tales como la polinización o el control biológico. Un conocimiento más exhaustivo, a diferentes escalas espaciales, de la influencia que el paisaje agrícola ejerce sobre las comunidades y sus servicios -a través de la calidad del hábitat y sus estructuras- es de gran importancia para la contribución en la toma de decisiones, por parte de los agentes responsables de la gestión del territorio, sobre políticas relacionadas con el aprovechamiento del suelo y el desarrollo de esquemas agroambientales.

2. Metodología general

2.1. Área de estudio

2.1.1. Evolución del paisaje agrícola de la provincia de La Rioja

El dinamismo y los cambios que se reflejan en la composición estructural y morfológica del paisaje están fuertemente condicionados por la actividad antrópica, especialmente en aquellos más humanizados. La sociedad es, en muchas ocasiones, la variable ecológica dominante en la determinación de la configuración del paisaje y, en consecuencia, de las implicaciones funcionales que se generan, tanto en un momento dado como en su evolución a lo largo del tiempo (Vila *et al.* 2006). La formación, madurez, abandono y desaparición de los paisajes agrícolas ha sido frecuente

a lo largo de la historia debido a las cambiantes necesidades sociales (Burel & Baudry 2001).

La provincia de La Rioja (Norte de España) combina una serie de factores históricos y rasgos geográficos, conformando un espacio de unos 5.000 km², en los que se presentan diferentes tipos de cultivos mediterráneos con distintos grados de intensificación agrícola. Esta provincia limita por el Norte con el río Ebro y las Comunidades de Navarra y País Vasco; al este con la Comunidad de Aragón, al oeste con la Comunidad de Castilla y León y al sur con los macizos ibéricos riojano-sorianos. Como característica más notable, presenta una gran diferencia de altitud entre las cumbres de los macizos ibéricos y el curso del río Ebro, en un corto tramo de 50 km de distancia.

La evolución del paisaje de La Rioja, se ha visto condicionada desde el punto de vista físico, por una dinámica general establecida entre la cubeta del Ebro y la sierra, y por la diferente extensión alcanzada por el somontano (las tierras situadas aproximadamente entre 600 y 800 m de altitud). La ordenación de su territorio queda determinada por el río Ebro (sentido oeste-este), y sus afluentes por la derecha (sentido sur-norte) así como por la secuencia de altitudes de la región y la extensión del somontano.

Los rasgos de la provincia han propiciado ciertos comportamientos históricos que han modelado el paisaje agrícola riojano hasta la actualidad. Las sociedades prerromanas (berones y vascones) y romanas, la ocupación musulmana y el posterior dominio cristiano (feudal navarro y castellano) actuaron a favor de una determinada opción de modificación del medio natural, dando lugar a un paisaje específico formado por núcleos de población

instalados a orillas de los ríos, con voluntad de ordenar los recursos hídricos y, prestando una especial atención a la horticultura. El crecimiento de la población obligó a llevar a cabo procesos de roturación de los bosques, prácticamente continuos desde el siglo X al XV. El espacio roturado, fue transformado en campos de cultivo (proceso de agrarización) de cereal y viñedo, con una ordenación más estricta de los aprovechamientos, dirigida y exigida por la intervención de los poderes señoriales en las aldeas, que se atribuyeron la disposición de montes, bosques y aguas.

A partir del siglo XV, la construcción del paisaje riojano se basó en una ordenación más orgánica y homogénea de los terrazgos, una mayor regulación de las aguas, la ampliación de huertas en tierras aluviales y una progresiva sustitución del cereal por el viñedo, provocada por una incipiente recuperación económica y demográfica. El incremento de las extensiones cultivadas y la progresiva inclusión de métodos mecanizados, fue síntoma de una economía más comercializada, que se alejaba de la economía de subsistencia propia del campesinado de la región. Hasta el siglo XX, una serie de acontecimientos políticos, condicionaron la propiedad y productividad de las tierras de cultivo. La libre propiedad y la libertad de cercamiento de tierras; la desamortización de los bienes eclesiásticos (que permitió la adquisición de tierras por parte de diferentes propietarios) y la estructuración de las tierras en minifundios, condicionaron tanto la forma como la distribución de las tierras agrícolas en el paisaje riojano. Posteriormente, y hasta nuestros días, la creciente demanda de productos, la revolución industrial y la introducción de nuevas tecnologías (tanto físicas como químicas) han derivado en nuevas políticas agrarias más productivas. Los agricultores han acabado

dependiendo más del flujo de nutrientes (fertilizantes), defensa contra plagas y enfermedades (fitosanitarios) y combustibles (gasóleo o electricidad), que de la calidad ambiental de sus parcelas y del entorno que las rodea. De una situación con una producción altamente autónoma, se ha pasado a una situación dependiente de los mercados, y no de la productividad natural del agroecosistema (reproducción dependiente, según Dowe van der Plöeg 1993), razón por la que las grandes explotaciones contribuyen hoy al deterioro del medio ambiente agrario.

En la actualidad, la imagen generalizada del paisaje agrícola de La Rioja está conformada por suaves lomas en las que se asientan viñedos (cereal en la zona de somontano) y por los amplios lechos mayores de los ríos, en los que se desarrollan las huertas. Todo esto, conforma una matriz paisajística salpicada de pequeños fragmentos, remanentes de lo que fue su cubierta original, transformada por el hombre durante siglos.

Bibliografía empleada para la elaboración del apartado 2.1.1

- Burel, F. & Baudry, J. 2001: *Ecología del paisaje. Conceptos, métodos y aplicaciones*. Ed. Mundi-Prensa, Madrid.
- Dowe van der Plöeg, J. 1993: El proceso de trabajo agrícola y la mercantilización. En *Ecología, Campesinado e Historia*. (González de Molina, M. y Sevilla Guzmán, E. ed). Eds. La Piqueta, Madrid p.p.153-197.
- Fernández de la Pradilla Mayoral, M.C. 1992: El viñedo en La Rioja durante el siglo XI. *Berceo* **122**, 61-77.
- García de Cortázar, J.A. 2007: Medio natural y evolución del paisaje en La Rioja en la Edad Media. *BROCAR* **31**, 9-34.
- López Arroyo, J. M. 1987: Aproximación a la Historia del regadío riojano. *Berceo* **nM 12-113**, 101-123.
- Pinilla Navarro, V. 2004: Sobre la agricultura y el crecimiento económico en España (1800-1935). *Historia Agraria* **34**, 137-162.
- Soto Fernández, D., Herrera González de Molina, A., González de Molina, M. & Ortega Santos, A. 2007: La protesta campesina como protesta ambiental, siglos XVIII-XX. *Historia Agraria* **42**, 277-301.
- Vila Subirós, J., Varga Linde, D., Llausàs Pascual, A. & Ribas Palom, A. 2006: Conceptos y métodos fundamentales en ecología del paisaje (landscape ecology). Una interpretación desde la geografía. *Documents d'Anàlisi Geogràfica* **48**, 151-166.
-

2.1.2. Localidades de estudio

Los estudios desarrollados en el presente trabajo se llevaron a cabo en paisajes agrícolas de la provincia de La Rioja (Norte de España) durante los años 2007, 2008 y 2009. Para los estudios planteados en los capítulos 1, 2 y 3 (período 2007), se seleccionaron parcelas procedentes de dos regiones. La primera abarca las áreas ribereñas del río Ebro, caracterizada por presentar cultivos de viñedo y de huerta, con una altitud media de 450 m. La segunda región se sitúa paralela a la primera, con una altitud media de 634 m, dominada por cultivos de cereal. Otras parcelas localizadas en estas mismas regiones fueron empleadas para los estudios presentados en los capítulos 4 y 5 (período 2008).



Figura 1.- Paisaje agrícola dominado por cultivos de viñedo, característico de los alrededores de la localidad de Cenicero (La Rioja).

La investigación planteada en el capítulo 6 (período 2009), se llevó a cabo en los alrededores de la localidad de Cenicero (42° 28' N, 2° 38' W). Esta zona está caracterizada por la presencia mayoritaria de áreas de cultivo manejadas intensivamente, con un dominio principal del cultivo de viñedo y una distribución parcheada de fragmentos de hábitats naturales y seminaturales entre los cultivos (Fig. 1).

2.1.3. Cultivos seleccionados

Se seleccionaron tres tipos de cultivo mediterráneo: viñedo, cereal y huerta. El cultivo de viñedo es un monocultivo de tipo perenne, muy abundante en la región de estudio. El monocultivo de cereal es de tipo anual, seleccionándose parcelas donde se cultivaban trigo y cebada. Por último, las huertas son policultivos, caracterizados por presentar una alta variedad de cultivos diferentes (patatas, pimientos, habas, judías, alcachofas,...) en espacio y tiempo.

2.1.4. Grado de intensificación agrícola

Con el fin de seleccionar paisajes agrícolas con dos grados de intensificación, se atendió a tres variables numéricas que caracterizan la intensidad del uso del suelo agrícola: (1) el índice de fragmentación PAR (*Perimeter/Area Ratio*), que se calcula como el cociente entre el sumatorio de los perímetros y el sumatorio de las áreas de todas las parcelas incluidas en el área de estudio; es un reflejo de la forma estructural dominante de las parcelas (valores más altos corresponden a formas más lineales) (Salas *et al.*, 2003); (2) el número total de parcelas, y (3) el tamaño medio de las parcelas. Las zonas con una alta intensificación del uso del suelo presentaban valores más bajos de

PAR y un menor número de parcelas, de tamaños medios mayores que las de las parcelas pertenecientes a zonas agrícolas menos intensificadas.

2.1.5. Lugares de estudio y combinaciones. Selección de réplicas

Para el desarrollo de los capítulos 1, 2 y 3 (Período 2007) y los capítulos 4 y 5 (Período 2008), se seleccionaron 18 parcelas, con tres tipos de cultivos (viñedo, cereal y huerta) y dos grados de intensificación agrícola (baja intensificación vs. alta intensificación) (Fig. 2). Para cada combinación de tipo de cultivo/intensificación agrícola se realizaron 3 réplicas, empleándose un total de 18 lugares de estudio.

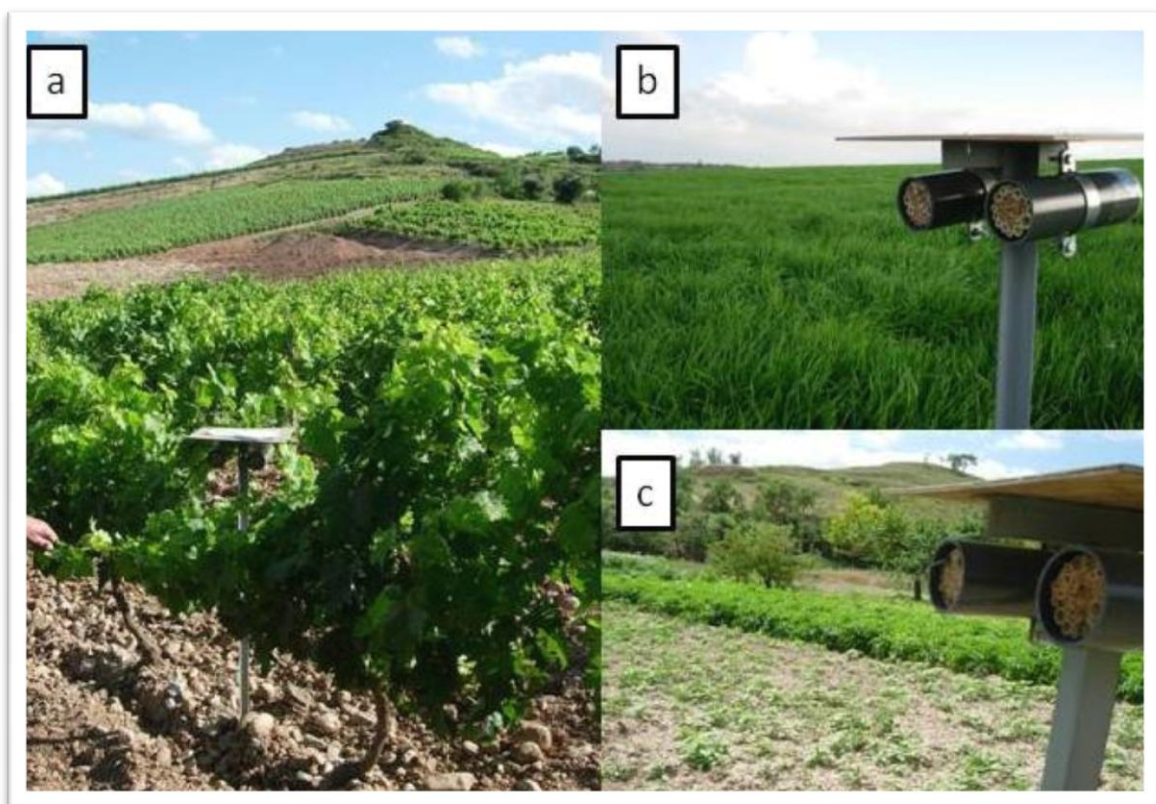


Figura 2.- Nidos-trampa emplazados en los tres tipos de cultivo de estudio: (A) viñedo, (B) cereal y (C) huerta.

Tanto el tamaño de la parcela, para cada combinación, como el manejo agrícola realizado en las mismas, se intentó mantener constante, con el fin de

estandarizar los posibles efectos locales del hábitat y facilitar el estudio de los efectos del contexto paisajístico (Steffan-Dewenter, 2002).

En cada una de las parcelas seleccionadas para cada año de estudio, se colocaron dos nidos-trampa estandarizados: uno en el centro del cultivo y otro en uno de los bordes circundantes (Fig. 3).



Figura 3.- Nido-trampa establecido en el borde de un cultivo de viñedo.

Los datos de las estaquillas procedentes de los dos tubos presentes en cada trampa se analizaron conjuntamente, ya que su posición (izquierda-derecha) no se considera ecológicamente relevante. Asimismo, se realizaron análisis preliminares para comprobar la influencia de la posición de la trampa (borde o centro) en las parcelas de estudio para cada año, no detectándose un efecto significativo de la posición sobre las variables dependientes analizadas,

por lo que los datos procedentes de las dos trampas situadas en cada parcela se analizaron conjuntamente los dos años de estudio.

Para el estudio planteado en el capítulo 6, se seleccionaron 6 localidades de estudio separadas por al menos 1 km, con un tamaño de entre 0,8 y 2 km² y distribuidas en un área total de 6 por 6 km. En cada localidad de estudio se establecieron 6 nidos-trampa, separados por al menos 500 m, y cada trampa se consideró como una réplica independiente. Con el fin de analizar el efecto de distintos tipos de estructuras presentes en la matriz agrícola de viñedo, los nidos-trampa se emplazaron en: (1) el borde del hábitat natural; (2) setos; y (3) bandas (Fig. 4).



Figura 4.- Nido-trampa localizado en una de las bandas de la matriz agrícola de viñedo seleccionadas para el estudio.

Los hábitats naturales presentes en la zona de estudio son bosques de *Quercus ilex* L. o estados sucesionales de los mismos, con un tamaño medio de $24 \pm 22,55$ ha; las trampas se colocaron en los bordes, entre el hábitat natural y parcelas de viñedo. Los setos, con vegetación similar al hábitat natural, eran de al menos 150 m de largo ($251,33 \pm 66,4$ m), con una anchura media de $26,8 \pm 12,5$ m y no se encontraban formando parte de una red dentro del paisaje; los nidos-trampa se establecieron en el centro longitudinal del mismo, en la zona existente entre el seto y la parcela de viñedo. Por su parte, las bandas consistían en zanjas estrechas con vegetación de porte herbáceo; su anchura media fue de $5,05 \pm 1,58$ m y tampoco se encontraban formando parte de una red de bandas dentro del paisaje, emplazándose las trampas en el centro de las mismas.

Para analizar el efecto de la presencia de corredores entre el hábitat natural y los nidos-trampa sobre la ocupación, comparamos 2 tipos de setos (conectado y parcialmente aislado) y 3 tipos de bandas (conectada, parcialmente aislada y aislada) en cada localidad de estudio. El seto conectado finaliza en el hábitat natural y el seto parcialmente conectado se dispone paralelo a este hábitat, a una distancia de 300 m. De igual forma, la banda conectada finaliza en el hábitat natural, la banda parcialmente aislada se dispone paralela al mismo, a una distancia de 300 m, y la banda aislada se localiza a más de 600 m desde el hábitat natural. En estos paisajes no se encuentran setos aislados (a más de 600 metros del hábitat natural), razón por la que no se seleccionó este tipo en el presente estudio. Las distancias se seleccionaron de acuerdo con lo observado por otros autores en relación a las distancias máximas de forrajeo para abejas (Gathmann & Tscharrntke 2002) y

atendiendo a los valores hallados para la riqueza de abejas y avispas de nidos-trampa, mayores entre 0 y 300 m de distancia a hábitats naturales (Klein *et al.* 2006).

2.2. Grupo de estudio

El estudio se llevó a cabo sobre comunidades de abejas y avispas nidificantes en cavidades aéreas, las cuales constituyen cerca del 5% de todas las especies de avispas y abejas (Krombein, 1967). Juegan un papel vital en los ecosistemas y pueden ser consideradas un reflejo del cambio ecológico a través de su riqueza de especies y parámetros relacionados, y adicionalmente, a través de sus funciones ecológicas o interacciones: polinización, depredación y mortalidad debida a sus enemigos naturales. Las comunidades de abejas y avispas nidificantes en nidos-trampa son conocidas por contener especies con diferentes demandas de hábitat y diversos estudios han mostrado la potencial aplicación ecológica del empleo de estos grupos (Tscharntke *et al.* 1998).

2.3. Métodos de muestreo

2.3.1. Nidos-trampa estandarizados

Durante los tres años de estudio, empleamos nidos-trampa estandarizados, cuya eficacia ya ha sido comprobada por otros grupos de investigación (Tscharntke *et al.* 1998; Steffan-Dewenter, 2002 Tylianakis *et al.* 2005). Cada trampa constaba de un poste metálico de 1,5 m de longitud con dos tubos de PVC de 63 mm de diámetro, colocados uno a cada lado, y un tejado de madera en la parte superior. Cada tubo contenía 50 estaquillas de

Phragmites australis (Cav.) Trin ex Steud y *Arundo donax* L. de 17 cm de



Figura 5.- Modelo de nido-trampa empleado en el estudio y detalle de uno de los tubos conteniendo estaquillas

longitud y 2-10 mm de diámetro, incluyéndose en todos los tubos el mismo número de unidades por diámetro. 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 (Fig. 5). Los nidos-trampa permanecieron en el campo desde mediados de abril hasta mediados de septiembre de cada uno de los tres años de estudio.

2.3.2. Mangueo por transectos

Para las investigaciones presentadas en los capítulos 4 y 5, con el fin de obtener un reflejo de las comunidades de abejas y avispas presentes en las parcelas de estudio, se llevaron a cabo muestreos con manga entomológica, en tres réplicas anuales, distribuidas entre finales de primavera y finales de verano

(aproximadamente cada 30 días). El manguero para la captura de especies de abejas y avispas se desarrolló en transectos lineales, de 15 minutos de duración, con la participación de dos colectores, empleando el borde no cultivado adyacente a cada una de las 18 parcelas de estudio (Fig. 6).



Figura 6.- Imagen de uno de los hábitats margen adyacente a una parcela de huerta, donde se realizaron las inspecciones para el cálculo de variables locales.

2.3.3. Manguero por barrido

Para estimar las comunidades de parasitoides presentes (Capítulos 4 y 5) se llevaron a cabo muestreos mediante manga entomológica de barrido, con la misma frecuencia que los empleados para abejas y avispas y para cada una de las 18 parcelas. En cada réplica se seleccionaron cinco puntos al azar en el



Figura 7.- Recolección de ejemplares de parasitoides mediante aspirador de campo, tras el muestreo con manga de barrido

borde, llevándose a cabo, siempre por el mismo colector, 10 barridos consecutivos. Tras el barrido, los ejemplares capturados en la manga se recogían con un aspirador de campo (Fig.7).

2.4. Procesado en el laboratorio

Tras su recogida, los tubos se llevaron al laboratorio, donde se extrajeron los grupos de estaquillas y se introdujeron en una cámara frigorífica a 4-6° C hasta su posterior procesado. Se abrió cada estaquilla, extrayéndose las celdas de cría de abejas y avispas, que se depositaron en viales (Fig 8).

Durante la apertura, se registró 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. Con el fin de calcular la eficacia de las especies de enemigos naturales se comprobó la viabilidad de las celdas de los mismos, registrando su mortalidad natural en el momento de la apertura de las estaquillas. 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 emergencia de los adultos tras la diapausa-quiescencia invernal.

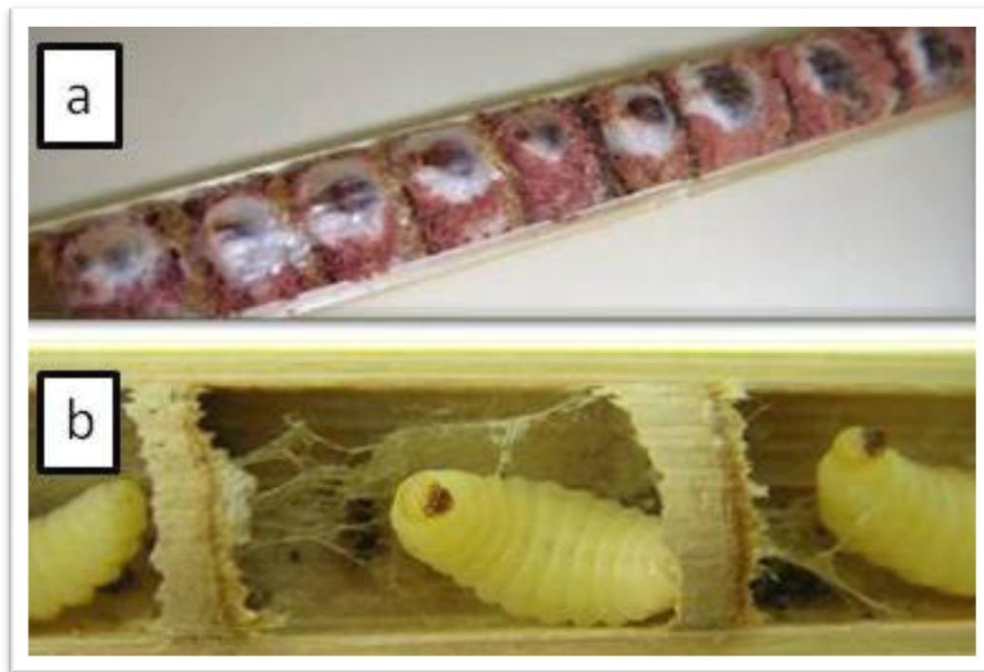


Figura 8.- Aspecto de las celdas de cría de (A) abejas y (B) avispas euménidos en el momento de la apertura de las estaquillas.

Posteriormente, los individuos, tanto especies hospedadoras como parasitoides, se identificaron hasta nivel especie. Tras la emergencia e identificación de los adultos, se registró y calculó la riqueza específica, la diversidad (Índice de Simpson, $1-\lambda' = 1 - \sum(N_i^*(N_i-1))/(N*N-1)$), el porcentaje de mortalidad natural (medido 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) y el porcentaje de parasitoidismo (medido 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, esta última separada en avispas Spheciformes y eumeninos.

Asimismo, para la comunidad de enemigos naturales se calculó la riqueza de especies y la diversidad. Adicionalmente, se calculó su eficacia biológica (medida como el porcentaje de celdas parasitadas que alcanzaron el estado adulto, i.e. % de celdas que no sufrieron mortalidad natural) para el estudio planteado en el capítulo 3.

Los ejemplares recolectados mediante manga entomológica, en cada uno de los muestreos mensuales, se prepararon y etiquetaron para su posterior identificación, hasta nivel género para las abejas (separándose por morfoespecies) y hasta nivel especie para la mayoría de avispas y parasitoides. Los datos registrados, para cada localidad, se agruparon con los procedentes de nidos-trampa para el cálculo de la riqueza y diversidad de la comunidad general de abejas, la comunidad general de avispas y la comunidad general de parasitoides de cada parcela de estudio.

Para los estudios presentados en los capítulos 4 y 5, las especies de la comunidad de abejas se separaron en especies oligoléticas (abejas que colectan polen de un número limitado de especies de plantas) y especies poliléticas (abejas no especializadas en cuanto a la recolección de polen, empleando el de muchas plantas de diversos grupos).

2.5. Análisis de variables paisajísticas y locales

2.5.1. Análisis del paisaje

Con el fin de analizar la matriz paisajística, para los estudios planteados en los capítulos 1, 2 y 3, se emplearon fotografías aéreas (Gobierno de La Rioja) correspondientes a cada una de las zonas de estudio. Alrededor de cada parcela seleccionada se estableció un sector de 1 km de radio, atendiendo a las distancias de forrajeo máximas registradas en otros estudios para los

grupos analizados (Gathmann & Tschardtke 2002; Steffan-Dewenter *et al.* 2002). Los sectores de paisaje de los diferentes lugares de estudio no se solaparon, variando la distancia entre las mismas entre 2,3 y 67,2 km. Para cada sector, el área total de cada tipo de hábitat se cuantificó por separado, empleando Sistemas de Información Geográfica, mediante el paquete informático ARCGIS 9.3 (ESRI) (Fig. 9). Los tipos de hábitat se clasificaron en: (a) bosques, (b) hábitats secuenciales (zonas próximas a bosques naturales, poco perturbadas y con vegetación en estado de sucesión), (c) vegetación de ribera (bosques galería, vegetación asociada a corrientes de agua), (d) masas de agua (ríos, lagos, grandes canales de riego), (e) setos y márgenes de cultivos, (f) caminos agrícolas (pistas de suelo desnudo con vegetación asociada a los márgenes), (g) parcelas de viñedo, (h) parcelas de cereal e (i) parcelas con cultivo de huerta.

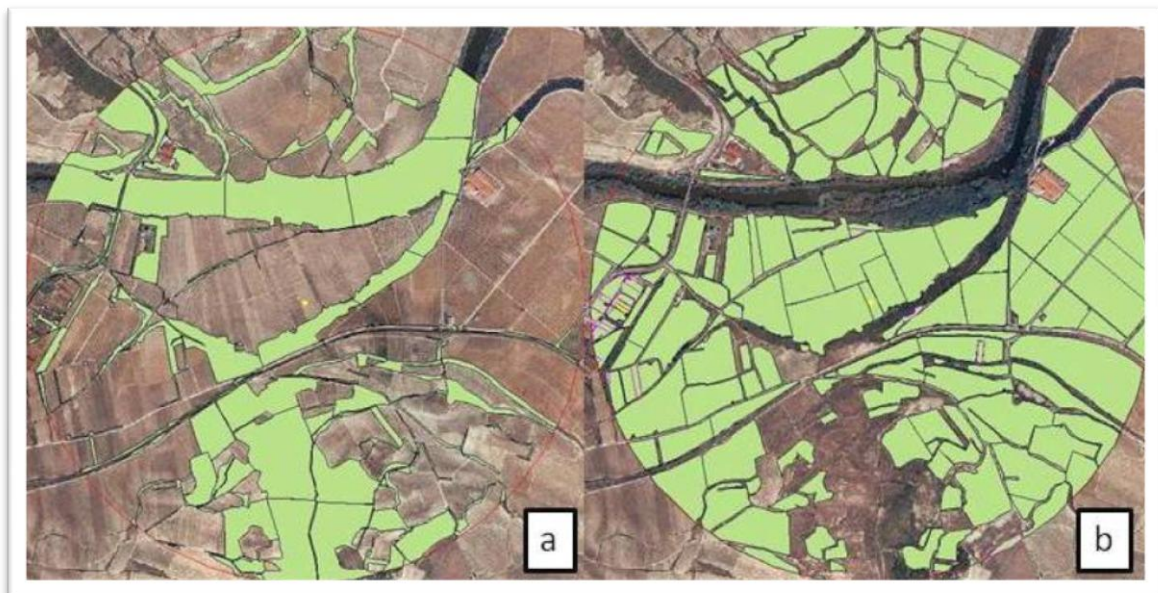


Figura 9.- Ejemplo de sector de paisaje (1 km de radio) en el cual aparecen resaltadas: (A) la superficie de hábitats seminaturales y (B) la superficie de campos de cultivo.

A partir de las coberturas de cada tipo de cultivo (viñedo, cereal y huerta) se calculó el porcentaje de cobertura de campos cultivados para cada sector de paisaje. Asimismo, se calculó el porcentaje de cobertura de hábitats seminaturales, incluyendo hábitats adecuados para estas comunidades por proporcionar lugares de nidificación y recursos alimenticios. Así, en el cálculo del porcentaje de cobertura de hábitats seminaturales en cada sector, se incluyeron las proporciones de bosques, hábitats secuenciales, vegetación de ribera, setos y márgenes de cultivos y caminos agrícolas.

A partir de las áreas (%) correspondientes a cada tipo de hábitat se calculó la diversidad de hábitats total, empleando para ello el índice Shannon-Wiener ($H' = -\sum p_i \times \log(p_i)$) (Krebs 1989), excluyendo para su cálculo las áreas cultivadas. Finalmente, se calculó el tamaño de cada parcela de estudio para su inclusión como posible variable en el análisis.

Con el fin de valorar, entre todas las variables de paisaje medidas, las que se encontraban correlacionadas y no podían incluirse simultáneamente en los modelos, se llevaron a cabo Análisis de Componentes Principales (PCA's) en el desarrollo de cada estudio.

2.5.2. Análisis de variables locales

Para el desarrollo del estudio expuesto en el capítulo 4, se midió la densidad de borde (m^2) colindante a cada una de los lugares de estudio, así como el tamaño de cada parcela, empleando fotografías aéreas y el paquete informático ARCGIS 9.3 (ESRI).

A partir de tres inspecciones anuales, distribuidas entre finales de primavera y finales de verano (aproximadamente cada 30 días), se cuantificaron diversas variables locales en el margen colindante a cada parcela

agrícola de estudio. Con ayuda de una cinta métrica, se estimó la superficie total de cobertura de plantas en flor (m^2), y, mediante inspección, se registró la riqueza de especies de plantas con flor durante cada una de las réplicas, agrupándose los datos obtenidos durante los tres muestreos. A partir de la densidad de borde de cada una de las parcelas de estudio, se cuantificó el porcentaje total de cobertura de plantas en flor (i.e. disponibilidad total de plantas en flor durante el período de estudio) y a partir de la riqueza de especies de cada muestreo, se calculó la riqueza total de plantas con flor (i.e. riqueza de especies total durante el período de estudio) para cada uno de los márgenes analizados.

2.5.3. Análisis del aislamiento de la parcela

En el capítulo 5, analizamos el aislamiento espacial de las parcelas agrícolas. Empleando fotografías aéreas correspondientes a cada una de las localidades de estudio, mediante el paquete informático ARCGIS 9.3 (ESRI), localizamos en el paisaje circundante a cada parcela, el hábitat seminatural y el hábitat natural más próximo, registrando las distancias desde el centro de la parcela a cada uno de ellos. Se consideraron como hábitats seminaturales los márgenes de parcela, praderas o hábitats secuenciales con vegetación de bajo porte y arbustos; y como hábitats naturales los fragmentos de bosques naturales presentes en la zona, normalmente encinares y pinares de reforestación. Aunque la distancia máxima de forrajeo registrada para estas comunidades es de 1,5 km, la distancia al hábitat natural más cercano fue significativamente superior en el caso de tres localidades correspondientes a parcelas de cultivo de cereal en sistemas de alta intensificación.

Se seleccionaron hábitats de tamaño superior a 0,36 ha, ya que los parches de este tamaño aseguran contener diferentes hábitats basados en tipos de suelo y son lo suficientemente extensos para contener vegetación característica (Williams & Kremen 2007). El tamaño (i.e. área) de los hábitats seminaturales y de los naturales más cercanos se midió para incluirlo como variable en el análisis. Del mismo modo, se calculó el tamaño de cada parcela de estudio.

2.6. Análisis estadístico de los datos

Las variables que no presentaron una distribución normal fueron transformadas. Con el fin de valorar, entre todas las variables medidas, las que se encontraban correlacionadas y no podían incluirse simultáneamente en los modelos, se llevaron a cabo Análisis de Componentes Principales (PCA's) en el desarrollo de cada estudio.

Las variables e interacciones que no contribuyeron a los modelos con un $p < 0,05$ se eliminaron mediante “eliminación hacia atrás” (*stepwise backward*). El análisis estadístico de los datos se llevó a cabo con XIStat 2009 (Addinsoft). Para el cálculo de los índices de diversidad se utilizó PRIMER 5.2 (PRIMER-E Ltd).

3. Bibliografía

- Andrén, H. 1994: Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat. *Oikos* **71**, 355-366.
- Atauri, J. A. & De Lucio, J. V. 2001: The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* **16**, 147-159.

- Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson, J. D. 2003: Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Ecology and Evolution* **18**, 182-188.
- Billeter, R., Liira, J., 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, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M. J. M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W. K. R. E., Zobel, M. & Edwards, P. J. 2008: Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology* **45**, 141-150.
- Boren, J. C., Engle, D. M., Palmer, M. W., Masters, R. E. & Criner, T. 1999: Land use change effects on breeding bird community composition. *Journal of Range Management* **52**, 420-430.
- Browne, S., Vickery, J. A. & Chamberlain, D. E. 2000: Densities and population estimates of breeding Skylarks *Alauda arvensis* in Britain in 1997. *Bird Study* **47**, 52-65.
- Buchmann, S. L. & Nabham, G. P. 1996: *The forgotten pollinators*. Island Press, Washington, DC.
- Cane, J. H. 2001: Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? *Conservation Biology* **5**, 3. .
- Corbet, S. A. 1987: More bees make better crops. *New Scientist* **115**, 40-43.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farberk, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Suttonkk, P. & van den Belt, M. 1997: The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**, 253-260.
- Chacoff, N. & Aizen, M. A. 2006: Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology* **43**, 18-27.
- Chamberlain, D. E., Wilson, A. M., Browne, S. J. & Vickery, J. A. 1999: Effects of habitat type and management on the abundance of skylarks in the breeding season. *Journal of Applied Ecology* **36**, 856-870.
- Dauber, J., Hirsch, M., Simmering, D., Waldhardt, R., Otte, A. & Wolters, V. 2003: Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **98**, 321-329.
- Debinsky, D. M. & Holt, R. D. 2000: A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* **14**, 342-355.
- Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. E. & Davis, A. J. 1996: Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 255-260.

- Dunning, J. B., Danielson, B. J. & Pulliam, H. R. 1992: Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **65**, 169-175.
- Edwards, P. J., Kollmann, J. & Wood, D. 1999: The agroecosystem in the landscape: implications for biodiversity and ecosystem function. In: *Agrobiodiversity: Characterization, Utilization and Management*. (Lenné, e. D. W. J. M., ed). CAB International, Wallingford, UK. pp. 183-210.
- Ewers, R. M. & Didham, R. K. 2006: Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* **81**, 117-142.
- Fahrig, L. 2003: Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**, 487-515.
- Fahrig, L. & Jonsen, I. 1998: Effect of Habitat Patch Characteristics on Abundance and Diversity of Insects in an Agricultural Landscape. *Ecosystems* **1**, 197-205
- Gathmann, A. & Tscharrnke, T. 2002: Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* **71**, 757-764.
- Gonzales, A., Lawton, J. H., Gilbert, F. S., Blackburn, T. M. & Evans-Freke, I. 1998: Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem *Science* **281**, 2045-2047.
- Gustafson, E. J. 1998: Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems* **1**, 143-156.
- Hanski, I. 1998: Metapopulation dynamics. *Nature* **396**, 41-49.
- Harris, A. C. 1994: *Ancistrocerus gazella* (Hymenoptera: Vespoidea: Eumenidae): a potentially useful biological control agent for leafrollers *Plantortix octo*, *P. excessana*, *Ctenopseustis obliqua*, *C. herana*, and *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* **22**, 235-238.
- Holt, R. D., Lawton, J. H., Polis, G. A. & Martinez, N. D. 1999: Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* **80**, 1495-1504.
- Jules, E. S. & Shahani, P. 2003: A broader ecological context to habitat fragmentation: why matrix habitat is more important than we thought. *Journal of Vegetation Science* **14**, 459-464.
- Kareiva, P. 1990: Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **330**, 175-190.
- Kareiva, P. & Wennergren, U. 1995: Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* **373**, 299-302.
- Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I. & Tscharrnke, T. 2006: Rain forest promotes trophic interactions and diversity of trap-nesting Hymenoptera in adjacent agroforestry. *Journal of Animal Ecology* **75**, 315-323.

- Krebs, C. J. 1989: Ecological methodology. Harper Collins Publishers, Inc., New York.
- Krebs, J. R., Wilson, J. D., Bradbury, R. B. & Siriwardena, G. M. 1999: The second silent spring? *Nature* **400**, 611-612.
- Krombein, K. V. 1967: *Trap-Nesting Wasps and Bees: Life Histories, Nests and Associates*. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Kwak, M. M., Velterop, O. & Boerrigter, E. J. M. 1996: Insect diversity and the pollination of rare plant species. In: *The conservation of bees*. (A. Matheson, S. L. B., C. O'Toole, P. Westrich & I.H. Williams, ed). Academic Press, London. pp. 115-124.
- Lin, Y. K. & Batzli, G. O. 2004: Movement of voles across habitat boundaries: effects of food and cover. *Journal of Mammalogy* **85**, 216-224.
- Martín Tomé, M. A. 2006: Ecología de nidificación de aculeados xilícolas, con especial referencia a *Trypoxylon attenuatum* (Hymenoptera: Aculeata). Licenciatura en Biología, Universidad de Salamanca, Salamanca.
- Menalled, F. D., Marino, P. C., Gage, S. H. & Landis, D. A. 1999: Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity? *Ecological Applications* **9**, 634-641.
- Metzger, J. P. 2000: Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecological Applications* **10**, 1147-1161.
- Norderhaug, A., Ihse, M. & Pedersen, O. 2000: Biotope patterns and abundance of meadow plant species in a Norwegian rural landscape. *Landscape Ecology* **15**, 201-218.
- Norton, M. R., Hannon, S. J. & Schmiegelow, F. K. A. 2000: Fragments are not islands: patch vs landscape perspectives on songbird presence and abundance in a harvested boreal forest. *Ecography* **23**, 209-223.
- Payne, R. J. H. & Wilson, J. D. 1999: Resource limitation in seasonal environments. *Oikos* **87**, 303-314.
- Quinn, J. F. & Harrison, S. P. 1988: Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia* **75**, 132-140.
- Ricketts, T. H. 2001: The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* **158**, 87-99.
- Robinson, R. A. & Sutherland, W. J. 2002: Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* **39**, 157-176.
- Roland, J. & Taylor, P. D. 1997: Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature* **386**, 710-713.

- Roschewitz, I., Thies, C. & Tschardtke, T. 2005: Are landscape complexity and farm specialisation related to land-use intensity of annual crop fields? *Agriculture, Ecosystems and Environment* **105**, 87-99.
- Salas, W. A., Boles, S. H., Froking, S., Xiao, W. & Li, C. 2003: The perimeter/area ratio as an index of misregistration bias in land cover change estimates. *International Journal of Remote Sensing* **24**, 1165-1170.
- Steffan-Dewenter, I. 2002: Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology* **27**, 631-637.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tschardtke, T. 2002: Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* **83**, 1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. 2000: Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters* **3**, 449-456.
- Stein, T. V., Anderson, D. H. & Kelly, T. 1999: Using stakeholders' values to apply ecosystem management in an upper midwest landscape. *Environmental Management* **24**, 399-413.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. 2003: Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* **101**, 18-25.
- Thies, C. & Tschardtke, T. 1999: Landscape Structure and Biological Control in Agroecosystems. *Science* **285**, 893-895.
- Thomas, C. D. 2000: Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society B* **267**, 139-145.
- Tschardtke, T., Gathmann, A. & Steffan-Dewenter, I. 1998: Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology* **35**, 708-719.
- Tschardtke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. 2005: Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* **8**, 857-874.
- Tschardtke, T. & Kruess, A. 1999: Habitat fragmentation and biological control. . In: *Theoretical approaches to biological control*. . (B. A. Hawkins and H. V. Cornell, ed). Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 190-205.
- Tschardtke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. & Thies, C. 2002: Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* **12**, 354-363.
- Turner, M. G. & Gardner, R. H. 1991: *Quantitative methods in landscape ecology*. Springer, New York, USA

- Tylianakis, J., Klein, A. M. & Tscharntke, T. 2005: Spatiotemporal variation in the diversity of Hymenoptera across a tropical habitat gradient. *Ecology* **86**, 3296-3302.
- Weibull, A.-C., Bengtsson, J. & Nohlgren, E. 2000: Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography* **23**, 743-750.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. 2003: Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters* **6**, 961-965.
- Williams, I. H. 1996: Aspects of bee diversity and crop pollination in the European Union. In: *The conservation of bees*. (A. Matheson, S. L. B., C. O'Toole, P. Westrich & I.H. Williams, ed). Academic Press, London. pp. 115-124.
- Williams, N. & Kremen, C., 2007: Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecological Applications* **17**, 910-921.
- Zschokke, S., Dolt, C., Rusterholz, H. P., Oggier, P., Braschler, B., Thommen, G. H., Lüdin, E., Erhardt, A. & Baur, B. 2000: Short-term responses of plants and invertebrates to experimental small-scale grassland fragmentation. *Oecologia* **125**, 559-572.

Objetivos

El objetivo general del presente trabajo es analizar, a través de diferentes escalas, el efecto que tiene (presenta) el grado de heterogeneidad de los paisajes agrícolas sobre las comunidades de abejas y avispas, de nidos-trampa, así como en las interacciones de estos aculeados con sus enemigos naturales. Con esta finalidad se plantearon los siguientes objetivos concretos:

- 1.- Analizar la influencia, a nivel paisajístico, de la presencia de hábitats seminaturales y del grado de intensificación agrícola, en combinación con el efecto del tipo de cultivo local, sobre las comunidades de abejas y avispas nidificantes en nidos-trampa (Capítulo 1).
- 2.- Valorar el efecto del grado de intensificación agrícola en dos tipos de sistema de cultivo, monocultivo y policultivo, sobre las comunidades de abejas de nidos-trampa (Capítulo 2).
- 3.- Identificar, a nivel paisajístico, qué variables determinan la persistencia de los enemigos naturales, de comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa, en paisajes agrícolas intensificados (Capítulo 3).
- 4.- Detectar qué factores locales, asociados a las parcelas agrícolas, modelan las comunidades de abejas, avispas y sus enemigos naturales (Capítulo 4).
- 5.- Analizar el efecto del aislamiento de la parcela agrícola, en relación con la distancia a hábitats naturales y seminaturales, sobre la riqueza y diversidad de comunidades de abejas, avispas y sus enemigos naturales (Capítulo 5).

- 6.- Valorar el efecto de estructuras paisajísticas de diferente naturaleza, presentes en matrices agrícolas de viñedo, sobre la riqueza y abundancia de comunidades de abejas y avispas y las interacciones con sus enemigos naturales, así como su papel como promotores de la conectividad en la matriz agrícola (Capítulo 6).

Capítulo 1

Polinizadores y depredadores: distintos grupos funcionales aprovechan la matriz de paisaje agrícola mediterráneo de forma diferente

RESUMEN

Debido fundamentalmente a la intensificación de los usos del suelo, los paisajes agrícolas mediterráneos presentan un elevado gradiente de complejidad, desde matrices de paisaje heterogéneas, con equilibrio entre campos de cultivo y los remanentes de hábitats seminaturales, hasta matrices uniformes, donde la mayor parte de la superficie se encuentra cultivada. Comprender el papel que juegan algunos hábitats concretos, dentro de estos paisajes, así como el efecto de los propios cultivos y del grado de intensificación agrícola, es esencial para la conservación de muchas comunidades de insectos asociadas a estos agroecosistemas.

Empleando nidos-trampa establecidos en tres tipos de cultivos mediterráneos (viñedo, cereal, huertas) y en combinación con dos grados de intensificación agrícola (baja intensificación vs. alta intensificación) se analizan las comunidades de abejas, avispas Spheciformes y eumeninos nidificantes aéreos, a través de la relación de diferentes parámetros biológicos y distintas variables paisajísticas y locales relacionadas con el paisaje agrícola, el grado de intensificación y los propios cultivos.

Los grupos de depredadores y polinizadores de nidos-trampa se benefician de manera diferente de las estructuras existentes en la matriz de

paisaje agrícola, viéndose influidos de distinta forma por el tipo de cultivo y la intensificación agrícola. La abundancia y la riqueza de la comunidad de avispas (especialmente para el grupo de Spheciformes) están principalmente afectadas por el porcentaje de hábitats seminaturales presentes en la matriz. Un alto porcentaje de presencia de estos hábitats puede amortiguar el efecto negativo ejercido por la intensificación agrícola y los propios cultivos a nivel local. La abundancia de la comunidad de abejas, sin embargo, responde fuertemente a la presencia de huertas (el único policultivo analizado) como tipo de cultivo local y la riqueza de especies está determinada por el grado de intensificación agrícola dominante en la matriz, reflejando la necesidad de paisajes heterogéneos.

El mantenimiento de hábitats de calidad, tales como bosques, hábitats secuenciales, vegetación de ribera y márgenes de cultivos, los últimos remanentes de hábitats adecuados en paisajes intensificados mediterráneos, es determinante para las comunidades de abejas y avispas nidificantes en nidos-trampa. Teniendo en cuenta la importancia de la presencia de estas estructuras en la matriz agrícola y la influencia ejercida por los cultivos en diferentes grados de intensificación, es posible establecer algunas directrices para la conservación de estas comunidades y los servicios que proporcionan al ecosistema dentro de los paisajes agrícolas mediterráneos intensificados.

PALABRAS CLAVE

Agroecosistemas mediterráneos, Apiformes, Spheciformes, Eumeninae hábitats seminaturales, intensificación agrícola, tipo de cultivo, nidos-trampa

INTRODUCCIÓN

El cambio irreversible que ha tenido lugar en la estructuración del paisaje agrícola (Krebs *et al.* 1999) ha llevado a que paisajes tradicionalmente muy estructurados se conviertan en áreas mucho más uniformes, conllevando una importante reducción de la diversidad de especies (Benton *et al.* 2003). Sin embargo, aunque la agricultura moderna y los paisajes agrícolas generados son uno de los factores que más han contribuido a la pérdida de hábitat nativo y a su fragmentación (Defries *et al.* 2004), estos paisajes son considerados espacios multidimensionales, ofreciendo no sólo ventajas comerciales sino también mejoras ambientales asociadas para las comunidades de insectos que persisten en los mismos (Marggraf & Streb 1997). Los paisajes agrícolas actuales incluyen un mosaico de hábitats naturales o seminaturales, que pueden mantener altos niveles de biodiversidad, embebidos en una matriz de parcelas agrícolas con mayor o menor grado de intensificación (Duelli 1997; Fournier & Loreau 2001; Perfecto & Vandermeer 2002; Tscharrntke *et al.* 2005).

Aunque las especies confinadas en estos fragmentos parecen ser relativamente poco específicas (Aviron *et al.* 2005; Schweiger *et al.* 2005), algunas, estrechamente asociadas con agroecosistemas, pueden requerir la presencia de estos hábitats seminaturales en el paisaje para su supervivencia. Diversos estudios parecen demostrar que la biodiversidad en estos parches de hábitat viene determinada por la cantidad, el tamaño y la configuración espacial de hábitat adecuado (i.e. hábitat seminatural) el cual, a través de la intensificación del uso del suelo, se ha visto fragmentado y en muchos casos destruido (Hanski 1998; Hanski *et al.* 1995).

La fragmentación del hábitat no afecta a todas las especies por igual (Davies *et al.* 2000). Así, aquellas que emplean los recursos de pequeños parches de un único tipo de hábitat pueden responder de modo distinto a las que utilizan recursos a lo largo de una matriz paisajística formada por un amplio mosaico de hábitats (Schultz & Crone 2001; Wolf & Harrison 2001). Este parcheado de hábitats proporciona recursos complementarios y riesgos de mortalidad diferentes (Lin & Batzli 2004; Lindenmayer *et al.* 2003; Westphal *et al.* 2003).

Muchas comunidades de insectos se ven influenciadas no sólo por las condiciones locales del hábitat sino también por la estructura de la matriz de paisaje circundante (Huston 1999; Perfecto & Vandermeer 2002; Ricketts 2001; Steffan-Dewenter 2002; Tscharrntke *et al.* 2002a). Dentro de este grupo, las abejas y avispas que nidifican en cavidades aéreas desempeñan un papel vital en los ecosistemas terrestres y, considerando sus importantes funciones ecológicas (polinización y control natural mediante depredación), pueden utilizarse como un reflejo del cambio ecológico, a través de las variaciones en su riqueza de especies y parámetros relacionados (LaSalle & Gauld 1993; Tscharrntke *et al.* 1998).

Diversos estudios han mostrado el potencial de aplicaciones ecológicas del empleo de estos grupos (Steffan-Dewenter *et al.* 2001; Tscharrntke *et al.* 1998) así como su utilidad como indicadores sensibles de la calidad del medio (Westrich 1996) reflejando la flora, en el caso de las abejas, y la diversidad de insectos y arañas, en el de las avispas (Tscharrntke *et al.* 1998). El análisis, para estos organismos móviles y para los servicios que proporcionan, demanda el uso no sólo de una escala local, sino de una perspectiva

paisajística, que refleja la distribución espacial de recursos y los movimientos de forrajeo y dispersión de los organismos en sí mismos (Kareiva 1990; Ricketts 2001; Roland & Taylor 1997; Thies & Tschardtke 1999). Considerando factores o características espaciales y de las propias áreas cultivadas, se puede analizar cómo estos grupos funcionales, polinizadores y depredadores, se ven afectados por las diferentes variables que caracterizan la estructura de la matriz de paisaje agrícola circundante.

La comunidad de abejas y avispas nidificantes en nidos-trampa es conocida por incluir especies con diferentes demandas de hábitat (Tschardtke *et al.* 1998). En muchos casos, el rango de campeo de abejas y avispas no está restringido a las proximidades directas a su hábitat de nidificación, sino que el paisaje circundante también les puede ofrecer importantes recursos adicionales, tales como alimento y lugares de nidificación (Morris *et al.* 2001; Osborne *et al.* 1999; Williams & Tepedino 2003). La distribución de estos recursos varía entre los distintos tipos de hábitats en el espacio y en el tiempo (Westrich 1996) y la persistencia de las poblaciones de estos insectos reside principalmente en la habilidad de los individuos para desplazarse entre los parches de hábitat (Williams & Kremen 2007). El requerimiento del uso de recursos separados espacialmente está relacionado con el concepto de complementación paisajística, que ocurre cuando la estructura del paisaje permite el acceso a muchos recursos requeridos (Dunning *et al.* 1992). Así, una reducción de los espacios seminaturales disponibles o de la calidad de la matriz paisajística, puede acarrear una limitación, por escasez de recursos, o del crecimiento de las poblaciones de ambos grupos funcionales (Steffan-Dewenter & Schiele 2008), ya que los rasgos particulares de las especies

modulan las respuestas en función de las características del hábitat y del paisaje (Ewers & Didham 2006; Hambäck *et al.* 2007). Además, el contexto paisajístico puede alterar la conectividad funcional de los fragmentos de hábitat, mediante el incremento o limitación de los procesos de dispersión de las especies migratorias (Ricketts 2001).

Aunque la relación entre especies y áreas ha sido objeto de muchos estudios, permanece poco clara la influencia que sobre algunos grupos funcionales de especies, tales como polinizadores y depredadores, tienen los diferentes hábitats puntuales -junto al efecto del propio cultivo- dentro de paisajes agrícolas intensificados, donde estas áreas adecuadas se encuentran ya muy limitadas. Comprender el papel que juega la presencia o ausencia de estos hábitats a nivel de paisaje agrícola, es importante para el mantenimiento de la abundancia y la diversidad de invertebrados asociados. La cuantificación de este contexto paisajístico es posible de muchas maneras, pero la proporción de hábitats seminaturales y la heterogeneidad paisajística y de hábitats se han empleado como parámetros útiles de relevancia ecológica (Gustafson (Bergman *et al.* 2004; Gustafson 1998; Schmidt *et al.* 2005; Weibull *et al.* 2003).

Como hipótesis de partida planteamos que ambos grupos funcionales, por tener requerimientos específicos distintos, se verán afectados de manera diferente por las variables asociadas a la matriz agrícola de paisaje y al propio cultivo local. De forma específica, se analiza la influencia ejercida por las siguientes variables sobre las poblaciones de polinizadores (abejas) y depredadores (avispa *Spheciformes* y eumeninos) a través parámetros (reproducción y persistencia) que las caracterizan dentro de agroecosistemas

mediterráneos: a) variables paisajísticas (porcentaje de cobertura de hábitats seminaturales en la matriz y grado de intensificación agrícola (baja intensificación vs. alta intensificación)) y (b) variables locales (tipo de cultivo local (viñedo, cereal y huerta)).

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en 2007 en dos regiones de la provincia de La Rioja, en el Norte de España. La primera región abarca las áreas ribereñas del río Ebro, caracterizada por presentar cultivos de viñedo y huertas, con una altitud media de 450 m. La segunda región se sitúa paralela a la primera, con una altitud media de 634 m, dominada por el cultivo de cereal. La provincia fue seleccionada por presentar, en un área relativamente reducida, diferentes tipos de cultivos mediterráneos con distintos grados de intensificación de usos del suelo. Adicionalmente, se conocía el manejo efectuado en los cultivos de la zona y se disponía de un número de parcelas suficiente para desarrollar el diseño experimental planteado.

Se seleccionaron un total de 18 parcelas con tres tipos de cultivos (viñedo, cereal y huerta) y dos grados de intensificación agrícola (baja intensificación vs. alta intensificación). Los cultivos de viñedo y cereal son monocultivos, siendo el primero de tipo perenne y el segundo de tipo anual. Las huertas son policultivos caracterizados por presentar una alta variedad de cultivos diferentes en espacio y tiempo. Con el fin de seleccionar paisajes agrícolas con dos grados de intensificación, se atendió a tres variables numéricas que caracterizan la intensidad del uso del suelo agrícola: (1) el

índice de fragmentación PAR (ratio perímetro/área -*Perimeter/Area Ratio*-), que se calcula como el cociente entre el sumatorio de los perímetros y el sumatorio de las áreas de todas las parcelas incluidas en el área de estudio; es un reflejo de la forma estructural dominante de las parcelas (valores más altos corresponden a formas más lineales) (Salas *et al.* 2003) y su valor es menor en sistemas de elevada intensificación agrícola (ANOVA, $F_{1,16}=35,588$; $P<0,0001$; test *a posteriori* de Tukey, baja intensificación (media=0,062 m/m²) vs. alta intensificación (media=0,035 m/m²), $P<0,0001$); (2) el número total de parcelas (ANOVA, $F_{1,16}=11,131$; $P=0,004$; test *a posteriori* de Tukey, baja intensificación (media=318,56 parcelas por sector) vs. alta intensificación (Media=160,78 parcelas por sector), $P=0,004$); y (3) el tamaño medio de las parcelas (ANOVA, $F_{1,16}=7,389$; $P=0,015$; test *a posteriori* de Tukey, baja intensificación (media=0,649 ha) vs. alta intensificación (media=1,878 ha), $P=0,015$). Las zonas con una alta intensificación del uso del suelo presentan menor número de parcelas, de tamaños medios mayores que las zonas agrícolas menos intensificadas (Tabla I).

Tabla I.- Valores registrados para las variables que definen el grado de intensificación agrícola: ratio perímetro/área (PAR), número total de parcelas agrícolas y tamaño medio de las mismas (en ha), para las localidades de estudio, por cultivos, en sistemas de baja y alta intensificación agrícola.

Localidad	BAJA INTENSIFICACIÓN			ALTA INTENSIFICACIÓN		
	PAR	Nº Parcelas	Tamaño medio	PAR	Nº Parcelas	Tamaño medio
Viñedo 1	0,045	210	1,070±1,077	0,037	136	1,520±1,194
Viñedo 2	0,058	267	0,701±0,728	0,033	129	1,832±1,496
Viñedo 3	0,051	243	0,799±0,854	0,037	152	1,441±1,297
Cereal 1	0,065	170	0,635±0,564	0,025	95	2,883±3,022
Cereal 2	0,066	253	0,650±0,714	0,018	74	5,042±5,521
Cereal 3	0,071	383	0,48±0,515	0,033	151	1,499±2,001
Huerta 1	0,061	359	0,588±0,515	0,042	246	0,826±1,073
Huerta 2	0,081	586	0,327±0,377	0,043	240	0,963±0,629
Huerta 3	0,064	396	0,591±0,567	0,043	224	0,900±0,997

Para cada combinación de tipo de cultivo/intensificación agrícola se realizaron 3 réplicas, empleándose un total de 18 lugares de estudio. Tanto el tamaño de la parcela, para cada combinación, como el manejo agrícola realizado en las mismas, se intentó mantener constante, con el fin de estandarizar los posibles efectos locales del hábitat y para facilitar el estudio de los efectos del contexto paisajístico (Steffan-Dewenter 2002).

Método de muestreo

En cada una de las parcelas se colocaron dos nidos-trampa estandarizados: uno en el centro del cultivo y otro en uno de los bordes circundantes. Cada nido-trampa constaba de un poste metálico de 1,5 m de longitud con dos tubos de PVC de 63 mm de diámetro, colocados uno a cada lado, y un tejado de madera en la parte superior. Cada tubo contenía 50 estaquillas de *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud y *Arundo donax* L. de 17 cm de longitud y 2-10 mm de diámetro, incluyéndose en todos los tubos el mismo número de unidades por diámetro. La parte posterior de cada tubo se cubrió con un tapón plástico, ofreciendo solamente una entrada para la nidificación (Fig. 5, capítulo introductorio). Todos los nidos-trampa se colocaron con una orientación NE (Martín Tomé 2006), y a una altura de 1 m sobre el suelo. La eficacia de nidos-trampa con estas características ya ha sido comprobada por otros grupos de investigación; su uso proporciona un recurso de nidificación estandarizado y permite realizar análisis de parasitoidismo por enemigos naturales (Tschardtke (Steffan-Dewenter 2002; Tschardtke *et al.* 1998; Tylianakis *et al.* 2005).

Los nidos-trampa permanecieron en el campo desde mediados de abril hasta mediados de septiembre de 2007. Tras su recogida, los tubos se llevaron al laboratorio, donde se extrajeron los grupos de estaquillas y se introdujeron en una cámara frigorífica a 4-6° C, hasta su posterior procesado. Se abrió cada estaquilla, extrayéndose las celdas de cría de abejas y avispas, que se depositaron en viales. Durante la apertura, se registró 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.

Los viales se etiquetaron mediante un código 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 especies hospedadoras como parasitoides, se identificaron hasta nivel especie. Tras la emersión e identificación de los adultos, se registró y calculó la riqueza específica, el porcentaje de mortalidad natural (medido 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) y el porcentaje de parasitoidismo (medido como el número 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, y esta última a su vez separada en avispas Spheciformes y avispas eumeninos.

Los datos de las estaquillas procedentes de los dos tubos presentes en cada trampa se analizaron conjuntamente, ya que su posición (izquierda-derecha) no se considera relevante desde la perspectiva ecológica. Asimismo,

en un análisis preliminar se comprobó la influencia de la posición de la trampa (borde y centro) en cada uno de los lugares de estudio para las siguientes variables dependientes: (a) número de celdas de cría, (b) riqueza total de especies, (c) riqueza total de especies hospedadoras y (d) riqueza total de especies parasitoides. Los datos de las estaquillas procedentes de las trampas del borde y del centro de cada lugar de estudio se analizaron conjuntamente, ya que no se detectó un efecto significativo de la posición de la trampa (borde vs. centro) sobre las variables dependientes analizadas (ANOVA, núm. celdas cría: $F_{1,35}=0,104$; $P=0,794$; riqueza total: $F_{1,35}=3,073$; $P=0,089$; riqueza hospedadores: $F_{1,35}=2,854$; $P=0,100$; y riqueza parasitoides: $F_{1,35}=1,737$; $P=0,100$).

Análisis del contexto paisajístico

Con el fin de analizar la matriz paisajística se emplearon fotografías aéreas (Gobierno de La Rioja) correspondientes a cada una de las zonas de estudio. Alrededor de cada parcela seleccionada se estableció un sector de 1 km de radio, atendiendo a las distancias de forrajeo máximas registradas en otros estudios para los grupos analizados (Gathmann & Tschamntke 2002; Steffan-Dewenter *et al.* 2002). Los sectores de paisaje de los diferentes lugares de estudio no se solaparon, variando la distancia entre las mismas entre 2,3 y 67,2 km. Para cada sector, el área total de cada tipo de hábitat se cuantificó por separado, empleando Sistemas de Información Geográfica, mediante el paquete informático ARCGIS 9.3 (ESRI). Los tipos de hábitat se clasificaron en: (a) bosques, (b) hábitats secuenciales (zonas próximas a bosques naturales, poco perturbadas y con vegetación en estado de sucesión), (c) vegetación de ribera (bosques galería, vegetación asociada a corrientes de agua), (d) masas

de agua (ríos, lagos, grandes canales de riego), (e) setos y márgenes de cultivos, (f) caminos agrícolas (pistas de suelo desnudo con vegetación asociada a los márgenes), (g) parcelas de viñedo, (h) parcelas de cereal e (i) parcelas con cultivo de huerta.

A partir de las coberturas de cada tipo de cultivo (viñedo, cereal y huerta) se calculó el porcentaje de cobertura de campos cultivados para cada sector de paisaje. Asimismo, se calculó el porcentaje de cobertura de hábitats seminaturales, incluyendo hábitats adecuados para estas comunidades por proporcionar lugares de nidificación y recursos alimenticios. Así, en el cálculo del porcentaje de cobertura de hábitats seminaturales en cada sector, se incluyeron las proporciones de bosques, hábitats secuenciales, vegetación de ribera, setos y márgenes de cultivos y caminos agrícolas.

A partir de las áreas (%) correspondientes a cada tipo de hábitat se calculó la diversidad de hábitats total, empleando para ello el índice Shannon-Wiener ($H' = -\sum p_i \times \log(p_i)$) (Krebs 1989), excluyendo para su cálculo las áreas cultivadas. Finalmente, se calculó el tamaño de cada parcela de estudio para su inclusión como posible variable en el análisis.

Se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (PCA) como análisis exploratorio para valorar, entre todas las variables de paisaje medidas, las que se encontraban correlacionadas y no podían incluirse simultáneamente en el análisis. Los dos primeros componentes principales, ortogonales entre sí, explicaban un 51% de la varianza global, seleccionándose una de las variables con mayor carga factorial por cada uno de estos dos componentes. En el primer componente, el porcentaje de cobertura de hábitats seminaturales mostraba una correlación significativa positiva con la diversidad de hábitats (H')

(carga factorial, $R=0,819$; $P< 0,0001$) con el porcentaje de hábitats secuenciales ($R=0,809$; $P=0,0003$) y con el porcentaje de bosques (carga factorial, $R=0,799$; $P=0,0001$), y estaba negativamente correlacionado con el porcentaje de cobertura de campos de cultivo (carga factorial, $R=-0,895$; $P<0,0001$). En el segundo componente, la variable intensificación agrícola no mostraba correlaciones significativas con el resto de variables del paisaje (todos los $R<0,483$; $P>0,05$). Asimismo, se testó la relación entre las variables paisajísticas porcentaje de cobertura de hábitats seminaturales e intensificación agrícola. El porcentaje de hábitats seminaturales no variaba significativamente entre los dos grados de intensificación del uso del suelo (ANOVA, $F_{1,16}=2,301$; $P=0,149$).

Asimismo, se llevó a cabo un PCA para valorar la correlación entre las variables locales registradas: tipo de cultivo local (el tipo de cultivo en el que se colocaron los nidos-trampa e.g. viñedo, cereal, huerta) y el tamaño de la parcela. El análisis reveló una alta correlación entre las variables tamaño de parcela y tipo de cultivo local, especialmente con cultivo de cereal (carga factorial, $R=0,704$; $P=0,001$) y cultivo de huerta (carga factorial, $R=-0,501$; $P=0,034$).

La posible influencia de la variable local tipo de cultivo sobre las variables paisajísticas se testó mediante ANOVA. El porcentaje de hábitats seminaturales no mostró diferencias significativas entre los tres tipos de cultivo locales analizados en el estudio (ANOVA, $F_{1,16}=0,219$; $P=0,80$). Adicionalmente, con el fin de analizar la influencia del tipo de cultivo sobre la variable intensificación agrícola, empleamos en el análisis las variables numéricas utilizadas para definirla. Ni el PAR (ratio perímetro/área) (ANOVA,

$F_{1,16}=0,870$; $P=0,439$) ni el tamaño medio de las parcelas (ANOVA, $F_{1,16}=1,758$; $P=0,206$) fueron significativamente diferentes para los tipos de cultivo analizados. Únicamente el número total de parcelas mostró una significación marginal (ANOVA, $F_{1,16}=3,935$; $P=0,042$).

Análisis estadístico

Se emplean Modelos Lineales Generales (GLM) para analizar los efectos de las variables explicativas sobre las siguientes variables dependientes para cada grupo (comunidad de abejas, comunidad de avispas, comunidad de avispas Spheciformes y comunidad de avispas eumeninos): (a) número total de celdas de cría, (b) riqueza de especies, (c) porcentaje de mortalidad natural y (d) porcentaje de parasitoidismo. Las variables explicativas empleadas fueron las siguientes (incluyéndose en el modelo en este orden): (a) variables paisajísticas: cobertura de hábitats seminaturales (%) e intensificación agrícola (baja intensificación vs. alta intensificación); (b) variable local: tipo de cultivo local (viñedo, cereal, huerta). Asimismo, se incluyeron las interacciones ecológicamente relevantes: % cobertura de hábitats seminaturales*tipo de cultivo, % cobertura de hábitats seminaturales*intensificación agrícola y tipo de cultivo*intensificación agrícola.

Todas las variables mostraron una distribución normal. Las variables e interacciones que no contribuyeron al modelo con un $p<0,05$ se eliminaron del modelo mediante “eliminación hacia atrás” (*stepwise backward*). El análisis estadístico de los datos se llevó a cabo con XIStat 2009 (Addinsoft). Para el cálculo de los índices de diversidad se utilizó PRIMER 5.2 (PRIMER-E Ltd).

RESULTADOS

Estructura de la comunidad

De las 3.600 estaquillas establecidas en el estudio, se ocuparon un total de 1.048, que contenían 3.146 celdas de cría correspondientes a 35 especies hospedadoras, distribuidas de la siguiente manera: 15 especies de abejas solitarias (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) pertenecientes a las tribus Osmiini (9 especies), Megachilini (4 especies) y Anthidiini (2 especies) y 7 especies (Fam. Colletidae) a la subfamilia Hylaeinae; 6 especies de avispas Spheciformes (Hymenoptera: Crabronidae) y 7 especies de avispas eumeninos (Hymenoptera: Eumeninae).

Del total de celdas de cría registrado, 2.569 correspondieron a especies de abejas, de las que 1.518 individuos alcanzaron el estado adulto. La mortalidad natural afectó a 620 celdas de cría y 136 celdas no fueron viables en condiciones de laboratorio. La comunidad de avispas registró un total de 577 celdas de cría (440 celdas de avispas Spheciformes y 137 celdas de eumeninos) de las cuales 341 alcanzaron el estado adulto (276 avispas esfeciformes y 65 eumeninos). La mortalidad natural afectó a 96 celdas (86 celdas de avispas Spheciformes y 10 celdas de eumeninos) y un total de 87 celdas no fueron viables bajo condiciones de laboratorio.

Se encontraron 10 especies de enemigos naturales en 358 celdas de cría, (295 celdas de abejas, 29 celdas de avispas Spheciformes y 24 celdas de avispas eumeninos) alimentándose de larvas de abejas o avispas (parasitoides), o de sus recursos alimenticios (cleptoparasitoides), pertenecientes a las familias Sapygidae, Torymidae, Eulophidae y Chrysididae (Hymenoptera); Sarcophagidae y Bombyliidae (Diptera) y a la tribu Anthidiini,

en el caso de dos especies de abejas parasitoides (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). Entre los enemigos naturales se encuentra un depredador de la familia Dermestidae (Coleoptera) que se incluye en el análisis de parasitoidismo (Anexo II).

Comunidad de avispas, contexto paisajístico y tipo de cultivo local

El porcentaje de hábitats seminaturales en la matriz, variable medida a escala de paisaje, tiene un efecto positivo sobre la abundancia y riqueza de especies de la comunidad de avispas en general, y de los Spheciformes en particular (Tabla II). Su efecto sobre la comunidad de eumeninos no pudo calcularse por la escasez de datos correspondientes a este grupo.

El porcentaje de mortalidad natural observado para la comunidad de avispas de nidos-trampa en general, revela un efecto importante derivado del tipo de cultivo local y, en menor medida, del grado de intensificación agrícola (Tabla II). El cultivo de huerta tiene un efecto positivo sobre esta variable, viéndose incrementada la mortalidad natural de la comunidad en presencia de este cultivo local. Respecto al grado de intensificación agrícola, el sistema de baja intensificación también aumenta el porcentaje de mortalidad natural que afecta a la comunidad. Sin embargo, los resultados muestran un fuerte efecto de la interacción entre las dos variables mencionadas, observándose una reducción de la mortalidad en los cultivos de huerta emplazados en sistemas de baja intensidad y también, aunque en menor medida, en los cultivos de viñedo en el mismo tipo de sistema (Fig. 1).

Tabla II. - GLMs de la relación entre el número de celdas de cría, riqueza de especies, porcentaje de mortalidad natural y porcentaje de parasitoidismo de la comunidad de avispas en general y de avispas Spheciformes en particular, y las variables del paisaje agrícola y la variable local tipo de cultivo. Solo se incluyen las variables e interacciones significativas (ns, no significativa; BI, baja intensificación; AI, alta intensificación; H, huerta; V, viñedo).

Variable dependiente	Variable en el modelo	Valor	F	P	R ² Adj.
Nº CELDAS DE CRÍA					
Comunidad avispas	Hàbitats seminaturales (%)	1,854	8,836	0,009	0,316
Avispas Spheciformes	Hàbitats seminaturales (%)	1,994	13,361	0,002	0,421
RIQUEZA DE ESPECIES					
Comunidad avispas	Hàbitats seminaturales (%)	0,066	6,142	0,025	0,232
Avispas Spheciformes	Hàbitats seminaturales (%)	0,064	22,031	0,000	0,553
MORTALIDAD NATURAL (%)					
Comunidad avispas	Intensificación agrícola (BI_AI)	BI 21,889	6,461	0,039	0,801
	Tipo de cultivo local	H 28,928 V 0,000	7,743	0,017	
	BI_AI*tipo cultivo	BI*H -43,908 BI*V -18,556	15,707	0,003	
Avispas Spheciformes	Hàbitats seminaturales (%)	1,967	39,016	0,025	0,984
	Intensificación agrícola (BI_AI)	BI 54,592	186,326	0,005	
	Tipo de cultivo local	H 476,406 V 10,211	82,564	0,012	
	Hàbitats seminaturales(%)*BI_AI	BI -1,396	94,969	0,010	
	Hàbitats seminaturales (%)*tipo cultivo	H -12,322 V -0,571	50,187	0,020	
	BI_AI*tipo cultivo	BI*H -155,908	20,835	0,045	
PARASITOIDISMO (%)					
Comunidad avispas	—	—	—	ns	—
Avispas Spheciformes	—	—	—	ns	—

Al analizar la influencia sobre la mortalidad natural del grupo de avispas Spheciformes por separado, todas las variables incluidas en el modelo (paisajísticas y local), se muestran como factores significativos (Tabla II). Tanto la presencia de hábitats seminaturales y sistemas de baja intensificación agrícola, como la de huerta y viñedo como cultivos locales, ejercen un efecto positivo sobre la variable, incrementando su valor. Asimismo, las tres interacciones entre las variables citadas incluidas en el modelo son significativas.

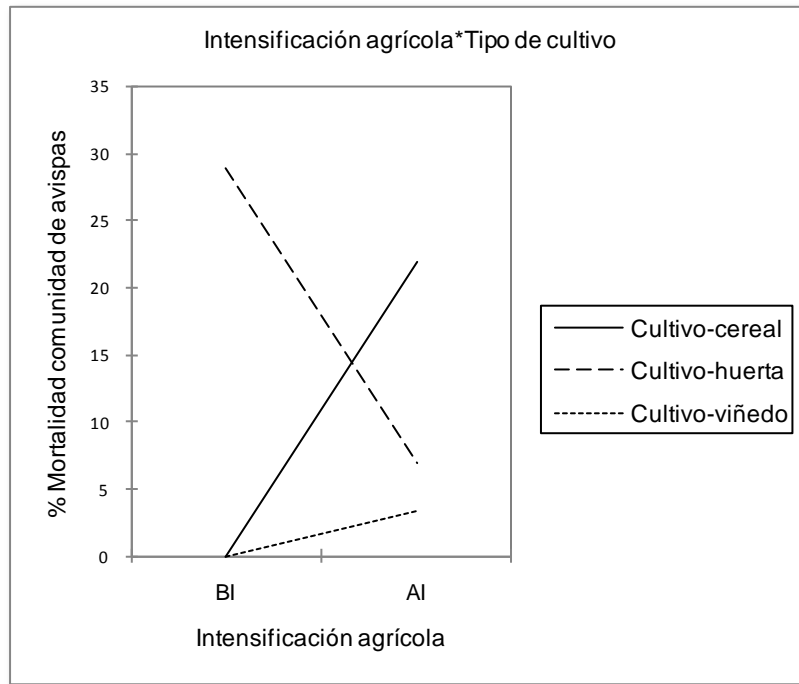


Figura 1.- Gráfico de la interacción entre las variables intensificación agrícola y tipo de cultivo local, para la variable porcentaje de mortalidad natural de la comunidad de avispas (BI_baja intensificación agrícola; AI_alta intensificación agrícola).

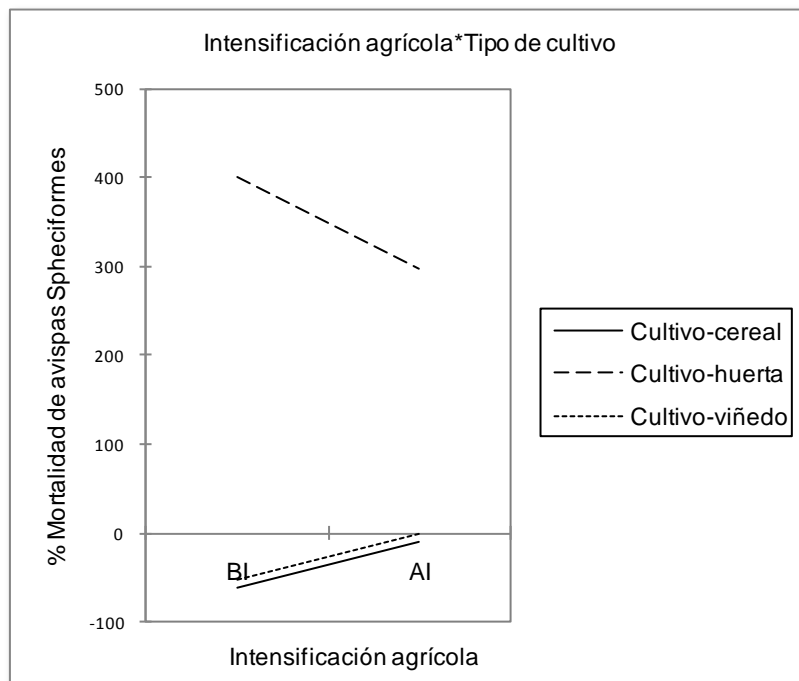


Figura 2.- Gráfico de la interacción entre las variables intensificación agrícola y tipo de cultivo local, para la variable porcentaje de mortalidad natural de avispas Spheciformes (BI_baja intensificación agrícola; AI_alta intensificación agrícola).

La presencia de hábitats seminaturales junto a sistemas agrícolas de baja intensificación tiene un efecto negativo sobre la mortalidad natural de avispas Spheciformes, reduciendo su valor. El mismo efecto se produce con la presencia conjunta de hábitats seminaturales y cultivo de huerta o, en menor medida, de viñedo. Finalmente, la interacción entre sistemas agrícolas de baja intensificación y el cultivo de huerta a nivel local reduce también el porcentaje de mortalidad natural en este grupo de avispas (Fig. 2).

Por último, mencionar que no se detecta un efecto significativo de las variables analizadas sobre los porcentajes de parasitoidismo de la comunidad de avispas en general o de los Spheciformes en particular.

Comunidad de abejas, contexto paisajístico y tipo de cultivo local

El número total de celdas de cría establecido por la comunidad de polinizadores en los nidos trampa está afectado principalmente por el tipo de cultivo local: el cultivo de huerta en la parcela agrícola determina un incremento en el número de celdas de cría; este efecto positivo se produce también, aunque en menor medida, con la presencia de viñedo como cultivo local. El cereal, por su parte, ejerce un efecto negativo sobre la variable (Tabla III).

Respecto a la riqueza de especies, la variable intensificación agrícola es la única significativa, mostrando un efecto negativo del sistema de alta intensificación del uso del suelo. Ninguna de las variables seleccionadas influye significativamente sobre el porcentaje de mortalidad natural ni sobre el porcentaje de parasitoidismo.

Tabla III. - GLMs de la relación entre el número de celdas de cría, riqueza de especies, porcentaje de mortalidad natural y porcentaje de parasitoidismo de la comunidad de abejas y las variables del paisaje agrícola y la variable local tipo de cultivo. Solo se incluyen las variables e interacciones significativas (ns, no significativa; BI, baja intensificación; AI, alta intensificación; H, huerta; V, viñedo).

Variable dependiente	Variable en el modelo	Valor	F	P	R ² Adj.
COMUNIDAD DE ABEJAS					
Nº celdas de cría	Tipo de cultivo local	H 172,167 V 31,000	4,937	0,023	0,317
Riqueza de especies	Intensificación agrícola (BI_AI)	BI 1,667	5,294	0,035	0,202
Mortalidad natural (%)	—	—	—	ns	—
Parasitoidismo (%)	—	—	—	ns	—

DISCUSIÓN

En diversos trabajos han estudiado las relaciones existentes entre grupos funcionales de nidos-trampa y el contexto paisajístico analizando rasgos generales de la matriz de paisaje (Hendrickx *et al.* 2007; Klein *et al.* 2002; Kremen *et al.* 2007; Steffan-Dewenter & Tscharntke 1999; Westphal *et al.* 2003). (Carré *et al.* 2009) incluyen en su estudio otras características del paisaje (e.g. diversidad de hábitats agrícolas y urbanos) y analizan su efecto sobre comunidades de abejas en paisajes agrícolas europeos dominados por cultivos anuales. Sin embargo, ambos grupos funcionales no han sido examinados conjuntamente dentro de paisajes agrícolas mediterráneos de diferente naturaleza.

Los paisajes agrícolas mediterráneos intensificados se caracterizan por alcanzar elevadas proporciones de campos de cultivo, permaneciendo en el paisaje sólo unas pocas zonas remanentes de áreas naturales o seminaturales. Por tanto se hace necesario conocer el efecto concreto que los tipos de cultivo de diferente naturaleza, el grado de intensificación del paisaje agrícola y la

presencia de hábitats naturales o seminaturales, ejercen sobre estos grupos, con el fin de valorar el interés en la conservación de estas áreas, que en muchos casos se muestran ya limitadas. Nuestros resultados apoyan la hipótesis de que depredadores y polinizadores, grupos con diferente significado ecológico, se relacionan de modo distinto con las variables de la matriz de paisaje agrícola, viéndose influidos en grado diverso por el tipo de intensificación agrícola y por la mayor o menor presencia de los tipos de cultivos analizados.

Tipo de cultivo local y grado de intensificación del paisaje agrícola

Los parámetros biológicos analizados para los grupos de polinizadores (abejas) y depredadores (avispas) de nidos-trampa difieren en el efecto ejercido por las variables grado de intensificación del paisaje agrícola y cultivo local, por las cuales estos grupos están determinados.

Atendiendo a la abundancia, las huertas como tipo de cultivo local incrementan el número de celdas de cría establecido por la comunidad de abejas. Un grado elevado de ocupación de los nidos-trampa, normalmente por unas pocas especies, sugiere la existencia de una competencia intra o interespecífica por recursos alimenticios (Minckley *et al.* 2003; Palmer *et al.* 2003; Steffan-Dewenter & Tscharntke 2000). Las huertas son policultivos que proporcionan una amplia variedad de recursos en espacio y tiempo, lo cual no ocurre en los monocultivos de viñedo y cereal analizados. Este suplemento de recursos por parte del cultivo, junto con sistemas de baja intensificación agrícola, conforman una matriz de paisaje con un importante porcentaje de hábitats seminaturales y recursos de calidad para la elaboración de las celdas

de cría de los polinizadores (Gathmann & Tschardt 2002; Westrich 1996). El cultivo de viñedo por su parte, también ejerce un efecto positivo aunque menos marcado. En el caso del cultivo de cereal, su presencia tiene un efecto negativo sobre la abundancia de celdas de cría, que podría explicarse por la propia naturaleza hostil del cultivo, característico por presentar tamaños medios de parcela mayores y cuya cobertura es completamente eliminada hacia mediados de verano (Holland & Reynolds 2003; Thorbek & Bilde 2004).

Con respecto a la comunidad de avispas, ni el tipo de cultivo local ni el grado de intensificación agrícola determinan la abundancia de celdas de cría o la riqueza de especies, y el establecimiento del grupo parece estar más definido por la composición del paisaje que por las variables asociadas al tipo de cultivo local y al sistema agrícola dominante en la matriz. La falta de relación entre la intensificación agrícola y el tipo de cultivo local con la abundancia y riqueza también se observa para el grupo de avispas Spheciformes, lo cual podría deberse a la diferente disposición y estructura de los fragmentos seminaturales en el paisaje (Didham *et al.* 1996; Kareiva 1990; Tschardt *et al.* 2002b), que a pesar de estar reducidos, podrían localizarse de forma favorable para el grupo. La presencia de aéreas seminaturales es esencial para la dispersión y el forrajeo de este grupo en particular, así como para la comunidad de avispas en general (Landis *et al.* 2000), que podría verse significativamente reducida en campos de cultivo inmersos en una actividad agrícola intensiva.

En contraste, el grado de intensificación agrícola parece ser una variable influyente para la riqueza de polinizadores, que se verían favorecidos por sistemas de baja intensificación, independientemente del tipo de cultivo local.

Estos resultados apoyan los obtenidos por (Le Feón *et al.* 2010), quienes observaron efectos negativos de la intensificación agrícola sobre la riqueza, abundancia y diversidad de abejas silvestres. La intensificación del uso del suelo está muy relacionada con la configuración del paisaje agrícola (Kremen (Kremen *et al.* 2007; Thenail 2002) y parece ser determinante para la riqueza de especies de polinizadores. Un sistema de alta intensificación reduce las zonas seminaturales, incrementando los tamaños de las parcelas (Roschewitz *et al.* 2005) y convierte el paisaje en un terreno desprovisto de áreas adecuadas para este grupo (Andrén 1994; Benton *et al.* 2003; Steffan-Dewenter *et al.* 2002), poniendo en peligro así, la estabilidad de las funciones del ecosistema (Bengtsson *et al.* 2002; Hunter 2002). Las distancias que deben recorrer los organismos cuyos nidos se encuentran establecidos en estos sistemas serán, por término medio, superiores que las de aquellos organismos localizados en sistemas de baja intensificación agrícola (Gathmann & Tschardt 2002; Steffan-Dewenter 2002; Williams & Kremen 2007) donde el manejo de los cultivos genera menos perturbación y en los cuales, los remanentes de hábitats seminaturales, son más comunes en la matriz paisajística (Roschewitz *et al.* 2005). Sin embargo, el tipo de cultivo local y el grado de intensificación dominante en la matriz no determinan los porcentajes de mortalidad y parasitoidismo de las comunidades de abejas de nidos-trampa.

Aunque no fue posible confirmarlo, los agentes responsables de la mortalidad natural de celdas de cría serían presumiblemente patógenos (Steffan-Dewenter & Schiele 2008). La mortalidad natural de la comunidad de avispa de nidos-trampa se encuentra asociada tanto con el cultivo de tipo local como con el grado de intensificación agrícola. Los mismos resultados se han

observado para el grupo de avispas Spheciformes. El porcentaje de mortalidad aumenta con la presencia de huerta y, en menor medida, de viñedo a nivel local. Asimismo, el sistema de baja intensificación agrícola también incrementa este parámetro. Estos resultados podrían estar relacionados con la baja calidad de los recursos alimenticios proporcionados por las hembras a los nidos o por la baja disponibilidad de presas de calidad en las áreas cultivadas descritas, que no favorecerían el éxito de las celdas de cría (Williams & Kremen 2007). La aplicación a gran escala de productos agroquímicos (e.g. plaguicidas, herbicidas) en los paisajes agrícolas analizados podría reducir el número de presas disponibles y su calidad (Kremen *et al.* 2002; Tscharntke *et al.* 2005) llevando a un incremento de la mortalidad natural (Johansen 1977). Las interacciones de observadas, señalan una reducción de la mortalidad con la combinación de cultivos y sistemas de baja intensificación en la matriz agrícola. Estos resultados reflejan el requerimiento para este grupo de una matriz heterogénea, con equilibrio entre la proporción de campos cultivados y fragmentos de hábitats adecuados (Steffan-Dewenter 2003). El porcentaje de parasitoidismo por enemigos naturales, tanto para la comunidad de avispas en general como para las avispas Spheciformes en particular, no mostró relación con ninguna de las variables de paisaje o locales analizadas.

Hábitats seminaturales en el contexto paisajístico

Las comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa son conocidas por tener diferentes demandas de hábitat (Steffan-Dewenter 2003; Tscharntke *et al.* 1998; Zayed *et al.* 2005), principalmente debido a la utilización de distintos tipos de recursos (Krauss *et al.* 2009; Michener 2000). El porcentaje de hábitats seminaturales, que ofrecen recursos de diferente naturaleza para

ambos grupos funcionales (Boatman 1984; Dover *et al.* 2000; Holland & Fahrig 2000), es el factor más determinante para la biodiversidad de los paisajes agrícolas, y muchos estudios han encontrado también relaciones positivas entre la riqueza de todos los grupos y este factor (Billeter *et al.* 2008; Kremen *et al.* 2004; Steffan-Dewenter 2003; Steffan-Dewenter *et al.* 2002).

La presencia de hábitats seminaturales incrementa el número de celdas de cría y la riqueza de especies de avispas, siendo el efecto muy apreciable en el caso particular de los Spheciformes. Sin embargo, no se ha detectado una influencia significativa de esta misma variable sobre la riqueza de abejas, a diferencia del efecto positivo observado por (Le Feón *et al.* 2010). Por otra parte, la influencia de la presencia de hábitats seminaturales sobre la abundancia de abejas tampoco es significativa, a diferencia del efecto positivo de la misma encontrado por Steffan-Dewenter *et al.* (2002), o del negativo hallado por (Carré *et al.* 2009). En este último trabajo, Carré *et al.* (2009) atribuyeron el efecto negativo hallado, a la inclusión de los campos de cultivos como muestras en el análisis: las abejas asociadas con estos campos de cultivo, ricos en recursos, tienen un coste de forrajeo que es incluso más bajo que el de las que habitan en zonas seminaturales, y producen un número equivalente de descendientes (Williams & Kremen 2007). El resultado obtenido en nuestro trabajo podría deberse a los mismos condicionantes. Algunos estudios han observado que ciertas especies de abejas más resistentes a los cambios en el paisaje, pueden verse favorecidas, en hábitats antropogénicos perturbados (Carré *et al.* 2009; Westphal *et al.* 2003; Winfree *et al.* 2007) tales como cultivos de huerta, por la influencia positiva que estos cultivos ejercen sobre estas comunidades, y que podrían implicar un incremento de recursos,

así como de áreas que podrían servir como refugios (Kremen *et al.* 2002; Tschardtke *et al.* 2005). Por último, los porcentajes de mortalidad natural y parasitoidismo que afectan a la comunidad de abejas de nidos-trampa no pudieron ser explicados por ninguna de las variables incluidas en el análisis.

En el caso de la comunidad de avispas en general, la presencia en la matriz de hábitats seminaturales, como bosques, hábitats secuenciales, vegetación de ribera y setos y márgenes de cultivos, favorece su abundancia y riqueza. Estos hábitats de calidad conforman los únicos espacios naturales o seminaturales existentes en la matriz agrícola bajo estudio, y la importancia de su presencia en el paisaje determina la persistencia de estas comunidades de avispas. Son de particular importancia para el grupo de avispas Spheciformes, cuyos parámetros biológicos están relacionados significativamente con su presencia. La estructura, tanto de bosques como de vegetación de ribera, en los agroecosistemas permitiría la dispersión de este grupo entre las diferentes áreas de cultivo, así como su nidificación y actividad de forrajeo (Debinsky & Holt 2000; Norton *et al.* 2000; Zschokke *et al.* 2000). Del mismo modo, los hábitats secuenciales son zonas abiertas con vegetación herbácea y arbustiva, muy favorables para la captura de presas para aprovisionar el nido por parte de las avispas Spheciformes (Steffan-Dewenter 2003). Para este grupo, los recursos alimenticios requeridos están menos restringidos a las áreas cultivadas, siendo las áreas seminaturales importantes reservorios de presas, alimentos y recursos para la nidificación (Maelfait & De Keer 1990; Schmidt & Tschardtke 2005). El incremento de estos hábitats adecuados en paisajes agrícolas intensificados, tales como los analizados en el presente estudio, podría reducir la influencia negativa de la intensificación del uso del suelo y

amortiguar el efecto causado por los propios cultivos sobre la mortalidad natural del grupo.

CONCLUSIÓN

Las comunidades de abejas y avispas nidificantes en nidos-trampa se benefician de forma diferente por las características de la matriz de paisaje agrícola mediterráneo. El tipo de cultivo local, el grado de intensificación del uso del suelo y la presencia en el paisaje de estructuras seminaturales influyen de forma diferente en los parámetros poblacionales que caracterizan a ambos grupos.

Los policultivos, comparados con los monocultivos, favorecen a las comunidades de polinizadores, y podrían amortiguar la falta de otros hábitats adecuados en las inmediaciones del campo de cultivo, mediante el aporte de recursos adicionales que ofrecen en espacio y tiempo. Los resultados del presente estudio apoyan los observados en estudios previos sobre la importancia del porcentaje de hábitats seminaturales en paisajes agrícolas para las comunidades de avispas de nidos-trampa. Aunque no se encontró efecto de esta variable sobre los parámetros de la comunidad de abejas, su relación con el grado de intensificación agrícola pone también de manifiesto los requerimientos, por parte del grupo, de una matriz más compleja. En paisajes agrícolas intensificados, la conservación de hábitats de calidad, como bosques, hábitats secuenciales, vegetación de ribera y márgenes de cultivos, podría favorecer la persistencia de comunidades de avispas de nidos-trampa y la función ecológica del grupo como depredadores. Los paisajes agrícolas de la zona mediterránea, reconocida por ser un “hot-spot” de diversidad, dentro de una política de intensificación de usos del suelo, mantienen en algunos casos

una estructura heterogénea, con un equilibrio entre campos cultivados y remanentes de hábitats seminaturales. Comprendiendo el papel que juegan algunos hábitats concretos como últimas zonas de aprovechamiento para ciertas comunidades, junto a la influencia positiva o negativa de los propios cultivos y del grado de intensificación, dentro de una matriz agrícola intensificada, se puede ayudar a establecer algunas líneas de gestión para la conservación de especies en riqueza y diversidad, asegurando con ello los servicios que estos grupos funcionales ofrecen al ecosistema.

BIBLIOGRAFÍA

- Andrén, H. 1994: Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat. *Oikos* **71**, 355-366.
- Aviron, S., Burel, F., Baudry, J. & Schermann, N. 2005: Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **108**, 205-217.
- Bengtsson, J., Engelhardt, K., Giller, P., Hobbie, S., Lawrence, D., Levine, J. & al., e. 2002: Slippin' and slidin' between the scales: the scaling components of biodiversity-ecosystem functioning relations. In: *Biodiversity and Ecosystem Functioning*. (Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P., ed). Oxford University Press, Oxford, U.K. pp. 209-220.
- Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson, J. D. 2003: Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Ecology and Evolution* **18**, 182-188.
- Bergman, K.-O., Askling, J., Ekberg, O., Ignell, H., Wahlman, H. & Milberg, P. 2004: Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Ecography* **27**, 619-628.
- Billetter, R., Liira, J., 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, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M. J. M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W. K. R. E., Zobel, M. & Edwards, P. J. 2008: Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology* **45**, 141-150.

- Boatman, N. D. 1984: Field Margins: Integrating Agriculture and Conservation. British Crop Protection Council Monograph **58**.
- Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, K., Potts, S. G., Roberts, S. P. M., Rodet, G., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, K., Woyciechowski, M. & Vaissière, B. E. 2009: Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops *Agriculture, Ecosystems and Environment* **133**, 40-47.
- Davies, K. F., C. R. Margules, C. R. & J. F. Lawrence, J. F. 2000: Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* **81**, 1450-1461.
- Debinsky, D. M. & Holt, R. D. 2000: A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* **14**, 342-355.
- Defries, R. S., Foley, J. A. & Asner, G. P. 2004: Land-use choices: balancing human needs and ecosystem function. *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**, 249-257.
- Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. E. & Davis, A. J. 1996: Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 255-260.
- Dover, J., Sparks, T., Clarke, S., Gobbett, K. & Glossop, S. 2000: Linear features and butterflies: the importance of green lanes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **80**, 227-242.
- Duelli, P. 1997: Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **62**, 81-91.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J. & Pulliam, H. R. 1992: Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **65**, 169-175.
- Ewers, R. M. & Didham, R. K. 2006: Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* **81**, 117-142.
- Fournier, E. & Loreau, M. 2001: Respective roles of recent hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground-beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape *Landscape Ecology* **16**, 17-32.
- Gathmann, A. & Tschardtke, T. 2002: Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* **71**, 757-764.
- Gustafson, E. J. 1998: Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems* **1**, 143-156.

- Hambäck, P. A., Summerville, K. S., Steffan-Dewenter, I., Krauss, J., Englund, G. & Crist, T. O. 2007: Habitat specialisation, body-size and family identity explains Lepidopteran density-area relationships in a cross-continental comparison. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**, 8368-8373.
- Hanski, I. 1998: Metapopulation dynamics. *Nature* **396**, 41-49.
- Hanski, I., Pakkala, T., Kuussaari, M. & Lei, G. 1995: Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos* **72**, 21-28.
- Hendrickx, F., Maelfait, J. 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. & 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**, 340-351.
- Holland, J. & Fahrig, L. 2000: Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **78**, 115-122.
- Holland, J. M. & Reynolds, C. J. M. 2003: The impact of soil cultivation on arthropod (Coleoptera and Araneae) emergence on arable land. *Pedobiologia* **47**, 181-191.
- Hunter, M. D. 2002: Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology* **4**, 159-166.
- Huston, M. A. 1999: Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* **86**, 393-401.
- Johansen, C. A. 1977: Pesticides and pollinators. *Annual Review of Entomology* **22**, 177-192.
- Kareiva, P. 1990: Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **330**, 175-190.
- Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. 2002: Predator-prey ratios on cocoa along a land-use gradient in Indonesia. *Biodiversity and Conservation* **11**, 683-693.
- Krauss, J., Alfert, T. & Steffan-Dewenter, I. 2009: Habitat area but not habitat age determines wild bee richness in limestone quarries. *Journal of Applied Ecology* **46**, 194-202.
- Krebs, C. J. 1989: *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers, Inc., New York.
- Krebs, J. R., Wilson, J. D., Bradbury, R. B. & Siriwardena, G. M. 1999: The second silent spring? *Nature* **400**, 611-612.

- Kremen, C., Williams, N., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A. M., Regetz, J. & 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**, 299-314.
- Kremen, C., Williams, N. M., Bugg, R. L., Fay, J. P. & Thorp, R. W. 2004: The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters* **7**, 1109-1119.
- Kremen, C., Williams, N. M. & Thorp, R. W. 2002: Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* **99**, 16812–16816.
- Landis, D. A., Wratten, S. D. & Gurr, G. M. 2000: Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pest in agriculture. *Annual Review of Entomology* **45**, 175-201.
- LaSalle, J. & Gauld, I. D. 1993: Hymenoptera: their diversity, and their impact on the diversity of other organisms. In: *Hymenoptera and Biodiversity*. (Gauld, J. L. a. I. D., ed). CAB International, Wallingford, U.K. pp. 1-26.
- Le Feón, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, F. & Burel, F. 2010: Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **137**, 143-150.
- Lin, Y. K. & Batzli, G. O. 2004: Movement of voles across habitat boundaries: effects of food and cover. *Journal of Mammalogy* **85**, 216-224.
- Lindenmayer, D. B., McIntyre, S. & Fischer, J. 2003: Birds in eucalypt and pine forests: landscape alteration and its implications for research models of faunal habitat use. *Biological Conservation* **110**, 45-53.
- Maelfait, J.-P. & De Keer, R. 1990: The border zone of an intensively grazed pasture as a corridor for spiders (Araneae). *Biological Conservation* **54**, 223-238.
- Marggraf, R. & Streb, S. 1997: *Ökonomische Bewertung der natürlichen Umwelt: Theorie, politische Bedeutung, ethische Diskussionen*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Martín Tomé, M. A. 2006: *Ecología de nidificación de aculeados xilícolas, con especial referencia a *Trypoxylon attenuatum* (Hymenoptera: Aculeata)*. Tesis Doctoral. Departamento de Biología Animal. Universidad de Salamanca, Salamanca.
- Michener, C. D. 2000: *The Bees of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

- Minckley, R., Cane, J. H., Kervin, L. & Yanega, D. 2003: Biological impediments to measures of competition among introduced honey bees and desert bees (Hymenoptera: Apiformes). *Journal of the Kansas Entomological Society* **76**, 306-319.
- Morris, A. J., Whittingham, M. J., Bradbury, R. B., Wilson, J. D., Kyrkos, A., Buckingham, D. L. & Evans, A. D. 2001: Foraging habitat selection by yellowhammers (*Emberiza citrinella*) nesting in agriculturally contrasting regions in lowland England. *Biological Conservation* **101**, 197-210.
- Norton, M. R., Hannon, S. J. & Schmiegelow, F. K. A. 2000: Fragments are not islands: patch vs landscape perspectives on songbird presence and abundance in a harvested boreal forest. *Ecography* **23**, 209-223.
- Osborne, J. L., Clark, S. J., Morris, R. J., Williams, I. H., Riley, J. R., Smith, A. D., Reynolds, D. R. & Edwards, A. S. 1999: A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. *Journal of Applied Ecology* **36**, 519-533.
- Palmer, T. M., M. L. Stanton, M. L. & Young, T. P. 2003: Competition and coexistence: Exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualist guilds. *American Naturalist* **162 (Supplement)**, 63-79.
- Perfecto, I. & Vandermeer, J. 2002: Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology* **16**, 174-182.
- Ricketts, T. H. 2001: The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* **158**, 87-99.
- Roland, J. & Taylor, P. D. 1997: Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature* **386**, 710-713.
- Roschewitz, I., Thies, C. & Tschardtke, T. 2005: Are landscape complexity and farm specialisation related to land-use intensity of annual crop fields? *Agriculture, Ecosystems and Environment* **105**, 87-99.
- Salas, W. A., Boles, S. H., Froking, S., Xiao, W. & Li, C. 2003: The perimeter/area ratio as an index of misregistration bias in land cover change estimates. *International Journal of Remote Sensing* **24**, 1165-1170.
- Schmidt, M. H., Roschewitz, I., Thies, C. & Tschardtke, T. 2005: Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology* **42**, 281-287.
- Schmidt, M. H. & Tschardtke, T. 2005: The role of perennial habitats for central European farmland spiders. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **105**, 235-242.

- Schultz, C. B. & Crone, E. E. 2001: Edge-mediated dispersal behavior in a prairie butterfly. *Ecology* **82**, 1879-1892.
- Schweiger, O., Maelfait, J.-P., van Wingerden, W., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S., Bailey, D., Bukacek, R., Diekötter, T., Dirksen, J., Frenzel, M., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M. & Bugter, R. 2005: Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organisational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology* **42**, 1129-1139.
- Steffan-Dewenter, I. 2002: Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology* **27**, 631-637.
- 2003: Importance of Habitat Area and Landscape Context for Species Richness of Bees and Wasps in Fragmented Orchard Meadows. *Conservation Biology* **17**, 1036-1044.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tschardtke, T. 2002: Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* **83**, 1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U. & Tschardtke, T. 2001: Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **268**, 1685- 1690.
- Steffan-Dewenter, I. & Schiele, S. 2008: Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitats? *Ecology* **89**, 1375-1387.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. 1999: Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* **121**, 432-440.
- 2000: Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia* **122**, 288–296.
- Thenail, C. 2002: Relationships between farm characteristics and the variation of the density of hedgerows at the level of a micro-region of bocage landscape. Study case in Brittany, France. *Agricultural Systems* **71**, 207-230.
- Thies, C. & Tschardtke, T. 1999: Landscape Structure and Biological Control in Agroecosystems. *Science* **285**, 893-895.
- Thorbek, P. & Bilde, T. 2004: Numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology* **41**, 526-528.
- Tschardtke, T., Gathmman, A. & Steffan-Dewenter, I. 1998: Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology* **35**, 708-719.

- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. 2005: Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* **8**, 857-874.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. & Thies, C. 2002a: Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* **12**, 354-363.
- . 2002b: Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research* **17**, 229-239.
- Tylianakis, J., Klein, A. M. & Tscharntke, T. 2005: Spatiotemporal variation in the diversity of Hymenoptera across a tropical habitat gradient. *Ecology* **86**, 3296–3302.
- Weibull, A.-C., Östman, Ö. & Granqvist, A. 2003: Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation* **12**, 1335-1355.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. 2003: Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters* **6**, 961-965.
- Westrich, P. 1996: Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. In: *The Conservation of Bees*. (A. Mathenson, S. L. B., C. O'Toole, P. Westrich & I.H. Williams, ed). Linnean Society of London and the International Bee Research Association, London, U.K. pp. 1-16.
- Williams, N. & Kremen, C. 2007: Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecological Applications* **17**, 910-921.
- Williams, N. M. & Tepedino, V. J. 2003: Consistent mixing of near and distant resources in foraging bouts by the solitary mason bee *Osmia lignaria*. *Behavioral Ecology* **14**, 141-149.
- Winfree, R., Griswold, T. & Kremen, C. 2007: Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology* **21**, 213-223.
- Wolf, A. T. & Harrison, S. P. 2001: Effects of habitat size and patch isolation on reproductive success of the serpentine morning glory. *Conservation Biology* **15**, 111-121.
- Zayed, A., Packer, L., Grixti, J. C., Ruz, L., Owen, R. E. & Toro, H. 2005: Increased genetic differentiation in a specialist versus a generalist bee: implications for conservation. *Conservation Genetics* **6**, 1017-1026.
- Zschokke, S., Dolt, C., Rusterholz, H. P., Oggier, P., Braschler, B., Thommen, G. H., Lüdin, E., Erhardt, A. & Baur, B. 2000: Short-term responses of plants and invertebrates to experimental small-scale grassland fragmentation. *Oecologia* **125**, 559-572.

Capítulo 2

Policultivos vs. monocultivos: los recursos adicionales favorecen la ocupación de los nidos y la descendencia de comunidades de polinizadores

RESUMEN

A nivel paisajístico, la diversidad de cultivos, junto a la heterogeneidad espacial, la conectividad y la proporción de elementos naturales, constituye un importante factor en la calidad de la matriz agrícola. La amplitud de recursos, derivados de la elevada productividad asociada a las tierras cultivadas, dentro de paisajes agrícolas formados por mosaicos de pequeños elementos y sistemas de baja intensificación agrícola, podría favorecer a determinadas poblaciones de especies.

Empleando comunidades de abejas solitarias nidificantes en nidos-trampa, conocidas por presentar necesidades específicas relacionadas con el lugar de nidificación (un elemento importante en la estructuración de sus comunidades), se valora el efecto de dos grados de intensificación agrícola (alta intensificación vs. baja intensificación) en dos monocultivos mediterráneos (viñedo y cereal) y un policultivo (huerta), sobre la ocupación de los nidos y la estructura de la población. Asimismo, se analiza la relación entre el *sex ratio* de la especie más abundante, *Osmia caerulea* y los dos sistemas de cultivo.

El policultivo favorece la ocupación de los nidos (número de celdas de cría) de especies generalistas, independientemente del grado de intensificación

dominante en el sistema agrícola. La riqueza de especies en ambos sistemas y la ocupación de nidos en monocultivos están favorecidas por una baja intensificación del uso del suelo. Para la especie *O. caerulescens*, el diámetro de la estaquilla y el grado de intensificación agrícola afectan a la producción de machos y hembras. En determinados sistemas agrícolas, la presencia de diversos cultivos amortiguaría la falta de espacios seminaturales como fuentes de recursos.

PALABRAS CLAVE

Comunidad de abejas, Polinizadores, Nidos-trampa, Policultivos, Monocultivos, Intensificación agrícola, Ocupación del nido, Teoría de la inversión en *sex-ratio*.

INTRODUCCIÓN

A nivel mundial, la destrucción de hábitats naturales y seminaturales por el uso intensivo del suelo agrícola ha dado lugar a profundos cambios en la estructuración espacial de los paisajes. El incremento de la intensificación en los campos agrícolas es considerado como una de las principales causas de declive en la riqueza local de especies (Bengtsson *et al.* 2005; Dauber *et al.* 2005; Harrison & Bruna 1999). Sin embargo, durante la larga historia de la agricultura, numerosas especies se han adaptado a esta extendida forma de uso del suelo (Bignal 1998; Krebs *et al.* 1999). Ello ha llevado a considerar que el proceso de intensificación agrícola puede significar no sólo una elevada extinción, sino, por otra parte, también más recursos que favorecen a las poblaciones, incluso de especies poco comunes o en peligro (Tschardtke *et al.* 2005a), debido a la elevada productividad que con frecuencia aparece asociada a las tierras cultivadas, comparada con la de los sistemas naturales. Así, el concepto *valor del hábitat* de los agroecosistemas viene determinado no sólo por los altos niveles de perturbación, sino también por la amplitud de los recursos alimenticios resultantes de su elevada productividad (Tschardtke *et al.* 2005a). De forma especial, los paisajes formados por un mosaico de pequeños elementos y sistemas productivos de baja intensidad estarían generando biodiversidad (Edwards *et al.* 1999).

Muchos estudios han sugerido que la heterogeneidad, la conectividad y la proporción de elementos naturales en los paisajes agrícolas tienen una influencia positiva en la riqueza y abundancia de especies (Steffan-Dewenter *et al.* 2002; Vanbergen *et al.* 2005; Weibull *et al.* 2000; Williams & Kremen 2007). Adicionalmente otra variable importante en relación con los campos agrícolas,

la diversidad de cultivos, también parece favorecer la riqueza de artrópodos, mostrando que las poblaciones en estos paisajes también estarían afectadas por la diversidad de formas en la agricultura (Tscharrntke *et al.* 2005a). La variabilidad de cultivos incrementaría la cantidad de tipos de hábitat diferentes que rodean a sitios puntuales (e.g. composición del paisaje) y afectaría a la riqueza, diversidad y abundancia de especies dentro de un mosaico de paisajes agrícolas (Kremen *et al.* 2002b; Steffan-Dewenter *et al.* 2002; Westphal *et al.* 2003). La especialización de cultivos (sistema de monocultivo) es considerada la fuerza conductora que limita la proporción de bordes y remanentes de hábitat seminatural presentes en la matriz y la complejidad estructural del paisaje agrícola, y está asociada con una menor diversidad de especies cultivadas (Roschewitz *et al.* 2005). Por su parte, el sistema de policultivo, tanto tradicional como intensivo, integra una amplia variedad de cultivos ricos en flores a lo largo del espacio y el tiempo, lo que conforma una ordenación y configuración en espacio y tiempo muy diferente a la asociada a sistemas de monocultivo.

Las políticas de usos del suelo pueden influir en las comunidades de polinizadores y en sus servicios, a través de su efecto en la calidad del hábitat y en la estructura del paisaje, a escalas que van desde los campos agrícolas individuales a las regiones agrícolas en su totalidad (Kremen *et al.* 2007; Schaffers *et al.* 2008), aunque estas comunidades parecen verse beneficiadas con niveles de perturbación moderados, como los que tienen lugar en muchas áreas cultivadas (Westphal *et al.* 2003; Westrich 1996; Winfree *et al.* 2007).

La respuesta de los individuos, de las poblaciones y de las comunidades de abejas, al cambio en los usos de la tierra está condicionada por la

distribución espacial y temporal de recursos, en relación con las capacidades de forrajeo y dispersión de los individuos (Kremen *et al.* 2007). Las abejas pueden beneficiarse de los campos cultivados ricos en polen (Westphal *et al.* 2003) o de ecosistemas en los cuales las áreas cultivadas proporcionan una diversidad, continuidad y abundancia de recursos florísticos mayor que la que ofrecen los hábitats naturales (Winfree *et al.* 2008). En las áreas agrícolas, diversas plantas nativas florecen a lo largo de las estaciones en hábitats seminaturales remanentes, mientras que los cultivos florecen en pulsos a diferentes tiempos (Kremen *et al.* 2002a; Westphal *et al.* 2003), lo cual podría acentuar la variación espacial y temporal en la abundancia y distribución de recursos disponibles, influyendo en la composición de la comunidad (Potts *et al.* 2003).

Las abejas son conocidas por tener necesidades específicas en relación con su lugar de nidificación y por tanto, la presencia o ausencia de los mismos en el hábitat se ha identificado como un factor importante en la determinación de la composición de sus comunidades (Gathmann & Tschardt 2002; Potts *et al.* 2005; Potts & Willmer 1997). Por otro lado, los recursos florísticos (polen, néctar, aceites y resinas) son otro factor limitante (Kremen *et al.* 2007) ya que la abundancia y riqueza de especies de abejas está asociada positivamente con la diversidad de plantas en flor (Banaszak 1996; Holzschuh *et al.* 2007; Potts *et al.* 2003; Steffan-Dewenter & Tschardt 2001).

Las abejas dependen del polen para la reproducción, un recurso que se encuentra limitado espacial y temporalmente, porque sólo es producido por las plantas como recompensa para atraer polinizadores (Roulston & Cane 2000; Steffan-Dewenter & Schiele 2008; Wcislo & Cane 1996). Por tanto, se asume

que la competencia intra o interespecífica por los recursos alimenticios juega un papel importante en el tamaño de las poblaciones de abejas (Minckley *et al.* 2003; Minckley *et al.* 1994; Palmer *et al.* 2003; Steffan-Dewenter & Tschardtke 2000). El tamaño de la población, en términos de productividad de la descendencia de un animal viviendo en un paisaje complejo, está determinado por las características de los parches de hábitat donde se localizan sus nidos, incluyendo tanto los recursos del lugar como la distribución y abundancia de los mismos a lo largo del paisaje (Williams & Kremen 2007). Por lo tanto, la productividad de la descendencia constituiría un reflejo del tiempo y de la energía requeridos para conseguir los recursos, así como de la sensibilidad de las especies a los cambios en el paisaje. Colectando polen de las plantas que crecen en el área de nidificación, cuando los hábitats seminaturales están lejos, las abejas evitan tener que viajar a parches de hábitat distantes para conseguir recursos y mantienen una producción de descendencia constante (Williams & Kremen 2007).

Por tanto, la calidad de la matriz que rodea a los remanentes de hábitat original tendrá una fuerte influencia en los movimientos de los polinizadores. Una matriz ocupada con cultivos ricos en flores, como ocurre en los sistemas tradicionales de policultivo, puede promover conectividad y proporcionar néctar y polen durante periodos de escasez de flores en los remanentes de hábitat (Chacoff & Aizen 2006; Westphal *et al.* 2003), así como generar una heterogeneidad temporal y espacial de hábitats equiparable a algunas matrices características de paisajes estructuralmente complejos.

En resumen, en los paisajes agrícolas intensificados, las comunidades de abejas nidificantes en cavidades preexistentes estarían limitadas por varios

factores, entre ellos la disponibilidad y accesibilidad a los recursos alimenticios. El grado de intensificación agrícola (baja intensificación vs. alta intensificación) en relación con el tipo de sistema de cultivo (monocultivo vs. policultivo) debería ser un factor influyente en las poblaciones de abejas, teniendo en cuenta que los sistemas menos intensificados mantienen una alta proporción de fragmentos de hábitat seminatural en la matriz paisajística, que son empleados por estas comunidades para acceder a diferentes recursos. Por ello, los paisajes uniformes, así como los sistemas agrícolas intensivos, podrían determinar una fuerte homogeneización de las comunidades locales (Hendrickx *et al.* 2007). Sin embargo, en los sistemas de policultivo, la elevada heterogeneidad de recursos ofertados, en espacio y tiempo, podría favorecer a estas poblaciones, a diferencia de una disponibilidad puntual como la que ofrecen los sistemas de monocultivo.

En el presente trabajo se pretende valorar las posibles diferencias entre el grado de intensificación del uso de la tierra para los sistemas de policultivo frente a los sistemas de monocultivo, en cuanto a su influencia sobre la ocupación de nidos y estructura (número de celdas de cría establecidas, mortalidad, parasitoidismo y *sex ratio*) de las poblaciones de abejas nidificantes en nidos-trampa. En el policultivo, las diferencias en cuanto al porcentaje de hábitat seminatural existente en la matriz en ambos tipos de intensificación agrícola, podrían verse amortiguadas por la presencia constante, en espacio y tiempo, de recursos provenientes de las diferentes unidades de cultivo. Asimismo, se analizan las diferencias existentes entre monocultivos y policultivos, para los parámetros poblacionales citados. La presencia de una alta accesibilidad y disponibilidad de recursos y las características propias del

manejo del policultivo podrían favorecer a estas poblaciones, tanto a nivel de colonización de los nidos como en cuanto a los parámetros biológicos que definen su estructura. Por último, se pretende analizar las posibles relaciones existentes entre la productividad en la descendencia de una especie concreta presente en todos los medios *Osmia caerulescens* (Linnaeus, 1758), y el tipo de sistema de cultivo y las características que lo definen.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el año 2007, en 18 parcelas situadas en la provincia de La Rioja (Norte de España). Estas parcelas se encuentran en dos regiones, una próxima a la ribera del río Ebro (altitud media 450 m) donde se localizan los cultivos de viñedo y huerta, y otra paralela a la anterior (altitud media 634 m) característica por presentar cultivos de cereales. Ambas regiones albergan, en un área relativamente reducida, distintos tipos de cultivos mediterráneos en diferentes grados de intensificación del uso del suelo. El manejo efectuado en los cultivos era conocido, disponiéndose de un número de parcelas suficiente para llevar a cabo el diseño experimental planteado.

Se emplearon 3 tipos diferentes de cultivo mediterráneo: viñedo, cereal y huerta. Los cultivos de viñedo y cereal son monocultivos, siendo el primero de tipo perenne y el segundo de tipo anual; las huertas son policultivos, caracterizados por presentar una alta variedad de cultivos diferentes en espacio y tiempo (e.j. alcachofas, patatas, tomates, habas, judías...). Se analizaron los tres tipos de cultivos en dos grados de intensificación agrícola

(baja intensificación vs. alta intensificación). Con el fin de seleccionar paisajes agrícolas con dos grados de intensificación, se atendió a tres variables numéricas que caracterizan la intensidad del uso del suelo agrícola: (1) el índice de fragmentación PAR (ratio perímetro/área -*Perimeter/Area Ratio*-), que se calcula como el cociente entre el sumatorio de los perímetros y el sumatorio de las áreas de todas las parcelas incluidas en el área de estudio; es un reflejo de la forma estructural dominante de las parcelas (valores más altos corresponden a formas más lineales) (Salas *et al.* 2003) y su valor es menor en sistemas de elevada intensificación agrícola (ANOVA, $F_{1,16}=35,588$; $P<0,0001$; test *a posteriori* de Tukey, baja intensificación (media=0,062 m/m²) vs. alta intensificación (media=0,035 m/m²), $P<0,0001$); (2) el número total de parcelas (ANOVA, $F_{1,16}=11,131$; $P=0,004$; test *a posteriori* de Tuckey, baja intensificación (media=318,56 parcelas por sector) vs. alta intensificación (Media=160,78 parcelas por sector), $P=0,004$); y (3) el tamaño medio de las parcelas (ANOVA, $F_{1,16}=7,389$; $P=0,015$; test *a posteriori* de Tukey, baja intensificación (media=0,649 ha) vs. alta intensificación (media=1,878 ha), $P=0,015$). Las zonas con una alta intensificación del uso del suelo presentan menor número de parcelas, de tamaños medios mayores que las zonas agrícolas menos intensificadas (Figura 1).

Para cada combinación de cultivo/sistema se realizaron 3 réplicas, empleándose un total de 18 parcelas de estudio. Con el fin de estandarizar los posibles efectos locales del hábitat y para facilitar el estudio de los efectos de la estructura del paisaje (Steffan-Dewenter *et al.* 2002), se intentaron mantener constantes, para cada combinación cultivo/sistema, tanto el tamaño de las parcelas como el manejo realizado en las mismas. El tamaño medio de las

parcelas fue de 1.35 ± 0.619 ha y 4.03 ± 2.604 ha para los monocultivos, viñedo y cereal respectivamente; en los policultivos (huertas), el tamaño medio de las parcelas fue de 0.47 ± 0.205 ha.

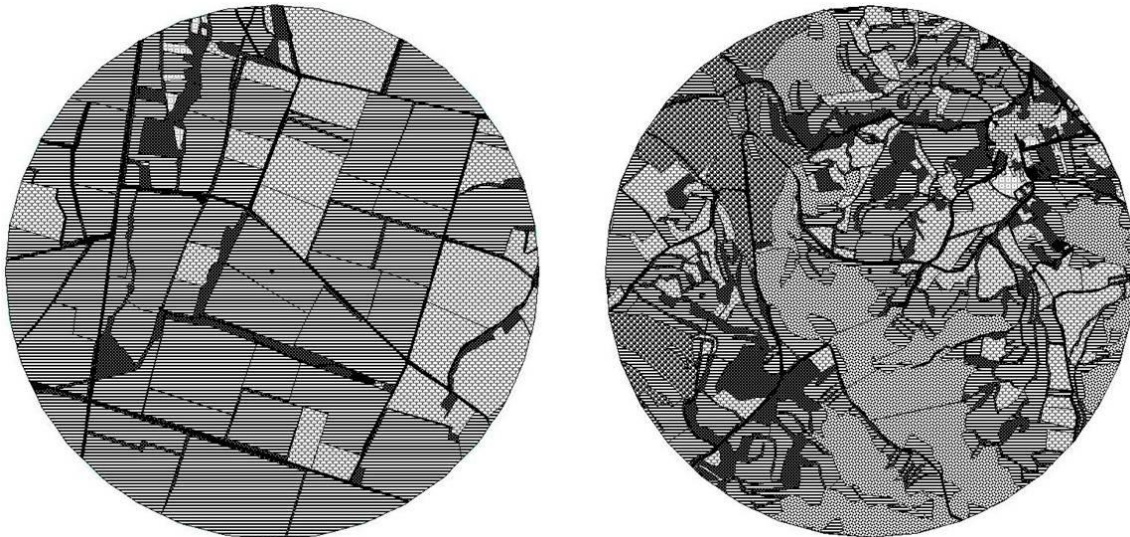


Figura 1.- Ejemplos de sectores de paisaje (1 km de radio) correspondientes a (A) sistema agrícola de alta intensificación (cultivo de cereal en el término “Montenegro” Rodezno (La Rioja)) y (B) sistema de baja intensificación agrícola (cultivo de cereal en el término “Idesa” Ventosa (La Rioja))

Método de muestreo

Como método de muestreo se emplearon nidos-trampa, por su probada eficacia en el estudio de comunidades, al proporcionar un recurso de nidificación estandarizado (Steffan-Dewenter 2002; Tscharncke *et al.* 1998; Tylianakis *et al.* 2005). En cada parcela de estudio se colocaron dos nidos-trampa, uno establecido en el centro del cultivo y otro en uno de los márgenes circundantes. Cada trampa constaba de un poste metálico de 1,5 m de longitud con dos tubos de PVC de 63 mm de diámetro, colocados uno a cada lado, y un tejado de madera en la parte superior. Cada tubo contenía 50 estaquillas de

Phragmites australis (Cav.) Trin ex Steud y *Arundo donax* L. de 17 cm de longitud y 2-10 mm de diámetro, incluyéndose en todos los tubos el mismo número de estaquillas por diámetro. Sólo se ofreció una entrada para la nidificación, cubriendo la parte posterior de cada tubo con un tapón plástico. Las trampas se colocaron a una altura de 1 m sobre el suelo y con una orientación NE (Martín Tomé 2006) (Fig. 5, capítulo introductorio).

Las trampas permanecieron en el campo desde mediados de abril hasta mediados de septiembre de 2007. Tras su recogida, los tubos se llevaron al laboratorio, donde se extrajeron los haces de estaquillas y se introdujeron en una cámara frigorífica a 4-6° C hasta su posterior procesado. Se abrió cada estaquilla, extrayéndose las celdas de cría, que se depositaron en viales de cristal. Durante la apertura de estaquillas se registró 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.

Los viales se etiquetaron y se depositaron de nuevo en la cámara frigorífica hasta la primavera, cuando se sometieron a temperatura ambiente hasta la emergencia de los imagos tras la diapausa-quiescencia invernal. Posteriormente, los individuos se identificaron, hasta nivel especie. Tras la emergencia e identificación de los adultos, se registraron y calcularon diferentes parámetros biológicos para la comunidad de abejas: porcentaje de mortalidad natural (medido 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), *sex ratio* (machos/machos+hembras), riqueza específica, diversidad (Índice de Simpson, $1-\lambda' = 1 - \sum(N_i*(N_i-1)/(N*N-1))$) y porcentaje de parasitoidismo (medido

como el porcentaje de celdas de individuos atacados por enemigos naturales frente al número total de celdas de cría).

Con el objeto de valorar la posible influencia de las variables del paisaje sobre la proporción de sexos se calculó, para la especie más abundante, *Osmia caerulescens*, el *sex ratio* obtenido a partir de sus nidos, registrándose asimismo el diámetro de las estaquillas ocupadas por la misma. De acuerdo con la teoría, la inversión en el *sex ratio*, calculada a partir del producto entre el *sex ratio* observado y la proporción de inversión (estimado a partir del peso de la progenie emergente) debe ser igual para ambos sexos (Paini & Bailey 2002). Para estimar la proporción de inversión en esta especie, se midió la anchura de la cabeza en 100 individuos, elegidos al azar de los nidos ocupados (50 machos y 50 hembras) con una lupa binocular WILD M8 (Heerbrugg); a partir de esta dimensión, y empleando la función propuesta por (Ohl & Thiele 2007) se estimó el peso seco de los individuos.

Los datos de las estaquillas procedentes de los dos tubos presentes en cada trampa se analizaron conjuntamente, ya que su posición (izquierda-derecha) no es considerada ecológicamente relevante. Asimismo, en un análisis preliminar se examinó la influencia de la posición de la trampa (borde y centro) en cada uno de los lugares de estudio para las siguientes variables dependientes: número de celdas de cría, riqueza total de especies, riqueza total de especies hospedadoras y riqueza total de especies parasitoides. No se detectó un efecto significativo de la posición de la trampa (borde vs. centro) sobre las variables dependientes analizadas (ANOVA, núm. Celdas cría: $F_{1,35}=0,104$; $P=0,794$; riqueza total: $F_{1,35}=3,073$; $P=0,089$; riqueza hospedadores: $F_{1,35}=2,854$; $P=0,100$; y riqueza parásitos: $F_{1,35}=1,737$;

P=0,100). Por tanto, los datos de las estaquillas procedentes de las trampas del borde y del centro de cada lugar de estudio se analizaron conjuntamente.

Análisis del contexto paisajístico

El análisis del paisaje se realizó a partir de fotografías aéreas (Gobierno de La Rioja) correspondientes a cada una de las zonas de estudio. Para ello se estableció, alrededor de cada parcela seleccionada, un sector de 1 km de radio, teniendo en cuenta las distancias de forrajeo máximas registradas para el grupo analizado en otros estudios (Gathmann & Tschardt 2002; Steffan-Dewenter *et al.* 2002). Los sectores de paisaje establecidos para las diferentes parcelas de estudio no se solapaban, variando la distancia entre las mismas entre 2,3 y 67,2 km. Para cada sector, el área total de cada tipo de hábitat se cuantificó por separado, empleando Sistemas de Información Geográfica, mediante el paquete informático ARCGIS 9.3 (ESRI). Los tipos de hábitat se clasificaron en: bosques, hábitats secuenciales (zonas próximas a bosques naturales, poco perturbadas y con vegetación en estado de sucesión), vegetación de ribera (bosques galería, vegetación asociada a corrientes de agua), masas de agua (ríos, lagos, grandes canales de riego), setos y márgenes de cultivos, caminos agrícolas (pistas de suelo desnudo con vegetación asociada a los márgenes) parcelas de viñedo, parcelas de cereal y parcelas con cultivo de huerta.

A partir de las coberturas de cada tipo de cultivo (viñedo, cereal y huerta) se calculó el porcentaje de cobertura de campos cultivados para cada sector de paisaje. Asimismo, se calculó el porcentaje de cobertura de hábitats seminaturales, incluyendo hábitats adecuados para estas comunidades por

proporcionar lugares de nidificación y recursos alimenticios. Así, en el cálculo del porcentaje de cobertura de hábitats seminaturales en cada sector se incluyeron las proporciones de bosques, hábitats secuenciales, vegetación de ribera, setos y márgenes de cultivos y caminos agrícolas.

Finalmente, para valorar la influencia del tipo de sistema de cultivo (monocultivo vs. policultivo) sobre la variable intensificación agrícola, empleamos en el análisis las variables numéricas utilizadas para definirla. Ni el PAR (ratio perímetro/área) (ANOVA, $F_{1,16}=1,766$; $P=0,203$) ni el tamaño medio de las parcelas (ANOVA, $F_{1,16}=2,459$; $P=0,136$) fue significativamente diferente para los tipos de sistema de cultivo analizados. Únicamente el número total de parcelas mostró una relación significativa (ANOVA, $F_{1,16}=8,392$; $P=0,011$).

Análisis estadístico

Empleamos ANOVA para valorar el efecto de la variable medida a escala local (sistema de cultivo (monocultivo vs. policultivo) y la variable paisajística intensificación agrícola (baja intensificación vs. alta intensificación)) sobre las siguientes variables biológicas correspondientes a la comunidad de abejas (y que consideramos como variables dependientes): número total de celdas de cría, *sex ratio*, riqueza de especies, diversidad, mortalidad natural (%) y parasitoidismo por enemigos naturales (%).

Asimismo, empleamos regresiones lineales para valorar las relaciones existentes entre las variables: número de celdas de cría y porcentaje de cobertura de cultivo de huerta en la matriz (transformado en su raíz 4ª para homogeneizar la varianza). Para comparar el peso seco de machos y hembras de *Osmia caerulescens*, empleamos un test t-Student, y para analizar la

relación entre el sex ratio de la especie y las variables explicativas diámetro de la estaquilla (mm), cobertura de hábitats seminaturales (%) e intensificación agrícola (baja intensificación vs. alta intensificación) utilizamos Modelos Lineales Generales (GLM).

Todas las variables mostraron una distribución normal, excepto los datos referentes al *sex ratio*, que se transformaron empleando una transformación Box-Cox. Las variables y las interacciones que no contribuían al modelo con un $p\text{-valor} < 0,05$ se eliminaron mediante “eliminación hacia atrás” (*stepwise backward*). El análisis estadístico de los datos se llevó a cabo con XIStat 2009 (Addinsoft). Para el cálculo de los índices de diversidad se utilizó PRIMER 5.2 (PRIMER-E Ltd).

RESULTADOS

De las 3.600 estaquillas establecidas en el estudio, se ocuparon un total de 1.048, que contenían 3.146 celdas de cría correspondientes a 35 especies hospedadoras, distribuidas de la siguiente manera: 15 especies de abejas solitarias (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) pertenecientes a las tribus Osmiini (9 especies), Megachilini (4 especies) y Anthidiini (2 especies) y 7 especies (Fam. Colletidae) a la subfamilia Hylaeinae; 6 especies de avispas Spheciformes (Hymenoptera: Crabronidae) y 7 especies de avispas eumeninos (Hymenoptera: Eumeninae) (Anexo II).

Del total de celdas de cría registrado, 2.569 correspondieron a especies de abejas, de las que 1.518 individuos alcanzaron el estado adulto. La mortalidad natural afectó a 620 celdas de cría y 136 celdas no fueron viables en condiciones de laboratorio. La comunidad de avispas registró un total de

577 celdas de cría (440 celdas de avispas Spheciformes y 137 celdas de eumeninos) de las cuales 341 alcanzaron el estado adulto (276 avispas esfeciformes y 65 eumeninos). La mortalidad natural afectó a 96 celdas (86 celdas de avispas Spheciformes y 10 celdas de eumeninos) y un total de 87 celdas no fueron viables bajo condiciones de laboratorio.

Se encontraron 10 especies de enemigos naturales en 358 celdas de cría, (295 celdas de abejas, 29 celdas de avispas Spheciformes y 24 celdas de avispas eumeninos) alimentándose de larvas de abejas o avispas (parasitoides), o de sus recursos alimenticios (cleptoparasitoides), pertenecientes a las familias Sapygidae, Torymidae, Eulophidae y Chrysididae (Hymenoptera); Sarcophagidae y Bombyliidae (Diptera) y a la tribu Anthidiini, en el caso de dos especies de abejas parasitoides (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). Entre los enemigos naturales se encuentra un depredador de la familia Dermestidae (Coleoptera) que se incluye en el análisis de parasitoidismo.

La especie de abeja más abundante fue *Osmia caerulescens*, con 224 estaquillas ocupadas con diámetros comprendidos entre 3 y 6,5 mm y un total de 1,314 celdas.

Al analizar el efecto que el sistema de cultivo (monocultivo vs. policultivo) ejerce sobre las distintas variables dependientes que caracterizan a la comunidad de abejas (Tabla I), únicamente se detectó una influencia significativa sobre el número total de celdas de cría, observándose un efecto positivo del sistema policultivo. La riqueza de especies, sin embargo, se ve determinada por la intensificación agrícola, independientemente del sistema de cultivo, con un efecto negativo de la alta intensificación del uso del suelo (Tabla

l). Para el resto de variables analizadas, ni el sistema de cultivo ni la intensificación agrícola fueron factores influyentes.

Tabla I.- ANOVA para los efectos del sistema de cultivo (monocultivo vs. policultivo) y, dentro de los monocultivos, del grado de intensificación agrícola (baja intensificación vs. alta intensificación) sobre las variables: número de celdas de cría y riqueza de especies de las comunidades de abejas solitarias de nidos-trampa. (Mono c: monocultivo cereal; Mono v: monocultivo viñado; BI: baja intensificación; AI: alta intensificación).

		Variables dependientes									
		Celdas de cría totales					Riqueza de especies				
		Valor	F	p	R ² Adj.	GDL	Valor	F	p	R ² Adj.	GDL
Sistema de cultivo (Mono vs. Poli)	<i>Poli</i>	156,667	11,790	0,004	0,444	2,15	-0,33	0,179	0,679	0,158	2,15
Intensificación agrícola (BI vs. AI)	<i>AI</i>	-83,667	3,783	0,071			-1,67	5,022	0,041		
		Valor	F	p	R ² Adj.	GDL	Valor	F	p	R ² Adj.	GDL
Monocultivo (Mono v vs. Mono c)	<i>Mono v</i>	31,000	0,565	0,471	0,304	2,9	1,000	0,976	0,349	0,281	2,9
Intensificación agrícola (BI vs. AI)	<i>AI</i>	-103,00	6,236	0,034			-2,333	5,313	0,047		

Sin embargo al analizar, exclusivamente para los monocultivos, la influencia del tipo de cultivo (cereal y viñado), esta variable no es un factor, aunque se observa una influencia significativa de la intensificación agrícola tanto sobre el número total de celdas de cría como sobre la riqueza de especies (Tabla I); en todos los casos, una alta intensificación del uso del suelo ejercería un efecto negativo sobre la variable dependiente.

Por otra parte, la superficie de cultivos de huerta presentes en la matriz influye significativamente sobre el número de celdas de cría de abejas (Regresión Lineal, $F_{1,16} = 10,975$; $P = 0,004$; $R^2_{adj} = 0,370$) (Fig. 2).

Los pesos secos de machos y hembras de *Osmia caerulescens* difieren significativamente, siendo mayores las hembras ($1,980 \pm 0,027$) que los machos ($1,927 \pm 0,022$) (Test t-Student, $t_{98} = 10,443$, $P = 0,0001$). El *sex ratio* obtenido a partir de los nidos ocupados por esta especie muestra una fuerte

relación con el diámetro de la estaquilla, observándose un efecto negativo del mismo (Tabla II) (mayor porcentaje de hembras en diámetros mayores).

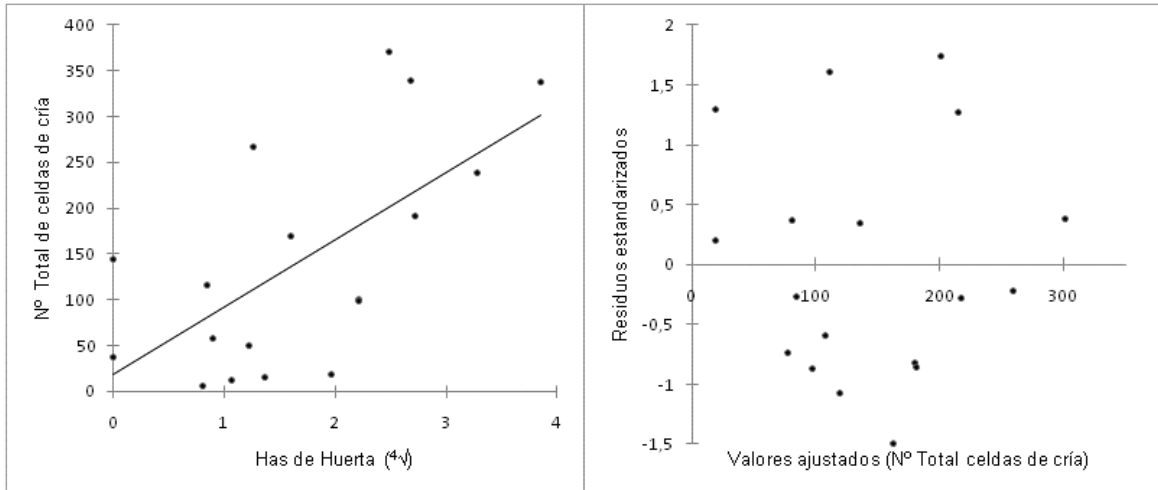


Figura 2.- Gráfico de regresión y residuos estandarizados del número total de celdas de cría de la comunidad de abejas en función de la superficie de huerta cultivada (ha).

La variable porcentaje de cobertura de hábitats seminaturales es también significativa, con un efecto positivo sobre el *sex ratio* (mayor número de machos). Por su parte, la intensificación agrícola (BI_AI) muestra un efecto negativo y una alta intensificación del uso del suelo produce un incremento en el número de hembras obtenidas (Tabla III).

Tabla II. - GLM de la relación entre el sex ratio de la abeja *Osmia caerulescens* y variables del nido y paisajísticas. Solo las variables explicativas significativas son incluidas. BI_AI, baja intensificación_alta intensificación).

Variable dependiente	Variable en el modelo	Valor	F	P	R ² Adj.
Sex ratio de <i>Osmia caerulescens</i>	Diámetro (mm)	-0,25	33,603	<0,0001	0,151
	Hábitats seminaturales (%)	0,01	6	0,015	
	Intensificación agrícola (BI_AI)	AI -0,184	5	0,03	

Tabla III.- Efecto de las variables del nido y paisajísticas, sobre el sex ratio de *Osmia caerulescens* con indicación del aumento de machos o hembras.

Variable	Efecto	Sex Ratio	♂ vs ♀
Diámetro	-	↓	↑♀
Hábitats seminaturales (%)	+	↑	↑♂
Alta intensificación agrícola	-	↓	↑♀
Baja intensificación agrícola	+	↑	↑♂

DISCUSIÓN

La influencia de los campos agrícolas sobre comunidades de polinizadores ha sido ampliamente analizada por diversos autores, empleando para ello zonas de cultivos anuales similares (Carré *et al.* 2009; Hendrickx *et al.* 2007; Holzschuh *et al.* 2007; Klein *et al.* 2003; Kohler *et al.* 2007; Steffan-Dewenter & Leschke 2003) o bien comparando zonas con cultivos anuales de diferente naturaleza (Kremen *et al.* 2002a; Le Feón *et al.* 2010; Steffan-Dewenter & Tschardtke 1999; Winfree *et al.* 2007). Sin embargo, hasta ahora, el efecto que diferentes sistemas de cultivo presentes en la zona mediterránea (monocultivos anuales vs. policultivos) con marcadas diferencias en cuanto a la heterogeneidad espacial y temporal de recursos, tienen sobre las comunidades de abejas, no ha sido analizado.

A nivel paisajístico, el aumento de la presencia en la matriz agrícola de los cultivos de huerta favorece la ocupación del nido por parte de las abejas, en cuanto al número de celdas de cría establecidas en los nidos por las hembras. La reproducción de las abejas solitarias requiere de la existencia de un número de recursos disponibles dentro del rango de campeo desde su propio nido (Gathmann & Tschardtke 2002). Estos recursos son de naturaleza muy variada e incluyen lugares de nidificación y materiales específicos para la construcción

del nido, así como fuentes de néctar y polen como componente básico para la alimentación de la larva (Kremen *et al.* 2007; Petanidou & Ellis 1996; Winfree *et al.* 2008). Las huertas proporcionan una abundante variabilidad de recursos en espacio y tiempo, y tanto la calidad como la cantidad de recursos en el entorno es relevante para el tamaño de las poblaciones de abejas solitarias (Kremen *et al.* 2007; Potts *et al.* 2003; Steffan-Dewenter & Schiele 2008). Dado que en el presente estudio se utilizaron nidos-trampa estandarizados, el número de lugares de nidificación ofertados en cada punto de muestreo fue similar. Por tanto, las diferencias observadas entre sitios en cuanto a la descendencia de las poblaciones, deberían relacionarse más con la disponibilidad de recursos alimenticios y de materiales para la construcción del nido (Orians & Pearson 1979; Roulston & Cane 2000; Wcislo & Cane 1996; Williams & Kremen 2007), que con la limitación de lugares para nidificar (Potts *et al.* 2003; Potts *et al.* 2005; Potts & Willmer 1997; Steffan-Dewenter & Schiele 2008), o con el tiempo dedicado a la elaboración del nido, factor que no difiere entre tipos de hábitat con distinta estructuración paisajística (Williams & Kremen 2007).

El efecto que el sistema de cultivo presente en la parcela de estudio (monocultivo frente a policultivo) tiene sobre las variables poblacionales relacionadas con la ocupación del nido, se observa al comparar los dos sistemas entre sí. El policultivo favorece estas variables, independientemente del grado de intensificación agrícola dominante. Sin embargo, al analizar entre sí los monocultivos de viñedo y cereal, es detectable la influencia que la intensificación agrícola tiene sobre la colonización de nidos por parte de estas comunidades. Las zonas de monocultivo con una alta intensidad del uso del suelo no parecen favorecer el establecimiento de celdas de cría. El aislamiento

soportado por estas parcelas cultivadas de gran tamaño (Roschewitz *et al.* 2005), embebidas en matrices desprovistas de hábitats seminaturales conectados, disminuye la disponibilidad de recursos (Krauss *et al.* 2004; Tschamtkke *et al.* 2005b; Vandermeer & Carvajal 2001), lo que se traduce en una reducción de la descendencia y del tamaño de sus poblaciones locales (Steffan-Dewenter 2002; Steffan-Dewenter & Schiele 2004; Williams & Kremen 2007). Las diferencias en el éxito reproductor de las abejas entre tipos de hábitats, produce diferentes dinámicas de población en paisajes agrícolas altamente intensificados, al compararlos con un baja intensidad del uso del suelo (Fahrig 2003), lo cual genera consecuencias sobrecogedoras para la persistencia de las poblaciones de abejas solitarias (Hanski 1998; Hendrickx *et al.* 2007; Thomas 2000; Williams & Kremen 2007) debido al bajo potencial reproductor que muestran en comparación con otras especies de insectos (Tepedino & Parker 1983; Torchio 1990). Sin embargo, en las zonas de policultivo, el alto éxito reproductor permitiría que las hembras fueran capaces de reemplazarse a sí mismas, y la heterogeneidad de la matriz circundante aumentaría la conectividad del hábitat, proporcionando una fuente de población a escala de paisaje y favoreciendo el recambio de especies entre comunidades locales (Gonzales *et al.* 1998; Hendrickx *et al.* 2007; Ricketts 2001).

La riqueza de especies de las comunidades de abejas de nidos-trampa viene determinada por el grado de intensificación agrícola dominante en el paisaje, independientemente del tipo de sistema de cultivo en el que se encuentre localizado el nido. Una baja intensificación del uso del suelo favorece la riqueza de especies, probablemente por la presencia en estos sistemas de plantas silvestres a las que muchas especies de abejas especialistas están

asociadas (Saville *et al.* 1997; Zayed *et al.* 2005). La perturbación a la que se ven sometidos los cultivos en zonas agrícolas altamente intensificadas, incluso en el caso de los policultivos (y a pesar del aporte adicional de recursos que conlleva la variación temporal de cultivo en estos casos), no es tolerada por muchas especies de abejas solitarias, que requieren un mayor equilibrio entre parcelas cultivadas y espacios seminaturales específicos a los que en muchos casos se encuentran asociados (Westrich 1996). Además, en nuestro estudio no se consideran otros parámetros clave de la intensificación agrícola, tales como el empleo de plaguicidas, que afecta negativamente a las poblaciones de abejas (Devillers & Pham-Delègue 2002; Mineau *et al.* 2008).

Las comunidades locales de los sistemas con baja intensificación agrícola no se saturan, probablemente debido a la reducción de las especies especialistas (Tilman *et al.* 1994). Sin embargo, las posiciones vacantes dentro de las comunidades locales pueden ser ocupadas o reemplazadas por especies menos competitivas pero con una alta movilidad (Kareiva & Wennergren 1995; Nee & May 1992; Tilman *et al.* 1994). Así, en las comunidades analizadas, la abundancia de ciertas especies de abejas de nidos-trampa se reduce con el incremento de las poblaciones de *Osmia caerulea*, la especie más abundante en todos los lugares de estudio, indicando que esta podría competir con otras abejas de nidos-trampa (Steffan-Dewenter & Schiele 2008) aunque no existe hasta el momento evidencia científica de una competición interespecífica por recursos alimenticios (Minckley *et al.* 2003; Palmer *et al.* 2003; Steffan-Dewenter & Tscharntke 2000).

Las abejas solitarias han sido ampliamente utilizadas para testar las predicciones de la Teoría de la inversión parental de Fisher (Fisher 1930) y diversos estudios han apoyado esta teoría (Frohlich & Tepedino 1986; Tepedino & Torchio 1982). En el caso de *O. caerulea* las hembras son de mayor tamaño que los machos, lo que implica que la inversión de recursos y energía por parte de la hembra será mayor en la producción de las primeras (Paini & Bailey 2002). En la naturaleza, las abejas solitarias dependen de recursos estacionalmente variables y la reducción de éstos, llevaría normalmente a un descenso en el tamaño de la progenie y a un cambio en la inversión en favor de los machos (Frohlich & Tepedino 1986; Kim 1999). Esta dependencia por parte de las hembras para aprovisionar los nidos, permite una cuantificación de la inversión relativa en la descendencia (Johnson 1988; Strickler 1982) y la relación entre el *sex ratio* de la descendencia y diferentes variables del medio podría ser un reflejo de la disponibilidad de recursos en el paisaje (Kim 1999; Trivers & Willard 1973). El *sex ratio* de *O. caerulea* se encuentra muy influido por el diámetro de la estaquilla (Scott 1994) (aunque esta relación no se encontró para otra especie del género, *Osmia lignaria* Say, 1837 (Tepedino & Torchio 1982). Un tamaño de diámetro mayor incrementa el número de hembras en la descendencia, como resultado de una optimización del espacio disponible en relación con la cantidad de recursos requeridos para el desarrollo de la larva, mayores en el caso de las hembras (Bosch 1994; Tepedino & Parker 1984). Este tipo de recurso relacionado con la nidificación puede tener un importante papel en la configuración general de las comunidades (Potts *et al.* 2003) o de algunos gremios clave dentro de las mismas (Cane 1991).

Es previsible que un aumento en la proporción de hábitats adecuados (p.e. hábitats seminaturales) genere una mayor disponibilidad de recursos y un aumento en el éxito reproductor (Williams & Kremen 2007). No obstante, la relación obtenida entre el *sex ratio* y el porcentaje de hábitats seminaturales refleja una tendencia al incremento del número de machos en paisajes con mayor cantidad de estos hábitats, aparentemente contrario a lo esperado. Debe considerarse, sin embargo, que en el presente trabajo no se atiende a la ordenación espacial de los fragmentos de hábitats en los paisajes agrícolas analizados. Las abejas parecen encontrarse más fuertemente afectadas por la fragmentación de espacios seminaturales que otros grupos de insectos (Aguilar *et al.* 2006; Aizen & Feinsinger 1994; Steffan-Dewenter 2003) lo que podría modificar o interferir en sus interacciones planta-polinizador (Rathcke & Jules 1993; Steffan-Dewenter *et al.* 2001). Al incluir en el análisis los campos de cultivo, que en muchos casos proporcionan recursos adicionales (Westphal *et al.* 2006), el efecto de la presencia de hábitats seminaturales puede verse enmascarado (Carré *et al.* 2009) ya que las abejas colectarían el polen disponible localmente, evitando así viajar a parches más distantes (Williams & Kremen 2007) y el efecto del forrajeo fuera y dentro del sitio no sería detectado (Morris *et al.* 2001; Osborne *et al.* 1999). Las abejas asociadas a estos campos cultivados ricos en recursos, tienen un coste de forrajeo menor incluso que las abejas de zonas seminaturales, y producirían un número equivalente de descendencia (Williams & Kremen 2007).

El *sex ratio* de la especie *O. caeruleascens* se muestra relacionado con la intensificación agrícola dominante en el área de nidificación. Una alta intensificación del uso del suelo favorece la producción de hembras en los

nidos. Este resultado podría explicarse por la inclusión en el análisis de los monocultivos y policultivos conjuntamente, y que da como resultado una dominancia del efecto de los policultivos, donde no se detecta influencia de la intensificación agrícola y donde el número de recursos y de hembras es mayor. Otras teorías explicarían esta predisposición a producir el sexo de mayor tamaño en lugares desprovistos de recursos a través de una posible tendencia de los adultos a emplear los escasos recursos más eficientemente, produciendo por lo tanto hembras (Boomsma 1989; Field 1992), invirtiendo menos por cada hembra y lo mismo para cada macho (Peterson & Roitberg 2006) o bien por la competencia por los recursos locales entre los individuos nidificantes (Visscher & Danforth 1993).

CONCLUSIÓN

A pesar de la intensificación llevada a cabo en los paisajes agrícolas mediterráneos, algunos tipos de cultivos característicos de las zonas ribereñas parecen amortiguar los altos niveles de perturbación a los que se ven sometidos a través del manejo y las prácticas agrícolas y con la reducción de hábitats seminaturales derivados del aumento en la superficie cultivada. La ocupación de los nidos por parte de determinadas especies de abejas se ve favorecida en el sistema de policultivo, característico por presentar una alta heterogeneidad de recursos en espacio y tiempo, incrementando el número de celdas de cría en los nidos y la cantidad de individuos que alcanza el estado adulto, independientemente de la intensificación agrícola que domine en la zona. Sin embargo, en los monocultivos de viñedo y cereal, tanto la ocupación de nidos como la riqueza de especies están determinados por la intensificación

agrícola, viéndose favorecidas por sistemas de baja intensidad. Estos resultados apoyan la idea de que la descendencia de una comunidad de abejas está determinada por factores tanto locales como paisajísticos (Williams & Kremen 2007).

Atendiendo a la especie más abundante en todas las parcelas de estudio, *O. caerulescens*, cuyos machos son de menor tamaño que las hembras, el sex ratio vendría condicionado por el diámetro de la estaquilla donde nidifican y por un sistema agrícola altamente intensificado, variables que incrementarían la producción del número de hembras, mientras que el aumento de las zonas seminaturales en la matriz reduciría el número de hembras en favor de los machos.

Las zonas de policultivo favorecerían por lo tanto la colonización de nidos por parte de determinadas especies de abejas, pero la riqueza de estas comunidades podría verse reducida bien por la competencia de determinadas especies más generalistas, como *O. caerulescens*, o por la incapacidad de determinadas especies más especialistas para adaptarse a estas zonas agrícolas perturbadas, que, a pesar de contar con un alto número de recursos adicionales, carecen de zonas seminaturales donde localizar especies de plantas silvestres preferidas. El alto establecimiento de nidos tanto en las zonas de policultivo, como en las zonas de monocultivo, en sistemas de baja intensificación agrícola sugiere que el efecto de la pérdida de hábitat podría ser amortiguado mediante el aumento en la diversidad de tipos de cultivo, tal como ocurre en las huertas o bien mediante la conservación y restauración de hábitats seminaturales y de las plantas silvestres asociadas, en zonas agrícolas donde existe una baja diversidad de cultivos. Estas observaciones ponen de

manifiesto la necesidad de enfocar la conservación de especies en todas las áreas agrícolas, atendiendo a las comunidades locales, conociendo sus relaciones inter e intra específicas y su composición de especies de abejas silvestres. Las abejas son polinizadores esenciales para los cultivos y las plantas silvestres y ejercen una función clave en los agroecosistemas y ecosistemas naturales (Aguilar *et al.* 2006; Klein *et al.* 2007; Winfree *et al.* 2007). La riqueza de especies de abejas solitarias es esencial para el mantenimiento de interacciones beneficiosas como la polinización, básica para llevar a cabo una agricultura sostenible.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L. & Aizen, M.A., 2006: Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* **9**, 968-980.
- Aizen, M.A., & Feinsinger, P., 1994: Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey-bees in Argentine Chaco Serrano. *Ecological Applications* **4**, 378-392.
- Banaszak, J., 1996: Ecological bases of conservation of wild bees. In: *The Conservation of Bees*. ed. S.L.B. (eds A. Matheson, C. O'Toole, P. Westrich & I.H. Williams), pp. 55-62ss. Academic Press, London.
- Bengtsson, J., Ahnström, J. & Weibull, A.-C., 2005: The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* **42**, 261-269.
- Bigal, E.M., 1998: Using an ecological understanding of farmland to reconcile nature conservation requirements, EU agricultural policy and world trade agreements. *Journal of Applied Ecology* **35**, 949-954.
- Boomsma, J.J., 1989: Sex-investment ratios in ants: has female bias been systematically overestimated? *American Naturalist* **133**, 517-532.
- Bosch, J., 1994: *Osmia cornuta* Latr. (Hym., Megachilidae) as a potential pollinator in almond orchards. *Journal of Applied Entomology* **117**, 151-157.

- Cane, J.H., 1991: Soils of ground-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea): texture, moisture, cell depth, and climate. *Journal of Kansas Entomological Society* **64**, 406-413.
- Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, K., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Rodet, G., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, K., Woyciechowski, M. & Vaissière, B.E., 2009: Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **133**, 40-47.
- Chacoff, N. & Aizen, M.A., 2006: Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology* **43**, 18-27.
- Dauber, J., Purtauf, T., Allspach, A., Frisch, J., Voightländer, K. & Wolters, V., 2005: Local vs. landscape controls on diversity: a test using surface-dwelling soil macroinvertebrates of differing mobility. *Global Ecology and Biogeography* **14**, 213-221.
- Devillers, J. & Pham-Delègue, M., 2002: *Honey Bees: Estimating the Environmental Impact of Chemicals*. Taylor and Francis, New York.
- Edwards, P.J., Kollmann, J. & Wood, D., 1999: The agroecosystem in the landscape: implications for biodiversity and ecosystem function. In: *Agrobiodiversity: Characterization, Utilization and Management*. ed. .D.W.J.M. Lenné, pp. 183-210. CAB International, Wallingford, UK.
- Fahrig, L., 2003: Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **34**, 487-515.
- Field, J., 1992: Patterns of nest provisioning and parental investment in the solitary digger wasp *Ammophila sabulosa*. *Ecological Entomology* **17**, 43-51.
- Fisher, R.A., 1930: *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Frohlich, D.R. & Tepedino, V.J., 1986: Sex ratio, parental investment, and interparent variability in nesting success in a solitary bee. *Evolution* **40**, 142-151.
- Gathmann, A. & Tschamntke, T., 2002: Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* **71**, 757-764.
- Gonzales, A., Lawton, J.H., Gilbert, F.S., Blackburn, T.M. & Evans-Freke, I., 1998: Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science* **281**, 2045-2047.
- Hanski, I., 1998: Metapopulation dynamics. *Nature* **396**, 41-49.

- Harrison, S. & Bruna, E., 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* **22**, 225-232.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.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. & 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**, 340-351.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D. & Tscharntke, T., 2007: Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology* **44**, 41-49.
- Johnson, M.D., 1988: The relationship of provision weight to adult weight and sex ratio in the solitary bee, *Ceratina calcarata*. *Ecological Entomology* **13**, 165-170.
- Kareiva, P. & Wennergren, U., 1995: Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* **373**, 299-302.
- Kim, J.Y., 1999: Influence of resource level on maternal investment in a leaf-cutter bee (Hymenoptera: Megachilidae). *Behavioral Ecology* **10**, 401-408.
- Klein, A.M., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T., 2003: Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society B* **270**, 955-961.
- Klein, A.M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C. & Tscharntke, T., 2007: Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B* **274**, 303-313.
- Kohler, F., Verhulst, J., Knop, E., Herzog, F. & Kleijn, D., 2007: Indirect effects of grassland extensification schemes on pollinators in two contrasting European countries. *Biological Conservation* **135**, 302-307.
- Krauss, J., Schmitt, T., Seitz, A., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T., 2004: Effects of habitat fragmentation on the genetic structure of the monophagous butterfly *Polyommatus coridon* along its northern range margin. *Molecular Ecology* **13**, 311-320.
- Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B. & Siriwardena, G.M., 1999: The second silent spring? *Nature* **400**, 611-612.
- Kremen, C., Bugg, R.L., Nicola, N., Smith, S.A., Thorp, R.W. & Williams, N.M., 2002a: Native bees, native plants, and crop pollination in California. *Fremontia* **41**, 41-49.

- Kremen, C., Williams, N.M. & Thorp, R.W., 2002b: Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* **99**, 16812–16816.
- Kremen, C., Williams, N., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D.P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E.E., Greenleaf, S.S., Keitt, T.H., Klein, A.M., Regetz, J. & 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**, 299-314.
- Le Feón, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, & Burel, F., 2010: Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **137**, 143-150.
- Martín Tomé, M.A., 2006: Ecología de nidificación de aculeados xilícolas, con especial referencia a *Trypoxylon attenuatum* (Hymenoptera: Aculeata). Tesis Doctoral. Departamento de Biología Animal. Universidad de Salamanca, Salamanca.
- Minckley, R., Cane, J.H., kervin, L. & Yanega, D., 2003: Biological impediments to measures of competition among introduced honey bees and desert bees (Hymenoptera: Apiformes). *Journal of the Kansas Entomological Society* **76**, 306-319.
- Minckley, R.L., Wcislo, W.T., Yanega, D. & Buchmann, S.L., 1994: Behavior and phenology of a specialist bee (*Dieunomia*) and sunflower (*Helianthus*) pollen availability. *Ecology* **75**, 1406-1419.
- Mineau, P., Harding, K.M., Whiteside, M., Fletcher, M.R., Garthwaite, D. & Knopper, L.D., 2008: Using reports of bee mortality in the field to calibrate laboratory derived pesticide risk indices. *Environmental Entomology* **37**, 546-554.
- Morris, A.J., Whittingham, M.J., Bradbury, R.B., Wilson, J.D., Kyrkos, A., Buckingham, D.L. & Evans, A.D., 2001: Foraging habitat selection by yellowhammers (*Emberiza citrinella*) nesting in agriculturally contrasting regions in lowland England. *Biological Conservation* **101**, 197-210.
- Nee, S. & May, R.M., 1992: Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. *Journal of Animal Ecology* **61**, 37-40.
- Ohl, M. & Thiele, K., 2007: Estimating body size in apoid wasps: the significance of linear variables in a morphologically diverse taxon (Hymenoptera, Apoidea). *Museum für Naturkudeder Humbolt Universität zu Berlin* **83**, 2110-2124.
- Orians, G. & Pearson, N., 1979: On the theory of central place foraging, In *Analysis of ecological systems*. eds D.J. Horn, B.R. Stairs, R.D. Mitchell, pp. 155-177. Ohio State University Press, Columbus, Ohio, USA.

- Osborne, J.L., Clark, S.J., Morris, R.J., Williams, I.H., Riley, J.R., Smith, A.D., Reynolds, D.R. & Edwards, A.S., 1999: A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. *Journal of Applied Ecology* **36**, 519-533.
- Paini, D.R. & Bailey, W.J., 2002: Seasonal sex ratio and unbalanced investment sex ratio in Banksia bee *Hylaeus alcyoneus*. *Economical Entomology* **27**, 713-719.
- Palmer, T.M., M. L. Stanton, M.L. & Young, T.P., 2003: Competition and coexistence: Exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualist guilds. *American Naturalist* **162 (Supplement)**, 63-79.
- Petanidou, T. & Ellis, W.N., 1996. Interdependence of native bee faunas and floras in changing Mediterranean communities. In: *The conservation of bees*. eds A. Matheson, S.L. Buchmann, C. O'Toole, P. Westrich, I.H. Williams, pp. 210-226. Academic Press, London, UK.
- Peterson, J.H. & Roitberg, B.D., 2006: Impact of Resource Levels on Sex Ratio and Resource Allocation in the Solitary Bee, *Megachile rotundata*. *Environmental Entomology* **35**, 1404-1410.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer, P.G., 2003: Linking bees and flowers; how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* **84**, 2628-2642.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer, P., 2005: Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology* **30**, 78-85.
- Potts, S.G. & Willmer, P., 1997: Abiotic and biotic factors influencing nest-site selection by *Halictus rubicundus*, a ground-nesting halictine bee. *Ecological Entomology* **22**, 319-328.
- Rathcke, B.J. & Jules, E.S., 1993: Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Current Science* **65**, 273-277.
- Ricketts, T.H., 2001: The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* **158**, 87-99.
- Roschewitz, I., Thies, C. & Tschardtke, T., 2005: Are landscape complexity and farm specialisation related to land-use intensity of annual crop fields? *Agriculture, Ecosystems and Environment* **105**, 87-99.
- Roulston, T.H. & Cane, J.H., 2000: Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution* **222**, 187-209.
- Saville, N.M., Dramstad, W.E., Fry, G.L.A. & Corbet, S.A., 1997: Bumblebee movement in a fragmented agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **61**, 145-154.

- Schaffers, A.P., Raemakers, I.P., Sýkora, K.V. & Ter Braak, C.J.F., 2008: Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition *Ecology* **89**, 782-794.
- Scott, V.L., 1994: Phenology and trap selection of three species of *Hylaeus* (Hymenoptera, Colletidae) in upper Michigan. *Great Lakes Entomologist* **27**, 39-47.
- Steffan-Dewenter, I., 2002: Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology* **27**, 631-637.
- Steffan-Dewenter, I., 2003: Importance of Habitat Area and Landscape Context for Species Richness of Bees and Wasps in Fragmented Orchard Meadows. *Conservation Biology* **17**, 1036-1044.
- Steffan-Dewenter, I. & 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**, 1953-1968.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tschardtke, T., 2002: Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* **83**, 1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I., Munzenberg, U. & Tschardtke, T., 2001: Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. *Proceedings of the Royal Society B* **268**, 1685-1690.
- Steffan-Dewenter, I. & Schiele, S., 2004: Nest-site fidelity, body weight and population size of the red mason bee, *Osmia rufa* (Hymenoptera: Megachilidae), evaluated by mark-recapture experiments. *Entomologia Generalis* **27**, 123-131.
- Steffan-Dewenter, I. & Schiele, S., 2008: Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitats? *Ecology* **89**, 1375-1387.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T., 1999: Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* **121**, 432-440.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T., 2000: Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia* **122**, 288-296.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T., 2001: Succession of bee communities on fallows. *Ecography* **24**, 83-93.
- Strickler, K., 1982: Parental investment per offspring by a specialist bee: does it change seasonally? *Evolution* **36**, 1098-1100.
- Tepedino, V.J. & Parker, F.D., 1983: Nest size, mortality and sex ratio in *Osmia marginata* Michener. *The Southwestern Entomologist* **8**, 154-167.

- Tepedino, V.J. & Parker, F.D., 1984: Nest selection, mortality and sex ratio in *Hoplitis fulgida* (Cresson) (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of Kansas Entomological Society* **57**, 181-189.
- Tepedino, V.J. & Torchio, P.F., 1982: Phenotypic variability in nesting success among *Osmia lignaria propinqua* females in a glasshouse environment: (Hymenoptera: Megachilidae). *Ecological Entomology* **7**, 453-462.
- Thomas, C.D., 2000: Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society B* **267**, 139-145.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. & Nowak, M.A., 1994: Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* **371**, 65-66.
- Torchio, P.F., 1990: *Osmia ribifloris*, a native bee species developed as a commercial managed pollinator of highbush blueberry (Hymenoptera: Megachilidae). *Kansas Entomological Society* **63**, 427-436.
- Trivers, R.L. & Willard, D.E., 1973: Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* **179**, 90-92.
- Tscharntke, T., Gathmann, A. & Steffan-Dewenter, I., 1998: Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology* **35**, 708-719.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C., 2005a: Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* **8**, 857-874.
- Tscharntke, T., Rand, T.A. & Bianchi, F., 2005b: The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici* **42**, 421-443.
- Tylianakis, J., Klein, A.M. & Tscharntke, T., 2005: Spatiotemporal variation in the diversity of Hymenoptera across a tropical habitat gradient *Ecology* **86**, 3296-3302.
- Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., Watt, A.D., Niemela, J., 2005. Effect of land-use heterogeneity on carabid communities at the landscape scale. *Ecography* **28**, 3-16.
- Vandermeer, J. & Carvajal, R., 2001: Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *American Naturalist* **158**, 211-220.
- Visscher, P.K. & Danforth, B.N., 1993: Biology of *Calliopsis pugionis* (Hymenoptera: Andrenidae): nesting, foraging, and investment sex ratio. *Annals of the Entomological Society of America* **86**, 822-832.
- Wcislo, W.T. & Cane, J.H., 1996: Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology* **41**, 257-286.

- Weibull, A.-C., Bengtsson, J. & Nohlgren, E., 2000: Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography* **23**, 743-750.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T., 2003: Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters* **6**, 961-965.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T., 2006: Foraging trip duration of bumblebees in relation to landscape-wide resource availability. *Ecological Entomology* **31**, 389-394.
- Westrich, P., 1996: Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. In: *The Conservation of Bees*. ed. S.L.B. A. Mathenson, C. O'Toole, P. Westrich & I.H. Williams, pp. 1-16. Linnean Society of London and the International Bee Research Association, London, U.K.
- Williams, N. & Kremen, C., 2007: Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecological Applications* **17**, 910-921.
- Winfrey, R., Griswold, T. & Kremen, C., 2007: Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology* **21**, 213-223.
- Winfrey, R., Williams, R., Williams, N.M., Gaines, H., Ascher, J.S. & 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**, 793-802.
- Zayed, A., Packer, L., Gixti, J.C., Ruz, L., Owen, R.E. & Toro, H., 2005: Increased genetic differentiation in a specialist versus a generalist bee: implications for conservation. *Conservation Genetics* **6**, 1017-1026.

Capítulo 3

La abundancia de hospedadores y la estructura del paisaje determinan la persistencia de enemigos naturales de comunidades de nidos-trampa, en agroecosistemas intensificados mediterráneos

RESUMEN

La expansión de la agricultura, el aumento de los tamaños de parcelas y el aclarado de la tierra de cultivo, a través de diferentes prácticas, han dado lugar a una simplificación de los paisajes agrícolas, manteniendo en algunos casos, pequeños fragmentos de hábitats naturales y seminaturales. Muchas poblaciones de insectos que persisten en la interfaz entre campos cultivados y remanentes de hábitats naturales incluyen importantes grupos funcionales, entre los que destacan los enemigos naturales, que actúan como parasitoides sobre comunidades nidificantes de otros insectos.

Mediante el empleo de nidos-trampa estandarizados, se analiza el efecto de diferentes factores característicos de los paisajes agrícolas, tales como el grado de intensificación agrícola, el tipo de cultivo mediterráneo (viñedo, cereal o huerta) o la presencia de hábitats naturales en la matriz, sobre los parámetros biológicos de las poblaciones de enemigos naturales de comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa, así como la naturaleza de su relación con la abundancia de hospedadores.

La persistencia de enemigos naturales en los paisajes agrícolas analizados está determinada por la abundancia de sus hospedadores y por la composición de la matriz agrícola. La actividad, riqueza y diversidad de especies de la comunidad de enemigos naturales, se encuentra relacionada positivamente con el número de celdas de hospedadores de nidos-trampa. Asimismo, el número de celdas atacadas está influenciado por el número de estaquillas ocupadas por los hospedadores. La presencia de hábitats seminaturales en la matriz agrícola, tales como bosques, hábitats secuenciales y márgenes de cultivo, afecta positivamente a los parámetros de actividad, riqueza y diversidad de la comunidad de enemigos naturales. Por último, la eficacia se ve fuertemente influenciada por el tipo de cultivo local y por la presencia de hábitats puntuales en el paisaje agrícola. Los esfuerzos dirigidos a la conservación de enemigos naturales, en agroecosistemas, deberían enfocarse hacia el mantenimiento de los remanentes de hábitats adecuados para estas poblaciones y las de sus hospedadores naturales, así como hacia prácticas de restauración que promuevan su conectividad.

PALABRAS CLAVE

Nidos-trampa, enemigos naturales, parasitoidismo, cultivo local, hábitats seminaturales, márgenes de cultivos

INTRODUCCIÓN

La intensificación de los sistemas agrícolas ha provocado un cambio progresivo desde los paisajes complejos, con proporciones equilibradas de tierra cultivada y hábitats naturales o seminaturales, hacia los paisajes simples, en los que existe un elevado predominio de las tierras cultivadas (Manhoudt & de Snoo 2003; Roschewitz *et al.* 2005; Westmacott & Worthington 1997). Las actividades agrícolas asociadas a esta intensificación son la causa más frecuente de la pérdida de especies (Rosenzweig 1995; Saunders *et al.* 1991). Dentro de estos paisajes agrícolas, poblaciones de muchas especies de insectos persisten en la interfaz de las áreas cultivadas y los hábitats naturales (Matson *et al.* 1997; Tilman *et al.* 2001; Vitousek *et al.* 1997). Estos grupos de insectos incluyen importantes grupos funcionales, entre los que destacan los enemigos naturales que actúan como parasitoides sobre comunidades nidificantes de otros insectos (LaSalle & Gauld 1993).

Diversos estudios remarcan que la diversidad entomológica asociada a agroecosistemas está influenciada por los patrones de la matriz circundante (Chust *et al.* 2003; Dauber *et al.* 2003; Öckinger & Smith 2007) y, por tanto, el análisis del contexto espacial resulta esencial para comprender los sistemas ecológicos (Kareiva 1990; Tilman & Kareiva 1997). En particular, el contexto paisajístico tiene un fuerte efecto sobre la abundancia local de enemigos naturales de plagas de cultivos (Bianchi *et al.* 2005; Matson *et al.* 1997; Purtauf *et al.* 2005a) y su influencia puede superar los efectos del manejo agrícola que tiene lugar a escala local (Purtauf *et al.* 2005a; Roschewitz *et al.* 2005). La estructura del paisaje es, por tanto, un importante componente en la conservación del control natural de plagas de insectos (Tscharntke *et al.* 2007).

Asimismo, los parasitoides de especies nidificantes responden al cambio en el uso del suelo a nivel individual, de población y de comunidad, pudiendo alterar su comportamiento de búsqueda en función de la estructura modificada del paisaje y atacando a un rango de hospedadores en respuesta a una densidad alterada de los mismos (Cronin & Reeve 2003; Kareiva & Wennergren 1995; With *et al.* 2002). La fragmentación de hábitats naturales podría haber influido negativamente, entre otras funciones ecológicas, sobre el potencial regulador de plagas en los paisajes agrícolas, ya que la vegetación natural generalmente favorece la presencia de enemigos naturales en las inmediaciones del campo de cultivo (Purtauf *et al.* 2005b; Thies *et al.* 2003; Tscharntke & Brandl 2004; Tylianakis *et al.* 2006).

Aunque los servicios proporcionados por estos organismos actúan localmente, su comportamiento individual, la biología de la población y la dinámica de la comunidad están influidos por la distribución de recursos a gran escala paisajística (Kremen *et al.* 2007). Estos recursos favorecen las poblaciones de enemigos naturales, esenciales en el control de poblaciones plaga en cultivos (Bianchi *et al.* 2006; Duelli & Obrist 2003), mejorando su impacto sobre las dinámicas poblacionales de hospedadores (Wilkinson & Landis 2005). Sin embargo, en la actualidad, la integridad y diversidad ecológica de los setos y otros hábitats banda, esenciales para estas comunidades (Bianchi *et al.* 2005; Geiger *et al.* 2009; Landis *et al.* 2000; Shaw 2006; Tylianakis *et al.* 2004) está amenazada por la degradación, a través de manejos inapropiados directos o indirectos, y operaciones en los cultivos adyacentes (Marshall 1989; Maudsley 2000).

A pesar de que las relaciones entre especies y áreas han sido objeto de numerosos estudios, todavía permanece poco claro cómo algunos grupos funcionales de especies, tales como los parasitoides, responden a la estructuración de los paisajes agrícolas (Debinsky & Holt 2000; Didham *et al.* 1996; Harrison & Bruna 1999; Steffan-Dewenter *et al.* 2001). En el presente trabajo se pretende analizar qué factores característicos de los paisajes agrícolas, tales como el grado de intensificación agrícola, el tipo de cultivo mediterráneo (viñedo, cereal o huerta) o la presencia de hábitats seminaturales en la matriz, determinan los parámetros biológicos de las poblaciones de enemigos naturales de comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa. Teniendo en cuenta la importancia de las zonas de borde para la persistencia de estos organismos, la presencia de hábitats banda de naturaleza seminatural, que forman parte de la matriz circundante a los cultivos, debería favorecer a estas poblaciones. Se pretende, por tanto, especificar qué estructuras seminaturales concretas son importantes para la persistencia de enemigos naturales, dentro de paisajes agrícolas mediterráneos. Por último, se analiza la naturaleza de la relación entre los parámetros biológicos que caracterizan a la población de enemigos naturales, y la abundancia de hospedadores (en términos de ocupación de nidos), de las comunidades de nidos-trampa, ya que en estudios previos se han observado tanto relaciones positivas (Cronin & Reeve 2003; Stireman & Singer 2002), como dependencias inversas (Stiling 1987), entre densidades de parasitoides y de hospedadores.

MÉTODOS

Área de estudio

Para la realización del estudio se seleccionaron dos regiones próximas, ambas pertenecientes a la provincia de la Rioja (norte de España). La primera región se localiza en las áreas de ribera del río Ebro, con una altitud media de 450 m y en la que destacan los cultivos de viñedo y huerta, muy comunes en la zona. La segunda, paralela a la primera, se encuentra a una altitud media de 634 m y constituye el área de cultivo de cereal en la provincia. Estas regiones se seleccionaron por albergar, en un área relativamente reducida, diferentes tipos de cultivos mediterráneos, en distintos grados de intensidad de uso del suelo. Adicionalmente, se conocía el manejo efectuado en los cultivos de la zona y se disponía de un número de parcelas suficiente para desarrollar el diseño experimental planteado.

El estudio se llevó a cabo en 2007. Se seleccionaron un total de 18 parcelas con tres tipos diferentes de cultivo típicamente mediterráneos (viñedo, cereal y huerta) y dos tipos de intensificación agrícola (baja intensificación vs. alta intensificación). Los cultivos de viñedo y cereal son monocultivos, siendo el primero de tipo perenne y el segundo de tipo anual. El cultivo de huerta es un policultivo, característico por presentar una alta variedad de cultivos diferentes en espacio y tiempo. Con el fin de seleccionar paisajes agrícolas con dos grados de intensificación, se atendió a tres variables numéricas que caracterizan la intensidad del uso del suelo agrícola. El índice PAR (ratio perímetro/área -*Perimeter/Area Ratio*-) se calcula como el cociente entre el sumatorio de los perímetros y el sumatorio de las áreas de todas las parcelas

incluidas en el área de estudio. Esta medida es un reflejo de la forma estructural dominante de las parcelas (valores más altos corresponden a formas más lineales) (Salas *et al.* 2003) y su valor es menor en sistemas de elevada intensificación agrícola ($F_{1,16}=35,588; P<0,0001$; test *a posteriori* de Tukey, baja intensificación (media=0,062 m/m²) vs. alta intensificación (media=0,035 m/m²); $P<0,0001$). El número total de parcelas ($F_{1,16}=11,131; P=0,004$; test *a posteriori* de Tukey, baja intensificación (media=318,56 parcelas por sector) vs. alta intensificación (media=160,78 parcelas por sector); $P=0,004$) y el tamaño medio de las mismas ($F_{1,16}=7,389; P=0,015$; test *a posteriori* de Tukey, baja intensificación (media=0,649 ha) vs. alta intensificación (media=1,878 ha); $P=0,015$) son también medidas características del grado de intensificación agrícola.

Las zonas con una alta intensificación del uso del suelo presentan menor número de parcelas, de tamaños medios mayores que las zonas agrícolas menos intensificadas. La configuración del paisaje también difiere entre los dos grados de intensificación. En general, los sistemas de baja intensificación mantienen márgenes poco perturbados alrededor de las parcelas y la matriz de paisaje circundante es más compleja en cuanto a la distribución espacial de los hábitats naturales y seminaturales. Por su parte, los sistemas agrícolas altamente intensificados se muestran embebidos en paisajes más uniformes. Los márgenes de cultivo son escasos o en muchos casos están ausentes ya que las parcelas se ven sometidas a una mayor perturbación por prácticas agrícolas. Los hábitats seminaturales, en el caso de estar presentes, se localizan en puntos espacialmente limitados (Fig.1).

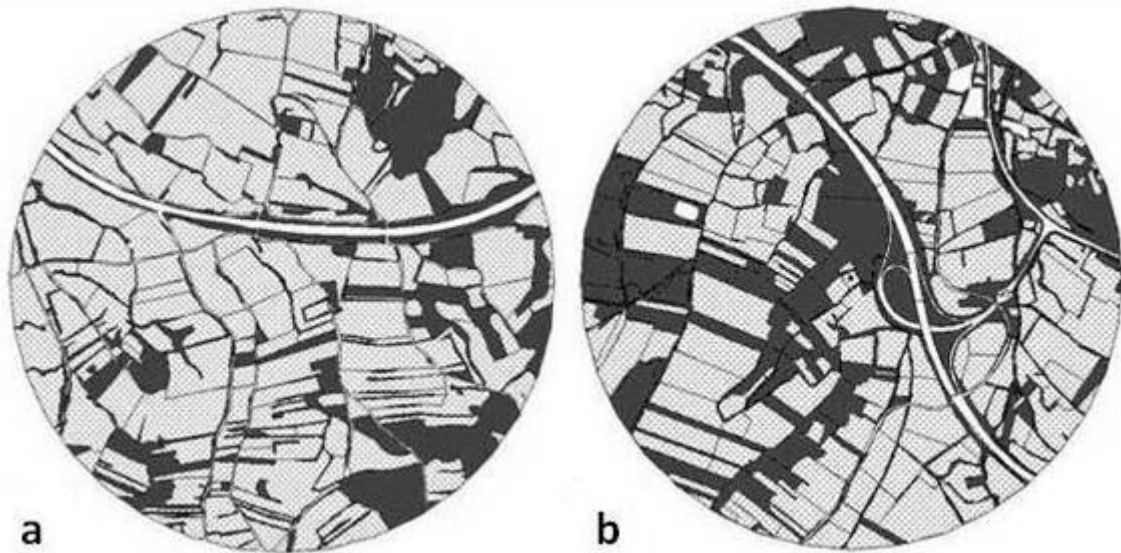


Figura 1.- Sectores de paisaje correspondientes a: (a) paisaje con alta intensificación agrícola y (b) paisaje con baja intensificación agrícola. Los fragmentos de hábitats seminaturales se muestran resaltados.

Para cada combinación de cultivo/sistema se realizaron 3 réplicas, empleándose un total de 18 parcelas de estudio. Tanto el tamaño de las parcelas, para cada combinación cultivo/sistema, como el manejo realizado en las mismas, se intentaron mantener constantes, con el fin de estandarizar los posibles efectos locales del hábitat y para facilitar el estudio de los efectos de la estructura del paisaje (Steffan-Dewenter 2002). El tamaño medio de las parcelas de estudio fue de $0,857 \pm 0,191$ ha y $1,598 \pm 0,207$ ha para el cultivo de viñedo, en sistemas de baja intensificación y alta intensificación respectivamente; $0,588 \pm 0,094$ ha y $3,141 \pm 1,786$ ha para el cultivo de cereal y $0,502 \pm 0,152$ ha y $0,896 \pm 0,069$ ha para el cultivo de huerta.

Método de muestreo

Con el fin de estandarizar las condiciones de los lugares de nidificación empleamos nidos-trampa, cuya eficacia en el estudio de comunidades de abejas y avispas ya ha sido comprobada por otros grupos de investigación,

permitiendo su utilización realizar análisis de parasitoidismo por enemigos naturales (Steffan-Dewenter 2002; Tscharncke *et al.* 1998; Tylianakis *et al.* 2005). En cada una de las parcelas se colocaron dos trampas: una en el centro del cultivo y otra en uno de los bordes circundantes. Cada trampa constaba de un poste metálico de 1,5 m de longitud con dos tubos de PVC de 63 mm de diámetro, colocados uno a cada lado, y un tejadillo de madera en la parte superior. Cada tubo contenía 50 estaquillas de *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud y *Arundo donax* L. de 17 cm de longitud y 2-10 mm de diámetro, incluyéndose en todos los tubos el mismo número de estaquillas por diámetro. La parte posterior de cada tubo se cubrió con un tapón plástico, ofreciendo solamente una entrada para la nidificación. Todas las trampas se colocaron con una orientación NE (Martín Tomé 2006) y a una altura de 1 m sobre el suelo (Fig. 5, capítulo introductorio).

Las trampas permanecieron en el campo desde mediados de abril hasta mediados de septiembre de 2007. Tras su recogida, los tubos se llevaron al laboratorio, donde se extrajeron los haces de estaquillas y se introdujeron en una cámara frigorífica a 4-6° C hasta su posterior procesado. Se abrió cada estaquilla, extrayéndose las celdas de cría de abejas y avispas, que se depositaron en viales. Durante la apertura de estaquillas se registró el número de celdas de cría intactas 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), el número de celdas atacadas por enemigos naturales y la ocupación general de los nidos. Con el fin de calcular la eficacia biológica de las especies de enemigos naturales, se comprobó la viabilidad de

las celdas de los mismos, registrando su mortalidad natural en el momento de la apertura de las estaquillas.

Los viales se etiquetaron mediante un código y se depositaron de nuevo en la cámara frigorífica hasta la primavera siguiente, cuando se sometieron a temperatura ambiente hasta la emersión de los imagos, tras la diapausa-quiescencia invernal. Posteriormente los individuos, tanto hospedadores como enemigos naturales, se identificaron hasta nivel especie. Tras la emersión e identificación de los adultos, se registró y calculó el % de parasitoidismo (medido como el porcentaje de celdas parasitadas frente al número total de celdas de cría de hospedadores), la eficacia biológica de los enemigos naturales (medida como el porcentaje de celdas parasitadas que alcanzaron el estado adulto, i.e. % de celdas que no sufrieron mortalidad natural), la riqueza específica de parasitoides y la diversidad de los mismos (índice de Simpson, $1-\lambda' = 1 - \sum (N_i * (N_i - 1)) / (N * (N - 1))$).

Análisis del contexto paisajístico

El paisaje circundante en cada parcela de estudio se caracterizó empleando análisis de fotos aéreas (Gobierno de La Rioja). Alrededor del centro de cada parcela seleccionada se estableció un sector de 1 km de radio, de acuerdo a los resultados de estudios previos sobre distancias de forrajeo de comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa (Gathmann & Tscharrntke 2002; Steffan-Dewenter *et al.* 2002). Los sectores de paisaje establecidos para las diferentes parcelas de estudio no se solapaban, ya que la distancia entre las mismas variaba entre 2,3 y 67,2 km. Para cada sector, el área total de cada tipo de hábitat se cuantificó por separado, empleando Sistemas de Información Geográfica mediante el paquete informático ARCGIS 9.3 (ESRI). Los tipos de

hábitat se clasificaron en: bosques, hábitats secuenciales (zonas próximas a bosques naturales, poco perturbadas y con vegetación en estado de sucesión), vegetación de ribera (bosques galería, vegetación asociada a corrientes de agua), masas de agua (ríos, lagos, grandes canales de riego), setos y márgenes de cultivos, caminos agrícolas (pistas de suelo desnudo con vegetación asociada a los márgenes) parcelas de viñedo, parcelas de cereal y parcelas con cultivo de huerta. Se calculó el porcentaje de cobertura de hábitats seminaturales, incluyendo hábitats adecuados para estas comunidades por proporcionar lugares de nidificación y recursos alimenticios. Así en el cálculo del porcentaje total de cobertura de hábitats seminaturales en cada sector se incluyeron las proporciones de bosques, hábitats secuenciales, vegetación de ribera, setos y márgenes de cultivos y caminos agrícolas. Finalmente, se calculó el tamaño de cada parcela de estudio, para su inclusión como posible variable en el análisis.

Se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (PCA) como análisis exploratorio para valorar, entre todas las variables de paisaje medidas, las que se encontraban correlacionadas y no podían ser incluidas simultáneamente en el análisis. Los dos primeros componentes principales, ortogonales entre sí, explicaban un 51% de la varianza global, seleccionándose variables con una elevada carga factorial por cada uno de estos dos componentes. En el primer componente, el porcentaje de cobertura de hábitats seminaturales, se mostraba correlacionado positivamente con el porcentaje de hábitats secuenciales (carga factorial, $R=0,809$; $P=0,0003$) y el porcentaje de bosques (carga factorial, $R=0,799$; $P=0,0001$). En el segundo componente, las variables intensificación agrícola (carga factorial, $R=0,408$) y no se encontraba

correlacionada con otras variables del paisaje ni entre sí (todos los $P > 0,005$, $n=18$). Se testó mediante ANOVA la relación entre las variables paisajísticas porcentaje de cobertura de hábitats seminaturales e intensificación agrícola. El porcentaje de hábitats seminaturales no varió significativamente entre los dos grados de intensificación del uso del suelo (ANOVA, $F_{1,16}=2,301$; $P=0,149$).

Asimismo, se llevó a cabo un PCA para valorar la correlación entre las variables locales registradas: tipo de cultivo local (el tipo de cultivo en el que se instalaron las trampas, i.e. viñedo, cereal, huerta) y el tamaño de la parcela. El análisis reveló una alta correlación entre las variables tamaño de parcela y tipo de cultivo local, especialmente para los cultivos de cereal (carga factorial, $R=0,704$; $P=0,001$) y huerta (carga factorial, $R=-0,501$; $P=0,034$).

La posible influencia de la variable local tipo de cultivo sobre las variables paisajísticas se testó mediante ANOVA. El porcentaje de hábitats seminaturales no mostró diferencias significativas entre los tres tipos de cultivo locales analizados en el estudio (ANOVA, $F_{1,16}=0,219$; $P=0,80$). Por otro lado, con el fin de valorar la influencia del tipo de cultivo sobre la variable intensificación agrícola, empleamos en el análisis las variables numéricas utilizadas para definirla. Ni el PAR (ratio perímetro/área) (ANOVA, $F_{1,16}=0,870$; $P=0,439$) ni el tamaño medio de las parcelas (ANOVA, $F_{1,16}=1,758$; $P=0,206$) fue significativamente diferente para los tipos de cultivo analizados. Únicamente el número total de parcelas mostró una significación marginal (ANOVA, $F_{1,16}=3,935$; $P=0,042$).

Análisis estadístico

Empleamos Modelos Lineales Generales (GLM) para analizar los efectos, para la comunidad de enemigos naturales, de las variables explicativas sobre las siguientes variables dependientes: número total de celdas atacadas (para hospedadores en general), parasitoidismo (%), eficacia biológica (%), riqueza de especies y diversidad. Las variables explicativas empleadas fueron las siguientes: a) variables a escala paisajística: (1) porcentaje de cobertura de hábitat seminatural (variable general que incluye en su valor a la medida de otros hábitats concretos); (2) porcentaje de hábitats secuenciales; (3) porcentaje de bosques; (4) porcentaje de márgenes -las variables paisajísticas correlacionadas (i.e % de hábitats seminaturales, % de hábitats secuenciales y % de bosques) que no se incluyeron simultáneamente en los mismos modelos, sino que se analizó su efecto sobre las variables dependientes por separado-; y (5) la variable cualitativa intensificación agrícola (baja intensificación vs. alta intensificación); b) tipo de cultivo local (viñedo, cereal, huerta) como variable a escala local; y c) número total de celdas de cría, como variable relacionada con la comunidad de hospedadores de nidos-trampa. Adicionalmente, se testó la presencia de interacciones ecológicamente relevantes.

Los datos de las estaquillas procedentes de los dos tubos presentes en cada trampa se analizaron conjuntamente, ya que su posición (izquierda-derecha) no se considera ecológicamente relevante. Asimismo, en un análisis preliminar se analizó la influencia de la posición de la trampa (borde y centro) en cada uno de los lugares de estudio para las variables dependientes: número de celdas de cría, riqueza total de especies, riqueza total de especies hospedadoras y riqueza total de especies de parasitoides. Dado que no se

detectó un efecto significativo de la posición de la trampa (borde vs. centro) en las variables dependientes analizadas, los datos de las estaquillas procedentes de la trampas del borde y del centro de cada lugar de estudio se analizaron conjuntamente (núm. celdas cría (ANOVA, $F_{1,35}=0,104$; $P=0,794$); riqueza total (ANOVA, $F_{1,35}=3,073$; $P=0,089$); riqueza hospedadores (ANOVA, $F_{1,35}=2,854$; $P=0,100$); y riqueza enemigos naturales (ANOVA, $F_{1,35}=1,737$; $P=0,100$)).

Todas las variables mostraron una distribución normal, excepto los datos referentes al porcentaje de parasitoidismo, a los que se aplicó una transformación arcoseno de la raíz cuadrada de la variable ($Y^* = \arcseno \sqrt{Y}$) (tal como sugieren Gotelli & Ellison 2004 para porcentajes). Las variables e interacciones que no contribuían con un $p < 0,05$ se eliminaron del modelo mediante “eliminación hacia atrás” (*stepwise backward*). El análisis estadístico de los datos se llevó a cabo con XIStat 2009 (Addinsoft). Para el cálculo de los índices de diversidad se utilizó PRIMER 5.2 (PRIMER-E Ltd).

Para valorar la posible relación entre el parasitoidismo (medido como el número de celdas atacadas por enemigos naturales) y la ocupación de nidos, empleamos un análisis de regresión lineal. Con el fin de evitar la pseudorréplica, para el análisis se seleccionó aleatoriamente sólo uno de los cuatro haces de 50 estaquillas por cada uno de los lugares de estudio. En el análisis se emplearon, como variables explicativas relativas a la ocupación, el número de estaquillas ocupadas en el tubo-muestra y el número total de celdas de cría (transformación $Y^* = \sqrt[4]{Y}$), frente al número total de celdas atacadas en el tubo (transformación $Y^* = \sqrt{Y}$)).

El análisis estadístico de los datos se llevó a cabo con XStat 2009 (Addinsoft). Para el cálculo de los índices de diversidad se utilizó PRIMER 5.2 (PRIMER-E Ltd).

RESULTADOS

Se analizaron un total de 3.600 estaquillas, de las cuales 1.048 se encontraban ocupadas. Se registraron un total de 3.146 celdas de cría pertenecientes a 35 especies hospedadoras: 15 especies de abejas solitarias (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) pertenecientes a las tribus Osmiini (9 species), Megachilini (4 species) y Anthidiini (2 species) y 7 especies (Fam. Colletidae) pertenecientes a la subfamilia Hylaeinae.; 6 especies de avispas Spheciformes (Hymenoptera: Crabronidae) y 7 especies de avispas eumeninos (Hymenoptera: Eumeninae).

Se encontraron 10 especies de enemigos naturales en 358 celdas de cría (295 celdas de abejas, 29 celdas de avispas Spheciformes y 24 celdas de avispas eumeninos), alimentándose de larvas de abejas o avispas (parasitoides), o de sus recursos alimenticios (cleptoparasitoides); enemigos naturales pertenecientes a las familias Sapygidae, Torymidae, Eulophidae y Chrysididae (Hymenoptera); Sarcophagidae y Bombyliidae (Diptera) y a la tribu Anthidiini, en el caso de dos especies de abejas parasitoides (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). Entre los enemigos naturales se encuentra un depredador de la familia Dermestidae (Coleoptera) que se incluye en el análisis de parasitoidismo (Anexo II).

El número total de celdas atacadas por enemigos naturales, en cada tubo-muestra, está positivamente relacionado con el número de celdas de cría

de hospedadores (Tabla I.A). Asimismo, un aumento en la presencia de hábitats seminaturales en la matriz incrementa también el valor de esta variable, aunque con un efecto menos marcado. El porcentaje de parasitoidismo registrado para las comunidades de nidos-trampa no mostró relación con ninguna de las variables explicativas incluidas en el modelo.

Tabla I.- GLMs de la relación entre las variables explicativas (de paisaje, locales y relacionadas con la comunidad de hospedadores) y los parámetros de la comunidad de enemigos naturales: (A) número total de celdas atacadas; (B) riqueza de especies; (C) diversidad; y (D) eficacia biológica. Solo se incluyen las variables significativas (tipo de cultivo local c: cereal; h: huerta).

Variable dependiente	Variable en el modelo	Valor	F	P	R ² Adj.
(A) Celdas atacadas	Hábitats seminaturales (%)	0,359	4,623	0,048	0,473
	Núm. celdas de hospedadores	0,186	12,665	0,003	
(B) Riqueza de especies	Hábitats seminaturales (%)	0,053	19,823	0,000	0,693
	Núm. celdas de hospedadores	0,008	20,469	0,000	
(C) Diversidad (1-A')	Bosques (%)	0,012	6,413	0,023	0,459
	Núm. celdas de hospedadores	0,001	10,023	0,006	
(D) Eficacia	Márgenes (%)	-0,160	13,660	0,004	0,837
	Hábitats secuenciales (%)	0,482	15,568	0,002	
	Tipo de cultivo local	c -7,239	20,328	0,000	
		h -16,496			
	Márgenes*Hábitats secuenciales	-0,117	17,454	0,002	

Tanto la riqueza como la diversidad de especies de enemigos naturales se ven también determinadas por el número de celdas de cría de hospedadores presentes en los nidos-trampa (Tablas I.B y I.C). Adicionalmente, la presencia de hábitats seminaturales en la matriz muestra un efecto positivo y altamente significativo sobre la riqueza de especies, aunque no afecta a la diversidad. Esta última exhibe, sin embargo, una fuerte relación con la variable puntual porcentaje de bosques (Tabla I.C), cuya presencia en la matriz de paisaje agrícola incrementa la diversidad de enemigos naturales.

Finalmente, la eficacia registrada para los enemigos naturales se ve fuertemente influenciada por el tipo de cultivo local (cultivo en el que se encuentra localizado cada nido-trampa) (Tabla I.D): tanto en los cultivos de huerta como en los de cereal, el número de celdas parasitadas que alcanzan el estado adulto (i.e. eficacia) se ve reducido.

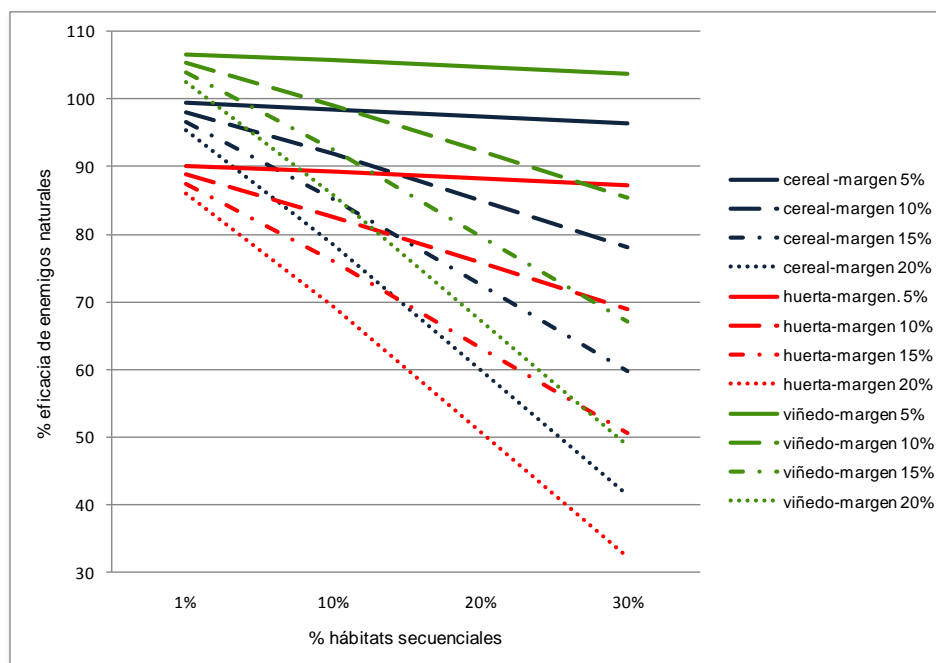


Figura 2.- Modelo gráfico del efecto de las variables % de márgenes y % de hábitats secuenciales, (para los cultivos de cereal, huerta y viñedo) sobre la eficacia de los enemigos naturales. En el modelo se emplean los rangos registrados para ambas variables en los paisajes asociados a estos cultivos.

Adicionalmente, la eficacia está también determinada por la presencia de otras dos variables puntuales medidas en la matriz de paisaje agrícola: porcentaje de hábitats secuenciales, que ejerce un efecto positivo, y porcentaje de setos y márgenes de cultivos, con un efecto negativo sobre la variable de estudio. Estas dos variables muestran entre sí una relación multiplicativa (reflejada por la existencia de una interacción significativa) de efecto negativo

(Fig.2): el aumento combinado del porcentaje de hábitats secuenciales y del porcentaje de márgenes en el paisaje agrícola, en los tres cultivos analizados, reduce la eficacia de los enemigos naturales hasta en un 50%.

Para valorar la relación entre el parasitoidismo y la ocupación de nidos, comparamos en un nuevo análisis la relación entre el número total de celdas atacadas por enemigos naturales frente al número total de estaquillas ocupadas en cada trampa y frente al número total de celdas de cría presentes en dichas estaquillas (Tabla II).

Tabla II.- Relación entre el número de celdas atacadas en un nido por enemigos naturales y la ocupación de los nidos. El número de estaquillas ocupadas y el número de celdas de cría corresponden al total registrado en los grupos de haces de 50 estaquillas (tubos) seleccionados al azar para cada lugar de estudio.

Variable dependiente	Variable explicativa	Valor	F	P	R ² Adj.
PARASITOIDISMO	OCUPACIÓN DE NIDOS				
Total celdas atacadas	Nº estaquillas ocupadas	1,073	20,555	0,000	0,670
	Nº total de celdas de cría	—	—	ns	—
	Estaquillas ocupadas*Celdas de cría	-0,273	16,379	0,001	

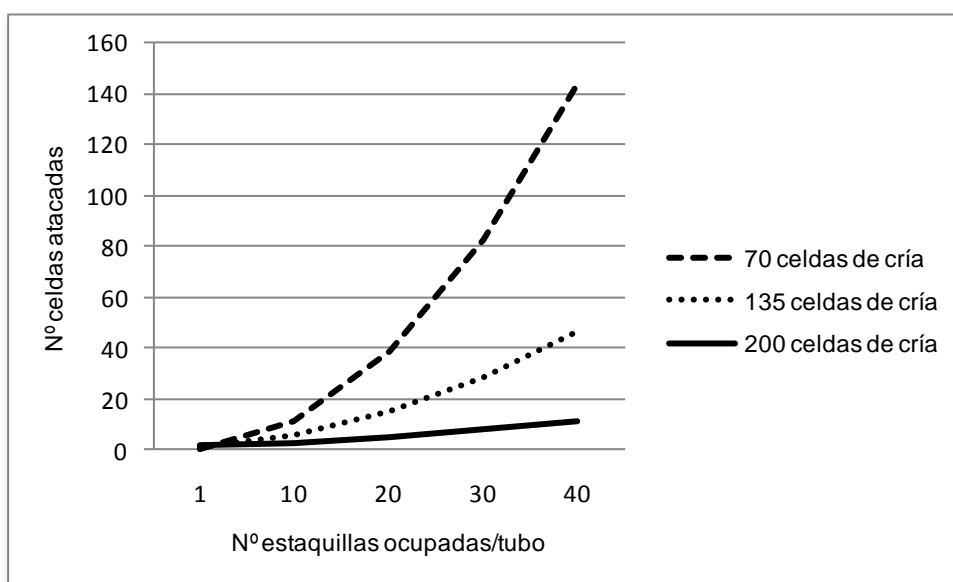


Figura 3.- Modelo del efecto de las variables número de estaquillas ocupadas y del número de celdas de cría de hospedadores sobre el número de celdas atacadas por enemigos naturales.

El número de estaquillas ocupadas por tubo y el número de celdas de cría determinan el número total de celdas atacadas. Este número se incrementa en función de las estaquillas ocupadas, aunque el incremento es menor cuanto mayor es el número de celdas de cría (Fig. 3).

DISCUSIÓN

La persistencia de los enemigos naturales de comunidades de nidos-trampa en agroecosistemas mediterráneos está determinada por la estructura del paisaje agrícola y la densidad de hospedadores asociada a los mismos. Los aspectos de la comunidad relacionados con la riqueza y diversidad de especies y la eficacia de los parasitoides se ven afectados por la estructura de la matriz paisajística, apoyando los resultados obtenidos por otros autores (Cronin & Reeve 2003; Thies *et al.* 2005; Thies *et al.* 2003; Tscharntke 2000). A pesar de no haber detectado relación entre la intensificación agrícola dominante en la matriz y las variables de estudio, en general, los paisajes estructuralmente complejos soportan un mayor rango de parasitoidismo que los paisajes más simples con un alto porcentaje de tierra cultivada (Thies & Tscharntke 1999), ya que los parasitoides son altamente susceptibles a las perturbaciones debido a su especialización como nivel trófico superior (Holt *et al.* 1999; Lawton 1995; Pimm 1991).

La intensificación agrícola llevada a cabo en los paisajes agrícolas mediterráneos analizados en el presente estudio ha conducido a que la presencia de los hábitats naturales y seminaturales se haya visto reducida a pequeños fragmentos, sometidos a diferentes grados de perturbación. Sin embargo, la importancia del papel que juega cada tipo de estructura paisajística

no es fácil de establecer, ya que muchos de los parámetros que conforman el paisaje se encuentran correlacionados (Boccaccio & Petacchi 2009). La riqueza de enemigos naturales se ve incrementada con la presencia de hábitats seminaturales (incluyendo diferentes tipos de hábitat) en la matriz circundante a la parcela de estudio. Otros autores han observado una relación positiva entre la riqueza de enemigos naturales y la diversidad de hábitats (Steffan-Dewenter 2003). Estos resultados son debidos al hecho de que distintos tipos de hábitat pueden favorecer la persistencia de diferentes especies de enemigos naturales (Bianchi *et al.* 2006). Los hábitats cultivados son medios hostiles para muchas especies de enemigos naturales (Andersen 1997; Pfiffner & Luka 2000) y la presencia de estos hábitats adecuados, relativamente poco perturbados y permanentes, concentra una amplia biodiversidad (Duelli & Obrist 2003; Klein *et al.* 2002; Kruess 2003; Schmidt & Tscharntke 2005).

Por otro lado, los resultados muestran que la diversidad de especies de enemigos naturales de comunidades de nidos-trampa se incrementa con la presencia de bosques naturales y seminaturales en la matriz paisajística circundante (Tscharntke 2000). Un alto número de especies de parasitoides está asociado con estos hábitats forestales, en los cuales se ha observado una amplia diversidad de enemigos naturales (Bianchi *et al.* 2006; Denys & Tscharntke 2002; Maudsley *et al.* 2002; Schmidt & Tscharntke 2005). Los hábitats forestales proporcionan microclimas más moderados que las zonas agrícolas (Forman & Baudry 1984) y, junto a la mayor diversidad de fuentes de néctar presente en los bordes de estos fragmentos naturales (Dyer & Landis 1996; Dyer & Landis 1997), proporcionan recursos esenciales para un amplio rango de enemigos naturales (Bianchi *et al.* 2006).

La eficacia registrada para la comunidad de enemigos naturales se incrementa con la complejidad del paisaje agrícola circundante al cultivo, y diversos estudios previos han demostrado que los enemigos naturales son más efectivos en paisajes estructuralmente complejos (Kareiva & Wennergren 1995; Menalled *et al.* 1999; Roland & Taylor 1997; Thies & Tschamntke 1999).

El tipo de cultivo local presente en la parcela agrícola donde se localiza la trampa determina la eficacia de los enemigos naturales de las comunidades de abejas y avispas nidificantes. Las huertas son policultivos caracterizados por presentar una amplia diversidad de cultivos en tiempo y espacio, en parcelas de pequeño tamaño. Sin embargo, y a pesar de presentar márgenes con una densa cobertura de vegetación adecuada para la hibernación de parasitoides (Dennis *et al.* 1994), la presencia de estos cultivos en la parcela de estudio tiene un efecto negativo sobre la eficacia de los enemigos naturales. La actividad de los parasitoides está fuertemente relacionada con la complejidad de los hábitats, atendiendo a escalas que van más allá de los márgenes de las parcelas (Kruess 2003; Thies *et al.* 2005; Thies *et al.* 2003); por lo tanto, en estos cultivos de huerta el aislamiento o el propio tamaño de los mismos podrían ser un factor limitante en su efectividad (Clough *et al.* 2007).

La presencia de cereal como cultivo local también reduce la eficacia de los enemigos naturales de comunidades de nidos-trampa. El parasitoidismo es generalmente más bajo en cultivos anuales que en hábitats menos perturbados (Kruess 2003) y este monocultivo anual se caracteriza por presentar grandes tamaños de parcela, que sufren la destrucción total de la cobertura vegetal en verano (Holland & Reynolds 2003; Thorbek & Bilde 2004), rodeadas por hábitats margen con vegetación perenne o anual. Estos márgenes se ven

sometidos a diversas prácticas agrícolas derivadas de la intensificación, que reducen la diversidad de plantas en flor y la cobertura vegetal, lo cual tiene un impacto negativo sobre las poblaciones de parasitoides (Maudsley *et al.* 2002), cuya longevidad y fecundidad se incrementa con la disponibilidad de fuentes de néctar (Costamagna & Landis 2004; Lee *et al.* 2004; Wäckers 2001). El efecto de este tipo de cultivo y de las actuaciones que se llevan a cabo sobre el mismo podría compararse al de una alta intensificación agrícola, que reduce la diversidad y la abundancia de hospedadores, influyendo directamente sobre las comunidades de enemigos naturales y por tanto sobre su función ecológica (Tylianakis *et al.* 2006).

A nivel paisajístico, la eficacia de los enemigos naturales se relaciona positivamente con la presencia de hábitats secuenciales, zonas seminaturales de sucesión, caracterizadas por presentar una cobertura vegetal herbácea mezclada con arbustos de bajo porte. La mejora de la actividad de los enemigos naturales está asociada en muchos casos a la presencia de estos hábitats herbáceos (Bianchi *et al.* 2006) donde se pueden localizar plantas específicas que proporcionen alimento a estos individuos (Baggen *et al.* 1999; Wäckers 2001). La mayor abundancia de recursos como néctar y polen podrían tener un marcado efecto sobre la eficacia de estas poblaciones de enemigos naturales (Tylianakis *et al.* 2004), que son más efectivos en paisajes estructuralmente complejos (Menalled *et al.* 1999; Roland & Taylor 1997; Thies & Tschardtke 1999). Sin embargo, se observa que la presencia en la matriz de márgenes aislados rodeando a las parcelas, tiene el efecto contrario sobre la eficacia de los enemigos naturales, a pesar de que diversos estudios han demostrado que estos bordes no cultivados actúan como reservorio de este

grupo (Coombes & Sotherton 1986; Dennis & Fry 1992; Geiger *et al.* 2009) y proporcionan un amplio rango de servicios ecológicos (Olson & Wäckers 2007). La presencia combinada de mayores proporciones de márgenes de cultivos junto a hábitats secuenciales en los paisajes agrícolas de los tres cultivos analizados, provoca la reducción de la efectividad de los enemigos naturales, limitando el efecto positivo mostrado por la presencia de los hábitats secuenciales. Tanto las dinámicas de población como la estructura de las comunidades dentro de los paisajes agrícolas se ven determinados por el hábitat no cultivado adyacente (Boccaccio & Petacchi 2009) tales como setos o márgenes de cultivos, y éstos podrían actuar proporcionando hospedadores alternativos, recursos alimenticios y refugios frente a la perturbación a la que se ven sometidos los enemigos naturales en las parcelas agrícolas (Bianchi *et al.* 2005; Geiger *et al.* 2009; Landis *et al.* 2000; Shaw 2006; Tylianakis *et al.* 2004). Sin embargo, los márgenes de cultivos también pueden actuar como amortiguadores frente a la aplicación de plaguicidas (Carvell *et al.* 2007) y otras perturbaciones asociadas a las prácticas agrícolas características de los hábitats cultivados (Tscharntke *et al.* 2007). Los enemigos naturales, por pertenecer a niveles tróficos superiores, son más sensibles a las perturbaciones del medio (Ewers & Didham 2006; Holt *et al.* 1999). Su eficacia, por tanto, podría verse reducida por el impacto de la aplicación de plaguicidas químicos en los sistemas agrícolas intensificados estudiados, que tienen demostrados efectos adversos a nivel ambiental y sobre la biodiversidad (Östman *et al.* 2003).

A pesar de la influencia que los márgenes de cultivos parecen ejercer sobre el parasitoidismo por enemigos naturales (Bianchi *et al.* 2005; Bianchi &

van der Werf 2003; Dennis & Fry 1992; Geiger *et al.* 2009), la riqueza de especies y el rango de parasitoidismo registrados en el presente estudio no mostraron diferencias entre los emplazamientos de las trampas (i.e. borde y centro de la parcela). La falta de un efecto del borde puede ser explicada por el tipo de paisajes analizados. En estudios previos, han podido encontrarse diferencias entre borde y centro en paisajes estructuralmente simples, aunque no en los más complejos (Thies & Tschamtkke 1999). El efecto borde podría verse moderado por el tipo de matriz, y la interacción entre enemigos naturales y hospedadores dependería del paisaje circundante (Tschamtkke *et al.* 2002), donde la presencia de hábitats seminaturales estaría enmascarando este efecto.

La actividad de los enemigos está fuertemente relacionada con la ocupación de nidos (medida a través del número total de estaquillas ocupadas) y con el número de celdas de cría establecidas por los hospedadores. Estos resultados apoyan los observados por otros autores en cuanto a que los parasitoides presentan una correlación positiva con la abundancia local y la distribución regional de sus hospedadores (Cronin & Reeve 2003; Durrer & Schmid-Hempel 1995; Steffan-Dewenter & Schiele 2008; Stireman & Singer 2002), mostrando relaciones de densidad-dependencia. Estos hospedadores suelen ser los de las especies más abundantes y, en general, los nidos en agregaciones naturales o en nidos-trampa se encuentran más parasitados que los nidos aislados (Steffan-Dewenter & Schiele 2008). Sin embargo, los resultados reflejan una mayor actividad de los enemigos naturales (i.e. celdas atacadas) en grupos de estaquillas ocupados con menor número de celdas de cría. Esta respuesta podría deberse a una menor eficacia de las estrategias de

los hospedadores para evitar el parasitoidismo (ver Weaving 1995) en las estaquillas con menor número de celdas establecidas, que podrían ser más susceptibles al ataque por enemigos naturales. Algunos estudios encuentran una relación positiva entre la densidad de hospedadores y la de parasitoides (Cronin & Reeve 2003; Stireman & Singer 2002), mientras que otros hallan una dependencia inversa (revisión de Stiling 1987) o incluso, ausencia de evidencia de esta relación frente a la densidad espacial (Esch *et al.* 2005; Reeve & Murdoch 1985; Walker & Welter 2004). En cualquier caso, la combinación de estas variables de la comunidad de hospedadores con la variable paisajística porcentaje de hábitats seminaturales, podría poner de manifiesto que la eficacia de los enemigos naturales, estaría influenciada tanto por la abundancia de hospedadores como por la disponibilidad de recursos para estos últimos (Doak 2000; Esch *et al.* 2005), lo cual también se vería favorecido por un paisaje agrícola más complejo (Gardner *et al.* 1995; Hansen 2000; Humphrey *et al.* 1999; Lassau & Hochuli 2005; York 1999). Con el fin de favorecer la diversidad como medio más efectivo de mantener las funciones del ecosistema en estos paisajes cambiantes (LaSalle & Gauld 1993), el manejo del paisaje agrícola dirigido a evitar el aislamiento de los campos de cultivo, mediante el mantenimiento de estructuras asociadas que promuevan la conectividad y el movimiento dentro de la matriz, podrían compensar la pérdida de hábitats en sistemas agrícolas intensificados, favoreciendo a las poblaciones de enemigos naturales.

Conclusión

Los paisajes agrícolas, formados por un mosaico de hábitats naturales, son esenciales para la persistencia de enemigos naturales de comunidades de

abejas y avispas nidificantes en nidos-trampa. La estructura de sus comunidades locales, así como la dinámica de las poblaciones y sus funciones ecológicas dependen de la complejidad estructural del paisaje (Bianchi 2003; Boccaccio & Petacchi 2009; Hanski 1998; Tilman & Kareiva 1997), tanto desde la perspectiva de la conectividad de los hábitats remanentes (permitiendo sus movimientos en la matriz agrícola) como desde el punto de vista del favorecimiento de las poblaciones de hospedadores potenciales, de cuya densidad dependen fuertemente. La presencia de hábitats seminaturales, como bosques naturales, hábitats secuenciales y márgenes de parcela, favorece la actividad de las poblaciones de enemigos naturales, manteniendo la riqueza y diversidad del grupo y asegurando así su función ecológica en el ecosistema. Los esfuerzos dirigidos a la conservación de estas poblaciones de enemigos naturales en agroecosistemas deberían contemplar el mantenimiento de estos hábitats y su conectividad.

Bibliografía

- Andersen, A. 1997: Densities of overwintering carabids and staphylinids (Col., Carabidae and Staphylinidae) in cereal and grass fields and their boundaries. *Journal of Applied Ecology* **121**, 77-80.
- Baggen, L. R., Gurr, G. M. & Meats, A. 1999: Flowers in tritrophic systems: mechanisms allowing selective exploitation by insect natural enemies for conservation biological control. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **91**, 155-161.
- Bianchi, F. 2003: Usefulness of spatially explicit population models in conservation biological control: an example. *Landscape Management for Functional Biodiversity* **26**, 13-18.
- Bianchi, F., van Wingerden, W., Grioffioen, A., van der Veen, M., van der Straten, M., Wegman, R. & Meeuwsen, H. 2005: Landscape factors affecting the control of *Mamestra brassicae* by natural enemies in Brussels sprouts. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **107**, 145-150.

- Bianchi, F. J. J. A., Booij, C. J. H. & Tschamtkke, T. 2006: Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B* **273**, 1715-1727.
- Bianchi, F. J. J. A. & van der Werf, W. 2003: The effect of the area and configuration of hibernation sites on the control of aphids by *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in agricultural landscapes: a simulation study. *Environmental Entomology* **32**, 1290-1304.
- Boccaccio, L. & Petacchi, R. 2009: Landscape effects on the complex of *Bactrocera oleae* parasitoids and implications for conservation biological control. *BioControl* **54**, 607-616.
- Carvell, C., Meek, W. R., Pywell, R. F., Goulson, D. & Nowakowski, M. 2007: Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumble bee abundance and diversity on arable field margins. *Journal of Applied Ecology* **44**, 29-40.
- Clough, Y., Kruess, A. & Tschamtkke, T. 2007: 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**, 22-28.
- Coombes, D. S. & Sotherton, N. W. 1986: The dispersal and distribution of polyphagous predatory Coleoptera in cereals. *Annals of Applied Biology*. **108**, 461-474.
- Costamagna, A. C. & Landis, D. A. 2004: Effect of food resources on adult *Glyptapanteles militaris* and *Meteorus communis* (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology* **33**, 128-137.
- Cronin, J. T. & Reeve, J. D. 2003: Matrix heterogeneity and host-parasitoid interactions in space. *Ecology* **84**, 1506-1516.
- Chust, G., J.L., P., Ducrot, D., Bedo's, A. & Deharveng, L. 2003: Identification of landscape units from an insect perspective. *Ecography* **26**, 257-268.
- Dauber, J., Hirsch, M., Simmering, D., Waldhardt, R., Otte, A. & Wolters, V. 2003: Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **98**, 321-329.
- Debinsky, D. M. & Holt, R. D. 2000: A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* **14**, 342-355.
- Dennis, P. & Fry, G. L. A. 1992: Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agriculture, Ecosystems and Environment* **40**, 95-115.

- Dennis, P., Thomas, M. B. & Sotherton, N. W. 1994: Structural features of field boundaries which influence the overwintering densities of beneficial arthropod predators. *Journal of Applied Ecology* **31**, 361-370.
- Denys, C. & Tschardtke, T. 2002: Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia* **130**, 315-324.
- Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. E. & Davis, A. J. 1996: Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 255-260.
- Doak, P. 2000: The effects of plant dispersion and prey density on parasitism rates in a naturally patchy habitat. *Oecologia* **122**, 556-567.
- Duelli, P. & Obrist, M. K. 2003: Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic and Applied Ecology* **4**, 129-138.
- Durrer, S. & Schmid-Hempel, P. 1995: Parasites and the regional distribution of bumblebee species. *Ecography* **18**, 114-122.
- Dyer, L. E. & Landis, D. A. 1996: Effects of habitat, temperature, and sugar availability on longevity of *Eriborus terebrans* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environmental Entomology* **25**, 1192-1201.
- . 1997: Influence of noncrop habitats on the distribution of *Eriborus terebrans* (Hymenoptera: Ichneumonidae) in cornfields. *Environmental Entomology* **26**, 924-932.
- Esch, S., Klinkhamer, P. G. L. & van der Meijden, E. 2005: Do distances among host patches and host density affect the distribution of a specialist parasitoid? *Oecologia* **146**, 218-226.
- Ewers, R. M. & Didham, R. K. 2006: Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* **81**, 117-142.
- Forman, R. T. T. & Baudry, J. 1984: Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. *Journal of Environmental Management* **8**, 495-510.
- Gardner, S. M., Cabido, M. R., Valladares, G. R. & Diaz, S. 1995: The influence of habitat structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *Journal of Vegetable Science* **6**, 349-356.
- Gathmann, A. & Tschardtke, T. 2002: Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* **71**, 757-764.
- Geiger, F., Wäckers, F. L. & Bianchi, F. 2009: Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl* **54**, 529-535.
- Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. 2004: *A primer of ecological statistics*, Sunderland, Massachusetts.

- Hansen, R. A. 2000: Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology* **81**, 1120-1132.
- Hanski, I. 1998: Metapopulation dynamics. *Nature* **396**, 41-49.
- Harrison, S. & Bruna, E. 1999: Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* **22**, 225-232.
- Holt, R. D., Lawton, J. H., Polis, G. A. & Martinez, N. D. 1999: Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* **80**, 1495-1504.
- Holland, J. M. & Reynolds, C. J. M. 2003: The impact of soil cultivation on arthropod (Coleoptera and Araneae) emergence on arable land. *Pedobiologia* **47**, 181-191.
- Humphrey, J. W., Hawes, C., Pearce, A. J., Ferris-Khan, R. & Jukes, M. R. 1999: Relationships between insect diversity and habitat complexity in plantation forests. *Forest Ecology and Management* **113**, 11-21.
- Kareiva, P. 1990: Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **330**, 175-190.
- Kareiva, P. & Wennergren, U. 1995: Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* **373**, 299-302.
- Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. 2002: Predator-prey ratios on cocoa along a land-use gradient in Indonesia. *Biodiversity and Conservation* **11**, 683-693.
- Kremen, C., Williams, N., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A. M., Regetz, J. & 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**, 299-314.
- Kruess, A. 2003: Effects of landscape structure and habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community. *Ecography* **26**, 283-290.
- Landis, D. A., Wratten, S. D. & Gurr, G. M. 2000: Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pest in agriculture. *Annual Review of Entomology* **45**, 175-201.
- LaSalle, J. & Gauld, I. D. 1993: Hymenoptera: their diversity, and their impact on the diversity of other organisms. In: *Hymenoptera and Biodiversity*. (Gauld, J. L. a. I. D., ed). CAB International, Wallingford, U.K. pp. 1-26.
- Lassau, S. A. & Hochuli, D. F. 2005: Wasp community responses to habitat complexity in Sydney sandstone forests. *Austral Ecology* **30**, 179-187.

- Lawton, J. H. 1995: Population dynamic principles. In: Extinction risks. (Lawton JH, M. R. e., ed). Oxford University Press, Oxford. pp. 147-163.
- Lee, J. C., Heimpel, G. E. & Leibee, G. L. 2004: Comparing floral nectar and aphid honeydew diets on the longevity and nutrient levels of a parasitoid wasp. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **111**, 189-199.
- Manhoudt, A. G. E. & de Snoo, G. R. 2003: A quantitative survey of semi-natural habitats on Dutch arable farms. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **97**, 235-240.
- Marshall, E. J. P. 1989: Distribution patterns of plants associated with arable field edges. *Journal of Applied Ecology* **26**, 247-257.
- Martín Tomé, M. A. 2006: Ecología de nidificación de aculeados xilícolas, con especial referencia a *Trypoxylon attenuatum* (Hymenoptera: Aculeata). Tesis Doctoral. Departamento de Biología Animal. Universidad de Salamanca, Salamanca.
- Matson, P. A., Parton, W. J., Power, A. J. & Swift, M. J. 1997: Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* **277**, 504-509.
- Maudsley, M., Seeley, B. & Lewis, O. T. 2002: Spatial distribution patterns of predatory arthropods within an English hedgerow in early winter in relation to habitat variables. *Agriculture Ecosystem and Environment* **89**, 77-89.
- Maudsley, M. J. 2000: A review of the ecology and conservation of hedgerow invertebrates in Britain. *Environmental Management* **60**, 65-76.
- Menalled, F. D., Marino, P. C., Gage, S. H. & Landis, D. A. 1999: Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity? *Ecological Applications* **9**, 634-641.
- Öckinger, E. & Smith, G. H. 2007: Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* **44**, 50-59.
- Olson, D. M. & Wäckers, F. L. 2007: Management of field margins to maximize multiple ecological services. *Journal of Applied Ecology* **44**, 13-21.
- Östman, Ö., Ekbom, B. & Bengtsson, J. 2003: Yield increase attributable to aphid predation by groundliving polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden. *Ecological Economy* **45**, 149-158.
- Pfiffner, L. & Luka, H. 2000: Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **78**, 215-222.
- Pimm, S. L. 1991: The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities. University of Chicago Press, Chicago, Ill.

- Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J., Thies, C., Tschardtke, T. & Wolters, V. 2005a: Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystem and Environment* **108**, 165-174.
- Purtauf, T., Thies, C., Ekschmitt, K., Wolters, V. & Dauber, J. 2005b: Scaling properties of multivariate landscape structure. *Ecological Indicators* **5**, 295-304.
- Reeve, J. D. & Murdoch, W. W. 1985: Aggregation by parasitoids in the successful control of the california red scale-a test of theory. *Journal of Animal Ecology* **54**, 797-816.
- Roland, J. & Taylor, P. D. 1997: Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature* **386**, 710-713.
- Roschewitz, I., Thies, C. & Tschardtke, T. 2005: Are landscape complexity and farm specialisation related to land-use intensity of annual crop fields? *Agriculture, Ecosystems and Environment* **105**, 87-99.
- Rosenzweig, M. L. 1995: *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Salas, W. A., Boles, S. H., Froking, S., Xiao, W. & Li, C. 2003: The perimeter/area ratio as an index of misregistration bias in land cover change estimates *International Journal of Remote Sensing* **24**, 1165-1170.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. & Margules, C. R. 1991: Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**, 18-32.
- Schmidt, M. H. & Tschardtke, T. 2005: The role of perennial habitats for central European farmland spiders. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **105**, 235-242.
- Shaw, M. R. 2006: Habitat considerations for parasitic wasps (Hymenoptera). *Journal of Insect Conservation* **10**, 117-127.
- Steffan-Dewenter, I. 2002: Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology* **27**, 631-637.
- . 2003: Importance of Habitat Area and Landscape Context for Species Richness of Bees and Wasps in Fragmented Orchard Meadows. *Conservation Biology* **17**, 1036-1044.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tschardtke, T. 2002: Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* **83**, 1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U. & Tschardtke, T. 2001: Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. *Proceedings of the Royal Society B* **268**, 1685- 1690.

- Steffan-Dewenter, I. & Schiele, S. 2008: Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitats? *Ecology* **89**, 1375-1387.
- Stiling, P. D. 1987: The frequency of density dependence in insect host parasitoid systems. *Ecology* **68**, 844-856.
- Stireman, J. O. & Singer, M. S. 2002: Spatial and temporal variation in the parasitoid assemblage of an exophytic polyphagous caterpillar. *Ecological Entomology* **27**, 588-600.
- Thies, C., Roschewitz, I. & Tschardtke, T. 2005: The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B* **272**, 203-210.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. 2003: Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* **101**, 18-25.
- Thies, C. & Tschardtke, T. 1999: Landscape Structure and Biological Control in Agroecosystems. *Science* **285**, 893-895.
- Thorbek, P. & Bilde, T. 2004: Numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology* **41**, 526-528.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. 2001: Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* **292**, 281-284.
- Tilman, D. & Kareiva, P. 1997: *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Cambridge University Press, Princeton, New Jersey.
- Tschardtke, T. 2000: Parasitoid population in the agricultural landscape. In: *Parasitoid Population Biology*. (Hochberg, M. E. & Ives, A. R., eds). Princeton University Press, Princeton & Oxford.
- Tschardtke, T. & Brandl, R. 2004: Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology* **49**, 405-430.
- Tschardtke, T., Gathmann, A. & Steffan-Dewenter, I. 1998: Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology* **35**, 708-719.
- Tschardtke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. & Thies, C. 2002: Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research* **17**, 229-239.
- Tschardtke, T., Tylianakis, J., Wade, M. R., Wratten, S. D., Bengtsson, J. & Kleijn, D. 2007: Insect conservation in agricultural landscapes. In: *Insect conservation biology*. (Stewart, A. J. A., New, T. R. & Lewis, O. T., eds). The Royal Entomological Society.

- Tylianakis, J., Klein, A. M. & Tscharntke, T. 2005: Spatiotemporal variation in the diversity of Hymenoptera across a tropical habitat gradient. *Ecology* **86**, 3296–3302.
- Tylianakis, J., Veddeler, D., Lozada, T., López, R. M., Benitez, P., Klein, A. M., Konning de, G. H. J., Olschewski, R., Veldkamp, E., Navarrete, H., Onore, G. & Tscharntke, T. 2004: Biodiversity of land-use systems in coastal Ecuador and bioindication using trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Lyonia* **6**, 8-15.
- Tylianakis, J. M., Tscharntke, T. & Klein, A. M. 2006: Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid-host interactions across a tropical habitat gradient. *Ecology* **87**, 3047-3057.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J. & Melillo, J. M. 1997: Human domination of earth's ecosystems. *Science* **277**, 494-499.
- Wäckers, F. L. 2001: A comparison of nectar- and honeydew sugars with respect to their utilization by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Insect Physiology* **47**, 1077-1084.
- Walker, K. R. & Welter, S. C. 2004: Biological control potential of *Apanteles aristoteliae* (Hymenoptera : Braconidae) on populations of *Argyrotaenia citrana* (Lepidoptera : Tortricidae) in California apple orchards. *Environmental Entomology* **33**, 1327-1334.
- Weaving, A. J. S. 1995: A comparison of nesting success and nesting habits in some Afrotropical aculeate wasps, with particular reference to nest parasites (Hymenoptera: Sphecidae, Eumeninae). *Annals of the Cape Provincial Museums (Natural History)* **19**, 181-224.
- Westmacott, R. & Worthington, T. 1997: *Agricultural landscapes: a third look*. . Countryside Commission, Cheltenham.
- Wilkinson, R. T. & Landis, D. A. 2005: Habitat diversification in biological control: the role of plant resources. In: *Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications*. (Wäckers FL, v. R. P., Bruin J (eds) ed). Cambridge University Press, New York. pp. 1-14.
- With, K. A., Pavuk, D. M., Worchuck, J. L., Oates, R. K. & Fisher, J. L. 2002: Treshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. *Ecological Applications* **12**, 52-65.
- York, A. 1999: Long-term effects of frequent low intensity burning on the abundance of litter-dwelling invertebrates in coastal blackbutt forests of southeastern Australia. *Journal of Insect Conservation* **3**, 191-199.

Capítulo 4

¿Qué factores locales de la parcela de cultivo modelan las comunidades de abejas, avispas y sus enemigos naturales?

RESUMEN

Durante las últimas décadas, la expansión de la agricultura ha dado lugar a una disminución de los hábitats no cultivados adyacentes a las parcelas agrícolas, cuya superficie se ha visto reducida considerablemente. A escala local, la intensificación del uso de la tierra ha afectado a la biodiversidad mediante el cambio en las prácticas agrícolas, modificando la distribución espacial y temporal de los recursos florícolas y nidificantes de los hábitats margen, importantes para la dinámica de poblaciones y la composición de muchas comunidades de insectos. La estructura y composición de la vegetación asociada a los hábitats margen, hábitat físico de multitud de organismos, es determinante para numerosos grupos de insectos, aunque la influencia que los factores locales asociados a las parcelas de cultivo tienen sobre las comunidades es poco conocida.

Empleando nidos-trampa estandarizados y muestreos mediante manguero, analizamos la relación entre diferentes variables locales asociadas a los márgenes (densidad de borde, porcentaje de cobertura floral y riqueza de especies de plantas con flor), el tipo de cultivo local (viñedo, cereal y huerta), y los parámetros biológicos que caracterizan a las comunidades de abejas, avispas y sus enemigos naturales, en agroecosistemas mediterráneos con dos grados de intensificación agrícola.

La cobertura de flores y la riqueza de plantas en flor determinan los patrones observados para la comunidad de abejas de nidos-trampa. La abundancia de especies poliléticas, en términos de establecimiento de celdas de cría, está negativamente relacionada con la cobertura floral, mientras que los porcentajes de mortalidad y parasitoidismo de la comunidad vienen determinados por la riqueza de plantas con flor y el tipo de cultivo local. El porcentaje de cobertura floral condiciona tanto la mortalidad natural en comunidades de avispas de nidos-trampa, a través de la disponibilidad de presas de calidad asociadas a la vegetación, como el porcentaje de parasitoidismo por enemigos naturales, en relación con un aumento de la disponibilidad de hospedadores alternativos en el hábitat margen. Tanto la riqueza de enemigos naturales de nidos-trampa como de la comunidad general persistente en las parcelas agrícolas analizadas, viene determinada por la densidad de borde adyacente a las mismas, apoyando la idea de que la presencia de estos hábitats refugio son esenciales para la persistencia de parasitoides en agroecosistemas.

Conocer los factores locales que dirigen los parámetros de las comunidades de abejas, avispas y sus enemigos naturales podría ayudar a establecer esquemas agroambientales adecuados para su conservación y, por tanto, al mantenimiento de sus funciones ecológicas en paisajes agrícolas.

PALABRAS CLAVE

Nidos-trampa, manguero, abejas poliléticas, abejas oligoléticas, avispas, enemigos naturales, densidad de borde, cobertura floral, riqueza de plantas con flor, hábitats margen, cultivo local

INTRODUCCIÓN

En los paisajes agrícolas europeos la intensificación agrícola, a diferentes escalas espaciales, ha provocado un declive generalizado de muchas especies de plantas y animales (Benton *et al.* 2003; Krebs *et al.* 1999) a través de los cambios en el uso de la tierra y las pérdidas en la diversidad de hábitats (Benton *et al.* 2003; Carvell 2002). Las políticas de usos del suelo afectan a la estructura del paisaje, y a la calidad del hábitat, a escalas que van desde las regiones agrícolas en su totalidad a los campos de cultivo individualmente (Kremen *et al.* 2007). A escala local, la intensificación agrícola ha afectado a la biodiversidad mediante el cambio en las prácticas agrícolas (Benton *et al.* 2003). Durante las últimas décadas, se ha producido una expansión de los cultivos anuales a costa de hábitats no cultivados, adyacentes a las tierras de cultivo, cuya superficie se ha visto reducida considerablemente (Lagerlöf & Wallin 1988; Tilman *et al.* 2001).

Los cultivos anuales están frecuentemente rodeados por hábitats margen con vegetación “no cultivada” perenne o anual, tales como barbechos, praderas, setos y márgenes de cultivo, cuya alteración es el resultado de una serie de actividades antropogénicas, y que afectan a la distribución espacial y temporal de recursos florícolas y nidificantes (Tscharntke *et al.* 2005a) importantes para la dinámica de poblaciones y composición de muchas comunidades de insectos (Potts *et al.* 2003; Potts *et al.* 2005; Westrich 1996). Además, estos márgenes proporcionan refugios y reservorios permanentes, para vertebrados e invertebrados, en las tierras cultivadas (Denys & Tscharntke 2002; Duelli & Obrist 2003; Hinsley & Bellamy 2000; Meek *et al.* 2002; Perfecto

& Vandermeer 2002) y están sujetos a numerosos fenómenos que impactan sobre la riqueza de especies (Boutin & Jobin 1998).

En muchos casos, los hábitats margen están relativamente poco perturbados. Representan áreas permanentes dentro de los paisajes agrícolas cambiantes (Bianchi *et al.* 2006), actuando como importantes zonas de transición entre los hábitats en las tierras de cultivo (Lagerlöf & Wallin 1993). Las parcelas agrícolas son medios hostiles para muchas especies y consecuentemente, la diversidad está concentrada en estos hábitats más estables (Kleijn *et al.* 2001; Meek *et al.* 2002).

Frente al declive global de la biodiversidad, la atención se ha focalizado en las implicaciones que la pérdida de especies tiene sobre el mantenimiento de las funciones en los ecosistemas (Hooper *et al.* 2005; Tilman *et al.* 2006). Entre ellas, el declive de insectos visitantes de flores (Goulson *et al.* 2005) ha sido atribuido a los cambios en el uso del suelo que dan como resultado pérdidas de vegetación herbácea perenne rica en néctar (Osborne *et al.* 1991). La vegetación asociada a los hábitats margen es determinante, sobre todo porque actúa claramente como el hábitat físico de la mayoría de los artrópodos y también porque diversos insectos están asociados con un número limitado de especies de plantas (Lewinsohn *et al.* 2005; Novotny & Basset 2005).

La respuesta de los individuos, de las poblaciones y de las comunidades, a los cambios en el uso de la tierra está modelada por la distribución espacial y temporal de recursos florísticos, de nidificación y de hibernación, en relación con las capacidades de forrajeo y dispersión (Kremen *et al.* 2007). Las abejas dependen del polen para la reproducción, un recurso que se halla espacial y temporalmente limitado, (sólo es producido por las

plantas como recompensa para atraer polinizadores (Roulston & Cane 2000; Wcislo & Cane 1996), y la disponibilidad de los recursos florísticos (polen, néctar, aceites y resinas) es un factor importante en la estructuración de las comunidades de polinizadores. Las abejas silvestres son conocidas por ser los principales polinizadores en muchos ecosistemas (Winfrey *et al.* 2008), a través de su papel clave en la reproducción de la mayoría de las especies de plantas (Fontaine *et al.* 2006; Klein *et al.* 2007), contribuyendo, hasta en un 35% en la producción de cultivos a nivel mundial (Klein *et al.* 2007).

Por otro lado, dentro de las comunidades de avispas presentes en paisajes agrícolas, las avispas eumeninos normalmente utilizan larvas de tortricidos para el aprovisionamiento del nido, mientras que el grupo de avispas Spheciformes captura una amplia variedad de presas, principalmente áfidos, arañas y dípteros (Gathmann & Tscharrntke 2002), las cuales son también muy abundantes en los campos de cultivo y hábitats adyacentes. Las avispas pueden ser consideradas como insectos beneficiosos, al ser potenciales depredadores efectivos de otros insectos (Harris 1994). Asimismo, los hábitats no cultivados adyacentes a las parcelas agrícolas son esenciales para la persistencia de enemigos naturales, que pueden jugar un importante papel en el control de poblaciones plaga en cultivos (Bianchi *et al.* 2006; Duelli & Obrist 2003). Así, los hábitats borde pueden proporcionar recursos alimenticios procedentes de plantas, presas alternativas, refugio frente a los plaguicidas y otras perturbaciones, escondites, microclimas moderados y lugares de hibernación para las comunidades de abejas, avispas y enemigos naturales dentro de los agroecosistemas (Landis *et al.* 2000).

Muchos procesos importantes de las poblaciones tienen lugar a mayor escala que la del parche de hábitat en sí mismo (Roland & Taylor 1997; Tscharrntke et al. 2005b), pero el efecto del paisaje circundante depende del tipo de hábitat donde el nido esté situado (Williams & Kremen 2007) ya que las especies, a nivel local, emplean ese área de forma muy diferente (Peterson et al. 1998). Varios estudios han concluido que la abundancia y la riqueza de especies de plantas, vertebrados e invertebrados, puede verse favorecida por los hábitats margen adyacentes a los cultivos (Altieri 1981; Kirk *et al.* 1996; Kremen & Chaplin 2007; Steffan-Dewenter *et al.* 2006; Steffan-Dewenter *et al.* 2002), aunque no se poseen muchos datos sobre la influencia que podrían ejercer diversas variables locales concretas sobre las comunidades de determinados grupos de insectos. Conocer los factores locales que modelan los parámetros de las comunidades de abejas, avispa y sus enemigos naturales podría ayudar a establecer esquemas agroambientales adecuados para su conservación y por tanto, para el mantenimiento de sus funciones ecológicas en paisajes agrícolas.

En el presente trabajo, planteamos como hipótesis de partida que las variables locales, que afectan a la disponibilidad de recursos en las inmediaciones de la parcela agrícola son determinantes, en la descendencia de las comunidades de abejas y avispa de nidos-trampa. Las características locales de los hábitats en los que el nido está localizado, incluyendo los recursos del lugar, son factores importantes para estas comunidades. De igual modo, teniendo en cuenta la especialización de determinadas especies de abejas, la riqueza de especies de plantas con flor, disponibles en los hábitats adyacentes a las parcelas, podría ejercer una fuerte influencia la riqueza de

especies de las comunidades de abejas a nivel local. El propio tipo de cultivo en el cual el nido está localizado también podría ser una variable influyente, considerando el aporte adicional de recursos para muchas especies de estas comunidades. Por último, el área total de hábitat margen asociado a los cultivos, por su papel como zona de hibernación y fuente de recursos, debería estar relacionado con las comunidades de enemigos naturales y las relaciones de parasitoidismo con sus hospedadores de nidos-trampa.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el año 2008, en 18 parcelas situadas en la provincia de La Rioja (Norte de España). Estas parcelas se encuentran en dos regiones, una próxima a la ribera del río Ebro (altitud media 450 m) donde se localizan los cultivos de viñedo y huerta, y otra paralela a la anterior (altitud media 634 m) con cultivos de cereales. Ambas regiones albergan, en un área relativamente reducida, distintos tipos de cultivos mediterráneos en diferentes grados de intensificación del uso del suelo. El manejo efectuado en los cultivos era conocido, disponiéndose de un número de parcelas suficiente para llevar a cabo el diseño experimental planteado. La distancia entre parcelas varió entre 2,3 y 80 km.

Se emplearon 3 tipos diferentes de cultivo mediterráneo: viñedo, cereal y huerta. Los cultivos de viñedo y cereal son monocultivos, siendo el primero de tipo perenne y el segundo de tipo anual; las huertas son policultivos, caracterizados por presentar una alta variedad de cultivos diferentes en espacio y tiempo (e.g. alcachofas, patatas, tomates, habas, judías...).

Con el fin de analizar márgenes de cultivos en diferente grado de perturbación por la intensificación agrícola, se muestrearon los tres tipos de cultivo en dos grados distintos de intensificación del uso del suelo (baja intensificación vs. alta intensificación). Para seleccionar paisajes agrícolas, con dos grados de intensificación, se atendió a tres variables numéricas que caracterizan la intensidad del uso del suelo agrícola: (1) el índice de fragmentación PAR (ratio perímetro/área -*Perimeter/Area Ratio*-), que se calcula como el cociente entre el sumatorio de los perímetros y el sumatorio de las áreas de todas las parcelas incluidas en el área de estudio; es un reflejo de la forma estructural dominante de las parcelas (valores más altos corresponden a formas más lineales) (Salas *et al.* 2003) y su valor es menor en sistemas de elevada intensificación agrícola (ANOVA, $F_{1,16}=35,588; P<0,0001$; test *a posteriori* de Tukey, baja intensificación (media=0,062 m/m²) vs. alta intensificación (media=0,035 m/m²), $P<0,0001$); (2) el número total de parcelas (ANOVA, $F_{1,16}=11,131; P=0,004$; test *a posteriori* de Tuckey, baja intensificación (media=318,56 parcelas por sector) vs. alta intensificación (media=160,78 parcelas por sector), $P=0,004$); y (3) el tamaño medio de las parcelas (ANOVA, $F_{1,16}=7,389; P=0,015$; test *a posteriori* de Tukey, baja intensificación (media=0,649 ha) vs. alta intensificación (media=1,878 ha), $P=0,015$). Las zonas con una alta intensificación del uso del suelo presentan menor número de parcelas, de tamaños medios mayores que las zonas agrícolas menos intensificadas.

Para cada combinación de cultivo/sistema se realizaron 3 réplicas, empleándose un total de 18 parcelas de estudio. Con el fin de estandarizar los posibles efectos locales del hábitat y para facilitar el estudio de los efectos de la

estructura del paisaje (Steffan-Dewenter *et al.* 2002), se intentaron mantener constantes, para cada combinación cultivo/sistema, tanto el tamaño de las parcelas como el manejo realizado en las mismas. El tamaño medio de las parcelas fue de $1,238 \pm 0,846$ y $3,984 \pm 2,651$ ha para los monocultivos, viñedo y cereal respectivamente; en los policultivos (huertas), el tamaño medio de las parcelas fue de $0,416 \pm 0,254$ ha.

Métodos de muestreo

- **Nidos-trampa estandarizados**

En cada una de las parcelas se colocaron dos nidos-trampa estandarizados: uno en el centro del cultivo y otro en uno de los bordes circundantes. Cada nido-trampa constaba de un poste metálico de 1,5 m de longitud con dos tubos de PVC de 63 mm de diámetro, colocados uno a cada lado, y un tejado de madera en la parte superior. Cada tubo contenía 50 estaquillas de *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud y *Arundo donax* L. de 17 cm de longitud y 2-10 mm de diámetro, incluyéndose en todos los tubos el mismo número de unidades por diámetro. 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 (Fig.5, capítulo introductorio). La eficacia de nidos-trampa con estas características ya ha sido comprobada por otros grupos de investigación; su uso proporciona un recurso de nidificación estandarizado y permite realizar análisis de parasitoidismo por enemigos naturales (Tscharntke (Steffan-Dewenter 2002; Tscharntke *et al.* 1998; Tylianakis *et al.* 2005).

Los nidos-trampa permanecieron en el campo desde mediados de abril hasta mediados de septiembre de 2008. Tras su recogida, los tubos se llevaron al laboratorio, donde se extrajeron los grupos de estaquillas y se introdujeron en una cámara frigorífica a 4-6° C hasta su posterior procesado. Se abrió cada estaquilla, extrayéndose las celdas de cría de abejas y avispas, que se depositaron en viales. Durante la apertura, se registró 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. Con el fin de calcular la eficacia biológica de las especies de enemigos naturales se comprobó la viabilidad de las celdas de los mismos, registrando su mortalidad natural en el momento de la apertura de las estaquillas.

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 especies hospedadoras como parasitoides, se identificaron hasta nivel especie. Tras la emersión e identificación de los adultos, se registró y calculó la riqueza específica, diversidad (Índice de Simpson, $1-\lambda' = 1 - \sum (N_i^* (N_i - 1)) / (N * N - 1)$), el porcentaje de mortalidad natural (medido 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) y el porcentaje de parasitoidismo (medido 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. Las especies de la comunidad de abejas se separaron

en especies oligoléticas (abejas que colectan polen de un número limitado de especies de plantas) y especies poliléticas (abejas no especializadas en cuanto a la recolección de polen, empleando el de muchas plantas de diversos grupos taxonómicos). La comunidad de avispas no pudo separarse en grupos de avispas eumeninos y Spheciformes por la falta de datos suficientes para llevar a cabo los análisis estadísticos. Asimismo, para la comunidad de enemigos naturales se calculó la eficacia biológica (medida como el porcentaje de celdas parasitadas que alcanzaron el estado adulto, i.e. % de celdas que no sufrieron mortalidad natural), la riqueza de especies y diversidad.

Los datos de las estaquillas procedentes de los dos tubos presentes en cada trampa se analizaron conjuntamente, ya que su posición (izquierda-derecha) no es considerada de relevancia ecológica. Asimismo, en un análisis preliminar se analizó la influencia de la posición de la trampa (borde y centro) en cada uno de los lugares de estudio para las siguientes variables dependientes: número de celdas de cría, riqueza total de especies hospedadoras, riqueza de avispas, riqueza de abejas, porcentaje de mortalidad y porcentaje de parasitoidismo. No se detectó un efecto significativo de la posición de la trampa (borde vs. centro) sobre las variables dependientes analizadas (ANOVA, núm. celdas cría: $F_{1,35}=3,035$; $P=0,091$; riqueza total hospedadores: $F_{1,35}=3,137$; $P=0,086$; riqueza avispas: $F_{1,35}=3,646$; $P=0,065$; riqueza abejas: $F_{1,35}=0,513$; $P=0,479$; porcentaje de mortalidad: $F_{1,35}=0,756$; $P=0,391$; porcentaje de parasitoidismo: $F_{1,35}=0,053$; $P=0,820$), por lo que los datos procedentes de las dos trampas situadas en cada localidad de estudio se analizaron conjuntamente.

- **Manguero por transectos**

Con el fin de obtener un reflejo de las comunidades de abejas y avispas presentes en las parcelas de estudio, se llevaron a cabo muestreos mediante el empleo de manga entomológica, en tres réplicas anuales, distribuidas entre finales de primavera y finales de verano (aproximadamente cada 30 días). El manguero para la captura de especies de abejas y avispas se desarrolló en transectos lineales, de 15 minutos de duración, con la participación de dos colectores, empleando el borde no cultivado adyacente a cada una de las 18 parcelas de estudio (Fig.6, capítulo introductorio).

Los ejemplares recolectados en cada uno de los muestreos mensuales se prepararon y etiquetaron para su posterior identificación hasta nivel género, para las abejas (separándose por morfoespecies) y hasta nivel especie, para la mayoría de avispas. Los datos registrados para cada localidad se agruparon con los procedentes de nidos-trampa para el cálculo de la riqueza y diversidad de la comunidad general de abejas y de la comunidad general de avispas en cada parcela de estudio

- **Manguero por barrido**

Para estimar las comunidades de parasitoides presentes, se llevaron a cabo muestreos con manga entomológica de barrido, con la misma frecuencia que los empleados para abejas y avispas y en cada una de las 18 parcelas. En cada réplica se seleccionaron cinco puntos al azar en el borde, llevándose a cabo, siempre por el mismo colector, 10 barridos consecutivos. Tras el barrido, los ejemplares capturados en la manga se recogían con un aspirador de campo (Fig.7, capítulo introductorio).

Los ejemplares recolectados en cada uno de los muestreos mensuales se montaron y etiquetaron para su posterior identificación hasta nivel especie. Los datos registrados para cada localidad se agruparon con los registrados para los enemigos naturales de nidos-trampa con el fin de calcular la riqueza y diversidad de la comunidad general de parasitoides de cada parcela de estudio.

Análisis de variables locales

Mediante el empleo de fotografías aéreas (Gobierno de La Rioja) correspondientes al año 2008, analizadas mediante Sistemas de Información Geográfica con el paquete informático ARCGIS 9.3 (ESRI), se midió la densidad de borde (m^2) colindante a cada una de las parcelas. Esta densidad se mantuvo constante durante todo el período de estudio. Del mismo modo, se calculó el tamaño de cada parcela para su inclusión como posible variable en el análisis.

A partir de tres inspecciones anuales, distribuidas entre finales de primavera y finales de verano (aproximadamente cada 30 días), se cuantificaron una serie de variables locales en el margen colindante a cada parcela agrícola de estudio. Con ayuda de una cinta métrica, se estimó la superficie total de cobertura de flores (m^2) y mediante inspección, se registró la riqueza de especies de plantas con flor durante cada una de las réplicas, agrupándose los datos obtenidos durante los tres muestreos. A partir de la densidad de borde de cada una de las parcelas de estudio, se cuantificó el porcentaje total de cobertura de plantas en flor (i.e. disponibilidad total de plantas en flor durante el período de estudio) y a partir de la riqueza de especies de cada muestreo, se calculó la riqueza total de plantas con flor (i.e.

riqueza de especies total durante el período de estudio) para cada uno de los márgenes analizados (Tabla I).

Tabla I.- Valores totales registrados en las 18 parcelas de cultivo en dos grados de intensificación agrícola para las variables locales: densidad de borde (ha), porcentaje de cobertura floral, riqueza (S) de especies de plantas con flor y tamaño de la parcela de cultivo (ha).

Localidad	Intensificación	Densidad borde	% Cobertura floral	S plantas con flor	Tamaño parcela
Viñedo 1		1430,00	50,11	13	0,60
Viñedo 2	Baja	3364,00	35,68	14	0,37
Viñedo 3		2174,40	50,89	11	0,53
Viñedo 4		217,50	53,74	17	2,12
Viñedo 5	Alta	357,50	53,22	14	2,25
Viñedo 6		23,00	63,06	9	1,56
Cereal 1		1709,00	30,52	14	1,65
Cereal 2	Baja	5814,00	11,83	24	1,41
Cereal 3		292,00	22,78	13	1,69
Cereal 4		107,50	25,33	3	6,96
Cereal 5	Alta	181,00	42,65	9	6,22
Cereal 6		8600,00	41,06	14	5,97
Huerta 1		668,00	48,65	8	0,11
Huerta 2	Baja	68,00	49,84	11	0,17
Huerta 3		2567,00	49,33	15	0,62
Huerta 4		140,00	34,02	15	0,38
Huerta 5	Alta	378,58	5,61	6	0,77
Huerta 6		195,18	20,26	14	0,45

Para valorar, entre todas las variables locales, las que se encontraban correlacionadas y no podían incluirse simultáneamente en el análisis, se llevó a cabo una exploración con un Análisis de Componentes Principales (PCA). Los tres primeros componentes principales, ortogonales entre sí, explicaban un 83% de la varianza global, seleccionándose variables con elevada carga factorial por cada uno de estos tres componentes. En el primer componente, el porcentaje de cobertura floral (carga factorial, $R=0,788$) se hallaba correlacionado positivamente con tamaño de la parcela (carga factorial,

$R=0,862$; $P<0,05$). En el segundo eje, la densidad de borde (carga factorial, $R=-0,724$) no mostraba una relación significativa con ninguna otra variable (todos $P>0,5$), entre ellas, el tipo de cultivo local. En el tercer componente, la variable riqueza de plantas con flor (carga factorial, $R=0,651$) no se encontraba correlacionada con otras variables (todos los $P>0,05$, $n=18$).

Análisis estadístico

Empleamos Modelos Lineales Generales (GLM) con el fin de valorar el efecto de las variables locales (i.e. variables explicativas) sobre las siguientes variables dependientes para comunidades de abejas (separadas a su vez en especies oligolécticas y especies polilécticas) y avispas de nidos-trampa: número total de celdas de cría, riqueza de especies, diversidad, porcentaje de mortalidad natural y porcentaje de parasitoidismo; y sobre la riqueza, diversidad y eficacia de especies de enemigos naturales de trampas-nido. La riqueza y diversidad globales de las comunidades (incluyendo tanto los individuos de nidos-trampa como los de manguero) de abejas, avispas y parasitoides, también se analizaron frente a las variables locales. Las variables explicativas empleadas fueron las siguientes (se incluyeron en el modelo en este orden): densidad de borde, porcentaje de cobertura floral, riqueza de plantas con flor y tipo de cultivo local. Todas las interacciones posibles (nivel 2) fueron testadas.

A las variables % mortalidad de abejas y % mortalidad de avispas se les aplicó una transformación arcoseno de la raíz cuadrada de la variable ($Y^* = \arcseno \sqrt{Y}$) (tal como sugieren Gotelli & Edison (2004) para porcentajes). La densidad de borde y el número de celdas de cría de avispas se transformaron mediante raíz cuadrada. El resto de variables mostraron una distribución

normal. Las variables e interacciones que no contribuyeron al modelo con un $p < 0,05$ se eliminaron mediante “eliminación hacia atrás” (*stepwise backward*). El análisis estadístico de los datos se llevó a cabo con XIStat 2009 (Addinsoft). Para el cálculo de los índices de diversidad se utilizó PRIMER 5.2 (PRIMER-E Ltd).

RESULTADOS

Estructura de la comunidad

De las 3.600 estaquillas establecidas en el estudio, se ocuparon un total de 1.140, que contenían 5.686 celdas de cría correspondientes a 36 especies hospedadoras, distribuidas de la siguiente manera: 17 especies de abejas solitarias (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) pertenecientes a las tribus Osmiini (11 especies), Lithurgini (1 especie), Megachilini (4 especies) y Anthidiini (1 especie) y 6 especies (Fam. Colletidae) a la subfamilia Hylaeinae; 6 especies de avispas Spheciformes (Hymenoptera: Crabronidae) y 7 especies de avispas eumeninos (Hymenoptera: Eumeninae).

Del total de celdas de cría, 4.795 correspondieron a especies de abejas (3.033 a especies poliléticas y 1.762 a especies oligoléticas). La mortalidad natural afectó a 1.048 celdas de cría de la comunidad de abejas (758 celdas de especies poliléticas y 290 celdas de especies oligoléticas). La comunidad de avispas registró un total de 891 celdas de cría (647 celdas de avispas Spheciformes y 244 celdas de eumeninos) de las cuales 126 celdas sufrieron mortalidad natural (107 celdas de Spheciformes y 19 celdas de eumeninos).

Se encontraron 21 especies de enemigos naturales en 827 celdas de cría, de las cuales 687 correspondían a celdas de abejas (433 en celdas de

especies poliléticas y 254 en celdas de especies oligoléticas), 121 a celdas de avispas Spheciformes y 19 a celdas de avispas eumeninos, alimentándose de fases preimaginales de abejas o avispas (parasitoides), o de sus recursos alimenticios (cleptoparasitoides). Las especies pertenecían a las familias Sapygidae, Torymidae, Eulophidae, Encyrtidae, Eurytomidae, Ichneumonidae y Chrysididae (Hymenoptera); Sarcophagidae, Michiliidae, Tachinidae, Muscidae y Bombyliidae (Diptera) y a la tribu Anthidiini, en el caso de tres especies de abejas parasitoides (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). Entre los enemigos naturales se encontraron dos depredadores de las familias Dermestidae y Meloidae (Coleoptera), que se incluyen en el análisis de parasitoidismo (Anexo III).

Respecto a los ejemplares capturados mediante manguero por transectos, que fueron agrupados para el análisis de las comunidades generales de abejas y avispas, se colectaron un total de 406 individuos pertenecientes a 27 géneros de abejas y 81 individuos pertenecientes a 46 especies de avispas (Anexo IV). Mediante el manguero por barrido, se capturaron un total de 351 ejemplares pertenecientes a 39 especies de parasitoides (Anexo V).

Factores locales y comunidades de abejas, avispas y enemigos naturales

El porcentaje de cobertura floral, presente en el borde adyacente a la parcela agrícola, determina el número total de celdas de cría establecidas por la comunidad de abejas en general y por las especies de abejas poliléticas en particular, ejerciendo un efecto negativo sobre ambas variables (Tabla II).

Tabla II. - GLMs de la relación entre el número total de celdas de cría, porcentaje de mortalidad natural y porcentaje de parasitoidismo de la comunidad de abejas de nidos-trampa y las variables locales: porcentaje de cobertura floral, riqueza (S) de especies de plantas con flor y tipo de cultivo local. Sólo se incluyen las variables e interacciones significativas (ns, no significativa; Tot, total especies de abejas; Oligo, especies oligolécticas; Poli, especies polilécticas; h, huerta; v, viñedo).

COMUNIDAD DE ABEJAS DE NIDOS-TRAMPA						
Variable dependiente	Variable en el modelo		Valor	F	P	R ² Adj.
Nº total celdas de cría	Tot	% Cobertura floral	-6,967	10,986	0,004	0,37
	Oligo	—	—	—	ns	—
	Poli	% Cobertura floral	-6,591	26,234	0,000	0,597
% Mortalidad natural	Tot	—	—	—	ns	—
	Oligo	S plantas con flor	-1,162	5,069	0,044	0,238
	Poli	—	—	—	ns	—
% Parasitoidismo	Tot	S plantas con flor	—	—	ns	—
		Tipo de cultivo local	—	—	ns	—
		S plantas flor*Tipo de cultivo	Sflor*h 2,414 Sflor*v -0,972	4,149	0,043	0,409
	Oligo	—	—	—	ns	—
	Poli	—	—	—	ns	—

Por otra parte, la mortalidad natural de especies de abejas oligolécticas muestra una relación negativa con la riqueza de plantas en flor existentes en el hábitat margen de la parcela, y un incremento de la riqueza reduce el valor de la variable en estudio. Ni la mortalidad de la comunidad total de abejas de nidos-trampa ni la de especies polilécticas muestran relación con ninguna de las variables incluidas en el modelo.

El porcentaje de parasitoidismo por enemigos naturales está determinado por la interacción existente entre la variable riqueza de plantas con flor y el tipo de cultivo local, en el que la trampa se encuentra establecida, aunque únicamente para la comunidad total de abejas. Un aumento de la riqueza de plantas en combinación con el cultivo de huerta ejerce un efecto positivo sobre la variable, mientras la combinación con el cultivo de viñedo

tiene un efecto negativo, reduciendo el porcentaje de parasitoidismo de la comunidad de abejas.

Respecto a la comunidad de avispas de nidos-trampa, el porcentaje de cobertura floral se reveló como un factor, con un efecto negativo, tanto sobre el porcentaje de mortalidad natural como sobre el porcentaje de parasitoidismo por enemigos naturales (Tabla III).

Tabla III.- GLMs de la relación entre el número total de celdas de cría, porcentaje de mortalidad natural y porcentaje de parasitoidismo de la comunidad de avispas de nidos-trampa y las variables locales: porcentaje de cobertura floral, riqueza (S) de especies de plantas con flor y tipo de cultivo local. Sólo se incluyen las variables e interacciones significativas (ns, no significativa).

COMUNIDAD DE AVISPAS DE NIDOS-TRAMPA					
Variable dependiente	Variable en el modelo	Valor	F	P	R ² Adj.
Nº total celdas de cría	—	—	—	ns	—
% Mortalidad natural	% Cobertura floral	-0,035	5,221	0,035	0,202
% Parasitoidismo	% Cobertura floral	-0,532	6,940	0,018	0,259

El número de celdas de cría establecidas por la comunidad de avispas de nidos-trampa no está relacionado con ninguna de las variables incluidas en el análisis.

Por último, la riqueza de especies y la diversidad de abejas y avispas de nidos-trampa y de las comunidades generales (procedentes de nidos-trampa y manguero) no están determinadas por ninguna de las variables locales analizadas. Sin embargo, la densidad del borde adyacente a la parcela mostró una relación significativa y positiva tanto con la riqueza de especies de enemigos naturales de nidos-trampa (Fig. 3) como sobre la riqueza de la comunidad general de parasitoides (Fig.4), formada por las especies de nidos-trampa y las procedentes de manguero. Ni la eficacia biológica y diversidad de

la comunidad de nidos-trampa ni la diversidad de la comunidad general de parasitoides mostró relación con alguna de las variables analizadas (Tabla IV).

Tabla IV.- GLMs de la relación entre la riqueza de especies, diversidad y eficacia biológica (%) de la comunidad de enemigos naturales de nidos-trampa así como de la riqueza y diversidad de la comunidad general de parasitoides (nidos-trampa y mango) y las variables locales: porcentaje de cobertura floral, riqueza (S) de especies de plantas con flor y tipo de cultivo local. Sólo se incluyen las variables e interacciones significativas (ns, no significativa).

COMUNIDAD DE ENEMIGOS NATURALES DE NIDOS-TRAMPA					
Variable dependiente	Variable en el modelo	Valor	F	P	R ² Adj.
Riqueza de especies	Densidad borde	0,032	7,399	0,015	0,273
Diversidad (1-λ')	—	—	—	ns	—
Eficacia (%)	—	—	—	ns	—
COMUNIDAD GENERAL DE PARASITOIDES					
Variable dependiente	Variable en el modelo	Valor	F	P	R ² Adj.
Riqueza de especies	Densidad borde	0,034	9,388	0,007	0,330
Diversidad (1-λ')	—	—	—	ns	—

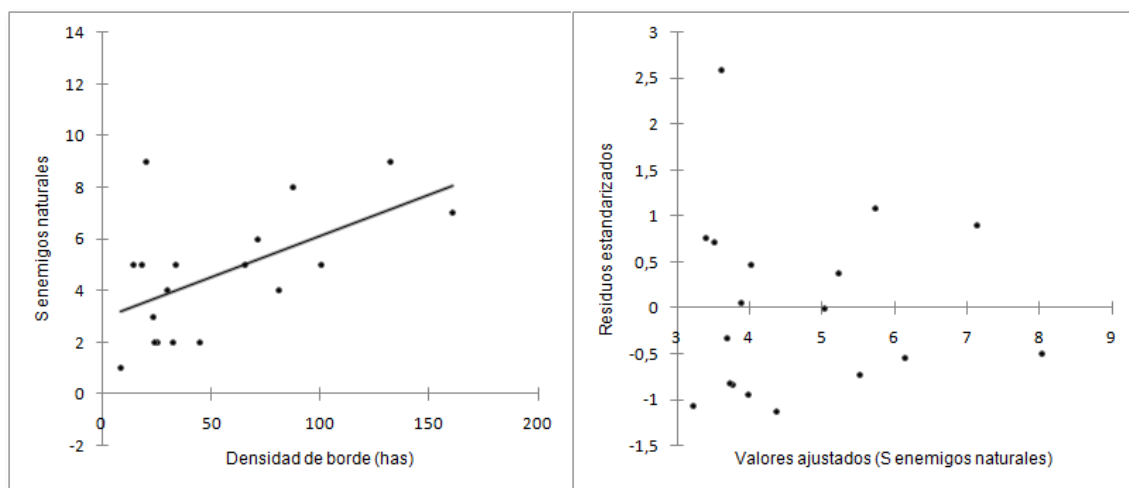


Figura 2.- Gráfico de regresión y residuos estandarizados de la riqueza de especies de enemigos naturales de nidos-trampa en función de la densidad de borde adyacente a la parcela (ha).

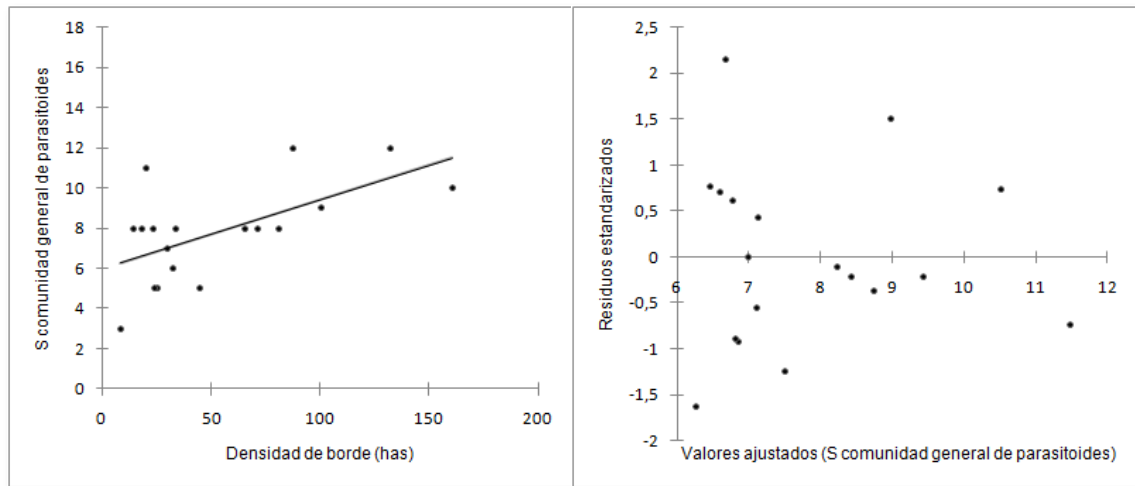


Figura 3.- Gráfico de regresión y residuos estandarizados de la riqueza de especies de parasitoides de la comunidad general (nidos-trampa y manguero) en función de la densidad de borde adyacente a la parcela (ha).

DISCUSIÓN

Los factores locales asociados a los márgenes de campos de cultivo, relacionados con la disponibilidad de recursos, modelan las comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa a través de su influencia sobre diferentes parámetros biológicos. Sin embargo, estos factores locales no determinan la riqueza y diversidad de abejas y avispas de nidos-trampa ni de las comunidades generales en los agroecosistemas analizados. La densidad del borde adyacente a la parcela agrícola es un factor local determinante para la riqueza de enemigos naturales, tanto de comunidades de nidos-trampa como de la comunidad general.

Factores locales y comunidad de abejas

El porcentaje de cobertura floral, reflejo de la disponibilidad de recursos en el medio, parece mostrar un fuerte efecto negativo en el establecimiento de celdas de cría de la comunidad de abejas de nidos-trampa, especialmente para

las especies poliléticas. La producción de la descendencia es en parte una función de la energía y el tiempo empleados por los individuos durante el forrajeo, que dependerá de la distancia y abundancia de recursos en el paisaje (Orians & Pearson 1979). El impacto de esta variable sobre la estructuración de las comunidades de polinizadores también ha sido observado por otros autores, que han encontrado, sin embargo, una relación positiva (Ebeling *et al.* 2008; Holzschuh *et al.* 2007; Potts *et al.* 2003; Pywell *et al.* 2006; Steffan-Dewenter & Tschardtke 2001). El efecto negativo, detectado en el presente estudio, sobre las celdas de cría totales establecidas por especies poliléticas podría ser un reflejo de la competencia de las especies por los recursos presentes en las inmediaciones de la parcela agrícola. Las abejas de nidos-trampa tienen requerimientos de recursos específicos, entre los cuales se incluyen galerías o cavidades preexistentes en madera muerta, así como plantas con flor como recursos de polen (Steffan-Dewenter 2003). Un aumento de la cobertura floral puede dar lugar a una competencia por recursos entre especies poliléticas y especies oligoléticas más especializadas y más persistentes en estos campos agrícolas, con mayor disponibilidad de recursos específicos, reflejo de una menor perturbación (Hendrickx *et al.* 2007). Asimismo, la competencia entre estos grupos de especies por lugares apropiados para la nidificación (Potts *et al.* 2003; Potts *et al.* 2005; Wuellner 1999) podría desencadenar una reducción en el número de celdas establecidas.

Se ha observado que los cambios en la comunidad de abejas están fuertemente correlacionados con cambios en la estructura de la vegetación (Corbet 1995). Las abejas modifican su comportamiento de forrajeo en función

de la densidad de plantas (Kunin 1992), el tamaño del parche de plantas en flor (Kunin 1997) o el tamaño de la propia planta individualmente (Conner & Rush 1996). Frente a la competencia por recursos con especies especialistas, las especies de abejas poliléticas se verían más beneficiadas en campos agrícolas con una alta cobertura de cultivos en flor (Holzschuh *et al.* 2007; Westphal *et al.* 2003), complementando de esta manera los requerimientos de hábitat de abejas que están adaptadas a entornos agrícolas, dentro de los cuales mantienen una producción de descendencia constante (Williams & Kremen 2007).

La mortalidad natural de las abejas oligolécticas disminuye con el aumento de la riqueza de especies con flor en las inmediaciones de la parcela de cultivo. Las comunidades de abejas silvestres contienen generalmente taxones especialistas (Williams *et al.* 2001), que utilizan el polen de unas pocas especies de plantas como alimento para las larvas. Estas abejas son dependientes de la diversidad de plantas con flor (Tscharntke *et al.* 1998), que proporcionan una mayor disponibilidad y heterogeneidad de recursos florales, (néctar y polen) a lo largo del espacio y del tiempo (Ghazoul 2005; Holzschuh *et al.* 2007; Potts *et al.* 2003; Steffan-Dewenter & Tscharntke 2001), pudiendo explicar el efecto negativo de la riqueza de plantas con flor sobre la mortalidad natural del grupo. Buscando lo disponible localmente (especies de plantas no preferidas) cuando las especies predilectas están lejos, las abejas oligolécticas evitarían viajar a hábitats muy alejados (Steffan-Dewenter *et al.* 2001). Mientras las abejas generalistas pueden polinizar un alto número de plantas diferentes, la preferencia de muchas especies por fuentes de néctar de plantas específicas, las hace más vulnerables a la extinción local (Exeler *et al.* 2009).

En las áreas agrícolas, numerosas plantas nativas florecen a lo largo de las estaciones en los hábitats margen adyacentes a las parcelas, pero las prácticas de manejo de las parcelas también llevan a esparcir fertilizantes y herbicidas en los bordes de estos hábitats, lo cual provoca un descenso de la calidad de los mismos en cuanto a diversidad de especies de plantas se refiere (Hendrickx *et al.* 2007).

Sin embargo, en el presente trabajo no detectamos relación entre la riqueza y diversidad de la comunidad de abejas de nidos-trampa o de la comunidad general con la riqueza de especies de plantas con flor presentes en las inmediaciones de la parcela. Estos resultados son similares a los encontrados por (Hegland & Boeke 2006), aunque contrastan con los observados en otros trabajos (Ebeling *et al.* 2008; Holzschuh *et al.* 2007; Steffan-Dewenter & Tschardtke 2001) en los cuales se demuestra un efecto de la riqueza de plantas sobre la riqueza de especies de polinizadores. Estas diferencias en los resultados pueden deberse al hecho de que en el presente estudio trabajamos con factores analizados a nivel local de la parcela agrícola, no teniendo en cuenta el fuerte efecto que los recursos ofrecidos por los hábitats seminaturales, a una escala paisajística, tienen sobre estas comunidades locales. En cualquier caso, la presencia de una comunidad rica en especies de plantas con flor asegura la presencia de una mayor diversidad de abejas (Banaszak 1996; Potts *et al.* 2003; Steffan-Dewenter & Tschardtke 2001) y de su función como polinizadores, proporcionando seguridad en los procesos de polinización en todos los paisajes cambiantes (Yachi & Loreau 1999) y manteniendo así comunidades de plantas ricas en especies (Vamosi *et al.* 2006), cerrando el ciclo funcional en el ecosistema.

El impacto de los enemigos naturales sobre la comunidad de abejas de nidos-trampa se encuentra relacionado con el tipo de cultivo local y la riqueza de especies de plantas con flor presentes en los márgenes adyacentes. En cultivos de viñedo, un aumento de la riqueza de plantas con flor ejerce un efecto negativo sobre el porcentaje de parasitoidismo. La presencia de comunidades ricas en plantas con flor en las inmediaciones de los campos de cultivo, proporciona recursos para otros insectos, potenciales hospedadores alternativos para los enemigos naturales (Jervis *et al.* 1993), lo cual podría reducir la presión por parasitoidismo sobre las especies de abejas de nidos-trampa. En los paisajes agrícolas dominados por estos monocultivos, muchas especies tienden a sufrir una carencia de fuentes de recursos florales (Heimpel & Jervis 2005). El mantenimiento de bordes densos con una rica comunidad de plantas en flor, favorece la presencia de otros recursos secundarios, como los hospedadores alternativos para las comunidades de enemigos naturales.

Sin embargo, el cultivo de huerta en combinación con un aumento en la riqueza de plantas con flor, ejerce un efecto positivo sobre la tasa de parasitoidismo. Las huertas proporcionan recursos adicionales en espacio y tiempo, que benefician el establecimiento de celdas de cría de las comunidades de abejas de nidos-trampa (Capítulo 2). La fertilización y el riego aumenta el tamaño de las flores, generando una mayor disponibilidad de néctar y polen (Spaethe *et al.* 2001; Thompson 2001) que favorece a los polinizadores generalistas (Cartar 2004). Por otra parte, el aumento de la variedad de especies de plantas con flor, beneficia tanto a las especies de abejas especialistas (Tscharntke *et al.* 1998) como a los enemigos naturales (Wäckers 2001). En los cultivos de huerta, rodeados por hábitats margen con

comunidades ricas en plantas con flor, las poblaciones tanto de enemigos naturales como de hospedadores, en este caso abejas de nidos-trampa, se verían favorecidas y, por tanto, el impacto del parasitoidismo también, ya que éste se encuentra muy relacionado tanto con la abundancia de hospedadores como con la abundancia de recursos para estos últimos (Doak 2000).

Factores locales y comunidad de avispas

El porcentaje de mortalidad natural asociado con la comunidad de avispas de nidos-trampa se ve reducido con un aumento del porcentaje de cobertura floral en el hábitat margen del campo de cultivo. Los individuos adultos de avispas Spheciformes y eumeninos emplean los recursos ofrecidos por las flores (néctar) como alimento, mientras que dependen de presas tales como arañas e insectos para la viabilidad de su descendencia entomófaga (Kruess & Tschardtke 2002; Wise 1993). La presencia de una alta cobertura floral en el margen de la parcela les permitiría la captura de presas de calidad en las flores (Greco & Kevan 1994; Kevan & Baker 1983). La estructura de la vegetación determina el tipo de telas de araña que se pueden construir (Dennis *et al.* 2001) y muchas especies únicas de arañas son localizadas en la vegetación aérea del borde de los campos agrícolas y en los hábitats seminaturales circundantes, en comparación con los campos de cultivo inmersos en la matriz agrícola (Hendrickx *et al.* 2007; Maelfait & De Keer 1990; Maudsley *et al.* 2002; Schmidt & Tschardtke 2005). Otro aspecto adicional, asociado con las prácticas agrícolas, que puede incrementar los porcentajes de mortalidad es el empleo de plaguicidas (Johansen 1977), cuyo efecto podría incluso alterar el comportamiento de forrajeo de los individuos (Morandin *et al.*

2005). Asimismo, la aplicación de herbicidas reduce la cobertura de especies con flor en las inmediaciones de la parcela de cultivo (Bengtsson *et al.* 2005; Roschewitz *et al.* 2005) y consecuentemente, la disponibilidad de recursos para los insectos que emplean este medio físico (Kremen *et al.* 2002; Tschardtke *et al.* 2005a), como las presas potenciales de avispas de nidos-trampa. En ausencia de estos recursos vitales para las especies de avispas, su persistencia en parcelas cultivadas se vería reducida, así como su potencial en la supresión de plagas de hábitats no cultivados (Bianchi *et al.* 2006), pudiendo incrementarse la colonización de los cultivos por especies herbívoras (Thies & Tschardtke 1999).

La proporción de cobertura de flores asociada a los márgenes también parece determinar el porcentaje de parasitoidismo por enemigos naturales de la comunidad de avispas de nidos-trampa. El impacto de los enemigos naturales decrece con el aumento del porcentaje de cobertura floral en las parcelas de estudio, resultado que puede explicarse por la presencia de una mayor abundancia y diversidad de hospedadores alternativos y posibilidades de ovoposición asociados al incremento del número de flores (Jervis *et al.* 1993). Por tanto, las comunidades de avispas de nidos-trampa podrían beneficiarse de una reducción de la presión por parasitoidismo de enemigos naturales y generar poblaciones más numerosas en estos hábitats margen.

Factores locales y comunidad de enemigos naturales

La densidad del margen adyacente a las parcelas agrícolas determina la riqueza de especies de enemigos naturales de nidos-trampa y de la comunidad general asociada al campo de cultivo. La estructura de la vegetación en los

hábitats no cultivados juega un papel esencial en la supervivencia invernal de los enemigos naturales, ya que los campos desprovistos de vegetación no son adecuados para la hibernación (Andersen 1997; Dennis *et al.* 1994; Pfiffner & Luka 2000). La presencia de una densa cobertura de vegetación natural y de bandas herbáceas (Lagerlöf & Wallin 1993; Nentwig 1988) parecen favorecer especialmente a las comunidades de enemigos naturales en las inmediaciones de los campos de cultivo (Purtauf *et al.* 2005; Schmidt *et al.* 2005; Thies *et al.* 2003), proporcionando condiciones microclimáticas adecuadas durante el invierno (Dennis *et al.* 1994; Desender 1982). La presencia de estos hábitats margen junto a las parcelas agrícolas puede favorecer a las poblaciones de enemigos naturales, promoviendo su dispersión hacia los campos cultivados (Geiger *et al.* 2009; Williams & Kremen 2007), y ayudando a mejorar su impacto en la dinámica de las poblaciones de plagas (Bianchi & van der Werf 2003; Dennis & Fry 1992; Wilkinson & Landis 2005).

Desafortunadamente, muchas prácticas agrícolas que afectan directamente a los márgenes de cultivos, tales como el arado o la aplicación de herbicidas, tienen un impacto negativo sobre las poblaciones de parasitoides (Nilsson 1985), que son altamente susceptibles a la perturbación, ya que son especialistas de nivel trófico superior (Holt *et al.* 1999; Lawton 1995; Pimm 1991). Así, la conservación de la riqueza de especies, depende fuertemente del mantenimiento de estos hábitats a nivel local.

CONCLUSIÓN

La presencia de hábitats margen adyacentes a los parcelas agrícolas, con una estructura densa y una composición rica en especies de plantas con

flor favorece a las comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa, así como a sus enemigos naturales, y a la comunidad general de parasitoides asociadas a las inmediaciones de los campos de cultivo. Un alto porcentaje de cobertura floral, incrementa la disponibilidad de recursos, tanto para comunidad de abejas, como para las presas potenciales de la comunidad de avispas. De igual modo, un aumento de la disponibilidad de flores estaría asociado a un incremento de la abundancia de hospedadores alternativos para la comunidad de enemigos naturales de comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa, reduciéndose la presión por parasitoidismo sobre las mismas. La riqueza de enemigos naturales de nidos-trampa y de la comunidad general de parasitoides se ve favorecida por el incremento de la densidad de borde asociado a las parcelas, apoyando la idea de que estos lugares actúan como refugios importantes siendo su presencia esencial para la persistencia de este grupo en paisajes agrícolas.

Las prácticas agrícolas, directas o indirectas, que afectan a la estructura y composición de los márgenes a nivel local, influyen directamente sobre las comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa y sus enemigos naturales, a través de la reducción de los recursos vitales para su persistencia. El estudio de los efectos concretos que las diferentes prácticas agrícolas tienen sobre las características de estos hábitats margen debería ser objeto de mayor número de estudios, con el fin de evitar su impacto sobre las poblaciones de estos grupos y por lo tanto, de sus funciones en los agroecosistemas.

BIBLIOGRAFÍA

- Altieri, M. A. 1981: Crop-weed-insect interactions and the development of pest-stable cropping systems. In: Pests, pathogens and vegetation: the role of weeds and wild plants in the ecology of cropland pest diseases. (J. M. Thresh, e., ed). Pitman Advanced Publishing Program, London, UK. pp. 459-466.
- Andersen, A. 1997: Densities of overwintering carabids and staphylinids (Col., Carabidae and Staphylinidae) in cereal and grass fields and their boundaries. *Journal of Applied Ecology* **121**, 77-80.
- Banaszak, J. 1996: Ecological bases of conservation of wild bees. In: The Conservation of Bees. (A. Matheson, S. L. B., C. O'Toole, P. Westrich & I.H. Williams, ed). Academic Press, London. pp. 55-62ss.
- Bengtsson, J., Ahnström, J. & Weibull, A.-C. 2005: The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* **42**, 261-269.
- Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson, J. D. 2003: Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Ecology and Evolution* **18**, 182-188.
- Bianchi, F. J. J. A., Booij, C. J. H. & Tscharntke, T. 2006: Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceeding of the Royal Society B* **273**, 1715-1727.
- Bianchi, F. J. J. A. & van der Werf, W. 2003: The effect of the area and configuration of hibernation sites on the control of aphids by *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in agricultural landscapes: a simulation study. *Environmental Entomology* **32**, 1290-1304.
- Boutin, C. & Jobin, B. 1998: Intensity of agricultural practices and effects on adjacent habitats. *Ecological Applications* **8**, 544-557.
- Cartar, R. V. 2004: Resource tracking by bumble bees: responses to plant-level differences in quality. *Ecology* **85**, 2764-2771.
- Carvell, C. 2002: Habitat use and conservation of bumblebees (*Bombus* spp.) under different grassland management regimes. *Biological Conservation* **103**, 33-49.
- Conner, J. K. & Rush, S. 1996: Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* **104**, 509-516.
- Corbet, S. A. 1995: Insects, plants and succession - advantages of long-term set-aside. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **53**, 201-217.

- Dennis, P. & Fry, G. L. A. 1992: Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agriculture, Ecosystems and Environment* **40**, 95-115.
- Dennis, P., Thomas, M. B. & Sotherton, N. W. 1994: Structural features of field boundaries which influence the overwintering densities of beneficial arthropod predators. *Journal of Applied Ecology* **31**, 361-370.
- Dennis, P., Young, M. R. & Bentley, C. 2001: The effects of varied grazing management on epigeal spiders, harvestmen and pseudoscorpions of *Nardus stricta* grassland in upland Scotland. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **86**, 39-57.
- Denys, C. & Tschardtke, T. 2002: Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia* **130**, 315-324.
- Desender, K. 1982: Ecological and faunal studies on Coleoptera in agricultural land: II. Hibernation of Carabidae in agro-ecosystems. *Pedobiologia* **23**, 295-303.
- Doak, P. 2000: The effects of plant dispersion and prey density on parasitism rates in a naturally patchy habitat. *Oecologia* **122**, 556-567.
- Duelli, P. & Obrist, M. K. 2003: Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic and Applied Ecology* **4**, 129-138.
- Ebeling, A., Klein, A. M., Schumacher, J., Weisser, W. W. & Tschardtke, T. 2008: How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits? *Oikos* **117**, 1808-1815.
- Exeler, N., Kratochwil, A. & Hochkirch, A. 2009: Restoration of riverine inland sand dune complexes: implications for the conservation of wild bees. *Journal of Applied Ecology* **46**, 1097-1105.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J. & Loreau, M. 2006: Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *Public Library of Science* **4**, 1-7.
- Gathmann, A. & Tschardtke, T. 2002: Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* **71**, 757-764.
- Geiger, F., Wäckers, F. L. & Bianchi, F. 2009: Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl* **54**, 529-535.
- Ghazoul, J. 2005: Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology and Evolution* **20**, 367-373.
- Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. 2004: *A primer of ecological statistics*, Sunderland, Massachusetts.

- Goulson, D., Hanley, M. E., Darvill, B., Ellis, J. S. & Knight, M. E. 2005: Causes of rarity in bumblebees. *Biological Conservation* **122**, 1-8.
- Greco, C. F. & Kevan, P. G. 1994: Contrasting patch choosing by anthophilous ambush predators: vegetation and floral cues for decisions by a crab spider (*Misumena vatia*) and males and females of an ambush bug (*Phymata americana*). *Canadian Journal of Zoology* **72**, 1580-1588.
- Harris, A. C. 1994: *Ancistrocerus gazella* (Hymenoptera: Vespoidea: Eumenidae): a potentially useful biological control agent for leafrollers *Plantortix octo*, *P. excessana*, *Ctenopseustis obliqua*, *C. herana*, and *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* **22**, 235-238.
- Hegland, S. J. & Boeke, L. 2006: Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecological Entomology* **31**, 532-538.
- Heimpel, G. E. & Jervis, M. A. 2005: Does nectar improve biological control by parasitoids. In: *Plant Provided Food for Carnivorous Insects: A Protective Mutualism and its Applications*. (eds F.L. Wäckers, P. C. J. v. R. J. B., ed). Cambridge University Press, New York, NY. pp. 267-304.
- Hendrickx, F., Maelfait, J. 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. & 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**, 340-351.
- Hinsley, S. A. & Bellamy, P. E. 2000: The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: a review. *Journal of Environmental Management* **60**, 33-49.
- Holt, R. D., Lawton, J. H., Polis, G. A. & Martinez, N. D. 1999: Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* **80**, 1495-1504.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D. & Tscharrntke, T. 2007: Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology* **44**, 41-49.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. & Wardle, D. A. 2005 Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**, 3-35.

- Jervis, M. A., Kidd, N. A. C., Fitton, M. G., Huddleston, T. & Dawah, H. A. 1993: Flower-visiting by Hymenoptera parasitoids. *Journal of Natural History* **27**, 67-105.
- Johansen, C. A. 1977: Pesticides and pollinators. *Annual Review of Entomology* **22**, 177-192.
- Kevan, P. G. & Baker, H. G. 1983: Insects as flower visitors and pollinators. *Annual Review of Entomology* **28**, 407-453.
- Kirk, D. A., Evenden, M. D. & Mineau, P. 1996: Past and current attempts to evaluate the role of birds as predators of insect pests in temperate agriculture. *Current Ornithology* **13**, 175-269.
- Kleijn, D., Berendse, F., Smit, R. & Gilissen, N. 2001: Agrienvironment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature* **413**, 723-725.
- Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C. & Tscharntke, T. 2007: Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B* **274**, 303-313.
- Krebs, J. R., Wilson, J. D., Bradbury, R. B. & Siriwardena, G. M. 1999: The second silent spring? *Nature* **400**, 611-612.
- Kremen, C. & Chaplin, R. 2007: Insects as providers of ecosystem services: crop pollination and pest control. . In: *Insect Conservation Biology: proceedings of the Royal Entomological Society's 23rd Symposium*. (Stewart, A. J. A., New, T.R. and Lewis, O.T. ,ed). CABI Publishing, Wallingford. pp. 349-382.
- Kremen, C., Williams, N., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A. M., Regetz, J. & 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**, 299-314.
- Kremen, C., Williams, N. M. & Thorp, R. W. 2002: Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* **99**, 16812–16816.
- Kruess, A. & Tscharntke, T. 2002: Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biological Conservation* **106**, 293-302.
- Kunin, W. E. 1992: Density and reproductive success in wild populations of *Diplotaxis erucoides* (Brassicaceae). *Oecologia* **91**, 129-133.

- . 1997: Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductiv success in experimental arrays of Brassica kaber. *Journal of Ecology* **85**, 225-234.
- Lagerlöf, J. & Wallin, H. 1988: Cropping systems, feld margins and invertebrate fauna in Swedish agriculture. *Ecology international, INTECOL* **16**, 55-59.
- . 1993: The abundance of arthropods along two field margins with different types of vegetation composition: an experimental study. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **43**, 141-154.
- Landis, D. A., Wratten, S. D. & Gurr, G. M. 2000: Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pest in agriculture. *Annual Review of Entomology* **45**, 175-201.
- Lawton, J. H. 1995: Population dynamic principles. In: *Extinction risks*. (Lawton JH, M. R. e., ed). Oxford University Press, Oxford. pp. 147-163.
- Lewinsohn, T. M., Novotny, V. & Basset, Y. 2005: Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **36**, 597-620.
- Maelfait, J.-P. & De Keer, R. 1990: The border zone of an intensively grazed pasture as a corridor for spiders (Araneae). *Biological Conservation* **54**, 223-238.
- Martín Tomé, M. A. 2006: *Ecología de nidificación de aculeados xilícolas, con especial referencia a Trypoxylon attenuatum (Hymenoptera: Aculeata)*. Tesis Doctoral. Departamento de Biología Animal. Universidad de Salamanca, Salamanca.
- Maudsley, M., Seeley, B. & Lewis, O. T. 2002: Spatial distribution patterns of predatory arthropods within an English hedgerow in early winter in relation to habitat variables. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **89**, 77-89.
- Meek, B., Loxton, D., Sparks, T. H., Pywell, R. F., Pickett, H. & Nowakowski, M. 2002: The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biological Conservation* **106**, 259-271.
- Morandin, L. A., Winston, M. L., Franklin, M. T. & Abbott, V. A. 2005: Lethal and sub-lethal effects of spinosad on bumble bees (*Bombus impatiens* Cresson). *Pest Managament Science* **61**, 619-626.
- Nentwig, W. 1988: Augmentation of beneficial arthropods by strip management. 1. Succession of predacious arthropods and long-term change in the ratio of phytophagous and predacious arthropods in a meadow. *Oecologia* **76**, 597-606.
- Nilsson, C. 1985: Impact of poughing on emergence of pollen beetle parasitoids after hibernation. *Zeitschrift fuer Angewandte Zoologie* **100**, 302- 308.

- Novotny, V. & Basset, Y. 2005: Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B* **272**, 1083-1090.
- Orians, G. & Pearson, N. 1979: On the theory of central place foraging. In: *Analysis of ecological systems*. (Horn, D. J., Stairs, B. R. & Mitchell, R. D., eds). Ohio State University Press, Columbus, Ohio, USA. pp. 155-177.
- Osborne, J. L., Williams, I. H. & Corbet, S. A. 1991: Bees, pollination and habitat change in the European community. *BeeWorld* **72**, 99-116.
- Perfecto, I. & Vandermeer, J. 2002: Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology* **16**, 174-182.
- Peterson, G., Allen, C. R. & Holling, C. S. 1998: Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* **1**, 6-18.
- Pfiffner, L. & Luka, H. 2000: Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **78**, 215-222.
- Pimm, S. L. 1991: *The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities*. University of Chicago Press, Chicago, Ill.
- Potts, S. G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer, P. G. 2003: Linking bees and flowers; how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* **84**, 2628-2642.
- Potts, S. G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer, P. 2005: Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology* **30**, 78-85.
- Purtauf, T., Thies, C., Ekschmitt, K., Wolters, V. & Dauber, J. 2005: Scaling properties of multivariate landscape structure. *Ecological Indicators* **5**, 295-304.
- Pywell, R. F., Warman, E. A., Hulmes, L., Hulmes, S., Nuttall, P., Sparks, T. H., Critchley, C. N. R. & Sherwood, A. 2006: Effectiveness of new agri-environment schemes in providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. *Biological Conservation* **129**, 192-206.
- Roland, J. & Taylor, P. D. 1997: Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature* **386**, 710-713.
- Roschewitz, I., Thies, C. & Tschardtke, T. 2005: Are landscape complexity and farm specialisation related to land-use intensity of annual crop fields? *Agriculture, Ecosystems and Environment* **105**, 87-99.
- Roulston, T. H. & Cane, J. H. 2000: Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution* **222**, 187-209.

- Salas, W. A., Boles, S. H., Froking, S., Xiao, W. & Li, C. 2003: The perimeter/area ratio as an index of misregistration bias in land cover change estimates. *International Journal of Remote Sensing* **24**, 1165-1170.
- Schmidt, M. H., Roschewitz, I., Thies, C. & Tschardtke, T. 2005: Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology* **42**, 281-287.
- Schmidt, M. H. & Tschardtke, T. 2005: The role of perennial habitats for central European farmland spiders. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **105**, 235-242.
- Spaethe, J., Tautz, J. & Chittka, L. 2001: Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* **98**, 3898-3903.
- Steffan-Dewenter, I. 2002: Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology* **27**, 631-637.
- . 2003: Importance of Habitat Area and Landscape Context for Species Richness of Bees and Wasps in Fragmented Orchard Meadows. *Conservation Biology* **17**, 1036-1044.
- Steffan-Dewenter, I., Klein, A. M., Alfert, T., Gaebele, V. & Tschardtke, T. 2006: Bee diversity and plant-pollinator interactions in fragmented landscapes. In: *Specialization and generalization in plant-pollinator interactions* (Ollerton, e. N. M. W. J., ed). Chicago Press, Chicago, IL. pp. 387-408.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tschardtke, T. 2002: Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* **83**, 1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U. & Tschardtke, T. 2001: Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. *Proceedings of the Royal Society B* **268**, 1685- 1690.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. 2001: Succession of bee communities on fallows. *Ecography* **24**, 83-93.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. 2003: Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* **101**, 18-25.
- Thies, C. & Tschardtke, T. 1999: Landscape Structure and Biological Control in Agroecosystems. *Science* **285**, 893-895.
- 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* **26**, 386-394.

- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. 2001: Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* **292**, 281-284.
- Tilman, D., Reich, P. B. & Knops, J. M. H. 2006: Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* **441**, 629-632.
- Tscharntke, T., Gathmann, A. & Steffan-Dewenter, I. 1998: Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology* **35**, 708-719.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. 2005a: Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* **8**, 857-874.
- Tscharntke, T., Rand, T. A. & Bianchi, F. 2005b: The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici* **42**, 421-443.
- Tylianakis, J., Klein, A. M. & Tscharntke, T. 2005: Spatiotemporal variation in the diversity of Hymenoptera across a tropical habitat gradient. *Ecology* **86**, 3296-3302.
- Vamosi, J. C., Knight, T. M., Steets, J. A., Mazer, S. J., Burd, M. & Ashman, T. L. 2006: Pollination decays in biodiversity hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* **103**, 956-961.
- Wäckers, F. L. 2001: A comparison of nectar- and honeydew sugars with respect to their utilization by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Insect Physiology* **47**, 1077-1084.
- Wcislo, W. T. & Cane, J. H. 1996: Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology* **41**, 257-286.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. 2003: Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters* **6**, 961-965.
- Westrich, P. 1996: Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. In: *The Conservation of Bees*. (A. Mathenson, S. L. B., C. O'Toole, P. Westrich & I.H. Williams, ed). Linnean Society of London and the International Bee Research Association, London, U.K. pp. 1-16.
- Wilkinson, R. T. & Landis, D. A. 2005: Habitat diversification in biological control: the role of plant resources. In: *Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications*. (Wäckers FL, v. R. P., Bruin J ed). Cambridge University Press, New York. pp. 1-14.

- Williams, N. & Kremen, C. 2007: Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecological Applications* **17**, 910-921.
- Williams, N. M., Minckley, R. L. & Silveira, F. A. 2001: Variation in native bee faunas and its implications for detecting community changes. *Conservation Ecology* **5**, 57-86.
- Winfree, R., Williams, R., Williams, N. M., Gaines, H., Ascher, J. S. & 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**, 793-802.
- Wise, D. H. 1993: *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wuellner, C. T. 1999: Nest site preference and success in a gregarious, ground-nesting bee *Dieunomia triangulifera*. *Ecological Entomology* **24**, 471-479.
- Yachi, S. & Loreau, M. 1999: Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* **96**, 1463-1468.

Capítulo 5

Aislamiento espacial de la parcela de cultivo: la distancia al hábitat natural o seminatural más próximo determina la riqueza de especies de comunidades de abejas, avispas y enemigos naturales

RESUMEN

La destrucción, alteración y fragmentación de hábitats naturales por la intensificación agraria son considerados principales responsables de la pérdida de biodiversidad a nivel local y global. Tanto el tamaño como la configuración espacial de estos hábitats pueden ser decisivos para el mantenimiento de determinadas especies, actuando como zonas de hibernación y fuente de recursos alternativos para muchos artrópodos.

Diversos estudios han analizado el efecto que el aislamiento y el tamaño de hábitats naturales o seminaturales tienen sobre las poblaciones de insectos que persisten en estos hábitats. Sin embargo, el efecto que los procesos de aislamiento de las propias parcelas agrícolas tienen sobre las comunidades que nidifican o forrajean en ellas es poco conocido. Empleando nidos-trampa estandarizados y muestreos mediante manguero, analizamos el efecto de la distancia de las parcelas agrícolas a los hábitats seminaturales y naturales más cercanos, así como el tamaño de estos fragmentos de hábitat, sobre la riqueza y diversidad de especies de comunidades de abejas, avispas y sus enemigos naturales.

La riqueza de especies de abejas y avispas nidificantes en nidos-trampa se reduce con el aumento del aislamiento de la parcela de cultivo en relación con el hábitat seminatural más próximo, siendo esta riqueza menor en las parcelas de cultivo que se encuentran más aisladas en relación con el hábitat seminatural más próximo. Sin embargo, la riqueza combinada para las especies capturadas mediante manguero y nidos-trampa no muestra esta relación con el aislamiento en relación con los hábitats seminaturales, sino que aparece determinada por los hábitats naturales, siendo menor en las parcelas que se hallan a una distancia mayor en relación con el hábitat natural más cercano. Estas diferencias constituyen un reflejo de la distinta composición de especies que integran las dos comunidades, con requerimientos específicos en cuanto a la selección de presas, recursos florícolas y de nidificación. Por su parte, la comunidad de enemigos naturales de nidos-trampa y la comunidad general de parasitoides están fuertemente determinadas por el aislamiento de la parcela agrícola, tanto en relación con los hábitats seminaturales como con los naturales presentes en la matriz, lugares que condicionan la búsqueda de hospedadores y son necesarios para completar sus ciclos de vida.

Estos resultados sugieren que la mayor contribución a la biodiversidad total de especies de agroecosistemas viene dada por la presencia de estos hábitats, tanto naturales como seminaturales, y que la conservación de comunidades ricas en especies requiere del mantenimiento de los mismos, de un menor aislamiento y del favorecimiento de la conectividad ente los fragmentos.

PALABRAS CLAVE

Nidos-trampa, manguero, riqueza, diversidad, abejas, avispas, enemigos naturales, aislamiento, hábitat natural, hábitat seminatural, parcela agrícola

INTRODUCCIÓN

La destrucción, alteración, degradación y fragmentación de hábitats naturales por la intensificación agraria se contemplan entre las causas principales de la pérdida de biodiversidad local y global (Debinsky & Holt 2000; Foley *et al.* 2005; Primack 2002). Asimismo, la reducción de la heterogeneidad paisajística derivada de estos procesos también se asocia, a nivel mundial, con la pérdida de diversidad biológica en agroecosistemas (Jonsen & Fahrig 1997; Steffan-Dewenter & Tschardtke 1999; Weibull *et al.* 2003). Durante las últimas décadas se ha reducido notablemente la presencia tanto de hábitats prístinos y tradicionales, como de sistemas agrícolas de baja intensificación (Tschardtke *et al.* 2005). La pérdida de hábitat, debida al crecimiento de la población humana, que tiende a expandir sus actividades en áreas naturales (Sisk *et al.* 2002), es el factor que más contribuye a los procesos actuales de extinción global de especies (Rosenzweig 1995; Saunders *et al.* 1991). Se considera que esta pérdida excede los efectos provocados por la fragmentación del hábitat (Fahrig 2003), aunque ambos procesos están normalmente asociados. En esta transformación, una serie de hábitats originalmente continuos en el espacio se convierte en numerosos parches de menor tamaño, aislados por una matriz diferente a la original (Wilcove *et al.* 1986). Por tanto el funcionamiento de los ecosistemas terrestres no puede entenderse sin examinar la fuerte y frecuente influencia dominante de las actividades humanas (Steffan-Dewenter *et al.* 2007; Vitousek *et al.* 1997).

Europa tiene una rica diversidad de paisajes agrícolas que difieren ampliamente en los tipos de uso del suelo, el tamaño y la forma de los campos, así como en la abundancia y estructuración de los elementos seminaturales

(Billeter *et al.* 2008). Los ecosistemas agrícolas se relacionan con su alrededor más que otros tipos de hábitats, ya que parte de la cobertura vegetal es clarificada o eliminada mediante las prácticas agrícolas, por lo que una fracción importante de su biodiversidad depende de la recolonización desde los hábitats perennes circundantes (Roschewitz *et al.* 2005; Tschardtke & Kruess 1999). Los hábitats seminaturales, considerados por ofrecer mejores condiciones para la vida silvestre que las tierras cultivadas intensivamente, proporcionan corredores de dispersión para la distribución de plantas y animales en paisajes agrícolas (Boren *et al.* 1999; Hanski 1998; Norderhaug *et al.* 2000) y los hábitat isla dentro de una matriz perturbada, son requeridos por muchas especies como refugios y zonas de alimentación (Öckinger & Smith 2007; Stoate *et al.* 2001).

Los cambios en la estructura del paisaje pueden caracterizarse por la proporción de hábitats disponibles (Andrén 1994), la diversidad de los mismos y el tamaño y características espaciales que presentan (Gustafson 1998). Se asume que la dispersión de los hábitats seminaturales dentro de un área agrícola intensiva mejora la heterogeneidad del ecosistema agrícola en general, lo cual implica una alta biodiversidad y la mejora de las propiedades estéticas del mismo (Stein *et al.* 1999). Los hábitats no cultivados en paisajes rurales comprenden frecuentemente hábitats forestales (e.g. bosques y setos vivos) y hábitats herbáceos (e.g. márgenes, bordes de caminos, barbechos y praderas). Tanto el tamaño como la configuración de estos parches de hábitat seminaturales pueden ser determinantes para el mantenimiento de la población de especies menos ubicuas (Hanski 1998), sirviendo como zonas de hibernación y conteniendo recursos alternativos para artrópodos (Kruess 2003;

Pfiffner & Luka 2000; Russell 1989). Cuando los parches de hábitat adecuados empiezan a reducirse en tamaño y a separarse unos de otros, las tasas de extinción local no pueden compensarse por la recolonización si las capacidades de dispersión de las especies involucradas son bajas (Fahrig 2003; Thomas 2000). La capacidad reproductora y de dispersión de la mayoría de las especies sensibles varía entre áreas diferentes y por tanto, la cantidad mínima de hábitat que debe preservarse para permitir la persistencia de todas las especies en una zona varía entre regiones (Fahrig 2001).

En general, la diversidad de las comunidades de artrópodos terrestres se encuentra positivamente relacionada con la complejidad del hábitat (Gardner *et al.* 1995; Hansen 2000; Humphrey *et al.* 1999; Lassau & Hochuli 2005). La pérdida de biodiversidad a través de la fragmentación de hábitat puede tener efectos negativos adicionales en los servicios de los ecosistemas (Ricketts *et al.* 2008; Tscharrntke *et al.* 2005), por lo que su mantenimiento es deseable no sólo desde el punto de vista de la conservación. Las funciones ecológicas, como la depredación de insectos plaga y la polinización de cultivos, sufren con el declive de la heterogeneidad paisajística (Kremen *et al.* 2004; Thies & Tscharrntke 1999; Tilman *et al.* 2002; Tscharrntke *et al.* 2005). El cambio global en la destrucción de hábitats y los patrones de fragmentación de hábitat (Tilman *et al.* 2001) podrían afectar especialmente a especies que emplean recursos múltiples y separados espacial y temporalmente, tales como las abejas visitantes de flores y las avispas (Cane 2001).

Muchas especies de insectos viven en medios en los cuales las poblaciones de su hospedador (i.e. especies parasitoides) o planta alimenticia están espacialmente subdivididas, como es el caso de las metapoblaciones.

Para sobrevivir en estos sistemas, la habilidad de las especies para colonizar los parches de hospedadores o plantas alimenticias es crucial (Hanski 1999). Las abejas son los principales polinizadores en la mayoría de las regiones ecológicas del mundo (Klein *et al.* 2007). Su distancia de forrajeo influye fuertemente en la reproducción sexual de muchas plantas con flor y puede determinar la estructura genética de las poblaciones de plantas (Campbell 1985; Waser *et al.* 1996). Una comunidad de abejas silvestres diversa requiere de una amplia variedad de lugares de nidificación y áreas de forrajeo y es un indicador de una vegetación rica en especies y de una estructura de hábitat heterogénea (Exeler *et al.* 2009). Las avispas han suscitado un interés económico y agrícola sustancial, estando bien documentada su importancia como depredadores y parasitoides para la gestión de plagas de artrópodos (Penagos & Williams 1995; Zhang *et al.* 2002). La configuración de hábitats no cultivados es importante para la dispersión de las avispas, entre las diferentes áreas de cultivo, así como para su nidificación y actividad de forrajeo (Debinsky & Holt 2000; Norton *et al.* 2000; Zschokke *et al.* 2000). De igual modo, muchas especies de enemigos naturales que se encuentran en sistemas de cultivo intensivamente manejados deben ser capaces de moverse entre los hábitats no cultivados y los campos de cultivo y colonizar campos al comienzo de la estación de crecimiento para llevar a cabo su función como parasitoides, en muchos casos de especies plaga (Wissinger 1997).

La identificación de los factores que modelan la riqueza local de especies, a lo largo de diferentes escalas espaciales, es importante en paisajes agrícolas, donde la tendencia a la intensificación afecta tanto a la calidad del hábitat como a la estructura del paisaje (Jongman 2002). Diversos estudios han

analizado el efecto que el aislamiento y el tamaño de hábitats naturales, o seminaturales, tienen sobre las poblaciones de insectos que persisten en estos hábitats. Sin embargo, poco es conocido sobre el efecto que los procesos de aislamiento de las propias parcelas agrícolas tienen sobre los parámetros de las comunidades que nidifican o forrajean en ellas. En este estudio se plantea como hipótesis de trabajo que, dentro de agroecosistemas mediterráneos en dos sistemas de intensificación, la riqueza y diversidad de especies de comunidades de abejas, avispas y enemigos naturales de nidos-trampa, se verán afectadas negativamente por la distancia desde la parcela donde nidifican al hábitat seminatural más próximo. La distancia al hábitat natural (i.e. bosques naturales) más cercano determinaría la composición de especies de la comunidad en general. Asimismo, se analiza la influencia del tamaño de estos fragmentos de hábitat seminatural sobre diferentes parámetros biológicos de las poblaciones de estudio, con el fin de esclarecer el efecto de la reducción de estos hábitats en paisajes agrícolas intensificados.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el año 2008, en 18 parcelas situadas en la provincia de La Rioja (Norte de España). Estas parcelas se encuentran en dos regiones, una próxima a la ribera del río Ebro (altitud media 450 m) donde se localizan los cultivos de viñedo y huerta, y otra paralela a la anterior (altitud media 634 m) característica por presentar cultivos de cereales. Ambas regiones albergan, en un área relativamente reducida, distintos tipos de cultivos mediterráneos en diferentes grados de intensificación del uso del suelo. El

manejo efectuado en los cultivos era conocido, disponiéndose de un número de parcelas suficiente para llevar a cabo el diseño experimental planteado. La distancia entre parcelas varió entre 2,3 y 80 km.

Se emplearon 3 tipos diferentes de cultivo mediterráneo: viñedo, cereal y huerta. Los cultivos de viñedo y cereal son monocultivos, siendo el primero de tipo perenne y el segundo de tipo anual; las huertas son policultivos, caracterizados por presentar una alta variedad de cultivos diferentes en espacio y tiempo (e.g. alcachofas, patatas, tomates, habas, judías...).

Con el fin de analizar el aislamiento de parcelas, incluidas en sistemas con diferente configuración paisajística, se analizaron los tres tipos de cultivos en dos grados de intensificación agrícola (baja intensificación vs. alta intensificación). Para valorar el grado de intensificación, se atendió a tres variables numéricas que caracterizan la intensidad del uso del suelo agrícola: (1) el índice de fragmentación PAR (ratio perímetro/área -*Perimeter/Area Ratio*-), que se calcula como el cociente entre el sumatorio de los perímetros y el sumatorio de las áreas de todas las parcelas incluidas en el área de estudio; es un reflejo de la forma estructural dominante de las parcelas (valores más altos corresponden a formas más lineales) (Salas *et al.* 2003) y su valor es menor en sistemas de elevada intensificación agrícola (ANOVA, $F_{1,16}=35,588$; $P<0,0001$; test *a posteriori* de Tukey, baja intensificación (media=0,062 m/m²) vs. alta intensificación (media=0,035 m/m²), $P<0,0001$); (2) el número total de parcelas (ANOVA, $F_{1,16}=11,131$; $P=0,004$; test *a posteriori* de Tuckey, baja intensificación (media=318,56 parcelas por sector) vs. alta intensificación (Media=160,78 parcelas por sector), $P=0,004$); y (3) el tamaño medio de las parcelas (ANOVA, $F_{1,16}=7,389$; $P=0,015$; test *a posteriori* de

Tukey, baja intensificación (media=0,649 ha) vs. alta intensificación (media=1,878 ha), $P=0,015$). Las zonas con una alta intensificación del uso del suelo presentan menor número de parcelas, de tamaños medios mayores que las zonas agrícolas menos intensificadas.

Para cada combinación de cultivo/sistema se realizaron 3 réplicas, empleándose un total de 18 parcelas de estudio. Con el fin de estandarizar los posibles efectos locales del hábitat y para facilitar el estudio de los efectos de la estructura del paisaje (Steffan-Dewenter *et al.* 2002), se intentaron mantener constantes, para cada combinación cultivo/sistema, tanto el tamaño de las parcelas como el manejo realizado en las mismas. El tamaño medio de las parcelas fue de $1,238 \pm 0,846$ ha y $3,984 \pm 2,651$ ha para los monocultivos, viñedo y cereal respectivamente, y de $0,416 \pm 0,254$ ha para los policultivos (huertas).

Método de muestreo

- **Nidos-trampa estandarizados**

En cada una de las parcelas se colocaron dos nidos-trampa estandarizados: uno en el centro del cultivo y otro en uno de los bordes circundantes. Cada nido-trampa constaba de un poste metálico de 1,5 m de longitud con dos tubos de PVC de 63 mm de diámetro, colocados uno a cada lado, y un tejado de madera en la parte superior. Cada tubo contenía 50 estaquillas de *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud y *Arundo donax* L. de 17 cm de longitud y 2-10 mm de diámetro, incluyéndose en todos los tubos el mismo número de unidades por diámetro. La parte posterior de estos tubos se cubrió con un tapón plástico, ofreciendo solamente 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 (Fig. 5, capítulo introductorio). La eficacia de nidos-trampa con estas características ya ha sido comprobada por otros grupos de investigación; su uso proporciona un recurso de nidificación estandarizado y permite realizar análisis de parasitoidismo por enemigos naturales (Steffan-Dewenter 2002; Tscharncke *et al.* 1998; Tylianakis *et al.* 2005).

Los nidos-trampa permanecieron en el campo desde mediados de abril hasta mediados de septiembre de 2008. Tras su recogida, los tubos se llevaron al laboratorio, donde se extrajeron los grupos de estaquillas y se introdujeron en una cámara frigorífica a 4-6^o C hasta su posterior procesado. Se abrió cada estaquilla, extrayéndose las celdas de cría de abejas y avispa, que se depositaron en viales. Durante la apertura, se registró 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 en el momento de la apertura de las estaquillas) y el número de celdas atacadas por 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 emergencia de los adultos tras la diapausa-quiescencia invernal. Posteriormente, los individuos, tanto especies hospedadoras como parasitoides, se identificaron hasta nivel especie. Tras la emergencia e identificación de los adultos, se registró y calculó la riqueza específica, diversidad (Índice de Simpson, $1-\lambda' = 1 - \sum (N_i^*(N_i-1))/(N*N-1)$), el porcentaje de mortalidad natural (medido 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) y el porcentaje de parasitoidismo (medido 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. Las especies de la comunidad de abejas se separaron en oligolécticas (abejas que colectan polen de un número limitado de especies de plantas) y polilécticas (abejas no especializadas en cuanto a la recolección de polen, empleando el de muchas plantas de diversos grupos taxonómicos). La comunidad de avispas no pudo separarse en grupos de eumeninos y Spheciformes por carecer de datos suficientes para llevar a cabo los análisis estadísticos.

Los datos de las estaquillas procedentes de los dos tubos presentes en cada trampa se analizaron conjuntamente, ya que su posición (izquierda-derecha) no es considerada ecológicamente relevante. Asimismo, en un análisis preliminar se analizó la influencia de la posición de la trampa (borde y centro) en cada uno de los lugares de estudio para las siguientes variables dependientes: número de celdas de cría, riqueza total de especies hospedadoras, riqueza de avispas, riqueza de abejas, porcentaje de mortalidad y porcentaje de parasitoidismo. No se detectó un efecto significativo de la posición de la trampa (borde vs. centro) sobre las variables dependientes analizadas (ANOVA, núm. celdas cría: $F_{1,35}=3,035$; $P=0,091$; riqueza total hospedadores: $F_{1,35}=3,137$; $P=0,086$; riqueza avispas: $F_{1,35}=3,646$; $P=0,065$; riqueza abejas: $F_{1,35}=0,513$; $P=0,479$; porcentaje de mortalidad: $F_{1,35}=0,756$; $P=0,391$; porcentaje de parasitoidismo: $F_{1,35}=0,053$; $P=0,820$), por lo que los datos procedentes de las dos trampas por localidad de estudio se analizaron conjuntamente.

- **Manguero por transectos**

Con el fin de obtener un reflejo de las comunidades de abejas y avispas presentes en las parcelas de estudio, se llevaron a cabo muestreos mediante el empleo de manga entomológica, en tres réplicas anuales, distribuidas entre finales de primavera y finales de verano (aproximadamente cada 30 días). El manguero para la captura de especies de abejas y avispas se desarrolló en transectos lineales de 15 minutos de duración, con la participación de dos recolectores, empleando el borde no cultivado adyacente a cada una de las 18 parcelas de estudio (Fig. 6, capítulo introductorio).

Los ejemplares capturados en cada uno de los muestreos mensuales se prepararon y etiquetaron para su posterior identificación hasta nivel género para las abejas, que se separaron posteriormente en morfo-especies, y hasta nivel especie, para la mayoría de avispas. Los datos registrados para cada localidad se agruparon con los procedentes de nidos-trampa para el cálculo de la riqueza y diversidad de la comunidad de abejas y la comunidad de avispas en cada parcela de estudio.

- **Manguero por barrido**

Para estimar las comunidades de parasitoides presentes, se llevaron a cabo muestreos con manga entomológica de barrido, con la misma frecuencia que los empleados para abejas y avispas y para cada una de las 18 parcelas. En cada réplica se seleccionaron cinco puntos al azar en el borde, llevándose a cabo, siempre por el mismo recolector, 10 barridos consecutivos. Tras el barrido, los ejemplares capturados en la manga se recogían con un aspirador de campo (Fig.7, capítulo introductorio).

Los ejemplares recolectados en cada uno de los muestreos mensuales se montaron y etiquetaron para su posterior identificación hasta nivel especie. Los datos registrados para cada localidad se agruparon con los anotados para los enemigos naturales de nidos-trampa, con el fin de calcular la riqueza y diversidad de la comunidad general de parasitoides de cada parcela de estudio.

Análisis espacial del aislamiento de la parcela

Para analizar el aislamiento espacial de las parcelas agrícolas, se emplearon fotografías aéreas (Gobierno de La Rioja) correspondientes a cada una de las localidades de estudio. Mediante Sistemas de Información Geográfica (SIG), con el paquete informático ARCGIS 9.3 (ESRI), se localizaron, en el paisaje circundante a cada parcela agrícola, el hábitat seminatural y el hábitat natural más próximos, calculando las distancias desde el centro de la parcela a cada uno de ellos. Consideramos como hábitats seminaturales los márgenes de parcela, praderas o hábitats secuenciales con vegetación de bajo porte y arbustos; y como hábitats naturales los fragmentos de bosques naturales presentes en la zona, normalmente encinares y pinares de reforestación. Aunque la distancia máxima de forrajeo registrada para estas comunidades es de 1,5 km, la distancia al hábitat natural más cercano fue significativamente superior en el caso de tres localidades correspondientes a parcelas de cultivo de cereal en sistemas de alta intensificación.

Los hábitats seleccionados tenían una superficie superior a 0,36 ha, ya que los parches de este tamaño aseguran contener tipos de hábitat basados en tipos de suelo y son lo suficientemente grandes como para albergar vegetación característica (13). Se midió el tamaño de los hábitats seminaturales y de los

hábitats naturales más cercanos para su inclusión como variable en el análisis (Tabla I). Del mismo modo, el tamaño de cada parcela de estudio fue calculado.

Tabla I.- Valores totales registrados, en las 18 parcelas de cultivo y dos grados de intensificación agrícola, para las variables de aislamiento: distancia al hábitat seminatural (DHSM) (metros), tamaño del hábitat seminatural (Tamaño SN) (ha), distancia al hábitat natural (DHN) (metros) y tamaño del hábitat natural (Tamaño N) (ha).

Localidad	Intensificación	DHSM	Tamaño SN	DHN	Tamaño N
Viñedo 1		115	2,28	1138	47,77
Viñedo 2	Baja	45	11,23	200	1,77
Viñedo 3		91	4,77	319	23,57
Viñedo 4		296	0,44	390	11,15
Viñedo 5	Alta	230	0,4	968	13,58
Viñedo 6		728	5,11	1473	10,4
Cereal 1		33	0,85	415	11,19
Cereal 2	Baja	35	5,63	264	2,55
Cereal 3		47	0,44	584	11,19
Cereal 4		305	2,7	2645	15,57
Cereal 5	Alta	206	1,33	3276	15,57
Cereal 6		146	9,2	2158	65,45
Huerta 1		75	3,6	849	11,35
Huerta 2	Baja	80	0,65	270	12,17
Huerta 3		23	1,94	274	7,95
Huerta 4		27	0,95	177	9,37
Huerta 5	Alta	243	1,79	1550	17,51
Huerta 6		466	0,91	428	11,81

Se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (PCA) como análisis exploratorio para valorar, entre todas las variables locales, las que se encontraban correlacionadas y no podían incluirse simultáneamente en el análisis. Los dos primeros componentes principales, ortogonales entre sí, explicaban un 65 % de la varianza global, seleccionándose variables con elevada carga factorial por cada uno de estos dos componentes. En el primer

componente, la distancia al hábitat seminatural (carga factorial, $R=0,853$) estaba correlacionada positivamente con el tamaño de la parcela (carga factorial, $R=0,690$; $P<0.05$) mientras que la distancia al hábitat natural (carga factorial, $R=0,740$) no se encontraba correlacionada con otras variables (todos $P>0,05$, $n=18$). En el segundo eje, el tamaño del hábitat seminatural (carga factorial, $R=0,536$) y el tamaño del hábitat natural (carga factorial, $R=0,658$) no mostraron relación significativa con el resto de variables ni entre sí (todos $P>0.5$).

Finalmente se analizó la relación entre la variable intensificación agrícola (baja intensificación vs. alta intensificación) y las variables de aislamiento registradas para cada parcela de estudio. Tanto la distancia de las parcelas al hábitat seminatural más próximo (ANOVA, $F_{3,17}=12,153$; $P=0,004$), como la distancia al hábitat natural (ANOVA, $F_{3,17}=8,642$; $P=0,011$), mostraron una fuerte relación con el sistema de intensificación agrícola, siendo mayores en los sistemas de alta intensificación (distancia al hábitat seminatural, media= $294,11\pm 201,77$ m; distancia al hábitat natural, media= $1579,62\pm 1076,77$ m) frente a los de baja intensificación (distancia al hábitat seminatural, media= $60,44\pm 31,07$ m; distancia al hábitat natural, media= $479,22\pm 320,48$ m). Sin embargo, la intensificación del uso del suelo dominante en la matriz no mostró relación ni con el tamaño del hábitat seminatural (ANOVA, $F_{3,17}=0,398$; $P=0,538$) (Baja intensificación, media= $3,48\pm 3,43$ ha ; alta intensificación, media= $2,53\pm 2,89$ ha) ni con el tamaño del hábitat natural (ANOVA, $F_{3,17}=0,340$; $P=0,569$) (Baja intensificación, media= $14,39\pm 14$ ha; alta intensificación, media= $18,93\pm 17,65$ ha) (Fig. 1).

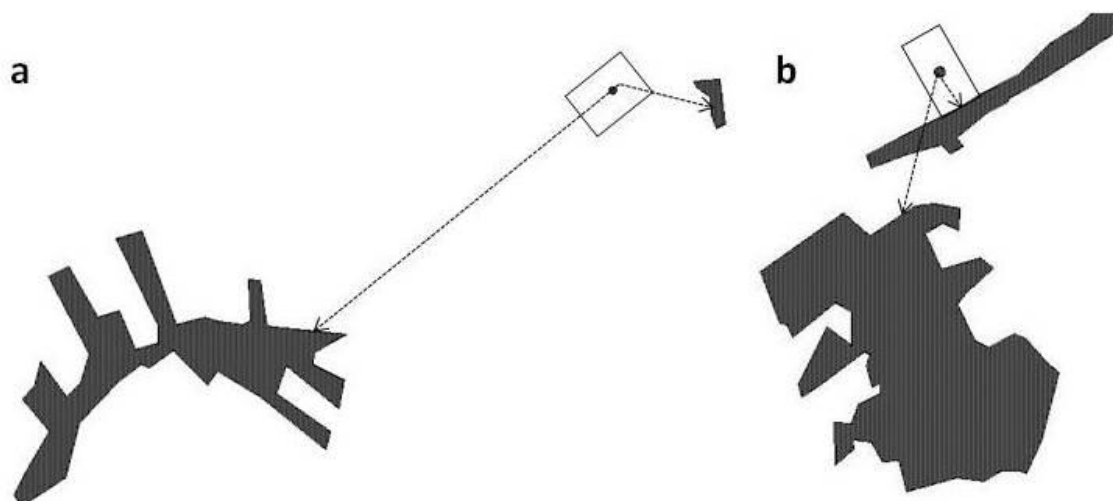


Figura 1.- Gráfico representativo de las distancias de la parcela de cultivo al hábitat seminatural y natural más próximo en (A) sistema de alta intensificación agrícola y (B) sistema de baja intensificación agrícola.

Análisis estadístico

Se emplearon regresiones lineales con el fin de valorar el efecto de las variables de aislamiento (i.e. variables explicativas) sobre las siguientes variables dependientes para comunidades de abejas (separadas a su vez en especies oligoléticas y especies poliléticas), avispas de nidos-trampa y sus enemigos naturales: (a) riqueza de especies y (b) diversidad. También se analizó el efecto que ejercían, sobre la riqueza y diversidad de las comunidades generales (compuestas por individuos de nidos-trampa y mango) de abejas, avispas y parasitoides, las variables siguientes (incluyéndose en el modelo en este orden): (a) distancia al hábitat seminatural (DHSM), (b) distancia al hábitat natural (DHN), (c) tamaño del hábitat seminatural (Tamaño SN) y (d) tamaño del hábitat natural (Tamaño N).

Finalmente, se incluyeron las interacciones ecológicamente relevantes: DHSM*Tamaño SN y DHN*Tamaño N.

A las variables % mortalidad de abejas y % mortalidad de avispas se les aplicó una transformación arcoseno de la raíz cuadrada de la variable ($Y^* = \arcseno \sqrt{Y}$) (tal como sugieren (Gotelli & Ellison 2004) para porcentajes). La distancia al hábitat seminatural y el tamaño del hábitat natural se transformaron mediante raíz cuadrada. El resto de variables mostraron una distribución normal. Las variables e interacciones que no contribuyeron al modelo con un $p < 0,05$ se eliminaron del modelo mediante “eliminación hacia atrás” (*stepwise backward*). El análisis estadístico de los datos se llevó a cabo con XIStat 2009 (Addinsoft). Para el cálculo de los índices de diversidad se utilizó PRIMER 5.2 (PRIMER-E Ltd).

RESULTADOS

Estructura de la comunidad

De las 3.600 estaquillas establecidas en el estudio, se ocuparon un total de 1.140, que contenían 5.686 celdas de cría correspondientes a 36 especies hospedadoras, distribuidas de la siguiente manera: 17 especies de abejas solitarias (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) pertenecientes a las tribus Osmiini (11 especies), Lithurgini (1 especie), Megachilini (4 especies) y Anthidiini (1 especie) y 6 especies (Fam. Colletidae) a la subfamilia Hylaeinae; 6 especies de avispas Spheciformes (Hymenoptera: Crabronidae) y 7 especies de avispas eumeninos (Hymenoptera: Eumeninae).

Del total de celdas de cría, 4.795 correspondieron a especies de abejas (3.033 a especies poliléticas y 1.762 a especies oligoléticas). La mortalidad natural afectó a 1.048 celdas de cría de la comunidad de abejas (758 celdas de especies poliléticas y 290 celdas de especies oligoléticas). La comunidad de avispas registró un total de 891 celdas de cría (647 celdas de avispas Spheciformes y 244 celdas de eumeninos) de las cuales 126 celdas sufrieron mortalidad natural (107 celdas de avispas Spheciformes y 19 celdas de eumeninos).

Se encontraron 21 especies de enemigos naturales en 827 celdas de cría, de las cuales 687 correspondían a celdas de abejas (433 en celdas de especies poliléticas y 254 en celdas de especies oligoléticas), 121 a celdas de avispas Spheciformes y 19 a celdas de avispas eumeninos, alimentándose de larvas de abejas o avispas (parasitoides), o de sus recursos alimenticios (cleptoparasitoides). Las especies pertenecían a las familias Sapygidae, Torymidae, Eulophidae, Encyrtidae, Eurytomidae, Ichneumonidae y Chrysididae (Hymenoptera); Sarcophagidae, Michiliidae, Tachinidae, Muscidae y Bombyliidae (Diptera) y a la tribu Anthidiini, en el caso de tres especies de abejas parasitoides (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). Entre los enemigos naturales se encontraron dos depredadores de las familias Dermestidae y Meloidae (Coleoptera), que se incluye en el análisis de parasitoidismo (Anexo III).

Respecto a los ejemplares capturados mediante manguero por transectos, que fueron agrupados para el análisis de las comunidades generales de abejas y avispas, se colectaron un total de 406 individuos pertenecientes a 27 géneros de abejas y 81 individuos pertenecientes a 46

especies de avispas (Anexo IV). Mediante el manguero por barrido, se capturaron un total de 351 ejemplares pertenecientes a 39 especies de parasitoides (Anexo V).

La riqueza total de especies de abejas de nidos-trampa muestra una relación negativa con la distancia al hábitat seminatural más cercano (Tabla II). Esta variable también determina significativamente la riqueza de especies de abejas poliléticas, con un efecto negativo sobre la misma. Sin embargo, la diversidad de la comunidad de abejas de nidos-trampa no muestra relación con ninguna de las variables incluidas en el modelo.

Tabla II.- Regresiones lineales entre la riqueza de especies y la diversidad de las comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa así como de sus comunidades generales (nidos-trampa y manguero) y las variables de aislamiento: distancia al hábitat seminatural (DHSN), distancia al hábitat natural (DHN), tamaño del hábitat seminatural (Tamaño SN) y tamaño del hábitat natural (Tamaño N). Sólo se incluyen las variables e interacciones significativas (ns, no significativa; Tot, total especies de abejas; Oligo, especies oligoléticas; Poli, especies poliléticas).

Variable dependiente		Variable en el modelo	Valor	F	P	R2 Adj.
ABEJAS DE NIDOS-TRAMPA						
Riqueza de especies	Tot	DHSN	-0,133	5,671	0,03	0,216
	Oligo	—	—	—	ns	—
	Poli	DHSN	-0,097	5,302	0,035	0,202
Diversidad (1- λ')	Tot	—	—	—	ns	—
	Oligo	—	—	—	ns	—
	Poli	—	—	—	ns	—
COMUNIDAD GENERAL DE ABEJAS						
Riqueza de especies		DHN	-0,003	9,925	0,006	0,344
Diversidad (1- λ')		DHN	3,0 ⁻⁵	9,745	0,008	0,471
		Tamaño N	—	—	ns	—
		DHN*Tamaño N	0,000	7,621	0,015	—
AVISPAS DE NIDOS-TRAMPA						
Riqueza de especies		—	—	—	ns	—
Diversidad (1- λ')		—	—	—	ns	—
COMUNIDAD GENERAL DE AVISPAS						
Riqueza de especies		DHN	-0,002	7,962	0,012	0,291
Diversidad (1- λ')		—	—	—	ns	—

Al analizar las especies de nidos-trampa junto a las colectadas mediante manguero, i.e. comunidad general de abejas, la riqueza de especies se halla correlacionada con la distancia al hábitat natural (bosques) más cercano, observándose un efecto negativo poco marcado. Asimismo, la diversidad de la comunidad general de abejas está influida por la distancia al hábitat natural, y el tamaño del mismo, con un efecto multiplicativo entre ambas.

Ni la riqueza, ni la diversidad de especies de avispas de nidos-trampa están determinadas significativamente por las variables de aislamiento analizadas. Por su parte, la riqueza de especies de la comunidad general de avispas, formada por las procedentes de trampas y manguero, está influida por la distancia al hábitat natural más próximo, cuyo incremento ejerce un efecto negativo sobre la variable analizada (Tabla II).

Por último, la riqueza de especies de enemigos naturales de comunidades de nidos-trampa y de la comunidad general de parasitoides muestra una correlación negativa con la distancia al hábitat seminatural más próximo (Tabla III).

Tabla III.- Regresiones lineales entre la riqueza de especies y la diversidad de la comunidad de enemigos naturales de nidos-trampa así como de su comunidad general (nidos-trampa y manguero) y las variables de aislamiento: distancia al hábitat seminatural (DHSN), distancia al hábitat natural (DHN), tamaño del hábitat seminatural (Tamaño SN) y tamaño del hábitat natural (Tamaño N). Sólo se incluyen las variables e interacciones significativas (ns, no significativa).

Variable dependiente	Variable en el modelo	Valor	F	P	R2 Adj.
ENEMIGOS NATURALES DE NIDOS-TRAMPA					
Riqueza de especies	DHSN	-0,275	15,228	0,001	0,456
Diversidad (1-λ')	DHSN	-0,034	11,111	0,005	0,492
	DHN	1,49 ⁻⁴	7,375	0,016	
COMUNIDAD GENERAL DE PARASITOIDES					
Riqueza de especies	DHSN	-0,288	18,220	0,001	0,503
Diversidad (1-λ')	—		—	ns	—

Por otro lado, la diversidad de enemigos naturales de comunidades de nidos-trampa está determinada por las distancias tanto al hábitat seminatural como al hábitat natural más próximos, observándose un efecto negativo de la primera y ligeramente positivo de la segunda sobre la variable respuesta.

DISCUSIÓN

La riqueza de especies de abejas y avispas nidificantes en nidos-trampa es menor en las parcelas de cultivo que se encuentran más aisladas en relación con el hábitat seminatural más próximo. Sin embargo, la riqueza combinada para las especies capturadas mediante manguero y nidos-trampa no muestra esta relación con el aislamiento en relación con los hábitats seminaturales, sino que aparece determinada por los hábitats naturales, siendo menor en las parcelas que se hallan a una distancia mayor en relación con el hábitat natural más cercano. Estas diferencias constituyen un reflejo de la distinta composición de especies que integran las dos comunidades, con requerimientos específicos en cuanto a la selección de presas, recursos florícolas y nidificación. Por su parte, la comunidad de enemigos naturales de nidos-trampa y la comunidad general de parasitoides están fuertemente determinadas por el aislamiento de la parcela agrícola, tanto en relación con los hábitats seminaturales como con los naturales presentes en la matriz, lugares que condicionan la búsqueda de hospedadores y son necesarios para completar sus ciclos de vida.

Estos resultados apoyan lo ya sugerido por la teoría biogeográfica de islas (MacArthur & Wilson 1967), que predice que a medida que el aislamiento

de los parches de hábitat aumenta, la riqueza de especies disminuye, y que los cambios en la densidad de los hábitats naturales y seminaturales se pueden relacionar directamente con la diversidad de especies en paisajes agrícolas. También la teoría de las metapoblaciones predice que la probabilidad de extinción de una especie especialista aumenta si el aislamiento de los parches de hábitat se incrementa (Hanski 1998; Hanski *et al.* 2000; Wahlberg *et al.* 1996). Ambas teorías, pueden explicar cómo la fragmentación de los hábitats y su aislamiento reducen los procesos de inmigración y dispersión así como la riqueza de especies.

Comunidad de abejas y aislamiento de la parcela agrícola

La riqueza de especies de abejas de nidos-trampa decrece con la distancia al hábitat seminatural más próximo a la parcela agrícola. Otros estudios han observado que el aislamiento desde los propios parches de hábitat seminatural, en relación con otros hábitats naturales, disminuye la abundancia y riqueza de abejas (Steffan-Dewenter & Tscharntke 1999) y que las interacciones entre planta-polinizador declinan con la distancia al hábitat seminatural más próximo (Ökinger & Smith 2007; Steffan-Dewenter & Tscharntke 1999). Los agroecosistemas con más hábitats seminaturales son más ricos en especies polinizadoras (Kremen & Chaplin 2007; Steffan-Dewenter *et al.* 2006; Steffan-Dewenter *et al.* 2002) ya que muchas de las especies asociadas a estos paisajes agrícolas, requieren la presencia de hábitats adecuados para persistir (Billeter *et al.* 2008).

Las especies de abejas que nidifican en las cavidades de las trampas localizadas en las parcelas agrícolas, emplearían los recursos disponibles en

los hábitats seminaturales presentes en las inmediaciones. El efecto de la distancia a los mismos sobre la riqueza de especies, subraya la importancia de los recursos de diferente naturaleza, procedentes de distintos tipos de hábitat para la persistencia de comunidades ricas en especies de este grupo. Diferentes trabajos han mostrado que la riqueza de especies de abejas se incrementa con un aumento de la diversidad de plantas con flor (Holzschuh *et al.* 2007; Holzschuh *et al.* 2008; Krauss *et al.* 2009; Potts *et al.* 2003) así como con un aumento de la complejidad de los hábitats (Lassau & Hochuli 2005), como reflejo de la disponibilidad de recursos (Gotelli & Colwell 2001). Otros rasgos propios de las especies, tales como el tamaño del cuerpo, la distancia de forrajeo o la capacidad migratoria, pueden influir además en las relaciones entre las especies y los hábitats circundantes (Davies *et al.* 2000).

Los remanentes de hábitat seminatural, podrían actuar como fuente de biodiversidad, facilitando la colonización de los campos de cultivo en paisajes agrícolas intensificados (Kohler *et al.* 2008). La comunidad de abejas nidificantes en nidos-trampa parece sensible al aislamiento derivado de la fragmentación de estos hábitats seminaturales. Es conocido que los cambios en el uso del suelo tienen fuerte impacto sobre las comunidades de abejas (Klein *et al.* 2007; Kremen *et al.* 2007; Kremen *et al.* 2002). La intensificación agrícola lleva a un declive de especies de plantas silvestres en los agroecosistemas (Booth & Swanton 2002; Fried *et al.* 2006) que sufren un detrimento de sus procesos reproductivos con el incremento de la distancia a los hábitats seminaturales más próximos (Steffan-Dewenter & Tscharntke 1999). Consecuentemente, se produce una reducción de la diversidad de abejas (Carré *et al.* 2009) las cuales son esenciales para mantener estables los

servicios de polinización de cultivos y plantas silvestres (Biesmeijer *et al.* 2006; Fontaine *et al.* 2006; Klein *et al.* 2002).

Al analizar la comunidad general de abejas, capturadas mediante nidos-trampa y manguero desarrollado en el borde adyacente a cada parcela de cultivo, la riqueza de especies disminuye con el aumento de la distancia al hábitat natural, i.e. bosques naturales, más cercano. El efecto negativo, no muy marcado, podría deberse a las diferentes demandas de los grupos de especies de abejas colectados; así las especies nidificantes en zonas forestales podrían ser más sensibles al aislamiento que las especies nidificantes en el suelo o en cavidades preexistentes (Brosi *et al.* 2008). Las desigualdades observadas para esta comunidad, frente a las abejas de nidos-trampa más relacionadas con la distancia al hábitat seminatural, puede explicarse por diferencias en la composición de especies. La presencia de especies de abejas con requerimientos más específicos, las hace dependientes de la presencia de hábitats forestales a escala paisajística, debido probablemente al empleo que hacen de los bosques para obtener materiales de nidificación y sustratos adecuados, así como plantas específicas (Banaszak 1996; Westrich 1996). En este contexto, los fragmentos de bosque y los remanentes de vegetación original, son zonas críticas de conservación de plantas silvestres (Boutin *et al.* 1994; Jobin *et al.* 1996). Asimismo, la presencia de diferentes estados sucesionales de la vegetación, la diversidad y abundancia de flores, así como una alta heterogeneidad de tipos de suelos, especialmente la disponibilidad de los arenosos, son características importantes para el mantenimiento de una alta diversidad de polinizadores (Sjödin *et al.* 2008).

Sin embargo, las poblaciones de especies de abejas especialistas se encuentran muy fragmentadas (Packer *et al.* 2005) y su capacidad colonizadora dependerá en gran medida de sus habilidades para la dispersión (Gathmann & Tschardt 2002) y de su comportamiento en respuesta a los cambios en la estructura del paisaje (Haddad *et al.* 2003; Kreyer *et al.* 2004; Ricketts 2001). Muchos de los individuos de las especies de abejas capturadas mediante muestreo podrían estar forrajeando en las inmediaciones de la parcela agrícola, y sin embargo, nidificar en otros tipos de hábitat (Morris *et al.* 2001; Osborne *et al.* 1999; Williams & Tepedino 2003). Las abejas que nidifiquen en los campos cultivados y requieran recursos de los hábitats naturales, tendrán que volar a mayores distancias que estos individuos nidificantes en los bosques (Williams & Kremen 2007). Luego, el establecimiento de determinadas especies más especialistas en campos de cultivo, vendrá determinado por las distancias a los hábitats naturales de los que obtienen los recursos. La polinización, tanto de los cultivos como de las plantas silvestres asociadas a agroecosistemas dependerá en gran medida de abejas silvestres que nidifiquen o requieran recursos de estos hábitats forestales (Greenleaf & Kremen 2006; Klein *et al.* 2003; Kremen *et al.* 2004; Kremen *et al.* 2002) por tanto, la distancia a recorrer también determina la escala espacial a la que pueden proporcionar servicios de polinización (Kremen 2005). La preservación de estos hábitats naturales puede representar una importante fuente de riqueza de polinizadores tanto para especies de plantas nativas como para muchos cultivos que dependen de los mismos (Klein *et al.* 2003; Kremen *et al.* 2004).

Estudios previos han analizado el efecto de la distancia al fragmento de bosque más grande desde pastizales, observando fuertes cambios en la composición de las comunidades de abejas (Brosi *et al.* 2008), pero sin detectar diferencias en la diversidad. Sin embargo, en el presente estudio, la diversidad medida a través de un índice de dominancia, se ve relacionada con la distancia al hábitat natural y la interacción de éste con su tamaño. El aumento del tamaño del hábitat natural podría amortiguar suavemente el efecto del aislamiento de la parcela sobre la diversidad de la comunidad de abejas, ya que en paisajes agrícolas intensificados, a medida que el tamaño del fragmento disminuye y el aislamiento es mayor, la composición de especies especialistas se ve reducida (Aviron *et al.* 2005; Schweiger *et al.* 2005). Otros estudios que han examinado el efecto del tamaño de los fragmentos en comunidades de abejas no encuentran relación entre éste y la diversidad (Aizen & Feinsinger 1994; Cane *et al.* 2006; Donaldson *et al.* 2002) pero sí se han observado cambios en la respuesta de diferentes grupos de abejas (Cane *et al.* 2006; Donaldson *et al.* 2002). Independientemente de este factor, incluso los fragmentos de bosque de pequeño tamaño, proporcionan tipos de hábitat y recursos que muchas especies de abejas requieren (Brosi *et al.* 2008), y deberían ser objeto de conservación, sobre todo en paisajes agrícolas altamente intensificados.

Comunidad de avispas y aislamiento de la parcela agrícola

La riqueza de especies de la comunidad general de avispas, capturadas mediante nidos-trampa y manguero en parcelas agrícolas disminuye con el incremento de la distancia a hábitats naturales. Los hábitats más complejos,

como los bosques, contienen mayor riqueza y una composición diferente de especies de avispas, atendiendo a lo observado mediante el empleo de trampas de caída (Kohler *et al.* 2008). Estos autores observaron que la humedad del suelo, la cobertura herbácea y el dosel arbustivo favorecen la riqueza de especies de avispas.

Del mismo modo, los parches de hábitat natural aislados, actúan como refugios para poblaciones de presas (Fahrig & Jonsen 1998) las cuales, podrían beneficiarse del aislamiento cuando este irrumpe en la habilidad de los depredadores para detectarlas (Kruess & Tscharntke 1994; Roland & Taylor 1997). Numerosas especies plagas de cultivos, como áfidos y moscas, están asociadas a estos hábitats (Denys & Tscharntke 2002; Langer 2001) así como muchas especies de arañas dependientes de la estructura de la vegetación para elaborar sus telas (Dennis *et al.* 2001), constituyendo presas potenciales para muchas especies de la comunidad de avispas (Wise 1993). Si la fragmentación de los hábitats tiene mayores efectos sobre los depredadores naturales que sobre sus presas herbívoras, se puede poner en peligro el servicio de control biológico en el ecosistema (Kruess & Tscharntke 1994). La distribución espacial de hábitats naturales en los paisajes agrícolas puede por tanto afectar a este servicio de control, a través de la reducción de especies depredadoras en los hábitats adyacentes a los cultivos (Coombes & Sotherton 1986; Dennis & Fry 1992; Petersen 1999).

Comunidad de enemigos naturales y aislamiento de la parcela agrícola

Tanto la riqueza de especies de enemigos naturales como la de la comunidad de parasitoides en general, se ven fuertemente reducidas con el

incremento de la distancia al hábitat seminatural más próximo. Estos resultados apoyan la idea de que tanto la diversidad como la densidad de enemigos naturales, pueden declinar con la distancia al hábitat no cultivado más próximo, afectando también a la temporalidad de la colonización de los campos cultivados (Bianchi *et al.* 2006). Las condiciones ofrecidas por estos hábitats seminaturales, como la vegetación de alto porte, son favorables para la persistencia de estas comunidades, creando medios más húmedos y amortiguando los cambios ambientales, y, de esta manera, estableciendo microclimas más estables (Dennis *et al.* 1998; Desender 1982).

Los enemigos naturales, por pertenecer a niveles tróficos superiores, están más afectados por el incremento del aislamiento de los hábitats (Ewers & Didham 2006; Holt *et al.* 1999). La distancia al hábitat seminatural podría modificar el empleo del hábitat por parte de estas especies y reducir sus capacidades de dispersión, afectando a la composición de especies de la comunidad y por tanto, a las interacciones con sus hospedadores (Tscharrntke & Brandl 2004; Tylianakis *et al.* 2006).

La diversidad de especies de enemigos de nidos-trampa, medida a través de un índice de dominancia, decrece con el aumento de la distancia de tanto al hábitat seminatural como al hábitat natural más próximos a la parcela agrícola. Este resultado podría deberse a la composición de especies de la comunidad, formada por individuos con diferentes requerimientos en sus ciclos de vida, ya que muchos enemigos naturales son altamente especializados y requieren hospedadores específicos (LaSalle & Gauld 1993). Estudios previos han observado una relación positiva entre la diversidad de grupos de enemigos naturales y la complejidad del hábitat, debido fundamentalmente a la presencia

de recursos de forrajeo y al favorecimiento de la búsqueda de hospedadores (Chow 2000; Gardner *et al.* 1995; McIntyre *et al.* 2001; York 1999). Asimismo, los hábitats forestales proporcionan microclimas más moderados (Forman & Baudry 1984) favoreciendo a los parasitoides, los cuales pueden presentar ciclos de vida más cortos a temperaturas más elevadas (Hailemichael & Smith Jr 1994; Rahim *et al.* 1991). La capacidad de los enemigos naturales para regular las poblaciones de especies hospedadoras (LaSalle & Gauld 1993) podría ser un reflejo de la abundancia y diversidad de otros artrópodos dentro de los paisajes agrícolas. El papel interactivo de los parasitoides es crucial para mantener el funcionamiento del ecosistema y su biodiversidad (Andrewartha & Birch 1984) y conociendo las preferencias de hábitat de estas comunidades de enemigos naturales se avanza en la comprensión para un manejo adecuado de los agroecosistemas.

CONCLUSIÓN

La importante relación entre la riqueza y diversidad de especies de las comunidades de abejas, avispas y enemigos naturales analizadas, con el aislamiento de la parcela agrícola frente a los hábitats seminaturales y naturales circundantes, sugiere que la mayor contribución a la biodiversidad total de especies de agroecosistemas viene dada por la presencia de estos hábitats no cultivados y de calidad en el paisaje. La conservación de especies de abejas, avispas y parasitoides especializados en áreas agrícolas, requiere el mantenimiento de un mosaico formado por hábitats naturales intercalados entre los campos de cultivo, que reduzca el aislamiento y favorezca la conectividad entre los fragmentos.

Los hábitats seminaturales y naturales son importantes fuentes de recursos para estas comunidades y los objetivos del manejo de los paisajes agrícolas para interrumpir la pérdida de biodiversidad y las funciones ecológicas derivadas de la actividad de las especies, deberían enfocarse en la preservación de estas zonas así como en la neutralización del aislamiento de las parcelas agrícolas. Futuros estudios que cuantifiquen la dispersión entre parches de hábitat natural y campos de cultivo son esenciales para revelar las causas concretas de la sensibilidad de las especies a los cambios en los paisajes agrícolas.

BIBLIOGRAFÍA

- Aizen, M. A. & Feinsinger, P. 1994: Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* **75**, 330-351.
- Andrén, H. 1994: Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat. *Oikos* **71**, 355-366.
- Andrewartha, H. G. & Birch, L. C. 1984: *The Ecological Web: More on the Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Aviron, S., Burel, F., Baudry, J. & Schermann, N. 2005: Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **108**, 205-217.
- Banaszak, J. 1996: Ecological bases of conservation of wild bees. . In: *The Conservation of Bees*. (A. Matheson, S. L. B., C. O'Toole, P. Westrich & I.H. Williams, ed). Academic Press, London. pp. 55-62.
- Bianchi, F. J. J. A., Booij, C. J. H. & Tscharntke, T. 2006: Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society of London B* **273**, 1715-1727.
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P. M., Reemer, M., Ohlemuller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C. D., Settele, J. & Kunin, W. E. 2006: Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* **313**, 351-354.

- Billetter, R., Liira, J., 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, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M. J. M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W. K. R. E., Zobel, M. & Edwards, P. J. 2008: Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology* **45**, 141-150.
- Booth, B. D. & Swanton, C. J. 2002: Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science* **50**, 2-13.
- Boren, J. C., Engle, D. M., Palmer, M. W., Masters, R. E. & Criner, T. 1999: Land use change effects on breeding bird community composition. *Journal of Range Management* **52**, 420-430.
- Boutin, C., Jobin, B. & DesGranges, J. L. 1994: Modifications of field margins and other habitats in agricultural areas of Québec, Canada, and effects on plants and birds. In: *Field margins: integrating agriculture and conservation*. (Boatman, N., ed). British Crop Protection Council, Farnham, UK.
- Brosi, B. J., Daily, G. C., Shih, T. M., Oviedo, F. & Durán, G. 2008: The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *Journal of Applied Ecology* **45**, 773-783.
- Campbell, D. R. 1985: Pollen and gene dispersal—the influences of competition for pollination. *Evolution* **39**, 418-431.
- Cane, J. H. 2001: Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? *Conservation Biology* **5**, 3. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art3/>
- Cane, J. H., Minckley, R., Kervin, L., Roulston, T. & Williams, N. 2006: Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. *Ecological Applications* **16**, 632-644.
- Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, K., Potts, S. G., Roberts, S. P. M., Rodet, G., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, K., Woyciechowski, M. & Vaissière, B. E. 2009: Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops *Agriculture, Ecosystems and Environment* **133**, 40-47.
- Coombes, D. S. & Sotherton, N. W. 1986: The dispersal and distribution of polyphagous predatory Coleoptera in cereals. *Annals of Applied Biology* **108**, 461-474.
- Chow, A. 2000: Influence of host distribution on foraging behaviour in the hyperparasitoid wasp, *Dendrocercus carpenteri*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **97**, 57-66.

- Davies, K. F., C. R. Margules, C. R. & J. F. Lawrence, J. F. 2000: Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* **81**, 1450-1461.
- Debinsky, D. M. & Holt, R. D. 2000: A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* **14**, 342-355.
- Dennis, P. & Fry, G. L. A. 1992: Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agriculture, Ecosystems and Environment* **40**, 95-115.
- Dennis, P., Young, M. R. & Bentley, C. 2001: The effects of varied grazing management on epigeal spiders, harvestmen and pseudoscorpions of *Nardus stricta* grassland in upland Scotland. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **86**, 39-57.
- Dennis, P., Young, M. R. & Gordon, I. J. 1998: Distribution and abundance of small insects and arachnids in relation to structural heterogeneity of grazed, indigenous grasslands. *Ecological Entomology* **23**, 253-266.
- Denys, C. & Tschardtke, T. 2002: Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia* **130**, 315-324.
- Desender, K. 1982: Ecological and faunal studies on Coleoptera in agricultural land: II. Hibernation of Carabidae in agro-ecosystems. *Pedobiologia* **23**, 295-303.
- Donaldson, J., Nanni, I., Zachariades, C., Kemper, J. & Thompson, J. D. 2002: Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology* **16**, 1267-1276.
- Ewers, R. M. & Didham, R. K. 2006: Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* **81**, 117-142.
- Exeler, N., Kratochwil, A. & Hochkirch, A. 2009: Restoration of riverine inland sand dune complexes: implications for the conservation of wild bees. *Journal of Applied Ecology* **46**, 1097-1105.
- Fahrig, L. 2001: How much habitat is enough? *Biological Conservation* **100**, 65-74.
- . 2003: Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **34**, 487-515.
- Fahrig, L. & Jonsen, I. 1998: Effect of Habitat Patch Characteristics on Abundance and Diversity of Insects in an Agricultural Landscape. *Ecosystems* **1**, 197-205
- Foley, J. A., DeFries, I., Briese, R. & Lindenmayer, D. B. 2005: Global consequences of landuse. *Science* **309**, 570-574.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J. & Loreau, M. 2006: Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *Public Library of Science* **4**, 1-7.

- Forman, R. T. T. & Baudry, J. 1984: Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. *Journal of Environmental Management* **8**, 495-510.
- Fried, G., Bombarde, M., Delos, M., Gasquez, J. & Reboud, X. 2006: Changes in arable field flora though the last 30 years in France. *Phytoma* **586**, 47-51.
- Gardner, S. M., Cabido, M. R., Valladares, G. R. & Diaz, S. 1995: The influence of habitat structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *Journal of Vegetable Science* **6**, 349-356.
- Gathmann, A. & Tschardtke, T. 2002: Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* **71**, 757-764.
- Gotelli, N. J. & Colwell, R. K. 2001: Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**, 379-391.
- Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. 2004: *A primer of ecological statistics*, Sunderland, Massachusetts.
- Greenleaf, S. S. & Kremen, C. 2006: Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biological Conservation* **133**, 81-87.
- Gustafson, E. J. 1998: Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems* **1**, 143-156.
- Haddad, N. M., Bowne, D. R., Cunningham, A., Danielson, B. J., Levey, D. J., Sargent, S. & Spira, T. 2003: Corridor use by diverse taxa. *Ecology* **84**, 609-615.
- Hailemichael, Y. & Smith Jr, J. W. 1994: Development and longevity of *Xanthopimpla stemmator* (Hymenoptera: Ichneumonidae) at constant temperatures. *Annals of the Entomological Society of America* **87**, 874-878.
- Hansen, R. A. 2000: Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology* **81**, 1120-1132.
- Hanski, I. 1998: Metapopulation dynamics. *Nature* **396**, 41-49.
- . 1999: *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, New York, USA.
- Hanski, I., Alho, J. & Moilanen, A. 2000: Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology* **81**, 239-251.
- Holt, R. D., Lawton, J. H., Polis, G. A. & Martinez, N. D. 1999: Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* **80**, 1495-1504.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D. & 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**, 41-49.

- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. 2008: Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos* **117**, 354-361.
- Humphrey, J. W., Hawes, C., Pearce, A. J., Ferris-Khan, R. & Jukes, M. R. 1999: Relationships between insect diversity and habitat complexity in plantation forests. *Forest Ecology and Management* **113**, 11-21.
- Jobin, B., Boutin, C. & DesGranges, J. L. 1996: Habitats fauniques du milieu rural québécois: une analyse floristique. *Canadian Journal of Botany* **74**, 323-336.
- Jongman, R. H. G. 2002: Homogenisation and fragmentation of the European landscape: ecological consequences and solutions. *Landscape and Urban Planning* **58**, 211-221.
- Jonsen, I. D. & Fahrig, L. 1997: Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology* **12**, 185-197.
- Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. 2002: Predator-prey ratios on cocoa along a land-use gradient in Indonesia. *Biodiversity and Conservation* **11**, 683-693.
- . 2003: Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* **270**, 955-961.
- Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C. & Tschardtke, T. 2007: Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B* **274**, 303-313.
- Kohler, F., Verhulst, J., van Klink, R. & Kleijn, D. 2008: At what spatial scale do high-quality habitats enhance the diversity of forbs and pollinators in intensively farmed landscapes? *Journal of Applied Ecology* **45**, 753-762.
- Krauss, J., Alfert, T. & Steffan-Dewenter, I. 2009: Habitat area but not habitat age determines wild bee richness in limestone quarries. *Journal of Applied Ecology* **46**, 194-202.
- Kremen, C. 2005: Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters* **8**, 468-479.
- Kremen, C. & Chaplin, R. 2007: Insects as providers of ecosystem services: crop pollination and pest control. In: *Insect Conservation Biology: proceedings of the Royal Entomological Society's 23rd Symposium*. (Stewart, A. J. A., New, T.R. and Lewis, O.T. ed). CABI Publishing, Wallingford. pp. 349-382.
- Kremen, C., Williams, N., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A. M., Regetz, J. & 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**, 299-314.
- Kremen, C., Williams, N. M., Bugg, R. L., Fay, J. P. & Thorp, R. W. 2004: The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters* **7**, 1109-1119.
- Kremen, C., Williams, N. M. & Thorp, R. W. 2002: Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* **99**, 16812–16816.
- Kreyer, D., Oed, A., Walther-Hellwig, K. & Frankl, R. 2004: Are forests potential landscape barriers for foraging bumblebees? Landscape scale experiments with *Bombus terrestris agg.* and *Bombus pascuorum* (Hymenoptera, Apidae). *Biol. Conserv.* **116**, 111-118.
- Kruess, A. 2003: Effects of landscape structure and habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community. *Ecography* **26**, 283-290.
- Kruess, A. & Tscharntke, T. 1994: Habitat Fragmentation, Species Loss, and Biological Control. *Science* **264**, 1581-1584.
- Langer, V. 2001: The potential of leys and short rotation coppice hedges as reservoirs for parasitoids of cereal aphids in organic agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **87**, 81-92.
- LaSalle, J. & Gauld, I. D. 1993: Hymenoptera: their diversity, and their impact on the diversity of other organisms. In: *Hymenoptera and Biodiversity*. (Gauld, J. L. a. I. D., ed). CAB International, Wallingford, U.K. pp. 1-26.
- Lassau, S. A. & Hochuli, D. F. 2005: Wasp community responses to habitat complexity in Sydney sandstone forests. *Austral Ecology* **30**, 179-187.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967: *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Martín Tomé, M. A. 2006: *Ecología de nidificación de aculeados xilícolas, con especial referencia a Trypoxylon attenuatum* (Hymenoptera: Aculeata). Tesis Doctoral. Departamento de Biología Animal. Universidad de Salamanca, Salamanca.
- McIntyre, N. E., Rango, J., Fagan, W. F. & Faeth, S. H. 2001: Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment. *Landscape Urban Planning* **52**, 257-274.
- Morris, A. J., Whittingham, M. J., Bradbury, R. B., Wilson, J. D., Kyrkos, A., Buckingham, D. L. & Evans, A. D. 2001: Foraging habitat selection by yellowhammers (*Emberiza citrinella*) nesting in agriculturally contrasting regions in lowland England. *Biological Conservation* **101**, 197-210.

- Norderhaug, A., Ihse, M. & Pedersen, O. 2000: Biotope patterns and abundance of meadow plant species in a Norwegian rural landscape. *Landscape Ecology* **15**, 201-218.
- Norton, M. R., Hannon, S. J. & Schmiegelow, F. K. A. 2000: Fragments are not islands: patch vs landscape perspectives on songbird presence and abundance in a harvested boreal forest. *Ecography* **23**, 209-223.
- Öckinger, E. & Smith, G. H. 2007: Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* **44**, 50-59.
- Osborne, J. L., Clark, S. J., Morris, R. J., Williams, I. H., Riley, J. R., Smith, A. D., Reynolds, D. R. & Edwards, A. S. 1999: A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. *Journal of Applied Ecology* **36**, 519-533.
- Packer, L., Zayed, A., Grixti, J. C., Ruz, L., Owen, R. E., Vivallo, F. & Toro, H. 2005: Conservation genetics of potentially endangered mutualisms: Reduced levels of genetic variation in specialist versus generalist bees. *Conservation Biology* **19**, 195-202.
- Penagos, D. I. & Williams, T. 1995: Important factors in the biology of heteronomous hyperparasitoids (Hym.: Aphelinidae): agents for the biological control of whiteflies and scale insects. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Series)* **66**, 31-57.
- Petersen, M. K. 1999: The timing of dispersal of the predatory beetles *Bembidion lampros* and *Tachyporus hypnorum* from hibernating sites into arable fields. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **90**, 221-224.
- Pfiffner, L. & Luka, H. 2000: Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **78**, 215-222.
- Potts, S. G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer, P. G. 2003: Linking bees and flowers; how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* **84**, 2628-2642.
- Primack, R. B. 2002: *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland.
- Rahim, A., Hashmi, A. A. & Khan, N. A. 1991: Effects of temperature and relative humidity on longevity and development of *Ooencyrtus papilionis* Ashmead (Hymenoptera: Eulophidae) a parasite of the sugarcane pest *Pyrilla perpusilla* Walker (Homoptera: Cicadellidae). *Environmental Entomology* **20**, 774-775.
- Ricketts, T. H. 2001: The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* **158**, 87-99.
- Ricketts, T. H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., Bogoanski, A., Gemmil-Herren, B., Greenleaf, S. S., Klein, A. M., Mayfield, M. M.,

- Morandin, L. A., Ochieng, A. & Viana, B. F. 2008: Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters* **11**, 499-515.
- Roland, J. & Taylor, P. D. 1997: Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature* **386**, 710-713.
- Roschewitz, I., Thies, C. & Tschardtke, T. 2005: Are landscape complexity and farm specialisation related to land-use intensity of annual crop fields? *Agriculture, Ecosystems and Environment* **105**, 87-99.
- Rosenzweig, M. L. 1995: *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Russell, E. P. 1989: Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environmental Entomology* **18**, 590-599.
- Salas, W. A., Boles, S. H., Froking, S., Xiao, W. & Li, C. 2003: The perimeter/area ratio as an index of misregistration bias in land cover change estimates. *International Journal of Remote Sensing* **24**, 1165-1170.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. & Margules, C. R. 1991: Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**, 18-32.
- Schweiger, O., Maelfait, J.-P., van Wingerden, W., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S., Bailey, D., Bukacek, R., Diekötter, T., Dirksen, J., Frenzel, M., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M. & Bugter, R. 2005: Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organisational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology* **42**, 1129-1139.
- Sisk, T. D., Noon, B. R. & Hampton, H. M. 2002: Estimating the effective area of habitat patches in heterogeneous landscapes. In: *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*. (Scott, M., Heglund, P., Morrison, M.L., Haufler, J.B., Raphael, M.G., Wall, W.A. & Samson, F.B. ed). Island Press, Washington. pp. 713-725.
- Sjödin, N. E., Bengtsson, J. & Ekbom, B. 2008: The influence of grazing intensity and landscape composition on the diversity and abundance of flower-visiting insects. *Journal of Applied Ecology* **45**, 763-772.
- Steffan-Dewenter, I. 2002: Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology* **27**, 631-637.
- Steffan-Dewenter, I., Kessler, M., Barkmann, J., Bos, M. M., Buchori, D., Erasmi, S., Faust, H., Gerold, G., Glenk, K., Gradstein, S. R., Guhardja, E., Harteveld, M., Hertel, D., Hohn, P., Kappas, M., Kohler, S., Leuschner, C., Maertens, M., Marggraf, R., Migge-Kleian, S., Mogeia, J., Pitopang, R., Schaefer, M., Schwarze, S., Sporn, S. G., Steingrebe, A., Tjitrosoedirdjo, S. S., Tjitrosoemito, S., Twele, A., Weber, R., Woltmann, L., Zeller, M. & Tschardtke, T. 2007: Tradeoffs between income,

- biodiversity, and ecosystem functioning during tropical rainforest conversion and agroforestry intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* **104**, 4973-4978.
- Steffan-Dewenter, I., Klein, A. M., Alfert, T., Gaebele, V. & Tscharntke, T. 2006: Bee diversity and plant-pollinator interactions in fragmented landscapes. In: *Specialization and generalization in plant-pollinator interactions* (Ollerton, e. N. M. W. J., ed). Chicago Press, Chicago, IL. pp. 387-408.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tscharntke, T. 2002: Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* **83**, 1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. 1999: Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* **121**, 432-440.
- Stein, T. V., Anderson, D. H. & Kelly, T. 1999: Using stakeholders' values to apply ecosystem management in an upper midwest landscape. *Environmental Management* **24**, 399-413.
- Stoate, C., Boatman, N. D., Borralho, R. J., Carvalho, C. R., de Snoo, G. R. & Eden, P. 2001: Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* **63**, 337-365.
- Thies, C. & Tscharntke, T. 1999: Landscape Structure and Biological Control in Agroecosystems. *Science* **285**, 893-895.
- Thomas, C. D. 2000: Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society B* **267**, 139-145.
- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R. & Polasky, S. 2002: Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* **418**, 671-677.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. 2001: Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* **292**, 281-284.
- Tscharntke, T. & Brandl, R. 2004: Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology* **49**, 405-430.
- Tscharntke, T., Gathmman, A. & Steffan-Dewenter, I. 1998: Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology* **35**, 708-719.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. 2005: Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* **8**, 857-874.

- Tscharntke, T. & Kruess, A. 1999: Habitat fragmentation and biological control. . In: Theoretical approaches to biological control. . (B. A. Hawkins and H. V. Cornell, e., ed). Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 190-205.
- Tylianakis, J., Klein, A. M. & Tscharntke, T. 2005: Spatiotemporal variation in the diversity of Hymenoptera across a tropical habitat gradient. *Ecology* **86**, 3296–3302.
- Tylianakis, J. M., Tscharntke, T. & Klein, A. M. 2006: Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid-host interactions across a tropical habitat gradient. *Ecology* **87**, 3047-3057.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J. & Melillo, J. M. 1997: Human domination of earth's ecosystems. *Science* **277**, 494-499.
- Wahlberg, N., Moilanen, A. & Hanski, I. 1996: Predicting the occurrence of endangered species in fragmented landscapes. *Science* **273**, 1536-1538.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M. & Ollerton, J. 1996: Generalization in pollination systems and why it matters. *Ecology* **77**, 1043-1060.
- Weibull, A.-C., Östman, Ö. & Granqvist, A. 2003: Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation* **12**, 1335-1355.
- Westrich, P. 1996: Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. In: *The Conservation of Bees*. (A. Mathenson, S. L. B., C. O'Toole, P. Westrich & I.H. Williams, ed). Linnean Society of London and the International Bee Research Association, London, U.K. pp. 1-16.
- Wilcove, D. S., McLellan, C. H. & Dobson, A. P. 1986: Habitat fragmentation in the temperate zone. In: *Conservation Biology*. (Soule, M. E., ed). Sinauer, Sunderland, MA, USA. pp. 237-256.
- Williams, N. & Kremen, C. 2007: Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecological Applications* **17**, 910-921.
- Williams, N. M. & Tepedino, V. J. 2003: Consistent mixing of near and distant resources in foraging bouts by the solitary mason bee *Osmia lignaria*. *Behavioral Ecology* **14**, 141-149.
- Wise, D. H. 1993: *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wissinger, S. A. 1997: Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: a template for biological control in annual crop systems. *Biological Control* **10**, 4-15.

- York, A. 1999: Long-term effects of frequent low intensity burning on the abundance of litter-dwelling invertebrates in coastal blackbutt forests of southeastern Australia. *Journal of Insect Conservation* **3**, 191-199.
- Zhang, L. L., Xu, Z. H. & Xie, J. 2002: A review on applying chalcid wasps for biocontrol of *Dryocosmus kuriphilus*. *Forest Research* **15**, 356-630.
- Zschokke, S., Dolt, C., Rusterholz, H. P., Oggier, P., Braschler, B., Thommen, G. H., Lüdin, E., Erhardt, A. & Baur, B. 2000: Short-term responses of plants and invertebrates to experimental small-scale grassland fragmentation. *Oecologia* **125**, 559-572.

Capítulo 6

Análisis del papel de setos y bandas herbáceas, en matrices agrícolas de viñedo, para la persistencia de comunidades de insectos polinizadores y depredadores

RESUMEN

La fragmentación de los hábitats es una de las principales causas del declive de especies, por sus efectos sobre las interacciones interespecíficas, los movimientos de los individuos y la composición genética de las poblaciones locales. La conectividad de los fragmentos de hábitats naturales afecta a la habilidad de algunas especies para persistir en los paisajes fragmentados. Los hábitats lineales remanentes, rodeados por cultivos agrícolas, mantienen un grado de conectividad a través de los hábitats circundantes modificados, y la diferente naturaleza de estas estructuras puede ejercer un fuerte efecto sobre las comunidades, modificando la disponibilidad de recursos. Los corredores han sido reconocidos como potenciales vías para reducir los efectos de la fragmentación de hábitats, que parecen particularmente severos cuando la matriz entre los fragmentos está formada por tierra cultivada.

Empleando nidos-trampa establecidos en paisajes agrícolas dominados por viñedo, analizamos el efecto de diferentes estructuras naturales (borde de hábitat natural, seto y banda) sobre la riqueza y abundancia de comunidades de abejas y avispas, y el impacto de sus enemigos naturales. Asimismo, valoramos sobre estas variables el papel de setos y bandas con diferentes

grados de aislamiento (conectado, parcialmente aislado y aislado) en la conectividad de la matriz agrícola de viñedo.

Los resultados del efecto del tipo de estructura únicamente fueron significativos para la riqueza y abundancia de la comunidad de abejas de nidos-trampa, más altas en el borde de hábitats naturales y menores en las bandas herbáceas. La presencia de una mayor disponibilidad de recursos, tanto de alimento como de nidificación, en las estructuras con una composición vegetal más compleja, favorece la ocupación de esta comunidad. Sin embargo, la riqueza y abundancia de celdas de cría de avispas no se ven determinadas por el tipo de estructura en el cual el nido esté emplazado. Ello podría deberse a la propia naturaleza de la matriz de viñedo, que en general muestra una baja riqueza de especies y que podría estar asociada a una mayor mortalidad natural.

Los resultados obtenidos no mostraron un efecto corredor claro de las estructuras en diferentes grados de aislamiento sobre la ocupación de nidos-trampa por las comunidades de abejas y avispas. Únicamente la riqueza de avispas mostró diferencias significativas entre los setos conectados y los setos parcialmente aislados, resultados que apoyan lo observado por otros autores. Sin embargo, el grado de conectividad/aislamiento de setos y bandas presentes entre los campos cultivados no determina los parámetros de la comunidad de abejas, que pueden tener estrategias de dispersión diferentes a las avispas, adentrándose en la matriz cultivada para efectuar sus movimientos hacia los hábitats de forrajeo. Las interacciones entre parasitoides y hospedadores no mostraron relación con los tipos de estructuras y grados de

aislamiento, presumiblemente por la naturaleza generalista de los enemigos naturales registrados.

Evitar la degradación de los elementos lineales existentes, mantener su diversidad y favorecer la creación de nuevas estructuras en paisajes altamente fragmentados puede ser beneficioso para favorecer la persistencia de especies de abejas y avispas, así como de sus funciones, en agroecosistemas intensificados.

PALABRAS CLAVE

Nidos-trampa, comunidades de abejas, comunidades de avispas, parasitoidismo, conectividad, hábitats lineales, setos, bandas, matriz agrícola, viñedo

INTRODUCCIÓN

La pérdida de hábitats naturales y su aislamiento, que definen la fragmentación del hábitat (Wilcox & Murphy 1985), se ha visto fuertemente incrementada durante el último siglo (Saunders *et al.* 1991). Esta fragmentación conlleva la transformación de hábitats extensivos en otros de menor tamaño rodeados por nuevos tipos de hábitats (e.g., Valladares *et al.* 2006) y es considerada una de las principales causas de la extinción de especies Groom *et al.* 2006 (Collinge 1996; Fahrig 2003; Groom *et al.* 2006; Harrison & Bruna 1999) así como de otros efectos relacionados como la interrupción de las interacciones interespecíficas, la composición genética de las poblaciones a nivel local, o el movimiento de los individuos (Debinsky & Holt 2000).

La transformación de los paisajes nativos por las actividades humanas provoca importantes cambios generales en su estructuración espacial. Concretamente, la pérdida de hábitats no cultivados debida a la intensificación en paisajes agrícolas (Benton *et al.* 2003; Tilman *et al.* 2001) ha dado como resultado un declive de la diversidad de especies (Gabriel *et al.* 2006; Holzschuh *et al.* 2007; Kohler *et al.* 2008; Kremen *et al.* 2002a). La probabilidad de supervivencia de una especie en estos paisajes fragmentados, dependerá de su habilidad para recolonizar los parches de hábitat remanentes (Thomas & Hanski 1997). Para los organismos que usan múltiples hábitats, el movimiento no sólo permite la colonización de nuevos hábitats y los intercambios entre poblaciones, sino que es necesario para el forrajeo diario en parches separados del hábitat de nidificación (Holzschuh *et al.* 2009). Este requerimiento del uso de recursos separados espacialmente está relacionado con el concepto de complementación paisajística, que ocurre cuando la

estructura del paisaje permite el acceso a múltiples recursos necesarios (Dunning *et al.* 1992). Por tanto, la conectividad de los hábitats, afecta a la capacidad de algunas especies para persistir en los paisajes fragmentados (Steffan-Dewenter 2003; Tschardtke *et al.* 2002b) y su incremento a través del mantenimiento de redes ecológicas es considerado beneficioso para la biodiversidad (Jongman *et al.* 2004; Hepcan *et al.* 2009).

Los elementos paisajísticos lineales o corredores, enlazan estructuralmente los remanentes de hábitats aislados, incrementando la conectividad del paisaje y facilitando el movimiento de los organismos entre los fragmentos de hábitat. Ello contribuye a reducir el riesgo de no reproducción y extinción (Berggren *et al.* 2002; Saunders *et al.* 1991) y la importancia de la presencia de estos corredores ha sido demostrada en diversos estudios (Berggren *et al.* 2002; Haddad & Baum 1999; Holzschuh *et al.* 2009). La definición de corredor como “hábitat lineal embebido en una matriz desigual, que conecta dos o más bloques grandes de hábitat” (Beier & Noss 1998) excluye a los hábitats lineales riparios de paisajes agrícolas, que no conectan grandes parches de hábitat entre sí, pero contienen poblaciones reproductoras de muchas especies persistentes en estos medios (Spackman & Hughes 1995) y mantienen un grado de conectividad terrestre entre los hábitats naturales y los hábitats circundantes modificados (Chacoff & Aizen 2006). Los hábitats lineales o corredores reducen los efectos de la fragmentación de los hábitats (Beier & Noss 1998; Donald & Evans 2006; Rosenberg *et al.* 1997; Simberloff *et al.* 1992), que son más severos cuando entre los fragmentos aparece una matriz formada por tierras agrícolas (Joly *et al.* 2001). Estas estructuras pueden servir como zonas de dispersión de animales entre y a través de los campos

cultivados (Forman & Baudry 1984) y pueden ayudar a conservar la diversidad de insectos y sus funciones en el ecosistema, en paisajes agrícolas intensificados (Holzschuh *et al.* 2009). Los hábitats banda entre cultivos, especialmente los setos, proporcionan hábitats de hibernación para una gran variedad de invertebrados en las tierras cultivadas (Andersen 1997; Olson & Wäckers 2007) y los usuarios de múltiples hábitats se benefician de los movimientos a lo largo de los hábitat lineales, favoreciendo una rápida utilización de los recursos (nidificantes y alimento) existentes (Holzschuh *et al.* 2009).

Sin embargo, la diversidad e integridad de los setos y otros hábitats banda se encuentran amenazadas por la alteración a través de diversas prácticas de manejo agrícola en los cultivos adyacentes (Fagan *et al.* 1999; Lande 1998; Tschardtke *et al.* 2002a) lo cual puede poner en peligro su papel como conectores y reservorio de poblaciones en los paisajes agrícolas. Aunque el efecto que las características espaciales de los hábitats lineales (e.g. conectividad, forma, ordenación espacial, contexto) tienen sobre las poblaciones de plantas y animales ha sido analizado por diversos autores (Collinge & Palmer 2002; Holzschuh *et al.* 2010; Tischendorf & Fahrig 2000), este análisis es todavía incompleto. Por tanto, comprender el papel de la calidad de los hábitats lineales de diferente naturaleza, los recursos que contienen, su distribución y la conectividad entre ellos, es importante para el mantenimiento de la abundancia y la riqueza de especies de invertebrados asociados a paisajes agrícolas intensificados.

Empleamos nidos-trampa, establecidos en paisajes agrícolas intensificados dominados por matrices de viñedo, para analizar la influencia de

distintos tipos de estructuras (borde de hábitat natural, seto y banda) y de diferentes grados de conectividad de las mismas (conectado, parcialmente aislado y aislado) sobre la ocupación de estos lugares de nidificación. Como primera hipótesis, planteamos que la riqueza y abundancia de especies de abejas y avispas en los nidos-trampa se incrementarían con un aumento de la disponibilidad de recursos para la nidificación, siendo por tanto más altas en los bordes de hábitats naturales que en los setos y, a su vez, mayores en estos últimos que en bandas herbáceas. Asimismo, planteamos la hipótesis de que la riqueza y abundancia de abejas y avispas en nidos-trampa deberían ser más altas en estructuras conectadas al hábitat natural que en las parcialmente conectadas (a 300 m) o completamente aisladas. Por último, analizamos el parasitoidismo por enemigos naturales de estas comunidades y su relación con el grado de aislamiento de setos y bandas, cuyos efectos sólo han sido contrastados recientemente por Holzschuh *et al.* 2009. La conexión de estas estructuras con el hábitat natural debería incrementar la colonización de los nidos-trampa por parte de comunidades de niveles tróficos superiores, como los enemigos naturales.

MÉTODOS

Área de estudio y diseño de muestreo

El estudio se llevó a cabo en 2009 en los alrededores de la localidad de Cenicero (42° 28' N, 2° 38' W) en la provincia de La Rioja (Norte de España). La región está caracterizada por la presencia mayoritaria de áreas agrícolas manejadas intensivamente, con un dominio principal del cultivo de viñedo. Entre las parcelas agrícolas cultivadas permanecen fragmentos de hábitats

naturales y seminaturales. Se seleccionaron 6 localidades de estudio separadas al menos 1 km entre sí, con un tamaño de entre 0,8 y 2 km² y distribuidas en un área total de 6 por 6 km. En cada localidad de estudio se establecieron 6 nidos-trampa, separados por al menos 500 m, y cada trampa se consideró como una réplica independiente.

Con el fin de analizar el efecto de distintos tipos de estructuras presentes en la matriz agrícola sobre las comunidades de polinizadores y depredadores, los nidos-trampa se emplazaron en: (1) el borde del hábitat natural; (2) setos; y (3) bandas. Los hábitats naturales presentes en la zona de estudio son bosques de *Quercus ilex* L. o estados sucesionales de los mismos, con un tamaño medio de 24±22,55 ha; las trampas se colocaron en los bordes, entre el hábitat natural y parcelas de viñedo (n=6). Los setos, con vegetación similar al hábitat natural, eran de al menos 150 m de largo (251,33±66,4 m), con una anchura media de 26,8±12,5 m y no se encontraban formando parte de una red dentro del paisaje; los nidos-trampa se establecieron en el centro longitudinal del mismo, en la zona existente entre el seto y la parcela de viñedo (n=12). Por su parte, las bandas consistían en zanjas estrechas con vegetación de porte herbáceo; su anchura media fue de 5,05±1,58 m y tampoco se encontraban formando parte de una red de bandas dentro del paisaje, emplazándose las trampas en el centro de las mismas (n= 18) (Tabla 1, Fig.1).

Para analizar el efecto de la presencia de corredores entre el hábitat natural y los nidos-trampa sobre la ocupación, comparamos 2 tipos de setos (conectado y parcialmente aislado) y 3 tipos de bandas (conectada, parcialmente aislada y aislada) en cada localidad de estudio. El seto conectado

(n=6) finaliza en el hábitat natural y el seto parcialmente conectado (n=6) se dispone paralelo a este hábitat, a una distancia de 300 m.

Tabla I.- Tipos de estructuras analizadas con diferentes combinaciones para la distancia al hábitat natural y grado de aislamiento/conectividad. Entre paréntesis, número de réplicas para cada combinación.

tipo de estructura		distancia	conectividad/aislamiento
Hábitat natural	(n=6)	0 m	–
Seto	(n=6)	300 m	conectado
Seto	(n=6)	300 m	parcialmente aislado
Banda	(n=6)	300 m	conectado
Banda	(n=6)	300 m	parcialmente aislado
Banda	(n=6)	>600 m	aislado

De igual forma, la banda conectada (n=6) finaliza en el hábitat natural, la banda parcialmente aislada (n=6) se dispone paralela al mismo, a una distancia de 300 m, y la banda aislada (n=6) se localiza a más de 600 m desde el hábitat natural (Tabla 1, Fig.1). En estos paisajes no se encuentran setos aislados (a más de 600 metros del hábitat natural), razón por la que no se seleccionó este tipo en el presente estudio. La anchura de los setos no varió entre los grados de aislamiento (ANOVA, $F_{1,10}=0,217$; $P=0,651$; test *a posteriori* de Tukey, seto parcialmente aislado (media=28,58 m) vs. seto conectado (media=25,08 m), $P=0,651$). En el caso de las bandas, su anchura fue significativamente diferente para las aisladas frente a las conectadas (ANOVA, $F_{2,15}=4,909$; $P=0,023$; test *a posteriori* de Tukey, banda conectada (media=6,375 m) vs. banda aislada (media=4,083 m), $P=0,022$; banda conectada (media=6,375 m) vs. banda parcialmente aislada (media=4,708 m), $P=0,103$; banda parcialmente aislada (media=4,708 m) vs. banda aislada (media=4,083 m), $P=0,625$). Las distancias

se seleccionaron de acuerdo con lo observado por otros autores con relación a las distancias máximas de forrajeo para abejas (Gathmann & Tscharntke 2002) y atendiendo a lo observado para la riqueza de abejas y avispas de nidos-trampa, mayor entre 0 y 300 m de distancia a hábitats naturales (Klein et al. 2006).

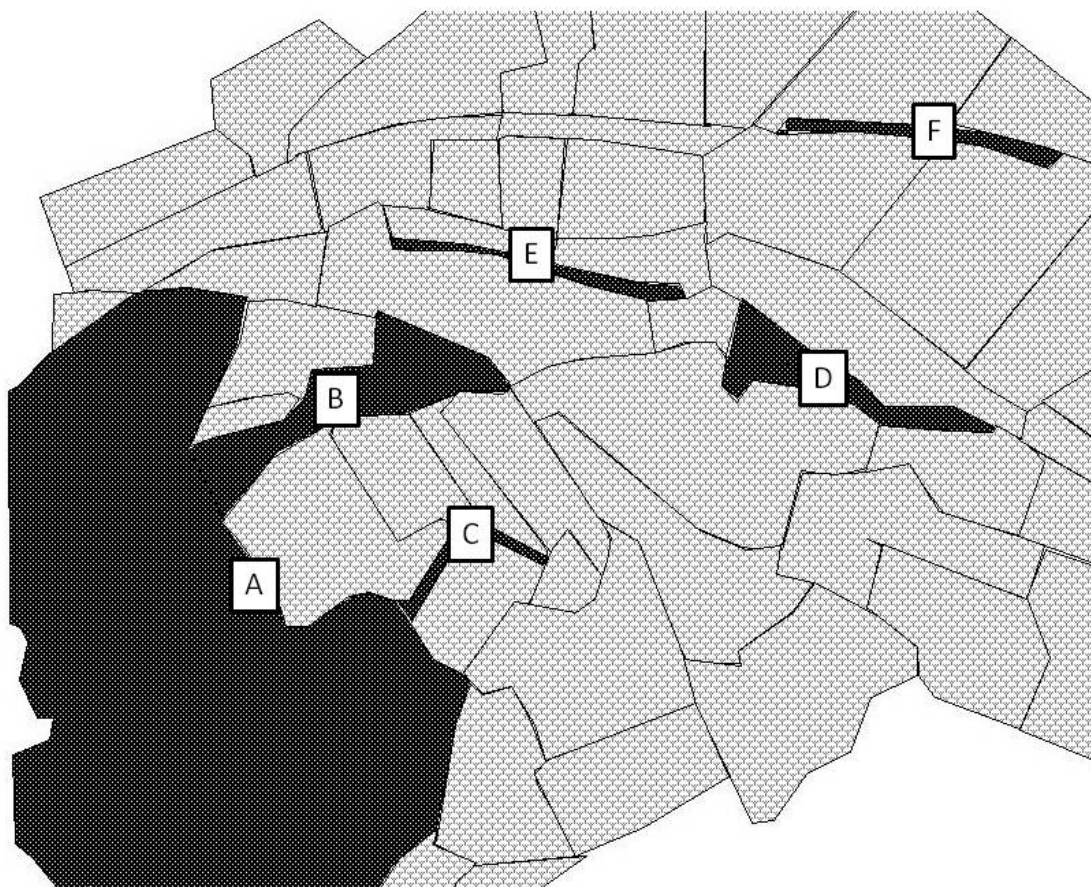


Figura 1.- Esquema ilustrativo de la disposición espacial de los 6 tipos de estructuras analizadas, en uno de los paisajes analizados. (A) borde del hábitat natural; (B) seto conectado; (C) banda conectada; (D) seto parcialmente aislado; (E) banda parcialmente aislada; (F) banda aislada.

Método de muestreo

Empleamos nidos-trampa estandarizados como método de muestreo. Cada nido-trampa constaba de un poste metálico de 1,5 m de longitud con dos tubos de PVC de 63 mm de diámetro, colocados uno a cada lado, y un tejado de madera en la parte superior. Cada tubo contenía 50 estaquillas de *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud y *Arundo donax* L. de 17 cm de longitud y 2-10 mm de diámetro, incluyéndose en todos los tubos el mismo número de unidades por diámetro. La parte posterior de cada tubo se cubrió con un tapón plástico, ofreciendo solamente 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 (Fig.5, capítulo introductorio). La eficacia de nidos-trampa con estas características ya ha sido comprobada por otros grupos de investigación; su uso proporciona un recurso de nidificación estandarizado y permite realizar análisis de parasitoidismo por enemigos naturales (Steffan-Dewenter 2002; Tschamtkke *et al.* 1998; Tylianakis *et al.* 2005).

Los nidos-trampa permanecieron en el campo desde mediados de abril hasta mediados de septiembre de 2009. Tras su recogida, los tubos se llevaron al laboratorio, donde se extrajeron los grupos de estaquillas y se introdujeron en una cámara frigorífica a 4-6° C hasta su posterior procesado. Se abrió cada estaquilla, extrayéndose las celdas de cría de abejas y avispas, que se depositaron en viales. Durante la apertura, se registró 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 en el momento de la apertura frente al número

total de celdas de cría) y el número de celdas atacadas por enemigos naturales.

Los viales se etiquetaron mediante un código 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 especies hospedadoras como parasitoides, se identificaron hasta nivel especie. Tras la emersión e identificación de los adultos, se registró y calculó la riqueza específica, diversidad (Índice de Simpson, $1-\lambda' = 1 - \sum(N_i^*(N_i-1))/(N*N-1)$), el porcentaje de mortalidad natural (medido 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 el porcentaje de parasitoidismo (medido 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 y esta última a su vez separada en avispas Spheciformes y avispas eumeninos. Asimismo, para la comunidad de enemigos naturales se calculó la riqueza de especies y la diversidad. Los datos de las estaquillas procedentes de los dos tubos presentes en cada trampa se analizaron conjuntamente, ya que su posición (izquierda-derecha) no es considerada ecológicamente relevante.

Análisis estadístico

Empleamos ANOVAs de Medidas Repetidas (modelos de efectos mixtos (LME)) para determinar los efectos de los diferentes tipos de hábitats y su papel en la conectividad de la matriz agrícola de viñedo sobre las comunidades

de abejas y avispas de nidos-trampa y sus enemigos naturales. Para todos los análisis, agrupamos las trampas pertenecientes a un mismo lugar de estudio, añadiendo la localidad como factor sujeto (Pinheiro & Bates 2000).

En primer lugar, analizamos el efecto de los hábitats (borde del hábitat natural, seto y banda) sobre la riqueza de especies y el número de celdas de cría de la comunidad de abejas y la comunidad de avispas, esta última separada a su vez en comunidad de avispas Spheciformes y comunidad de avispas eumeninos, añadiendo el “tipo de hábitat” como factor fijo. El número de réplicas fue de 6 para borde de hábitat natural, 12 para seto y 18 para banda.

En un segundo análisis, valoramos el efecto de la conectividad de tipos de setos y bandas por separado, sobre la riqueza y abundancia de celdas de cría de comunidades de abejas y avispas, estas últimas separadas a su vez en avispas Spheciformes y avispas eumeninos. Para ello, añadimos tanto el tipo de seto (comparando conectado o parcialmente aislado) como el tipo de banda (comparando conectado, parcialmente aislado o aislado) como factor fijo en cada análisis por separado. El número de réplicas fue de 6 para cada tipo de seto y de banda.

Por último, analizamos el efecto tanto del tipo de hábitat como del tipo de seto y de banda sobre el porcentaje de parasitoidismo que afectó a las comunidades de abejas y avispas (Spheciformes y eumeninos por separado).

La riqueza de especies de avispas se transformó mediante $\log_{10}(x+1)$, empleándose para la transformación del número de celdas de cría de avispas y de avispas Spheciformes la raíz cuarta ($Y^* = \sqrt[4]{Y}$). Para el porcentaje de parasitoidismo de la comunidad de avispas se aplicó una transformación

arcoseno de la raíz cuarta de la variable ($Y^* = \arccos \sqrt[4]{Y}$). El resto de variables mostraron una distribución normal. El análisis estadístico de los datos se llevó a cabo con XIStat 2009 (Addinsoft).

RESULTADOS

Estructura de la comunidad

De las 3.600 estaquillas establecidas en el estudio, se ocuparon un total de 669, que contenían 3.024 celdas de cría correspondientes a 32 especies hospedadoras, distribuidas de la siguiente manera: 19 especies de abejas solitarias (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) pertenecientes a las tribus Osmiini (12 especies), Megachilini (1 especie) y Anthidiini (1 especie), y 5 especies (Fam. Colletidae) a la subfamilia Hylaeinae; 6 especies de avispas Spheciformes (Hymenoptera: Crabronidae) y 7 especies de avispas eumeninos (Hymenoptera: Eumeninae).

Del total de celdas de cría, 2.037 correspondieron a abejas y 987 a avispas (584 celdas de Spheciformes y 403 de eumeninos). La mortalidad natural afectó a 608 celdas de cría de abejas y 415 de avispas.

Se encontraron 18 especies de enemigos naturales en 360 celdas de cría, de las cuales 301 correspondían a abejas, 36 a avispas Spheciformes y 23 a avispas eumeninos, alimentándose de fases preimaginales de abejas o avispas (parasitoides), o de sus recursos alimenticios (cleptoparasitoides). Las especies pertenecían a las familias Sapygidae, Torymidae, Eulophidae, Encyrtidae, Gasteruptiidae, Ichneumonidae y Chrysididae (Hymenoptera); Sarcophagidae y Tachinidae (Diptera) y a la tribu Anthidiini, en el caso de tres especies de abejas parasitoides (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). Entre

los enemigos naturales se encontraron dos depredadores de las familias Dermestidae y Meloidae (Coleoptera), que se incluyen en el análisis de parasitoidismo (Anexo VI).

Efecto del tipo de estructura natural

El tipo de estructura es un factor determinante para la riqueza de especies de abejas. La riqueza de las bandas es significativamente inferior a la que existe en los bordes del hábitat natural y en los setos (Tabla II). Aunque los valores de riqueza son algo mayores en los setos que en los bordes del hábitat (Fig. 2.1), las diferencias entre ambas estructuras no son significativas.

Respecto al número de celdas de cría establecidas por la comunidad de abejas, los valores obtenidos en las bandas son significativamente menores que los hallados en los bordes de hábitat natural, mientras que los que presentan los setos son intermedios entre ambos tipos de estructuras (aunque no significativamente distintos) (Fig.2 b).

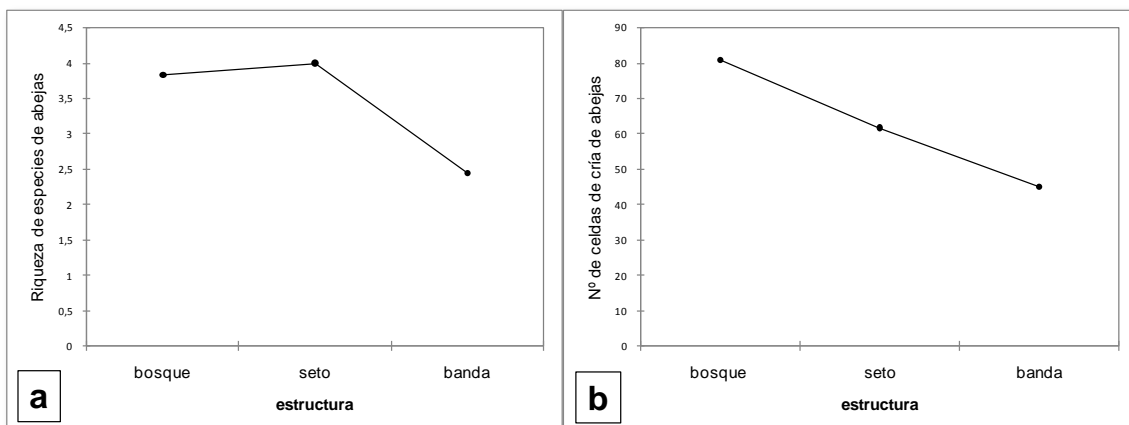


Figura 2.- Gráficos de los valores medios de (a) la riqueza de especies de abejas y (b) el número de celdas de cría de abejas, para las tres estructuras naturales analizadas.

Por otra parte, para la comunidad de avispas en general o para los grupos de avispas Spheciformes y eumeninos por separado, ni la riqueza de especies ni el número de celdas de cría mostraron relación con el tipo de estructuras analizadas.

Tabla II.- ANOVA de medidas repetidas para el efecto del tipo de estructura (borde del hábitat natural, seto, banda) sobre la riqueza y abundancia de abejas y avispas, y sobre el porcentaje de parasitoidismo por enemigos naturales. El tipo de estructura fue incluido como factor fijo y la localidad de estudio como factor sujeto.

Comunidad de abejas y parasitoidismo				
Riqueza de especies	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de estructura	2, 33	5,922	0,006
	<i>Borde hábitat vs. banda</i>			0,031
	<i>Seto vs. banda</i>			0,003
	<i>Seto vs. borde hábitat</i>			ns
Nº celdas de cría	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de estructura	3, 33	2,571	0,092
	<i>Borde hábitat vs. banda</i>			0,036
	<i>Seto vs. banda</i>			ns
	<i>Seto vs. borde hábitat</i>			ns
% Parasitoidismo	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de estructura	2, 31	0,996	0,381
	<i>Borde hábitat vs. banda</i>			ns
	<i>Seto vs. banda</i>			ns
	<i>Seto vs. borde hábitat</i>			ns
Comunidad de avispas y parasitoidismo				
Riqueza de especies	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de estructura	2, 33	0,109	0,897
	<i>Borde hábitat vs. banda</i>			ns
	<i>Seto vs. banda</i>			ns
	<i>Seto vs. borde hábitat</i>			ns
Nº celdas de cría	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de estructura	2, 33	0,295	0,747
	<i>Borde hábitat vs. banda</i>			ns
	<i>Seto vs. banda</i>			ns
	<i>Seto vs. borde hábitat</i>			ns
% Parasitoidismo	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de estructura	2, 27	0,274	0,762
	<i>Borde hábitat vs. banda</i>			ns
	<i>Seto vs. banda</i>			ns
	<i>Seto vs. borde hábitat</i>			ns

El porcentaje de parasitoidismo por enemigos naturales de las comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa tampoco está determinado por los tipos de estructuras incluidas en el análisis.

Efecto del grado de conectividad de setos y bandas

En la valoración del efecto del grado de aislamiento de los setos, únicamente la riqueza de especies de avispas de nidos-trampa mostró relación con esta variable explicativa (Tabla III): los setos conectados presentan riquezas de avispas significativamente superiores a las de los setos parcialmente aislados.

Tabla III.- ANOVA de medidas repetidas para el efecto del tipo de seto en diferente grado de aislamiento (conectado, parcialmente aislado) sobre la riqueza y abundancia de abejas y avispas, y sobre el porcentaje de parasitoidismo por enemigos naturales. El tipo de seto fue incluido como factor fijo y la localidad de estudio como factor sujeto.

Comunidad de abejas y parasitoidismo				
Riqueza de especies	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de seto	1, 10	1,875	0,201
	<i>Conectado vs. parcialmente aislado</i>			ns
Nº celdas de cría	—	—	—	—
% Parasitoidismo	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de seto	1, 10	1,415	0,262
	<i>Conectado vs. parcialmente aislado</i>			ns
Comunidad de avispas y parasitoidismo				
Riqueza de especies	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de seto	1, 10	5,000	0,049
	<i>Conectado vs. parcialmente aislado</i>			0,045
Nº celdas de cría	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de seto	1, 10	1,767	0,213
	<i>Conectado vs. parcialmente aislado</i>			ns
% Parasitoidismo	—	—	—	—

Por último y en relación con grados de aislamiento de las bandas, ninguna de las variables dependientes (i.e. riqueza de especies, número de celdas de cría y porcentaje de parasitoidismo) mostró relación con el grado de aislamiento de esta estructura, ni para la comunidad de abejas ni para la de avispas (Tabla IV).

Tabla IV.- ANOVA de medidas repetidas para el efecto del tipo de banda en diferente grado de aislamiento (conectado, parcialmente aislado, aislado) sobre la riqueza y abundancia de abejas y avispas, y sobre el porcentaje de parasitoidismo por enemigos naturales. El tipo de banda fue incluido como factor fijo y la localidad de estudio como factor sujeto.

Comunidad de abejas y parasitoidismo				
Riqueza de especies	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de banda	2, 15	0,022	0,979
	<i>Conectada vs. aislada</i>			ns
	<i>Parcialmente aislada vs. aislada</i>			ns
	<i>Parcialmente aislada vs. conectada</i>			ns
Nº celdas de cría	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de banda	2, 15	1,636	0,228
	<i>Conectada vs. aislada</i>			ns
	<i>Parcialmente aislada vs. aislada</i>			ns
	<i>Parcialmente aislada vs. conectada</i>			ns
% Parasitoidismo	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de banda	1, 10	1,415	0,262
	<i>Conectada vs. aislada</i>			ns
	<i>Parcialmente aislada vs. aislada</i>			ns
	<i>Parcialmente aislada vs. conectada</i>			ns
Comunidad de avispas y parasitoidismo				
Riqueza de especies	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de banda	2, 15	1,622	0,230
	<i>Conectada vs. aislada</i>			ns
	<i>Parcialmente aislada vs. aislada</i>			ns
	<i>Parcialmente aislada vs. conectada</i>			ns
Nº celdas de cría	—	—	—	—
% Parasitoidismo	Modelo	GDL	F	P
	Tipo de banda	2, 12	0,066	0,937
	<i>Conectada vs. aislada</i>			ns
	<i>Parcialmente aislada vs. aislada</i>			ns
	<i>Parcialmente aislada vs. conectada</i>			ns

DISCUSIÓN

Efecto del tipo de estructura natural

Los resultados del estudio apoyan la hipótesis de que la ocupación de nidos-trampa por parte de la comunidad de abejas se ve favorecida por el incremento de la disponibilidad de recursos presentes en el tipo de estructura donde se encuentren establecidas, aunque para la riqueza y eficacia de avispa, la naturaleza de la estructura natural no parece actuar como factor. Las abejas y avispa nidificantes en cavidades dependen de lugares de nidificación en los hábitats no cultivados, aunque forrajean en múltiples hábitats, incluyendo los campos de cultivo, de una forma compleja y no completamente conocida (Holzschuh *et al.* 2009). Sin embargo, el contexto paisajístico no influye en todas las especies por igual, ya que las comunidades están constituidas por especies con diferentes estrategias espaciales (Kareiva 1990; With *et al.* 2002).

En el caso de las abejas, tanto el número de celdas de cría como la riqueza de especies fueron menores en las bandas herbáceas y mayor en los bordes de hábitat natural. Estos resultados concuerdan con los observados en otros estudios, en los que la diversidad de abejas silvestres se relaciona positivamente con algunos hábitats naturales como bosques y setos de matorral, que pueden actuar como refugios para abejas en paisajes agrícolas (Kremen *et al.* 2002b; Steffan-Dewenter *et al.* 2002; Tscharrntke *et al.* 2005a). Los lugares de nidificación son un factor importante en la composición de las comunidades de abejas, que exhiben hábitos variados, empleando cavidades preexistentes (e.g. nidos-trampa), excavando en madera muerta o construyendo los nidos en largas cavidades en árboles o arbustos (Kremen *et*

al. 2007). Las bandas herbáceas tienen una estructura vegetal más homogénea, pero los setos y bordes de bosques naturales son hábitats heterogéneos, que contienen una diversidad floral más alta y que pueden proporcionar recursos de forrajeo para las comunidades de abejas (Potts *et al.* 2003; Winfree *et al.* 2007). Estas estructuras naturales, no cultivadas, que se encuentran establecidas a lo largo de los márgenes de los campos de cultivo, han sido consideradas hábitats importantes para muchas especies (Holzschuh *et al.* 2008; Holzschuh *et al.* 2009; Marshall *et al.* 2006; Pywell *et al.* 2005).

Sin embargo, en el caso de las avispas y al contrario de lo observado por Holzschuh *et al.* (2009), la ocupación de los nidos-trampa no difiere entre estructuras de distinta naturaleza. Otros autores también han encontrado relación entre la diversidad de avispas de nidos-trampa y los hábitats forestales presentes en sistemas agrícolas (Klein *et al.* 2006; Tylianakis *et al.* 2005). Sin embargo, estos resultados proceden de matrices agrícolas de cereal y de agroecosistemas forestales, mientras que el presente estudio se desarrolló en paisajes agrícolas intensificados dominados por el cultivo modernizado de viñedo, más productivo. Estos monocultivos exhiben un número menor de especies de depredadores y de parasitoides, así como densidades más altas de herbívoros, que los viñedos tradicionales (Altieri & Nicholls 2002). Por otra parte, en estudios previos (Capítulo 1) se ha observado que la presencia de viñedo, como tipo de cultivo local donde se establecen los nidos-trampa, influye positivamente en la mortalidad natural asociada al grupo de avispas Spheciformes. Si los individuos se adentran en la matriz de cultivo para forrajear, el porcentaje de reproducción puede reducirse, ya que solo una pequeña proporción permanece en el hábitat de cría, mientras que la mayor

parte abandonaría este hábitat para entrar en el viñedo, donde el porcentaje de mortalidad es más alto (Fahrig 2001). Por tanto, la naturaleza del propio cultivo podría explicar la falta de efecto, en cuanto a la ocupación de nidos-trampa por la comunidad de avispas, de las diferentes estructuras naturales colindantes a los cultivos de viñedo.

Estructuras naturales y conectividad

Los resultados no reflejan un efecto corredor claro de las estructuras en diferentes grados de aislamiento sobre la ocupación de nidos-trampa por las comunidades de abejas y avispas. Únicamente la riqueza de avispas mostró diferencias significativas, aunque marginales, entre los setos conectados y los setos parcialmente aislados. La mayoría de los trabajos analizan el efecto de corredores en matrices forestales (Haddad 1999; Haddad & Baum 1999; Townsend & Levey 2005), mientras que los estudios enfocados hacia el análisis del papel de las estructuras lineales en la conectividad de paisajes agrícolas y su posible efecto en la reducción del aislamiento para los insectos son escasos (Baum *et al.* 2004; Berggren *et al.* 2002; Holzschuh *et al.* 2009; Joyce *et al.* 1999; Söderström & Hedblom 2007). Nuestros resultados en cuanto a la riqueza de avispas, apoyan los encontrados por Holzschuh *et al.* (2009), quienes concluyeron que las bandas herbáceas conectadas incrementan la ocupación (riqueza y número de celdas) de los nidos-trampa, favoreciendo los movimientos de las avispas en matrices agrícolas de cereal. El citado estudio constituye el primer análisis, a escala paisajística, del efecto de la conectividad de bandas herbáceas realizado con abejas y avispas de nidos-trampa como grupo de estudio. Trabajando con otros grupos, Joyce *et al.*

(1999) observaron, en matrices no forestales, que los carábidos prefieren los movimientos a lo largo de los setos presentes en el paisaje. Por otra parte, Öckinger & Smith (2008) no hallaron relación entre la dispersión de mariposas y la presencia de bandas herbáceas, resultado que concuerda con lo observado en el presente estudio para la comunidad de abejas de nidos-trampa.

En general, se asume que la conectividad del paisaje favorece la viabilidad de las poblaciones para muchas especies (Hunter 1996; Noss 1987; Primack 1993) pero las respuestas a la estructura paisajística, que facilita o impide el movimiento entre los parches de hábitat, son específicas (Taylor *et al.* 1993). La función del corredor depende de las características de las especies, de la composición y estructura del paisaje, del tamaño de los parches de hábitat y de la variación ambiental (Berggren *et al.* 2002; Collinge 2000). Sin embargo, la composición de la matriz en la que estos parches están embebidos, puede influir en el comportamiento y los movimientos de los organismos, y de este modo, en la conectividad entre los parches (Haynes & Cronin 2006; Jonsen & Taylor 2000; Ricketts 2001; Roland *et al.* 2000). Algunos tipos de matriz son resistentes, mientras que otros podrían ser más permeables y favorecer tasas elevadas de movimiento (Cronin & Reeve 2003). Las diferencias observadas, en cuanto al efecto de las estructuras conectadas, sobre las comunidades de abejas y avispa, puede deberse a las distintas preferencias de dispersión por parte de las especies en relación con la matriz agrícola analizada (Berggren *et al.* 2002). Las abejas podrían seleccionar la matriz de cultivo para su dispersión hacia los hábitats de forrajeo, lo cual permitiría movimientos más rápidos de los individuos al compararlos con los

que se producen dentro de los corredores (Andreassen et al. 1996; Berggren et al. 2002; Schultz 1998). En este sentido, distintos trabajos han demostrado que los individuos polinizadores pueden alterar su comportamiento de forrajeo en respuesta a la estructura del paisaje, evitando bordes creados por carreteras o bandas de hábitat en sus movimientos de dispersión (Kreyer et al. 2004; Ricketts 2001).

Tipo de estructura, conectividad y parasitoidismo

El efecto de los diferentes tipos de estructuras naturales y su conectividad sobre las interacciones hospedador-parasitoide no había sido evaluado hasta la reciente contribución de Holzschuh et al. (2009), quienes no encontraron relación entre las interacciones tróficas de avispas y sus parasitoides con el tipo de estructura o con el grado de aislamiento de bandas herbáceas. Nuestros resultados en cuanto a la falta de relación entre el porcentaje de parasitoidismo y el tipo de estructuras naturales así como sus grados de aislamiento están en concordancia con lo obtenido en el citado estudio y apoyan la idea de que la actividad de los enemigos naturales está muy relacionada con las densidades de sus hospedadores (Capítulo 3). Los parasitoides tienen capacidades de dispersión más limitadas y perciben el grado de aislamiento a escalas menores que sus hospedadores (Van Nouhuys & Hanski 2002), por lo que la conectividad de la matriz podría beneficiarles, en perjuicio de sus hospedadores. Sin embargo, la falta de efecto corredor puede deberse a que la mayoría de las especies de enemigos naturales registradas son parasitoides generalistas (Holzschuh et al. 2009), y se espera que estén menos afectados por el aislamiento que los especialistas (Tscharrntke et al.

2005b). Conocer los patrones de movimiento y dispersión de estas comunidades, así como la influencia de las estructuras naturales y su conectividad sobre las interacciones con sus parasitoides, es esencial para predecir los efectos de la pérdida de hábitats en paisajes agrícolas intensificados.

CONCLUSIÓN

Las estructuras de diferente naturaleza (bordes de bosques, setos, bandas) presentes en la matriz agrícola de viñedo favorecen la ocupación de nidos-trampa por parte de las comunidades de abejas, que pueden encontrar en estos hábitats recursos para la nidificación y alimento. Sin embargo, la ocupación de los nidos por parte de la comunidad de avispa, no se ve influenciada por la presencia de estas estructuras. El incremento de la conectividad en la matriz de viñedo, proporcionado por la presencia de setos conectados, entre los campos cultivados, favorece la riqueza de especies de la comunidad de avispa, mientras la comunidad de abejas no se ve relacionada con el grado de aislamiento/ conectividad de las estructuras naturales presentes en los paisajes analizados.

Evitar la degradación de los hábitats lineales existentes, conservar su diversidad y favorecer la creación de nuevas estructuras en paisajes agrícolas altamente fragmentados, puede ser beneficioso para favorecer la persistencia de especies de abejas y avispa, así como de sus funciones como polinizadores y depredadores, en agroecosistemas intensificados. Estos resultados apoyan las iniciativas para favorecer la conectividad de los hábitats a través del diseño de esquemas agroambientales adecuados.

BIBLIOGRAFÍA

- Altieri, M. A. & Nicholls, C. I. 2002: The simplification of traditional vineyard based agroforests in northwestern Portugal: some ecological implications. *Agroforestry Systems* **56**, 185-191.
- Andersen, A. 1997: Densities of overwintering carabids and staphylinids (Col., Carabidae and Staphylinidae) in cereal and grass fields and their boundaries. *Journal of Applied Ecology* **121**, 77-80.
- Andreassen, H. P., Halle, S. & Ims, R. A. 1996: Optimal width of movement corridors for root voles: not too narrow and not too wide. *Journal of Applied Ecology* **33**, 63-70.
- Baum, K. A., Haynes, K. J., Dilleuth, F. P. & Cronin, J. T. 2004: The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology* **85**, 2671-2676.
- Beier, P. & Noss, R. F. 1998: Do Habitat Corridors Provide Connectivity? *Conservation Biology* **12**, 1241-1252.
- Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson, J. D. 2003: Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Ecology and Evolution* **18**, 182-188.
- Berggren, A., Birath, B. & Kindvall, O. 2002: Effect of Corridors and Habitat Edges on Dispersal Behavior, Movement Rates, and Movement Angles in Roesel's Bush-Cricket (*Metrioptera roeseli*). *Conservation Biology* **16**, 1562-1569.
- Collinge, S. H. 2000: Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns. *Ecology* **81**, 2211-2226.
- Collinge, S. K. 1996: Ecological consequences of habitat fragmentation: Implications for landscape architecture and planning. *Landscape Urban Planning* **36**, 59-77.
- Collinge, S. K. & Palmer, T. M. 2002: The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands. *Landscape Ecology* **17**, 647-656.
- Cronin, J. T. & Reeve, J. D. 2003: Matrix heterogeneity and host-parasitoid interactions in space. *Ecology* **84**, 1506-1516.
- Chacoff, N. & Aizen, M. A. 2006: Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology* **43**, 18-27.
- Debinsky, D. M. & Holt, R. D. 2000: A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* **14**, 342-355.

- Donald, P. F. & Evans, A. D. 2006: Habitat connectivity and matrix restoration: the wider implications of agri-environment schemes. *Journal of Applied Ecology* **43**, 209-218.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J. & Pulliam, H. R. 1992: Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **65**, 169-175.
- Fagan, W. F., Cantrell, R. S. & Cosner, C. 1999: How habitat edges change species interactions. *Am. Nat.* **153**, 165-182.
- Fahrig, L. 2001: How much habitat is enough? *Biol. Conserv.* **100**, 65-74.
- . 2003: Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **34**, 487-515.
- Forman, R. T. T. & Baudry, J. 1984: Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. *Journal of Environmental Management* **8**, 495-510.
- Gabriel, D., Roschewitz, I., Tschardtke, T. & Thies, C. 2006: Beta diversity at different spatial scales: plant communities in organic and conventional agriculture. *Ecological Applications* **16**, 2011-2021.
- Gathmann, A. & Tschardtke, T. 2002: Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* **71**, 757-764.
- Groom, M. J., Meffe, G. K. & Carroll, C. R. 2006: *Principles of conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Haddad, N. M. 1999: Corridor Use Predicted from Behaviors at Habitat Boundaries. *American Naturalist* **153**, 215-227.
- Haddad, N. M. & Baum, K. A. 1999: An experimental test of corridor effects on butterfly densities. *Ecological Applications* **9**, 623-633.
- Harrison, S. & Bruna, E. 1999: Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* **22**, 225-232.
- Haynes, K. J. & Cronin, T. J. 2006: Interpatch movement and edge effects: the role of behavioral responses to the landscape matrix. *Oikos* **113**, 43-54.
- Hepcan, S., Hepcan, C. C., Bouwma, I. M., Jongman, R. H. G. & Ozkan, M. B. 2009: Ecological networks as a new approach for nature conservation in Turkey: a case study of Izmir Province. *Landscape and Urban Planning* **90**, 143-154
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D. & 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**, 41-49.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, A. 2010: How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the

- diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology* **79**, 491-500.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. 2008: Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos* **117**, 354-361.
- . 2009: Grass strip corridors in agricultural landscapes enhance nest-site colonization by solitary wasps. *Ecological Applications* **19**, 123-132.
- Hunter, M. L. 1996: *Fundamentals of conservation biology*. Blackwell Science, Cambridge, Massachusetts.
- Joly, P., Miaud, C., Lehmann, A. & Grolet, O. 2001: Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation Biology* **15**, 239-248.
- Jongman, R. H. G., Kulvik, M. & Kristiansen, I. 2004: European ecological networks and greenways. *Landscape and Urban Planning* **68**, 305-319.
- Jonsen, I. & Taylor, P. D. 2000: *Calopteryx damselfly* dispersions arising from multiscale responses to landscape structure. *Conservation Ecology* **4**, 4 (on line) <http://www.consecol.org/vol4/iss2/art4i>.
- Joyce, K. A., Holland, J. M. & Doncaster, C. P. 1999: Influences of hedgerow intersections and gaps on the movement of carabid beetles. *Bulletin of Entomological Research* **89**, 523-531.
- Kareiva, P. 1990: Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **330**, 175-190.
- Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. 2006: Rain forest promotes trophic interactions and diversity of trap-nesting Hymenoptera in adjacent agroforestry. *Journal of Animal Ecology* **75**, 315-323.
- Kohler, F., Verhulst, J., van Klink, R. & Kleijn, D. 2008: At what spatial scale do high-quality habitats enhance the diversity of forbs and pollinators in intensively farmed landscapes? *Journal of Applied Ecology* **45**, 753-762.
- Kremen, C., Bugg, R. L., Nicola, N., Smith, S. A., Thorp, R. W. & Williams, N. M. 2002a: Native bees, native plants, and crop pollination in California. *Fremontia* **41**, 41-49
- Kremen, C., Williams, N., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A. M., Regetz, J. & 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**, 299-314.

- Kremen, C., Williams, N. M. & Thorp, R. W. 2002b: Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* **99**, 16812–16816.
- Kreyer, D., Oed, A., Walther-Hellwig, K. & Frankl, R. 2004: Are forests potential landscape barriers for foraging bumblebees? Landscape scale experiments with *Bombus terrestris* agg. and *Bombus pascuorum* (Hymenoptera, Apidae). *Biological Conservation* **116**, 111-118.
- Lande, R. 1998: Anthropogenic, ecological and genetic factors in extinction and conservation. *Researches on Population Ecology* **40**, 259-269.
- Marshall, E. J. P., West, T. M. & Kleijn, D. 2006: Impacts of an agri-environment field margin prescription on the flora and fauna of arable farmland in different landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **113**, 36-44.
- Martín Tomé, M. A. 2006: Ecología de nidificación de aculeados xilícolas, con especial referencia a *Trypoxylon attenuatum* (Hymenoptera: Aculeata). Tesis Doctoral. Departamento de Biología Animal. Universidad de Salamanca, Salamanca.
- Noss, R. F. 1987: Corridors in real landscapes: a reply to Simberloff and Cox. *Conservation Biology* **1**, 159-164.
- Öckinger, E. & Smith, H. G. 2008: Do corridors promote dispersal in grassland butterflies and other insects? *Landscape Ecology* **23**, 27-40.
- Olson, D. M. & Wäckers, F. L. 2007: Management of field margins to maximize multiple ecological services. *Journal of Applied Ecology* **44**, 13-21.
- Pinheiro, J. B. & Bates, D. M. 2000: *Mixed-effects models in S and S-Plus*. Springer, New York, USA.
- Potts, S. G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer, P. G. 2003: Linking bees and flowers; how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* **84**, 2628-2642.
- Primack, R. B. 1993: *Introduction to conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Pywell, R. F., Warman, E. A., Carvell, C., Sparks, T. H., Dicks, L. V., Bennett, D., Wright, A., Critchley, C. N. R. & Sherwood, A. 2005: Providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. *Biological Conservation* **121**, 479-494.
- Ricketts, T. H. 2001: The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* **158**, 87-99.
- Roland, J., Keyghobadi, N. & Fownes, S. 2000: Alpine *Parnassius* butterfly dispersal: effects of landscape and population size. *Ecology* **81**, 1642-1653.

- Rosenberg, D. K., Noon, B. R. & Meslow, E. C. 1997: Biological Corridors: Form, Function, and Efficacy. *BioScience* **47**, 677-687.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. & Margules, C. R. 1991: Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review *Conservation Biology* **5**, 18-32.
- Schultz, C. B. 1998: Dispersal behavior and its implications for reserve design in a rare oregon butterfly. *Conservation Biology* **12**, 284-292.
- Simberloff, D., Farr, J. A., Cox, J. & Mehlman, D. W. 1992: Movement Corridors: Conservation Bargains or Poor Investments? *Conservation Biology* **6**, 493-504.
- Söderström, B. & Hedblom, M. 2007: Comparing movements of four butterfly species in experimental grassland strips. *Journal of Insect Conservation* **11**, 333-342.
- Spackman, S. C. & Hughes, J. W. 1995: Assessment of minimum stream corridor width for biological conservation: species richness and distribution along mid-order streams in Vermont, USA. *Biological Conservation* **71**, 325-332.
- Steffan-Dewenter, I. 2002: Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology* **27**, 631-637.
- . 2003: Importance of Habitat Area and Landscape Context for Species Richness of Bees and Wasps in Fragmented Orchard Meadows. *Conservation Biology* **17**, 1036-1044.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tschamtkke, T. 2002: Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* **83**, 1421-1432.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. 1993: Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* **68**, 571-573.
- Thomas, C. D. & Hanski, I. 1997: *Butterfly metapopulations*. Academic Press, San Diego, California.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. 2001: Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* **292**, 281-284.
- Tischendorf, L. & Fahrig, L. 2000: On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* **90**, 7-19.
- Townsend, P. A. & Levey, D. J. 2005: An experimental test of whether habitat corridors affect pollen transfer. *Ecology* **86**, 466-475.
- Tschamtkke, T., Gathmann, A. & Steffan-Dewenter, I. 1998: Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology* **35**, 708-719.

- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. 2005a: Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* **8**, 857-874.
- Tscharntke, T., Rand, T. A. & Bianchi, F. 2005b: The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici* **42**, 421-443.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. & Thies, C. 2002a: Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* **12**, 354-363.
- . 2002b: Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research* **17**, 229-239.
- Tylianakis, J., Klein, A. M. & Tscharntke, T. 2005: Spatiotemporal variation in the diversity of Hymenoptera across a tropical habitat gradient. *Ecology* **86**, 3296-3302.
- Valladares, G., Salvo, A. & Cagnolo, L. 2006: Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plant food webs. *Conservation Biology* **20**, 212-217.
- Van Nouhuys, S. & Hanski, I. 2002: Colonization rates and distances of a host butterfly and two specific parasitoids in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology* **71**, 639-650.
- Wilcox, B. A. & Murphy, D. D. 1985: Conservation strategy: The effects of fragmentation on extinction. *American Naturalist* **125**, 879-887.
- Winfree, R., Griswold, T. & Kremen, C. 2007: Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology* **21**, 213-223.
- With, K. A., Pavuk, D. M., Worchuck, J. L., Oates, R. K. & Fisher, J. L. 2002: Treshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. *Ecological Applications* **12**, 52-65.

Conclusiones

Primera.- Las comunidades de abejas y avispas, nidificantes en nidos-trampa, se benefician de forma diferente de las características de la matriz de paisaje agrícola mediterráneo. El tipo de cultivo local, el grado de intensificación del uso del suelo y la presencia en el paisaje de estructuras seminaturales influyen de forma diferente en los parámetros poblacionales que caracterizan a ambos grupos.

Segunda.- En paisajes agrícolas intensificados, la conservación de hábitats seminaturales de calidad, como bosques, hábitats secuenciales, vegetación de ribera y márgenes de cultivos, favorece la persistencia de comunidades de avispas de nidos-trampa y la función ecológica del grupo como depredadores.

Tercera.- La persistencia de las comunidades de abejas está determinada por factores tanto locales como paisajísticos. El sistema de cultivo (escala local) y el grado de intensificación agrícola (escala paisajística) afectan de manera significativa a la abundancia y la riqueza de especies.

Cuarta.- El sistema de policultivo, típico en el área de la ribera del río Ebro estudiada y caracterizado por presentar una alta heterogeneidad de recursos en espacio y tiempo, favorece la ocupación de nidos por parte de la comunidad de abejas, independientemente del grado de intensificación agrícola que domine en la zona. Así, los cultivos de huerta amortiguan los altos niveles de perturbación a los que se ven sometidos los paisajes agrícolas debido al

manejo y con la reducción de hábitats seminaturales, derivados del aumento en la superficie cultivada.

Quinta.- El sex ratio de la especie *Osmia caerulea* está condicionado, además de por el diámetro de la estaquilla donde nidifica, por el grado de intensificación agrícola dominante en el paisaje.

Sexta.- En los paisajes agrícolas, la presencia de hábitats seminaturales determina la riqueza y diversidad de especies de enemigos naturales de comunidades de abejas y avispas nidificantes en nidos-trampa. Su actividad y eficacia también se ven favorecidas por estos hábitats, cuya presencia incrementa la abundancia de las poblaciones de hospedadores, de cuya densidad dependen fuertemente los enemigos naturales.

Séptima.- La presencia de hábitats margen, adyacentes a las parcelas agrícolas, con una estructura densa y una composición rica en especies de plantas con flor, favorece a las comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa, así como a sus enemigos naturales y a la comunidad general de parasitoides asociadas a las inmediaciones de los campos de cultivo. Estas características aumentan la disponibilidad de recursos florales, tanto para las abejas como para presas potenciales de avispas y otros hospedadores alternativos de los enemigos naturales.

Octava.- La riqueza de enemigos naturales de abejas y avispas de nidos-trampa y de la comunidad general de parasitoides se ve favorecida por el

incremento de la densidad de borde asociado a las parcelas agrícolas, apoyando la convicción de que estos lugares actúan como importantes refugios y de que su presencia es esencial para la persistencia de este grupo y su función en paisajes agrícolas.

Novena.- La importante relación que muestran la riqueza y diversidad de especies de las comunidades de abejas, avispas y enemigos naturales con el aislamiento de la parcela agrícola, respecto a los hábitats seminaturales y naturales circundantes, indica que la presencia de estos hábitats no cultivados y de calidad en el paisaje, contribuye de manera importante a la biodiversidad total de especies de agroecosistemas.

Décima.- La conservación de especies de abejas, avispas y parasitoides especializados en áreas agrícolas, se beneficia con el mantenimiento de un mosaico formado por hábitats naturales, intercalados entre los campos de cultivo, que reduzca el aislamiento y favorezca la conectividad entre los fragmentos.

Undécima.- Los hábitats, como setos y bordes de bosques, presentes en la matriz agrícola de viñedo, favorecen la riqueza y abundancia de las comunidades de abejas de nidos-trampa. Estas estructuras naturales, con comunidades vegetales más complejas que las bandas herbáceas, proporcionan más recursos para el establecimiento de celdas de cría y para la nidificación.

Duodécima.- Los setos, como hábitats lineales presentes entre cultivos, favorecen la riqueza de especies de avispas en nidos-trampa, incrementando la conectividad de la matriz agrícola de viñedo.

Decimotercera.- Las comunidades de abejas y avispas nidificantes en nidos-trampa, y sus enemigos naturales, responden tanto a factores locales como a variables paisajísticas, siendo necesario un análisis a múltiples escalas espaciales para comprender el funcionamiento de estas comunidades en paisajes agrícolas

Decimocuarta.- El incremento de la intensificación agrícola llevado a cabo en los agroecosistemas riojanos analizados, ha dado lugar a una disminución del número de parcelas, con un aumento del tamaño de las mismas y formas menos lineales. Los sistemas agrícolas con una baja intensificación del uso del suelo, favorecen a las comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa y a sus enemigos naturales, proporcionando paisajes más heterogéneos, los cuales son requeridos para la persistencia de estos himenópteros.

Decimoquinta.- La heterogeneidad de los paisajes agrícolas, con una presencia equilibrada de hábitats seminaturales y campos de cultivo, es esencial para la persistencia de las comunidades de abejas y avispas de nidos-trampa y sus enemigos naturales, así como para el mantenimiento de sus funciones en el agroecosistema. La presencia de hábitats naturales y seminaturales es importante tanto a nivel paisajístico como a nivel local, a través del mantenimiento de hábitats margen. Por tanto, una política agraria

que regule las prácticas de manejo a nivel local y favorezca el mantenimiento de hábitats de calidad, promoviendo la conectividad de los mismos, es fundamental para garantizar el equilibrio de las comunidades asociadas a los agroecosistemas.

Anexo I

Clasificación taxonómica para la Península Ibérica de los grupos de himenópteros estudiados.

Hymenoptera Linnaeus, 1758

Apocrita

Apoidea Latreille, 1802

Sphecidae Latreille, 1802

Sphecinae Latreille, 1802

Sphecini Latreille, 180

Isodontia Patton, 1880

Isodontia mexicana (Saussure 1867)

Crabronidae Latreille, 1802

Astatinae Lepeletier, 1845

Astatini Lepeletier, 1845

Astata Latreille, 1797

Astata boops (Schrank, 1781)

Astata kashmirensis Nurse, 1909

Bembicinae Latreille, 1802

Bembicina Latreille, 1802

Bembix Fabricius, 1775

Bembix zonata Klug, 1835

Gorytina Lepeletier, 1845

Gorytes Latreille, 1805

Gorytes quinquefasciatus (Panzer, 1798)

Nyssonini Latreille, 1804

Nysson Latreille, 1802

Nysson interruptus (Fabricius, 1798)

Crabroninae Latreille, 1802

Crabronini Latreille, 1802

Crabronina Latreille, 1802

Lindenius Lepeletier & Brullé, 1835

Lindenius albilabris (Fabricius, 1793)

Lindenius ibericus (Kohl, 1905)

Crossocerus Lepelet. & Brullé, 1835

Crossocerus acanthophorus (Kohl, 1892)

Crossocerus vagabundus (Panzer, 1798)

Lestica Billberg, 1820

Lestica clypeata (Schreber, 1759)

Larrini Latreille, 1810

Gastrosericina André, 1886

Tachytes Panzer, 1806

Tachytes panzeri (Dufour, 1841)

Miscophini W. Fox, 1894

Nitela Latreille, 1809

Nitela lucens Gayubo & Felton, 2000

Trypoxylini Lepeletier, 1845

Pison Jurine *in* Spinola, 1808

Pison atrum (Spinola, 1808)

Trypoxylon Latreille, 1796

Trypoxylon figulus Linnaeus, 1758

Trypoxylon scutatum Chevrier, 1867

Trypoxylon attenuatum F. Smith, 1851

Trypoxylon clavicerum Lepeletier et Serville, 1825

Pemphredoninae Dahlbom, 1835

Pemphredonini Dahlbom, 1835

Pemphredonina Dahlbom, 1835

Diodontus Curtis, 1834*Diodontus insidiosus* Spooner, 1938*Passaloecus* Shuckard, 1837*Passaloecus gracilis* (Curtis, 1834)*Pemphredon* Latreille, 1796*Pemphredon inornata* Say, 1824*Pemphredon lethifer* (Shuckard, 1837)

Psenini A. Costa, 1858

Mimesa Shuckard, 1837*Mimesa grandii* Maidl, 1933*Mimumesa* Malloch, 1933*Mimumesa unicolor* (Vander Linden, 1829)*Psenulus* Kohl, 1897*Psenulus fuscipennis* (Dahlbom, 1843)*Psenulus pallipes* (Panzer, 1798)**Philanthinae Latreille, 1802**

Cercerini Lepeletier, 1845

Cerceris Latreille, 1802*Cerceris arenaria* (Linnaeus, 1758)*Cerceris flavilabris* (Fabricius, 1793)*Cerceris quinquefasciata* (Rossi, 1792)*Cerceris rubida* (Jurine, 1807)*Cerceris rybyensis* (Linnaeus, 1771)*Cerceris sabulosa* (Panzer, 1799)

Philanthini Latreille, 1802

Philanthina Latreille, 1802

Philanthus Fabricius, 1790*Philanthus pulchellus* Spinola, 1843

Megachilidae Latreille 1802**Megachilinae Latreille 1802**

Anthidini

Anthidiellum Cockerell, 1904*Anthidium* Fabricius, 1804*Anthidium florentinum* Fabricius, 1775*Anthidium manicatum* Linnaeus, 1758*Rhodanthidium* Isensee, 1927*Pseudostelis* Popov, 1956*Stelis breviscula* Nylander, 1848*Stelis minuta* Lepeletier & Serville, 1825*Stelis* Panzer, 1806*Stelis phaeoptera* Kirby, 1802*Stelis punctulatissima* Kirby, 1802

Lithurgini

Lithurgus Berthold, 1827*Lithurgus chrysurus* Fonscolombe, 1834

Megachilini

Chalicodoma Lepeletier, 1841*Chalicodoma ericetorum* Lepeletier, 1841*Coelioxys* Latreille, 1809*Megachile* Latreille, 1802*Megachile centuncularis* Linnaeus, 1758*Megachile octosignata* Nylander, 1852*Megachile versicolor* Smith, 1844*Neoeutricharaea* Rebmann, 1967*Megachile apicalis* Spinola, 1808*Megachile rotundata* Fabricius, 1787

Osmiini

Chelostoma Latreille, 1809

Chelostoma emarginatum Nylander, 1856

Gyrodromella Michener, 1997

Chelostoma rapunculi Lepeletier, 1841

Heriades Spinola, 1808

Heriades crenulatus Nylander, 1856

Heriades rubicola Pérez, 1890

Hoplitis Klug, 1807

Hoplitis adunca Panzer, 1798

Hoplosmia Thomson, 1872

Hoplosmia spinulosa Kirby, 1802

Odontanthocopa Tkalcu, 1974

Hoplosmia anceyi Pérez, 1879

Helicosmia Thomson, 1872

Osmia caerulescens Linnaeus, 1758

Osmia dimidiata Morawitz, 1870

Osmia latreillei Spinola, 1806

Osmia leaiana Kirby, 1802

Osmia niveata Fabricius, 1804

Metallinella Tkalcu, 1966

Osmia brevicornis Fabricius, 1798

Osmia Panzer, 1806

Osmia rufa Linnaeus, 1758 (= *O. bicornis*)

Pyrosmia Tkalcu, 1975

Osmia gallarum Spinola, 1808

Osmia submicans Morawitz, 1870

Colletidae Lepeletier, 1841

Hylaeinae Viereck, 1916

Hylaeus Fabricius, 1793

Hylaeus (Hylaeus) communis Nylander, 1852

Hylaeus (Hylaeus) difformis (Eversmann, 1852)

Hylaeus confusus Nylander, 1852

Hylaeus lineolatus (Schenck, 1859)

Hylaeus pictipes Nylander, 1852

Hylaeus pictus (Smith, 1853)

Hylaeus signatus (Panzer, 1798)

Hylaeus gibbus Saunders, 1850

Colletinae Lepeletier, 1841

Colletes Latreille, 1802

Andrenidae

Andrena Fabricius, 1775

Panurgus Panzer 1806

Apidae Latreille, 1802

Apinae Latreille, 1802

Apis Linnaeus, 1758

Eucera Scopoli, 1770

Amegilla Friese, 1897

Nomada Scopoli, 1770

Bombinae Latreille, 1802

Bombus Latreille, 1802

Halictidae

Halictus Latreille, 1804

Sphecodes Latreille, 1804

Lasioglossum Curtis 1833

Nomioides Schenck 1867

Pseudapis Kirby 1900

Melittidae Schenck, 1860

Melittinae Schenck, 1860

Melitta Kirby, 1802

Xylocopinae

Ceratina Latreille, 1802

Xylocopa Latreille, 1802

Chalcidoidea

Chalcididae

Brachymeria secundaria (Ruschka, 1922)

Encyrtidae

Copidosoma Ratzeburg, 1844

Eulophidae

Chrysocharis pentheus (Walker, 1839)

Diglyphus isaea (Walker, 1838)

Neochrysocharis formosa (Westwood, 1833)

Pediobius Walker, 1846

Melittobia acasta (Walker, 1839)

Eurytomidae

Eurytoma Illiger, 1807

Pteromalidae

Pteromalus puparum (Linnaeus, 1758)

Torymidae

Monodontomerus obscurus Westwood, 1833

Chrysoidea

Bethylidae

Chrysididae Latreille, 1802

Chrysidinae Latreille, 1802

Chrysis Linnaeus, 1761

Chrysis ignita (Linnaeus, 1758)

Trichrysis Lichtenstein, 1876

Trichrysis cyanea (Linnaeus, 1758)

Pseudomalus Ashmead, 1902

Pseudomalus auratus (Linnaeus, 1758)

Hedychrum Latreille, 1802

Hedychrum niemelai Linsenmaier, 1959

Hedychrum nobile (Scopoli, 1763)

Evanoidea

Gasteruptiidae

Gasteruption merceti Kieffer, 1904

Ichneumonoidea

Braconidae

Alysiinae

Alysia Latreille, 1804

Alysia manducator (Panzer, 1799)

Antrusa flavicoxa (Thompson 1895)

Antrusa melanocera (Thompson 1895)

Aspilota Foerster, 1862

Chorebus Haliday, 1833

Dacnusa Haliday, 1833

Dacnusa sibirica Telenga, 1934

Dacnusa temula (Haliday, 1839)

Dinotrema Foerster, 1862

Orthostigma Ratzeburg, 1844

Polemochartus Schulz, 1911

Braconinae

Vipio falcoi Docavo, 1957

Hormiinae

Hormius moniliatus (Nees, 1811)

Microgastrinae

Cotesia glomerata (L., 1758)

Diolcogaster Ashmead, 1900

Protapanteles vitripennis (Curtis, 1830)

Rhyssalinae

Rhysipolis mediator (Haliday, 1836)

Aleiodes Wesmael, 1838

Ichneumonidae

Cryptinae

Gelis Thunberg, 1827

Ichneumoninae

Anisobas cingulatellus Horstmann, 1997

Ichneumon Linnaeus, 1758

Amblyteles Wesmael, 1845

Gasteruptiinae

Gasteruption Latreille, 1776

Metopiinae

Exochus Gravenhorst, 1829

Ophioninae

Ophion Fabricius, 1798

Orthocentrinae

Stenomacrus Förster, 1869

Pimplinae

Pimpla Fabricius, 1804

Perithous septemcinctorius (Thunberg, 1824)

Perithous scurra (Panzer, 1804)

Zatypota percontatoria (Müller, 1776)

Vespoidea

Pompilidae

Pepsinae

Priocnemis Schioedte, 1837

Pompilinae

Batozonellus Arnold, 1937

Vespidae

Eumeninae

Ancistrocerus Wesmael, 1836

Ancistrocerus antilope (Panzer, 1798)

Ancistrocerus gazella (Panzer, 1798)

Ancistrocerus parietinus (Linnaeus, 1761)

Alastor Lepeletier, 1841

Alastor atropos Lepeletier, 1841

Discoelius Latreille, 1809

Discoelius dufourii Lepeletier, 1841

Eumenes Latreille, 1802

Eumenes coarctatus (Linnaeus, 1758)

Eumenes dubius Saussure, 1852

Eumenes papillarius (Christ, 1791)

Euodynerus Dalla Torre, 1904

Euodynerus posticus (Herrich-Schaeffer, 1841)

Leptochilus Saussure, 1853

Leptochilus regulus (Saussure, 1855)

Microdynerus Thomson, 1874

Microdynerus timidus (Saussure, 1856)

Parodontodynerus Bluethgen, 1938

Parodontodynerus ephippium (Klug, 1817)

Stenodynerus Saussure, 1863

Stenodynerus fastidiosissimus (Saussure, 1855)

Stenodynerus vergesi (Giordani Soika, 1961)

Symmorphus Wesmael, 1836

Symmorphus (Symmorphus) murarius (Linnaeus, 1758)

Vespinae

Polistes Latreille, 1802

Polistes dominulus (Christ, 1791)

Polistes gallicus (Linnaeus, 1767)

Polistes nimphus (Christ, 1791)

Polistes semenowi Morawitz, 1889

Sapygidae

Sapyga

Sapyga quinquepunctata (Fabricius, 1781)

Sapyga similis (Fabricius 1793)

Scoliidae

Scolia Fabricius, 1775

Symphyta

Cephoidea

Cephidae

Calameuta (Calameuta) Konow, 1896

Cephus

Tenthredinoidea

Tenthredinidae

Selandriinae

Dolerus Panzer, 1801

Tenthredininae

Macrophya Dahlbom, 1835

Tenthredo Linnaeus, 1758

Diptera Linnaeus, 1758

Brachycera Macquart, 1834

Bombyliidae

Anthrax anthrax (Schrank, 1781)

Milichiidae

Sarcophagidae

Miltogramminae

Amobia oculata (Zetterstedt, 1844)

Miltogramma Meigen, 1803

Senotainia albifrons (Rondani, 1859)

Tachinidae

Coleoptera Linnaeus, 1758

Polyphaga Emery, 1886

Tenebrionoidea Latreille, 1802

Meloidae Gyllenhal, 1810

Zonitis immaculata (Olivier, 1789)

Bostrichoidea Latreille, 1802

Dermestidae Latreille, 1804

Anthrenus (Anthrenus) scrophulariae (Linnaeus, 1758)

Anexo II

Listas de especies de abejas y avispas representadas en los nidos-trampa, en tres tipos de cultivo y dos grados de intensificación agrícola, así como sus enemigos naturales, durante el período de estudio de 2007

NIDOS-TRAMPA 2007	VIÑEDO		CEREAL		HUERTA		ENEMIGOS NATURALES
	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	
<i>Ancistrocerus antilope</i>	0	0	0	0	19	0	
<i>Ancistrocerus gazella</i>	0	0	1	0	12	0	
<i>Ancistrocerus parietinus</i>	0	0	4	0	0	0	
<i>Anthidium florentinum</i>	0	0	0	0	17	3	
<i>Anthidium manicatum</i>	0	3	8	0	0	0	
<i>Chalicodoma ericetorum</i>	0	0	0	9	0	0	
<i>Chelostoma rapunculi</i>	0	0	3	5	0	0	
<i>Euodynerus posticus</i>	6	2	0	0	2	0	Diptera
<i>Hoplitis adunca adunca</i>	0	0	23	0	0	0	
<i>Hoplosmia anceyi anceyi</i>	2	4	2	0	0	0	Macasta
<i>Hylaeus communis</i>	0	0	1	0	0	0	
<i>Hylaeus confusus</i>	0	0	0	0	0	4	
<i>Hylaeus difformis hispanicus</i>	1	0	0	0	0	0	
<i>Hylaeus gibbus</i>	0	0	2	0	0	0	
<i>Hylaeus pictipes</i>	5	9	0	0	7	0	
<i>Hylaeus pictus</i>	19	0	0	0	0	0	
<i>Hylaeus signatus</i>	0	0	0	10	0	0	
<i>Leptochilus regulus</i>	0	0	0	0	0	2	
<i>Megachile apicalis</i>	4	0	1	0	0	0	
<i>Megachile centuncularis</i>	0	4	3	0	0	0	S. quinquepunctata, A. scrophulariae; Diptera
<i>Megachile versicolor</i>	2	0	0	0	0	0	Macasta
<i>Microdynerus timidus</i>	4	0	0	0	0	5	Macasta
<i>Osmia brevicornis</i>	6	1	84	14	248	17	S. quinquepunctata
<i>Osmia caerulescens</i>	149	0	38	37	197	337	S. quinquepunctata, A. scrophulariae; M. obscurus; A. oculata; S. similis; M. murinum; Macasta
<i>Osmia leaiana</i>	8	0	0	0	0	0	
<i>Osmia niveata</i>	158	15	0	16	16	18	S. quinquepunctata; S. phaeoptera; A. anthrax; Macasta
<i>Osmia rufa</i>	0	0	0	0	0	5	
<i>Osmia submicans</i>	12	0	0	0	2	0	
<i>Parodontodynerus ephippium</i>	0	6	0	0	0	0	
<i>Passaloecus gracilis</i>	0	0	16	0	0	12	
<i>Pison atrum</i>	13	0	0	2	0	0	
<i>Psenulus fuscipennis</i>	0	0	8	0	0	0	
<i>Psenulus pallipes</i>	0	0	17	0	0	2	
<i>Trypoxylon figulus</i>	7	0	84	0	75	35	A. oculata; T. cyaneae; Macasta
<i>Trypoxylon scutatum</i>	1	0	0	0	0	0	

NIDOS-TRAMPA 2007 ENEMIGOS NATURALES ESPECIE	VIÑEDO		CEREAL		HUERTA	
	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.
<i>Amobia oculata</i>	0	0	8	0	0	0
<i>Anthrax anthrax</i>	0	0	4	0	0	0
<i>Anthrenus scrophulariae</i>	0	0	0	0	0	5*
<i>Miltogramma murinum</i>	3	0	1	0	11	2
<i>Melittobia acasta</i>	92*	0	12*	0	0	91*
<i>Sapyga quinquepunctata</i>	75	0	1	45	69	35
<i>Sapyga similis</i>	0	0	6	0	0	0
<i>Stelis phaeoptera</i>	20	4	0	0	11	22
<i>Stelis punctulatissima</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Trychrisis cyanea</i>	0	0	6	0	0	0

* celdas totales de cría. Los individuos por celda son numerosos

Anexo III

Listas de especies de abejas y avispas representadas en los nidos-trampa, en tres tipos de cultivo y dos grados de intensificación agrícola, así como sus enemigos naturales, durante el período de estudio de 2008

NIDOS-TRAMPA 2008 HOPEDADORES ESPECIE	VIÑEDO		CEREAL		HUERTA		ENEMIGOS NATURALES
	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	
<i>Ancistrocerus antilope</i>	0	0	0	0	59	0	<i>Tetramesa</i> sp.
<i>Ancistrocerus gazella</i>	19	0	0	0	0	0	<i>A. oculata</i> ; <i>M. murinum</i>
<i>Ancistrocerus parietinus</i>	0	0	0	3	0	0	<i>M. obscurus</i>
<i>Anthidium florentinum</i>	86	14	35	40	43	91	<i>S. phaeoptera</i> ; <i>S. punctulatifissima</i> ; <i>M. acasta</i> ; Diptera, <i>Z. immaculata</i>
<i>Chelostoma emarginatum</i>	0	0	13	0	0	0	
<i>Discoelius dufouri</i>	4	0	0	0	0	0	
<i>Heriades rubicola</i>	0	0	0	21	0	0	<i>S. minuta</i>
<i>Hoplitis adunca</i>	0	0	8	48	0	0	<i>M. acasta</i> ; <i>M. murinum</i>
<i>Hyæus communis</i>	0	0	0	0	2	0	
<i>Hyæus confusus</i>	0	0	28	54	21	2	
<i>Hyæus lineolatus</i>	0	0	8	0	0	0	
<i>Hyæus pictipes</i>	22	29	35	0	178	0	<i>Copidosoma</i> sp.; <i>A. scrophulariae</i>
<i>Hyæus pictus</i>	0	0	0	0	43	0	
<i>Hyæus signatus</i>	15	0	18	9	0	0	<i>Copidosoma</i> sp.
<i>Leptochilus regulus</i>	6	0	8	0	0	67	<i>M. acasta</i> ; <i>S. albifrons</i>
<i>Lithurgus chrysurus</i>	0	7	0	0	7	0	<i>M. acasta</i>
<i>Megachile centuncularis</i>	0	8	0	0	0	106	<i>S. punctulatifissima</i> ; <i>M. acasta</i>
<i>Megachile octosignata</i>	0	6	0	0	0	0	<i>M. acasta</i>
<i>Megachile rotundata</i>	7	81	11	0	0	0	<i>S. quinquepunctata</i> ; <i>M. acasta</i>
<i>Megachile versicolor</i>	0	0	0	14	0	0	<i>M. acasta</i> ; <i>M. murinum</i> ; <i>M. taeniatum</i>
<i>Microdynerus timidus</i>	66	0	0	0	0	0	
<i>Osmia bicornis</i>	5	0	0	0	0	9	
<i>Osmia brevicornis</i>	0	29	21	39	229	39	<i>S. quinquepunctata</i> ; <i>M. acasta</i> ; <i>S. phaeoptera</i> ; <i>M. obscurus</i> ; <i>M. murinum</i> ; Tachinidae; <i>Tetramesa</i> sp.; <i>A. scrophulariae</i>
<i>Osmia caerulescens</i>	25	7	742	407	63	694	<i>S. quinquepunctata</i> ; <i>S. phaeoptera</i> ; <i>M. obscurus</i> ; <i>M. murinum</i> ; <i>A. anthrax</i> ; <i>A. Scrophulariae</i> ; <i>Tetramesa</i> sp.; <i>Gelis</i> sp.
<i>Osmia dimidiata</i>	7	5	0	0	0	0	
<i>Osmia gallarum</i>	0	0	113	0	0	0	<i>S. quinquepunctata</i> ; <i>A. anthrax</i> ; <i>Z. immaculata</i>
<i>Osmia latreillei</i>	0	0	0	0	0	9	<i>S. punctulatifissima</i>
<i>Osmia niveata</i>	376	296	7	174	135	85	<i>S. quinquepunctata</i> ; <i>S. phaeoptera</i> ; <i>M. acasta</i> ; <i>M. obscurus</i> ; <i>M. murinum</i> ; <i>Milichidae</i> ; <i>A. scrophulariae</i>
<i>Osmia submicans</i>	64	0	0	0	0	0	<i>S. quinquepunctata</i>
<i>Passaloecus gracilis</i>	0	0	0	0	0	5	
<i>Psenulus fuscipennis</i>	0	0	135	0	0	0	
<i>Psenulus pallipes</i>	0	0	0	0	0	0	
<i>Sterodynerus fastidiosissimus</i>	0	0	0	0	19	14	<i>M. acasta</i> ; <i>T. cyanea</i> ; <i>P. scurra</i> ; <i>Calyptraea</i> sp.; <i>A. scrophulariae</i>
<i>Trypoxylon attenuatum</i>	0	0	0	0	12	0	
<i>Trypoxylon clavicerum</i>	0	0	47	0	0	0	
<i>Trypoxylon figulus</i>	73	0	82	0	25	223	<i>S. quinquepunctata</i> ; <i>S. phaeoptera</i> ; <i>M. acasta</i> ; <i>M. murinum</i> ; <i>T. cyanea</i> ; <i>Z. percontatoria</i> ; <i>A. scrophulariae</i>

NIDOS-TRAMPA 2008 ENEMIGOS NATURALES ESPECIE	VIÑEDO		CEREAL		HUERTA	
	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.
<i>Amobia oculata</i>	8	0	0	0	0	0
<i>Anthrax anthrax</i>	0	0	23	0	0	0
<i>Anthrenus scrophulariae</i>	0	4*	0	17*	4*	109*
<i>Calyptraeae</i> sp.	1	0	1	0	0	0
<i>Copidosoma</i> sp.	1*	0	0	1*	5*	0
<i>Gelis</i> sp	0	0	1	0	0	0
<i>Melittobia acasta</i>	9*	9*	75*	12*	12*	53*
Milichiidae	0	0	0	0	1	0
<i>Miltogramma murinum</i>	10	0	3	15	2	10
<i>Miltogramma taeniatum</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Monodontomerus obscurus</i>	1	0	0	3	2	2
<i>Perithous scurra</i>	0	0	7	0	0	0
<i>Sapyga quinquepunctata</i>	36	6	53	40	38	86
<i>Senotainia albifrons</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Stelis minuta</i>	2	0	0	1	0	0
<i>Stelis phaeoptera</i>	24	28	1	0	22	44
<i>Stelis punctulatissima</i>	6	0	0	5	0	0
Tachinidae	0	0	0	0	1	0
<i>Tetramesa</i> sp	0	0	1	1	3	0
<i>Trychrisis cyanea</i>	0	0	1	0	0	1
<i>Zatypota percontatoria</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Zonitis immaculata</i>	1	0	7	1	0	0

* celdas totales de cría. Los individuos por celda son numerosos

Anexo IV

Listas de especies de abejas y avispas capturadas mediante manga entomológica durante los muestreos por transectos, en tres tipos de cultivo y dos grados de intensificación agrícola, realizados en el período de estudio de 2008.

TRANSECTOS 2008 GÉNEROS ABEJAS	VIÑEDO		CEREAL		HUERTA	
	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.
<i>Amegilla</i> sp.	0	0	2	4	0	0
<i>Andrena</i> sp 1	10	2	7	6	9	4
<i>Andrena</i> sp 2	0	0	0	0	3	8
<i>Anthidiellum</i> sp.	1	0	0	0	0	0
<i>Anthidium</i> sp.	0	0	0	1	2	2
<i>Apis</i> sp	3	13	19	3	8	3
<i>Arehianthidium</i> sp.	1	0	0	0	0	0
<i>Bombus</i> sp.	0	0	0	5	0	0
<i>Ceratina</i> sp.	1	3	5	4	2	7
<i>Coelioxys</i> sp.	1	0	0	0	0	0
<i>Colletes</i> sp.	3	0	0	8	1	0
<i>Eucera</i> sp.	0	1	0	1	1	0
<i>Halictus</i> sp.	3	9	9	4	9	12
<i>Heriades</i> sp.	3	0	0	0	0	0
<i>Hoplitis</i> sp.	0	0	0	0	1	0
<i>Hoplosmia spinulosa</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Hylaeus</i> sp.	0	8	2	4	2	0
<i>Lasioglossum</i> sp 1	15	18	15	13	21	15
<i>Lasioglossum</i> sp 2	4	3	0	0	0	1
<i>Megachile</i> sp.	1	4	0	2	2	4
<i>Melitta</i> sp.	0	0	0	4	3	0
<i>Nomada</i> sp.	0	2	2	0	2	3
<i>Nomioides</i> sp.	12	0	0	0	0	1
<i>Osmia</i> sp.	3	0	0	0	1	0
<i>Panurgus</i> sp.	1	14	1	1	2	0
<i>Pseudapis</i> sp.	1	0	1	2	0	1
<i>Rhodanthidium</i> sp.	0	0	0	0	0	1
<i>Sphecodes</i> sp.	0	0	0	1	5	2
<i>Xylocopa</i> sp.	1	0	0	0	0	0

TRANSECTOS 2008 ESPECIES AVISPAS	VIÑEDO		CEREAL		HUERTA	
	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.
<i>Alastor atropos</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Amblyteles</i> sp.	0	0	0	0	0	1
<i>Ancistrocerus gazella</i>	0	1	0	0	1	0
<i>Astata boops</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Astata kashmirensis</i>	0	0	0	0	0	4
<i>Batozonellus</i> sp.	0	0	0	0	1	0
<i>Bembix zonata</i>	1	0	0	0	0	0
Bethylidae (Sp no ident.)	0	1	0	0	0	0
<i>Calameuta</i> sp.	0	0	0	2	0	0
<i>Cephus</i> sp.	0	0	0	2	0	0
<i>Cerceris arenaria</i>	2	2	0	0	0	0
<i>Cerceris flavilabris</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Cerceris quinquefasciata</i>	0	1	0	0	2	0
<i>Cerceris rubida</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Cerceris rybyensis</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Cerceris sabulosa</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Crossocerus acanthophorus</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Crossocerus vagabundus</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Diodontus insidiosus</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Dolerus</i> sp.	1	0	0	0	0	1
<i>Eumenes coarctatus coarctatus</i>	3	3	3	0	0	0
<i>Eumenes dubius dubius</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Eumenes papillarius</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Gorytes quinquecinctus</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Hedychrum niemelai</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Hedychrum niobile</i>	0	2	0	0	0	0
<i>Lestica clypeata</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Lindenius albilabris</i>	0	0	0	0	1	1
<i>Lindenius ibericus</i>	0	0	0	0	0	3
<i>Macrophya</i> sp.	0	0	4	0	0	0
<i>Mimesa grandii</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Mimumesa unicolor</i>	0	0	0	0	0	4
<i>Nysson interruptus</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Pemphredon inornata</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Pemphredon lethifer</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Philanthus pulchellus</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Polistes dominula</i>	0	0	0	0	0	2
<i>Polistes gallicus</i>	1	0	0	1	0	0
<i>Polistes nimpha</i>	0	0	1	1	1	0
<i>Polistes semenowi</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Priocnemis</i> sp.	0	0	0	0	0	1
<i>Pseudomalus auratus</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Scolia</i> sp.	0	1	0	0	0	0
<i>Stenodynerus fastidiosissimus</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Tachytes panzeri</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Tenthredo</i> sp.	0	0	0	0	2	0

Anexo V

Lista de especies de parasitoides capturados mediante manga entomológica durante los muestreos por barrido, en tres tipos de cultivo y dos grados de intensificación agrícola, realizados en el período de estudio de 2008.

BARRIDO 2008 ESPECIES PARASITOIDES	VIÑEDO		CEREAL		HUERTA	
	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.	BAJA INTENS.	ALTA INTENS.
<i>Aleiodes</i> sp.	0	0	0	2	0	11
<i>Alysia manducator</i>	0	0	0	0	20	0
<i>Anisobas cingulatellus</i>	7	0	0	0	0	0
<i>Antrusa flavicoxa</i>	0	0	0	6	0	0
<i>Antrusa melanocera</i>	0	0	0	0	2	0
<i>Aspilota anaphoretica</i>	0	0	3	0	0	0
<i>Aspilota breviannata</i>	0	0	0	0	0	8
<i>Brachymeria secundaria</i>	0	0	0	0	10	0
<i>Chorebus anasellus</i>	6	0	0	0	0	0
<i>Chrysocharis pentheus</i>	4	14	0	0	0	0
<i>Cotesia glomerata</i>	6	11	0	0	15	0
<i>Cotesia</i> sp.	0	0	0	4	0	0
<i>Dacnusa sibirica</i>	0	3	0	9	0	13
<i>Dacnusa temula</i>	0	2	0	0	0	0
<i>Diglyphus isaea</i>	6	0	0	5	3	0
<i>Dinotrema alox</i>	0	0	0	0	18	0
<i>Dinotrema brevicorne</i>	0	0	2	0	0	8
<i>Diolcogaster</i> sp.	0	0	0	8	0	0
<i>Eurytoma nodularis</i>	3	0	0	0	0	0
<i>Exochus</i> sp.	0	0	6	0	0	0
<i>Gasteruption</i> sp.	0	1	0	0	0	0
<i>Gelis acarorum</i>	0	0	0	5	0	0
<i>Hormius moniliatus</i>	0	5	0	0	0	0
<i>Ichneumon</i> sp.	0	3	0	0	0	0
<i>Lissogaster</i> sp.	0	0	0	2	0	0
<i>Neochrysocharis formosa</i>	0	0	9	0	0	0
<i>Neoneurus</i> sp.	0	0	0	0	0	5
<i>Ophion luteus</i>	1	0	0	1	0	0
<i>Orthostigma beyarslani</i>	0	0	11	0	0	0
<i>Orthostigma longicorne</i>	0	0	0	10	10	0
<i>Pediobius</i> sp.	3	0	0	0	0	0
<i>Perithous septemcinctorius</i>	7	0	0	0	0	0
<i>Pimpla aethiops</i>	0	0	6	0	0	0
<i>Polemochartus liparæ</i>	0	0	0	6	0	0
<i>Protapanteles vitripennis</i>	0	0	12	0	4	20
<i>Pteromalus puparum</i>	0	5	0	0	0	0
<i>Rhysipolis mediator</i>	0	0	0	0	7	0
<i>Stenomacrus</i> sp.	0	0	0	0	0	2
<i>Vipio falcoi</i>	1	0	0	0	0	0

ENEMIGOS NATURALES ESPECIE	TIPO DE ESTRUCTURA					
	MARGEN BOSQUE	SETO CONECTADO	SETO PARC. AISLADO	BANDA CONECTADA	BANDA PARC. AISLADA	BANDA AISLADA
<i>Amobia</i> sp.	8	5	1	2	0	0
<i>Anthrenus scrophulariae</i>	0	2*	2*	3*	1*	2*
<i>Chrysis ignita</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Copidosoma</i>	28*	0	0	0	13*	0
<i>Diagdema</i> sp.	0	0	0	1	0	0
<i>Gasteruption merceti</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Melittobia acasta</i>	15*	5*	12*	4*	2*	8*
<i>Miltogramma murinum</i>	9	4	2	3	7	0
<i>Monodontomerus obscurus</i>	1	0	1	2	0	0
<i>Perithous scurra</i>	0	0	17	1	0	0
<i>Pseudomalus auratus</i>	0	0	0	1	0	0
<i>Sapyga quinquepunctata</i>	13	21	23	3	1	25
<i>Stelis breviscula</i>	0	5	0	0	0	0
<i>Stelis phaeoptera</i>	5	11	26	5	22	6
<i>Stelis punctulatisima</i>	0	0	0	0	1	0
Tachinidae	0	1	0	0	0	0
<i>Trychrysis cyanea</i>	3	0	0	0	0	0
<i>Zonitis immaculta</i>	2	3	9	0	0	0

* celdas totales de cría. Los individuos por celda son numerosos