

Interacción de la red áfido-parasitoide-hormiga en plantas asociadas a un cultivo ecológico de cítricos

C. Bañol^{1,*}, N. Pérez², J. Piñol³, J.A. Barrientos⁴, D. Ventura^{5,6}

(1) Centro de investigación, Posgrado y Conservación Amazónica CIPCA, Universidad Estatal Amazónica, Km 44 vía Puyo-Tena, Ecuador.

(2) Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental, Universidad de León, 24071 León, España.

(3) Centro de Investigación Ecológica y Aplicaciones Forestales CREA, Unitat d' Ecologia, Facultat de Biociències, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Cerdanyola del Vallès, España.

(4) Departamento de Biología Animal, de Biología Vegetal y de Ecología, Unitat de Zoologia, Facultat de Biociències. Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Cerdanyola del Vallès, España.

(5) Departament d'Indústries Agroalimentàries i Ciències Ambientals (IACA), Facultat de Ciències i Tecnologia (UST), Universitat de Vic – Universitat Central de Catalunya (UVic-UCC), Calle de la Laura 13, 08500 Vic, Barcelona, España.

(6) Centre Tecnològic Forestal de Catalunya (CTFC), Grup d'Ecologia Funcional i Canvi Global (GAMES-ECOFUN), Crta. de Sant Llorenç de Morunys, Km 2, 25280 Solsona (Lleida), España.

* Autor de correspondencia: [LCayuela \[luis.cayuela@urjc.es\]](mailto:LCayuela@urjc.es)

> Recibido el 28 de noviembre de 2016 - Aceptado el 24 de septiembre de 2017

Bañol, C., Pérez, N., Piñol, J., Barrientos, J.A., Ventura, D. 2017. Interacción de la red áfido-parasitoide-hormiga en plantas asociadas a un cultivo ecológico de cítricos. *Ecosistemas* 25(3): 67-79. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.09

La vegetación asociada a los cultivos cumple una función fundamental en el manejo del suelo y en los procesos de control biológico, como la depredación y el parasitismo. En este estudio se investigaron los tipos de plantas asociadas a un cultivo de cítricos para establecer las interacciones entre las comunidades de pulgones-parasitoides-hormigas y conocer los posibles reservorios afidológicos. Se calcularon las tasas de parasitismo en pulgones y se determinó el grado de anidamiento de estas comunidades mediante redes bipartitas de presencia-ausencia, y así conocer las matrices de especies anidadas. Los resultados mostraron dos especies específicas de pulgones con la tasa de parasitismo más alta, *Dysaphis pyri* y *Shipa maydis*, ambas parasitadas por *Lysiphlebus testaceipes*, uno de los parasitoides más comunes y abundantes en cítricos. La red plantas-pulgones estuvo claramente no anidada, debido a que los pulgones son especializados en explotar cierto tipo de planta; además la vegetación existente durante la época de muestreo quizás no fue atractiva para culminar sus ciclos biológicos o las densidades estaban bajas en este periodo. Por tanto, las plantas asociadas al cultivo no fueron reservorios de pulgones. Las otras dos redes, pulgones-parasitoides y pulgones-hormigas sí estuvieron anidadas, debido principalmente a la existencia de especies generalistas de parasitoides y de hormigas (*L. testaceipes* interactuó con 11 especies de pulgones y *Lasius grandis* con 9 especies), lo que indica que parasitoides y hormigas se complementan para un adecuado control biológico en cítricos.

Palabras clave: anidamiento; control biológico; *Lasius grandis*; *Lysiphlebus testaceipes*; redes bipartitas

Bañol, C., Pérez, N., Piñol, J., Barrientos, J.A., Ventura, D. 2017. Interaction of the aphid-parasitoid-ant network in plants associated with an organic citrus grove. *Ecosistemas* 25(3): 67-79. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.09

Vegetation associated with crops plays a fundamental role in soil management and biological control processes, such as predation and parasitism. In this study, the types of plants associated with a citrus crop were investigated to establish the interactions between the aphid-parasitoid-ant communities and to know the possible aphid reservoirs. Parasitism rates in aphids were calculated and the degree of nesting of these communities was determined through bipartite networks of presence-absence in order to know the matrices of nested species. The results showed two specific species of aphids with the highest parasitism rate, *Dysaphis pyri* and *Shipa maydis*, both parasitized by *Lysiphlebus testaceipes*, one of the most common and abundant parasitoids in citrus. The red aphid-plants were clearly not nested, because the aphids are specialized in exploiting certain type of plant, also the vegetation existing during the sampling season may not have been attractive to the end of their biological cycles, or the densities were low in this period. Therefore, the plants associated with the crop were not reservoirs of aphids. The other two aphid-parasitoid and aphid-ant networks were nested, mostly due to the existence of generalist species of parasitoids and ants (*L. testaceipes* interacted with 11 species of aphids, and *Lasius grandis* with 9 species), which indicates that parasitoids and ants are complementary for a suitable biological control in citrus.

Key words: nestedness; biological control; *Lasius grandis*; *Lysiphlebus testaceipes*; bipartite networks

Introducción

En la citricultura ecológica la biodiversidad es un factor muy importante para el mantenimiento de la fertilidad y sanidad del cultivo. La vegetación asociada a los cultivos (hierbas silvestres o plantas arvenses) aprovecha los espacios libres de estas plantaciones y se desarrolla en los nichos ecológicos vacíos, equilibrando así el ciclo de nutrientes y maximizando el uso de

la energía solar (Domínguez Gento 2010). El uso de estas cubiertas vegetales asociadas lleva implícitos numerosos beneficios como son la reducción de la erosión, la estimulación de la actividad biológica del suelo, la producción de materia orgánica y el incremento de la abundancia de enemigos naturales, limitando así el efecto de algunos insectos plaga (MacRae y Mehuys 1985; Domínguez Gento et al. 2002; Domínguez Gento 2010).

Existen varios estudios que ilustran la importancia de las cubiertas vegetales y su papel en el incremento de enemigos naturales; por ejemplo, los áfidos pueden llegar a ser muy numerosos en las cubiertas vegetales en ciertas épocas y pueden servir como importante alimento alternativo para varios insectos beneficiosos (Bugg et al. 1990; Silva et al. 2010); es el caso de las gramíneas como la *Festuca arundinacea* Schreb. que proporciona refugio y alimento a pulgones específicos de gramíneas como *Sitobion fragariae* Walker, *Rhopalosiphum padi* L. y *Sitobion avenae* Fabricius, los cuales aparecen a principios de primavera, dando lugar a un adelanto en la aparición de las especies afídofagas que se trasladan de *F. arundinacea* a los árboles de cítricos para alimentarse e iniciar la puesta (Gómez-Marco et al. 2012).

Otro ejemplo son especies del género *Malva* y *Sonchus*, que actuaron como reservorios de *Aphis spiraeicola* Patch en un huerto de cítricos clementinos, promoviendo así la presencia temprana de depredadores (pero no parasitoides) en las copas de los árboles antes del incremento exponencial de este pulgón (Gómez-Marco et al. 2016a).

Ciertos estudios señalan que los pulgones más importantes en cultivos de cítricos, principalmente en clementinos, son *A. spiraeicola* y *Aphis gossypi* Glover (Michelena y Sanchis 1997; Piñol et al. 2008), siendo el primero el más abundante y el causante de importantes daños económicos (Hermoso de Mendoza et al. 1997; Gómez-Marco et al. 2016b). La mayoría de los pulgones suelen presentarse en la naturaleza formando colonias, propiedad frecuente en organismos colonizadores (Asante et al. 1993; Michaud 1999). La selección del hospedador no es un proceso aleatorio, porque los pulgones poseen diversas formas de localizar su planta hospedadora (procesos químicos y mecanismos sensoriales) (Powell et al. 2006). Las dos especies de pulgones anteriormente indicadas son polífagas, pero presentan clara predilección por los cítricos en ciertas épocas del año. Las especies del género *Aphis* L. incrementan pronto sus poblaciones en primavera y su densidad aumenta rápidamente con el desarrollo de nuevos brotes. Posteriormente, las poblaciones de estas especies disminuyen de manera drástica, desapareciendo en el periodo estival. No obstante, a menudo, se produce un segundo pico de crecimiento durante el otoño, para desaparecer de nuevo totalmente en el invierno (Hermoso de Mendoza et al. 1997; Bargallo et al. 1998; Bañol et al. 2012). En esta época, las hembras vivíparas pueden sobrevivir sobre los mismos cítricos o sobre otras plantas herbáceas como rosáceas o asteráceas y también sobre manzanos y nísperos (Soler et al. 2003), pero son difícilmente detectables en los muestreos. Además, el comportamiento mutualista con las hormigas favorece el incremento de sus poblaciones, afectando negativamente la abundancia de depredadores generalistas (Calabuig et al. 2015), aunque este comportamiento también depende de la planta hospedadora; así, algunas especies de pulgones son atendidas por hormigas en alguna de sus plantas hospedadoras, pero no sobre otras, y la receptividad de las plantas proporciona más especies de pulgones atendidos (Dixon 1998).

Por otro lado, los pulgones son controlados por numerosos parasitoides pertenecientes principalmente a las familias Braconidae, Ichneumonidae, Encyrtidae y otros Chalcidoidea (Michelena y Sanchis 1997; Belliure et al. 2008), los cuales reducen considerablemente las poblaciones en diferentes cultivos (Llorens 1990; Kavallieratos et al. 2004). Igualmente, la asociación de los pulgones con hormigas incrementa la riqueza y diversidad de parasitoides (Calabuig et al. 2015). Es importante analizar las interacciones entre estas comunidades para establecer la influencia de una población a otra. Por lo tanto, el estudio de redes entre diferentes poblaciones permite determinar relaciones simétricas o asimétricas entre ellas. La asimetría se relaciona con la abundancia, es decir, las especies raras son afectadas asimétricamente, mientras que especies abundantes que interactúan tienden a mostrar efectos más simétricos y recíprocamente fuertes (Vázquez et al. 2007). Un ejemplo son las redes bipartitas, que tienen dos tipos de elementos: nodos (especies) y enlaces o interacciones entre ellos (Jordano et al. 2009). Estas redes ilustran las conexiones entre las especies

de dos grupos distintos (Borgatti y Everett 1997; Newman et al. 2006), siendo muy útiles en el estudio de interacciones parásito-hospedador y planta-hormiga (Guimarães et al. 2006). Un patrón común de estas redes de interacción es el anidamiento (nestedness). El patrón de interacciones anidado ocurre cuando los especialistas interactúan sólo con especies generalistas, pero éstas interactúan también entre ellas (Bascompte et al. 2003; Vázquez y Aizen 2004). Sin embargo, se han descubierto nuevos patrones topológicos en las redes que evidencian la distribución de fuertes interacciones y las complejas configuraciones, las cuales representan la estabilidad y la estructura de la red; como también el reconocimiento de las características y el comportamiento de los individuos en las interacciones (Ings et al. 2009). El número de mutualistas de una especie predice mejor la supervivencia individual de las especies y, por lo tanto, la persistencia de la comunidad, así el anidamiento sería una covariable secundaria en lugar de un factor de biodiversidad en la comunidad mutualista (James et al. 2012).

En este estudio se investigaron las plantas asociadas al cultivo de cítricos con el propósito de analizar las interacciones entre las comunidades de plantas, pulgones, parasitoides y hormigas, mediante el análisis de redes bipartitas de presencia-ausencia y el grado de anidamiento entre las especies involucradas. Todo ello con el fin de determinar los posibles reservorios afidológicos de las especies comunes de pulgones propios de los cítricos, sus tasas de parasitismo y la implicación de la diversidad de parasitoides y hormigas asociadas a los mismos.

Materiales y métodos

Zona de estudio

El muestreo se realizó en la vegetación asociada dentro y fuera de una plantación ecológica de cítricos en La Selva del Camp (Tarragona, noreste de España, 41° 13' 07" N y 1° 08' 35" E). La plantación de cítricos consta de cerca de 300 árboles de clementina (*Citrus clementina* var. *Clemenules* Hort. ex Tan.) injertados sobre patrón híbrido Citrange Carrizo [*Poncirus trifoliata* (L.) Raf. × *Citrus sinensis* (L.) Osb.]. El cultivo cumple con todas las normas de la agricultura orgánica desde 2004, caracterizado por la ausencia de pesticidas, fungicidas o herbicidas, y sólo la aplicación de abono orgánico utilizado como fertilizante. El control de las malas hierbas se realiza mediante desbrozado mecánico. El riego del cultivo se realiza mediante micro-aspersión desde el año 2006.

Elección de la vegetación

A mediados de junio de 2012, y diariamente durante 12 días consecutivos, se buscaron individuos de las especies herbáceas más abundantes, tanto en la zona perimetral como entre filas de la plantación de mandarinos, que tuvieran colonias de pulgones. Dentro de la plantación se encontraron también algunos árboles frutales aislados que no son cítricos, como peral, manzano, melocotonero, avellano, níspero, nogal, entre otros, en los cuales también se buscaron colonias de pulgones. Finalmente, se seleccionó la vegetación de la periferia de la plantación con pulgones (hasta 10 m de distancia a partir del borde del cultivo). Las plantas fueron marcadas para su posterior muestreo.

Recuento y muestreo de pulgones, parasitoides y hormigas

De cada planta seleccionada se determinó la especie, se anotó la especie de pulgón asociada y se estimó su abundancia mediante una escala semicuantitativa de 1-5, 6-25, 26-100, y >100 individuos por brote, rama u hoja dependiendo del mayor número de pulgones observados en cada órgano de la planta. Las plantas herbáceas seleccionadas fueron de las familias Apiaceae, Araliaceae, Asteraaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Fabaceae, Malvaceae (Tabla 1), las cuales presentaban pulgones principalmente en las ramas y hojas. Algunas especies de gramíneas como *Avena barbata* L., *Avena sativa* L. y *Hordeum murinum* L. también fueron seleccionadas presentando grandes colonias de pulgones en sus hojas y entrenudos, al igual que las leguminosas *Spartium* sp. y *Trifolium*

pratense L. Los arbustos seleccionados, *Nerium oleander* L. y *Corylus avellana* L. albergaban pulgones principalmente en las brotes y ramas. Con respecto a las especies arbóreas estudiadas fueron analizadas las Rosáceas como el manzano, peral, melocotonero y el níspero y otros árboles tales como *Quercus ilex* L., *Juglans regia* L. y *Punica granatum* L. (Tabla 1), los cuales presentaban especies de pulgones en sus brotes y cerca de los frutos.

Los resultados fueron presentados en términos de la abundancia estimada tomando los valores medios del rango de la escala semicuantitativa (3, 15, 60 y 250 individuos respectivamente) de cada planta muestreada (Piñol et al. 2009).

Seguidamente se cuantificaron los pulgones parasitados (momias) y las momias vacías para determinar la tasa de parasitismo en cada planta. Cuando había alguna duda acerca de la taxonomía de los pulgones se preservaron entre dos y diez individuos en alcohol al 70%, dependiendo de su grado de parasitación, se tomaron igualmente de tres a cincuenta momias sin emerger de cada hoja o tallo de planta, indicando la planta de procedencia y la especie de pulgón asociado. Cuando la colonia de pulgones era visitada por hormigas, se fijaron de una a quince obreras en alcohol al 70% para su posterior determinación. De forma parecida se procedió con los árboles frutales, en los que se eligieron de una a tres ramas para realizar los conteos y muestreos de pulgones, parasitoides y hormigas. Todo el procedimiento anteriormente descrito se realizó en conjunto con la selección de plantas en las mismas fechas, primero en la vegetación entre filas del cultivo de clementinos y luego en las plantas de la periferia.

Posteriormente, los pulgones parasitados se guardaron en una cámara de cría hasta su emergencia, ordenándose por especies de planta y colocando las momias sujetas a la hoja o de un corte de tallo de la planta respectiva en recipientes de plástico de 100 ml cubiertos con tela muselina para evitar su escape al emerger.

Clasificación de los artrópodos

Los pulgones fueron identificados en campo mediante claves taxonómicas (Barbagallo et al. 1998; Nieto-Nafría y Mier Durante 1998; Nieto-Nafría et al. 2003). Los ejemplares que mostraban cierta duda fueron llevados al laboratorio para su posterior determinación bajo lupa binocular. Los parasitoides, después de emergidos en la cámara de cría, fueron separados por morfotipos y algunos clasificados hasta género utilizando las claves de Pennacchio (1989) y Kavallieratos et al. (2005). Posteriormente los ejemplares fueron enviados a especialistas para su determinación. Las hormigas fueron clasificadas mediante las claves de Collingwood (1978) y Seifert (1992).

Análisis de datos

En primer lugar, se cuantificaron y estimaron las especies más abundantes de cada comunidad (plantas, pulgones, parasitoides y hormigas). La tasa de parasitismo asociada a cada especie de planta se estimó como el cociente entre el número de pulgones momificados y el total del número de pulgones (pulgones más momias).

Tabla 1. Especies de plantas y pulgones encontrados en la plantación de cítricos (La Selva del Camp, Tarragona). En negrita se muestra la abundancia relativa (%) de las especies más abundantes.

Table 1. Species of plants and aphids found in the citrus grove (La Selva del Camp, Tarragona). The relative abundance (%) of the most abundant species is shown in bold.

PLANTAS HOSPEDADORAS			PULGONES
			Orden Hemiptera, Superfamilia Aphidoidea, Familia Aphididae
Orden	Familia	Especie	Especie
Apiales	Apiaceae	<i>Anethum graveolens</i> L.	<i>Aphis fabae</i> Scopoli
	Araliaceae	<i>Hedera helix</i> L.	<i>Aphis gossypii</i> Glover
Asterales	Asteraceae	<i>Cardus pycnocephalus</i> L. (11%)	<i>Aphis neri</i> Boyer de Fonscolombe
		<i>Conyza canadensis</i> L. (Cronquist)	<i>Aphis punicae</i> Passerini (16%)
		<i>Sonchus oleraceus</i> L. (44%)	<i>Aphis rumicis</i> Linnaeus
Brassicales	Brassicaceae	<i>Sinapis arvensis</i> L.	<i>Aphis</i> sp.
Caryophyllales	Caryophylloideae	<i>Silene vulgaris</i> (Moench.) Garcke	<i>Aphis spiraeicola</i> Patch
Fagales	Betulaceae	<i>Corylus avellana</i> L.	<i>Aphis umbrella</i> Börner
	Fabaceae	<i>Spartium</i> sp.	<i>Brachycaudus cardui</i> Linnaeus
		<i>Trifolium pratense</i> L.	<i>Brachycolus cucubali</i> Passerini
	Fagaceae	<i>Quercus ilex</i> L.	<i>Brevicoryne brassicae</i> Linnaeus
	Juglandaceae	<i>Juglans regia</i> L.	<i>Chromaphis juglandicola</i> Kaltenbach
Gentianales	Apocynaceae	<i>Nerium oleander</i> L.	<i>Dysaphis plantaginea</i> Passerini
Malvales	Malvaceae	<i>Malva sylvestris</i> L.	<i>Dysaphis pyri</i> Boyer de Fonscolombe
Myrtales	Lythraceae	<i>Punica granatum</i> L. (33%)	<i>Hyalopterus</i> sp. Koch
Poales	Poaceae	<i>Avena barbata</i> L. (19%)	<i>Hyperomyzus lactucae</i> Linnaeus
		<i>Avena sativa</i> L.	<i>Lachnus roboris</i> Linnaeus
		<i>Hordeum murinum</i> L.	<i>Macrosiphum euphorbiae</i> Thomas
Rosales	Rosaceae	<i>Eriobotrya japonica</i> (Thunb.) Lindl.	<i>Myzocallis coryli</i> Goeze
		<i>Malus domestica</i> Borkh	<i>Myzus varians</i> Davidson
		<i>Prunus pérsica</i> Stokes	<i>Nearctaphis bakeri</i> Cowen
		<i>Pyrus communis</i> L.	<i>Panaphis juglandis</i> Goeze
			<i>Siphia maydis</i> Passerini
			<i>Thelaxes suberi</i> Del Guercio (14%)
			<i>Uroleucon erigeronense</i> Thomas (12%)
			<i>Uroleucon sonchi</i> L.
			<i>Uroleucon</i> sp.

Posteriormente se analizó el grado de anidamiento de estas especies, para lo cual se establecieron tres redes bipartitas cualitativas (de presencia-ausencia) entre plantas y pulgones, entre pulgones y parasitoides y entre pulgones y hormigas. El análisis del grado de anidamiento está dado como una medida de ordenamiento, que indica la organización de un sistema ecológico (Patterson y Atmar 1986). Aplicando este concepto a sistemas que mantienen una interacción mutualista, el anidamiento se puede definir como un patrón de interacción donde las especies especialistas interactúan con especies que forman subconjuntos propios de las especies que interactúan con los generalistas (Bascompte et al. 2003; Bascompte y Jordano 2006; Staniczenko et al. 2013).

Para calcular el grado de anidamiento existen diferentes medidas, pero la más conocida es mediante el concepto de “temperatura” (Atmar y Patterson 1993; Patterson y Atmar 2000). La “temperatura” varía entre 0 y 100. Una “temperatura baja” indica que la matriz está anidada, mientras que una “temperatura elevada” indica que no lo está. De todas formas, la “temperatura” absoluta no sirve para medir el grado de anidamiento, ya que esta depende de otros factores, como son el tamaño de la matriz y la proporción de “unos” que contiene la matriz. Por tanto, para determinar si la matriz está o no anidada se realizó un test estadístico no paramétrico permutacional con el programa BINMATNEST (binary matrix nestedness temperatura calculator) (Rodríguez-Gironés y Santamaría 2006), que consiste en determinar la probabilidad de encontrar matrices al azar con la misma o menor temperatura que la matriz inicial. Tres de estas probabilidades se representan en tres modelos nulos. El primer modelo propuesto por Atmar y Patterson (1995) que calcula la temperatura mediante el programa visual BASIC incluyendo 294 matrices de presencia-ausencia y la distribución de las especies. El segundo modelo nulo consiste en calcular la temperatura mediante el NTC (Nestedness Temperature Calculator Program) que crea una serie de matrices “al azar”, dejando que cada elemento individual sea igual a 1 (en la matriz de entrada). Por lo tanto, se calcula la temperatura de cada matriz aleatoria resultando una temperatura inferior o igual a la temperatura de la matriz de entrada (Fischer y Linden-mayer 2002).

Como no está del todo claro qué modelo nulo es el más adecuado para comparar la “temperatura” observada de la matriz, BINMATNEST calculó los tres modelos, aunque Rodríguez-Gironés y Santamaría (2006) sugieren que posiblemente el más robusto sea el número tres, porque plantea que cada celda de la red tiene la misma probabilidad de ser ocupada. Esta probabilidad se calcula como el número de “unos” en la red original dividida por el número de celdas (filas por columnas) (Bascompte et al. 2003). En los resultados se proporcionan los resultados estadísticos referidos a los tres modelos nulos.

Resultados

La comunidad de plantas

Se muestrearon un total de 22 especies de plantas asociadas al cultivo de mandarinos: 13 plantas herbáceas y 9 árboles (Tabla 1). Las plantas herbáceas más abundantes que contenían colonias de pulgón fueron *Sonchus oleraceus* L. (44% de las ramas seleccionadas de cada planta con uno o más especies de pulgones), *Avena barbata* Pott. ex Link. (19%) y *Carduus pycnocephalus* L. (11%); con respecto a los árboles se consideraron sólo los que albergaban colonias de pulgones, siendo el granado (*Punica granatum* L.) la especie que contenía mayor número de pulgones (1350 individuos (33%), incluyendo adultos y ninfas).

La comunidad de pulgones

Se estimaron 8469 pulgones en el total de las plantas seleccionadas, correspondientes a 27 especies (Tabla 1). Las especies más abundantes fueron *Aphis punicae* Passerini (16% de individuos distribuidos por todas las especies de plantas, aunque concentrados principalmente en *P. granatum* y *Hedera helix* L.), *Thelaxes suberi* Del Guercio (14%) asociada principalmente a

Quercus ilex L. y la especie *Uroleucon erigeronense* Thomas (12%) asociada a plantas de *Conyza canadensis* L. Cronquist. Con respecto a las especies más comunes en cítricos, *A. spiraeicola* y *A. gossypii*, éstas no aparecieron de forma abundante en las especies de plantas estudiadas.

La comunidad de parasitoides

De las 1852 momias controladas en la cámara de cultivo del laboratorio emergieron un total de 468 individuos de parasitoides e hiperparasitoides, correspondientes a 25 especies (Tabla 2) asociadas a 13 especies de áfidos. Los más abundantes fueron los parasitoides *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (43% de los parasitoides emergidos) y *Adialytus ambiguus* Haliday (18%), seguido del hiperparasitoide *Pachyneuron aphidis* Bouché (16%). *L. testaceipes* parasita principalmente a *A. punicae* (52% de los pulgones parasitados por *L. testaceipes*), y a *Sipha maydis* Passerini (18%); *A. ambiguus* parasita a los áfidos *S. maydis* (80% de los pulgones parasitados por *A. ambiguus*) y *Brachycaudus cardui* L. (20%). Finalmente, el hiperparasitoide *P. aphidis* se desarrolla mayoritariamente sobre colonias de *Brevicoryne brassicae* L. (78%) y *B. cardui* (20%).

La comunidad de hormigas

Se capturaron 9 especies de hormigas (Tabla 2) asociadas a los pulgones de las plantas seleccionadas. La especie de hormiga con mayor presencia fue *Lasius grandis* Forel (37% de las hormigas contadas) asociada a 9 especies de pulgones dentro de las cuales se encuentra *A. gossypii*. También las especies *Camponotus sylvaticus* Olivier (25%) y *Plagiolepis pygmaea* Latreille (13%) aparecieron con cierta frecuencia, aunque con mucha menor abundancia, y demostraron preferencia por tres especies de pulgón cada una, siendo *B. cardui* común para las dos especies de hormigas.

Tasas de parasitismo

Se contabilizaron un total de 1155 momias distribuidas en 14 especies de plantas, siendo *Dysaphis pyri* Boyer de Fonscolombe la especie de pulgón con mayor tasa de parasitismo en plantas de *Pyrus communis* L. (100%), seguido de la especie *S. maydis* en plantas de *A. barbata* (50.2%) (Tabla 3). Las dos especies de pulgones estuvieron parasitadas por el parasitoide primario *L. testaceipes*.

Anidamiento de las redes bipartitas

La red plantas-pulgones (Fig. 1A) estuvo claramente no anidada ($p=0.05$ para el tercer modelo nulo; Tabla 4), mientras que las redes pulgones-parasitoides (Fig. 1B) y pulgones-hormigas (Fig. 1C) sí estuvieron anidadas ($p=0.001$ y $p<0.001$ para el tercer modelo nulo, respectivamente; Tabla 4). Por consiguiente, no se encontraron plantas atacadas por muchas especies de pulgones ni muchos pulgones generalistas, que atacaran muchas especies de plantas. La mayoría de las plantas tuvieron entre 1, 2 y 3 especies de pulgones asociados, al igual que los pulgones, solo interactuaron con 1, 2, 3 o 4 especies de plantas (Fig. 2). En la red pulgones-parasitoides se destacó la interacción del pulgón *Hyperomyzus lactucae* L., 1758 con 10 especies de parasitoides, seguido de *B. cardui* con 8 especies y *Uroleucon sonchi* L., que interactuó con 5 especies de parasitoides. El resto de pulgones interactuaron con menos de 4 especies. Con respecto a las especies de parasitoides, la más generalista fue *L. testaceipes* que parasitó con 11 especies de pulgones y *P. aphidis* con 4 especies; el resto de parasitoides solo tuvieron relación con 1 o 2 especies de pulgones (Fig. 3). En las interacciones entre pulgones y hormigas, la especie de hormiga que interactuó con más especies de pulgones fue *L. grandis* (9 especies). Se observó que el resto de especies de hormigas visitaron únicamente entre 1 y 3 especies de pulgones. Por parte de los pulgones, hubo dos especies que fueron visitadas por bastantes especies de hormigas (*B. cardui* por 8 especies y *S. maydis* por 5 especies), mientras que el resto de especies de pulgones fueron visitados sólo por 1 o 2 especies (Fig. 4) y en 14 especies de pulgones no se detectaron visitas de hormigas.

Tabla 2. Especies de parasitoides y hormigas encontrados en la plantación de cítricos (La Selva del Camp, Tarragona). En negrita se muestra la abundancia relativa (%) de las especies más abundantes.

Table 2. Species of parasitoids and ants found in the citrus grove (La Selva del Camp, Tarragona). The relative abundance (%) of the most abundant species is shown in bold.

PARASITOIDES Orden Hymenoptera			HORMIGAS Orden Hymenoptera, Superfamilia Vespoidea, Familia Formicidae		
Superfamilia	Familia	Especie	Especie		
Chalcidoidea	Aphelinidae	<i>Aphelinus albipodus</i> Hayat and Fatima	<i>Camponotus aethiops</i> Latreille		
		<i>Aphelinus chaonia</i> Walker	<i>Camponotus foreli</i> Emery		
		<i>Aphelinus semiflavus</i> Howard	<i>Camponotus sylvaticus</i> Olivier (25%)		
	Encyrtidae	<i>Syrphophagus aphidivorus</i> Mayr	<i>Formica rufibarbis</i> Fabri		
		Eulophidae	<i>Aprostocetus</i> sp. Westwood	<i>Lasius grandis</i> Forel (37%)	
	<i>Aprostocetus venustus</i> Gahan		<i>Pheidole pallidula</i> Nylander		
	<i>Oomyzus sempronius</i> Erdös		<i>Plagiolepis pygmaea</i> Latreille (13%)		
	Eurytomidae	<i>Eurytoma brunniventris</i> Ratzeburg	<i>Tapinoma nigerrimum</i> Nylander		
	Mymaridae	<i>Gonatocerus pictus</i> Haliday	<i>Tetramorium semilaeve</i> Andre		
	Pteromalidae	<i>Asaphes suspensus</i> Nees			
		<i>Pachyneuron aphidis</i> Bouché (16%)			
	Cynipoidea	Figitidae	<i>Pachyneuron formosum</i> Walker		
			<i>Alloxysta brevis</i> Thomson		
<i>Alloxysta semiaperta</i> Fergusson					
Ichneumonoidea	Braconidae	<i>Alloxysta victrix</i> Westwood			
		<i>Adialytus ambiguus</i> Haliday (18%)			
		<i>Aphidius funebris</i> Mackauer			
		<i>Aphidius sonchi</i> Marshall			
		<i>Aphidius</i> sp. Nees			
		<i>Bracon (Glabrobracon) variator</i> Nees			
		<i>Diaeretiella rapae</i> M'Intosh			
		<i>Lysiphlebus confusus</i> Tremblay & Eady			
		<i>Lysiphlebus</i> sp. Foerster			
		<i>Lysiphlebus testaceipes</i> Cresson (43%)			
<i>Praon yomenae</i> Takada					

Tabla 3. Tasa de parasitismo (%). En el medio se describen las especies de pulgones y el (número estimado de individuos entre paréntesis,) cuyas plantas hospedadoras contenían momias en campo. A la derecha las tasas de parasitismo en porcentaje y (el número de pulgones parasitados entre paréntesis). Los valores en negrita corresponden a las tasas más altas.

Table 3. Parasitism rate (%). In the middle are described the species of aphids and the (estimated number of individuals in parentheses,) whose host plants contained mummies in the field. On the right, the parasitism rates in percentage and the (number of parasitized aphids) in parentheses. Values in bold correspond to the highest rates.

Plantas	Pulgones	Tasa de parasitismo % (pulgones parasitados)
<i>Anethum graveolens</i>	<i>Aphis fabae</i> (60)	6.3 (4)
<i>Avena barbata</i>	<i>Sipha maydis</i> (144)	50.2 (145)
<i>Carduus pycnocephalus</i>	<i>Brachycaudus cardui</i> (333)	21.1 (89)
<i>Conyza canadensis</i>	<i>Nearctaphis bakeri</i> (120)	4.0 (5)
	<i>Uroleucon erigeronense</i> (1050)	3.0 (32)
<i>Hordeum murinum</i>	<i>Sipha maydis</i> (6)	14.3 (1)
<i>Hedera helix</i>	<i>Aphis gossypii</i> (3)	25.0 (1)
<i>Malus domestica</i>	<i>Dysaphis plantaginea</i> (27)	20.6 (7)
<i>Nerium oleander</i>	<i>Aphis neri</i> (495)	3.3 (17)
<i>Punica granatum</i>	<i>Aphis punicae</i> (1350)	11.1 (169)
<i>Pyrus communis</i>	<i>Dysaphis pyri</i> (0)	100 (570)
<i>Quercus ilex</i>	<i>Thelaxes suberi</i> (1212)	0.3 (3)
<i>Sinapis arvensis</i>	<i>Brevicoryne brassicae</i> (600)	12.4 (85)
<i>Sonchus oleraceus</i>	<i>Hyperomyzus lactucae</i> (126)	8.0 (11)
	<i>Uroleucon sonchi</i> (237)	5.6 (14)

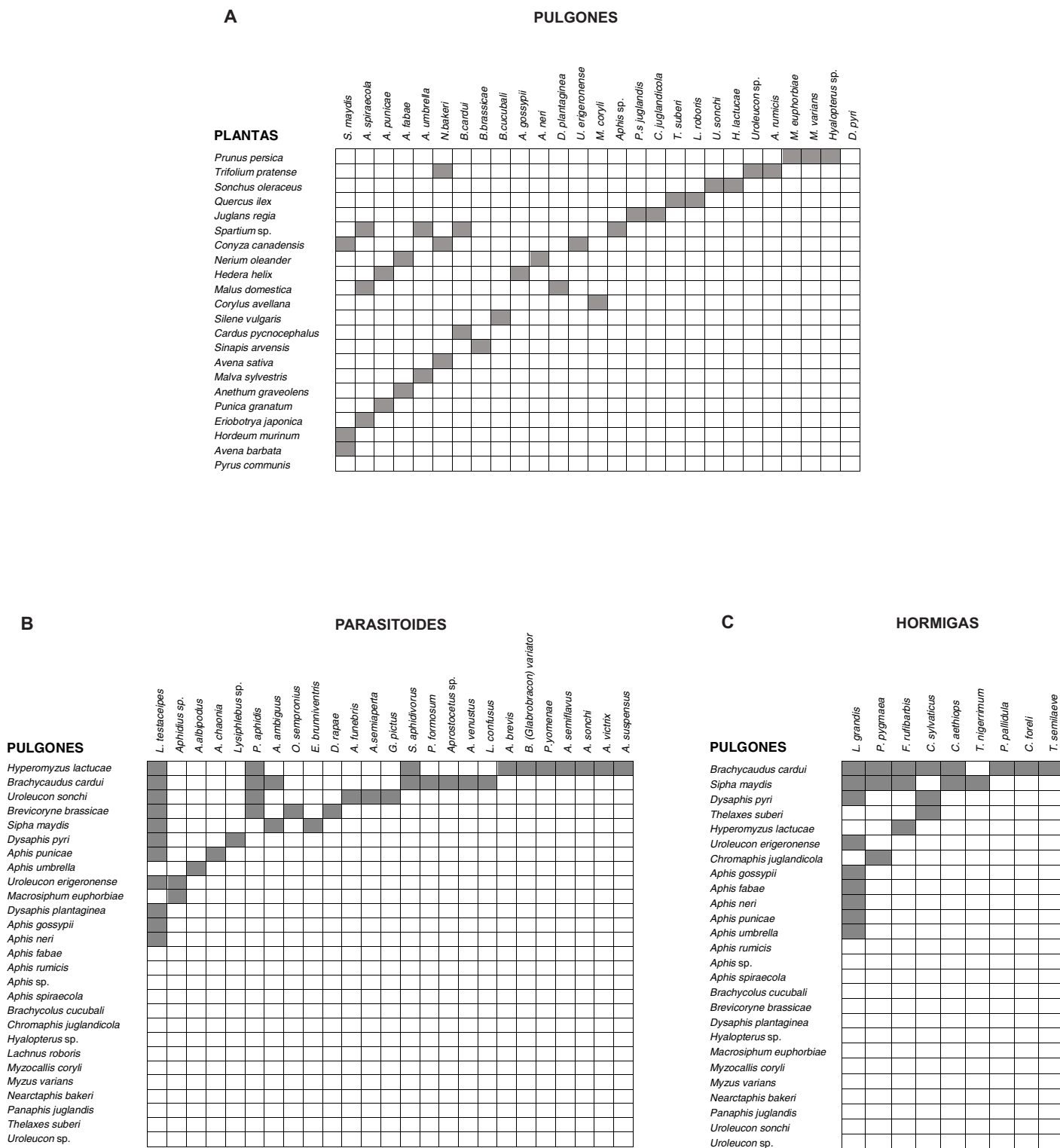


Figura 1. Redes bipartitas de presencia-ausencia de especies de plantas vs. especies de pulgones (A), pulgones vs. parasitoides (B) y pulgones vs hormigas (C) en la Selva del Camp.

Figure 1. Bipartite networks of presence-absence of plant species vs. species of aphids (A), aphids vs Parasitoids (B) aphids vs ants (C) in La Selva del Camp.

Tabla 4. Temperatura promedio (T) y varianza de anidamiento de cada matriz y su significación estadística (p) para la red plantas-pulgones, la red pulgones-parasitoides y la red pulgones-hormigas.

Table 4. Nesting temperature (T) and variance of each matrix and its statistical significance (p) for the plants-aphids network, the aphids-parasitoids network, and the aphids-ants network.

MATRICES	T	Varianza	p
<i>Red plantas-pulgones</i>			
1 Modelo nulo	14.92	9.18	0.05
2 Modelo nulo	14.72	10.61	0.08
3 Modelo nulo	14.69	9.29	0.07
<i>Red pulgones-parasitoides</i>			
1 Modelo nulo	14.56	8.19	< 0.001
2 Modelo nulo	9.95	8.35	0.003
3 Modelo nulo	10.44	10.23	0.001
<i>Red pulgones-hormigas</i>			
1 Modelo nulo	19.67	32.64	< 0.001
2 Modelo nulo	11.85	29.17	< 0.001
3 Modelo nulo	14.36	28.64	< 0.001

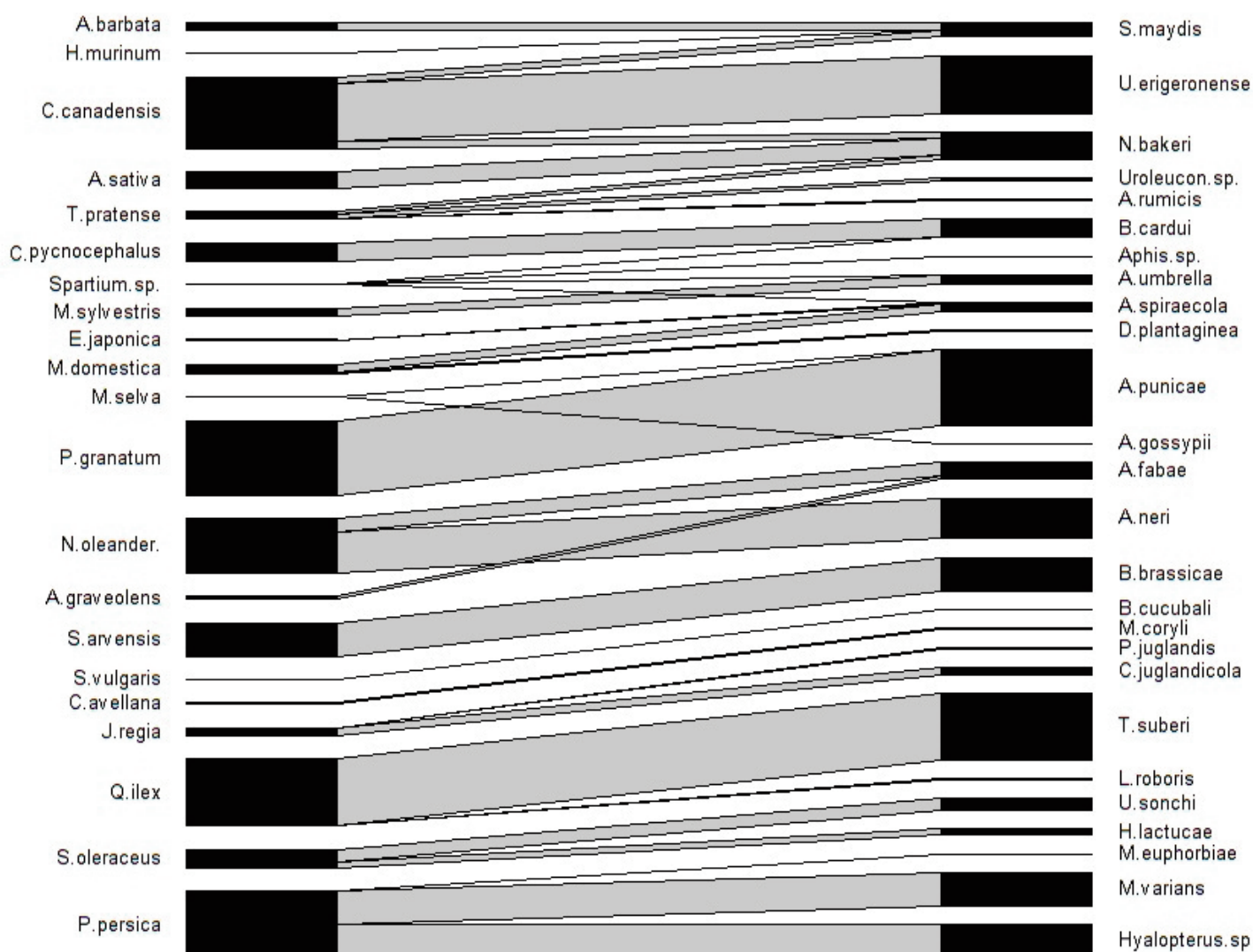


Figura 2. Red de interacción entre pulgones (a la derecha) y especies de plantas (a la izquierda) en La Selva del Camp. Las bandas negras indican la abundancia de las especies analizadas, y el ancho de la línea de cada interacción muestra la intensidad de relación de ambas especies.

Figure 2. Network interaction between aphids (right) and plants species (left) in La Selva del Camp. Black bands indicate the abundance of the species analyzed and the line width of each interaction shows the intensity of relation of both species.

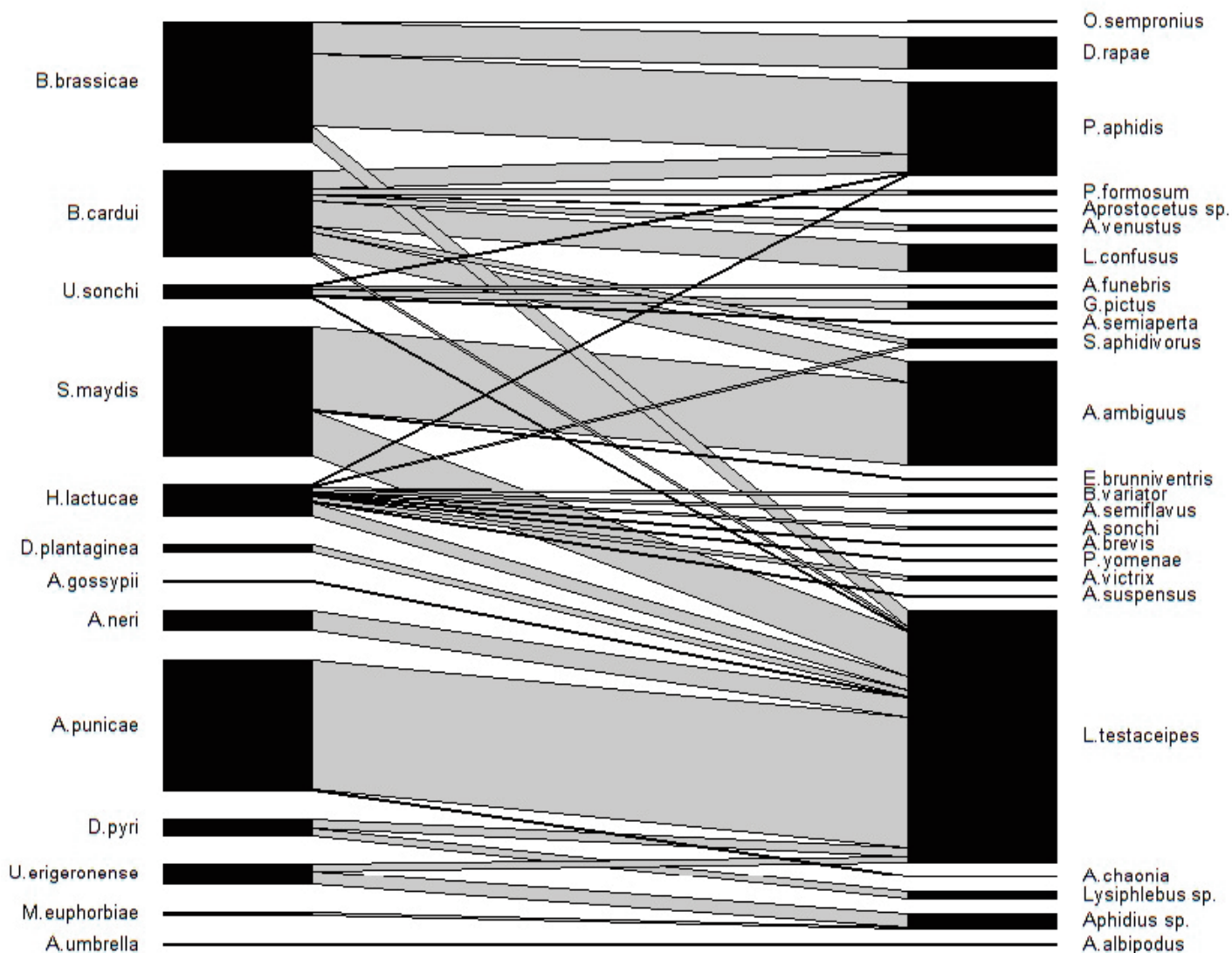


Figura 3. Red de interacción entre parasitoides (a la derecha) y especies de pulgones (a la izquierda) en La Selva del Camp. Las bandas negras indican la abundancia de las especies analizadas, y el ancho de la línea de cada interacción muestra la intensidad de relación de ambas especies.

Figure 3. Network interaction between parasitoids (right) and aphid species (left) in La Selva del Camp. Black bands indicate the abundance of the species analyzed and the line width of each interaction shows the intensity of relation of both species.

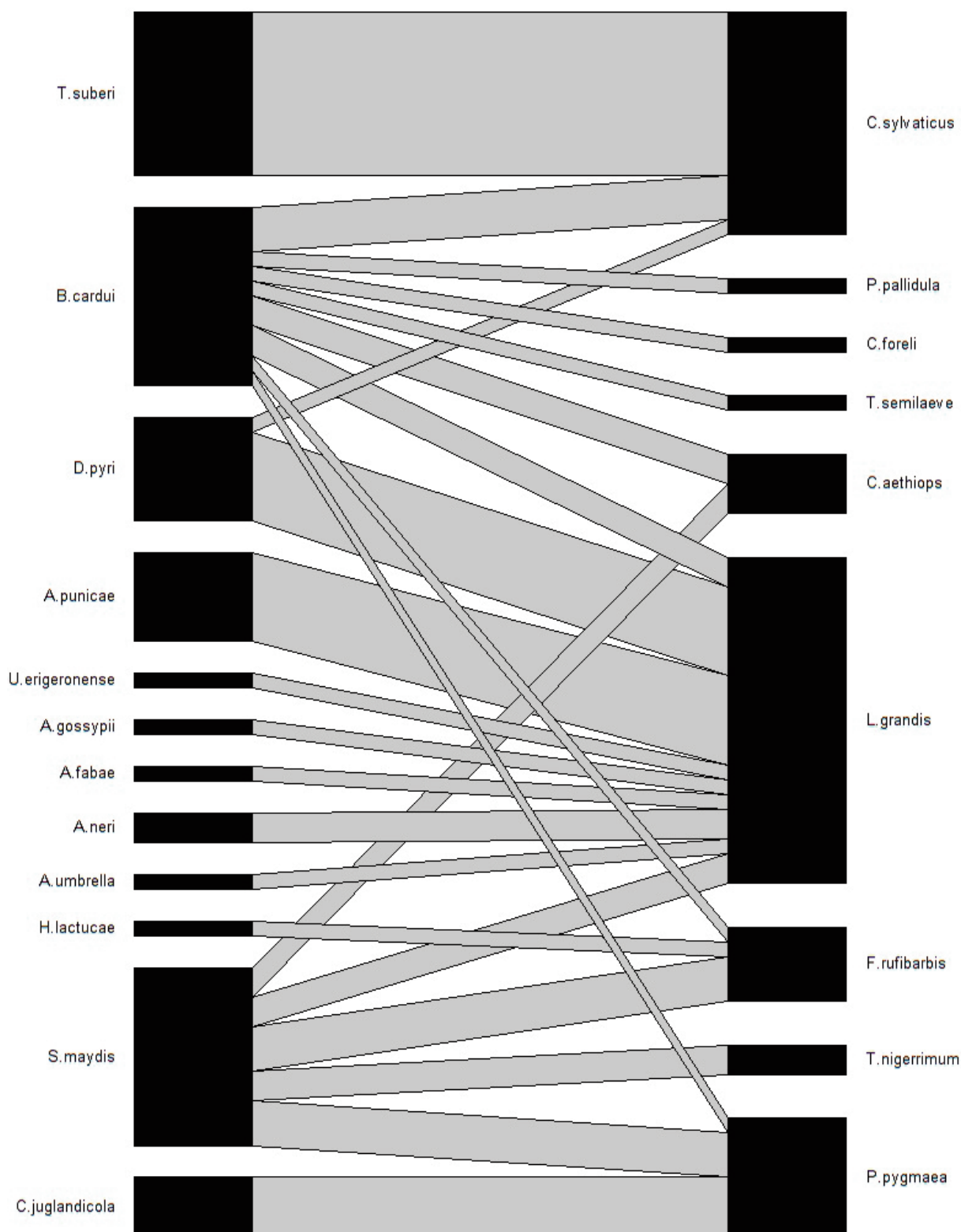


Figura 4. Red de interacción entre hormigas (a la derecha) y especies de pulgones (a la izquierda) en La Selva del Camp. Las bandas negras indican la abundancia de las especies analizadas, y el ancho de la línea de cada interacción muestra la intensidad de relación de ambas especies.

Figure 4. Network interaction between ants (right) and aphid species (left) in La Selva del Camp. Black bands indicate the abundance of the species analyzed and the line width of each interaction shows the intensity of relation of both species.

Discusión

Interacciones plantas, pulgones, parasitoides y hormigas

Nuestros resultados presentaron una riqueza de especies no muy alta en las cuatro comunidades analizadas, posiblemente debido a la época y al corto tiempo de muestreo. Dependiendo del periodo del año y de su ciclo reproductivo, los pulgones seleccionan diferentes especies de plantas para iniciar o finalizar sus actividades biológicas. Comúnmente las plantas leñosas suelen ser los hospedadores primarios, donde las hembras ovíparas depositan los huevos; luego emigran a especies herbáceas (hospedadores secundarios), para completar su ciclo (Llorens 1990; Belliure et al. 2008). También se ha demostrado que la elección de pulgones por parte de los parasitoides depende no sólo de las especies de pulgones sino también de las plantas hospedadoras. Este es el caso de *Aphidius collemanni* Dalman, uno de los parasitoides más eficientes en términos de control biológico en cultivos de frijol, y en particular, en cultivos de remolacha (Albittar et al. 2016). Algunas gramíneas como la *A. barbata* fue observada en nuestro estudio y suele albergar pulgones estenófagos (se alimentan de un restringido rango de especies de plantas), apareciendo muy tempranamente en cultivos de cítricos, lo que supone una alternativa para los depredadores y los parasitoides en el control biológico de *A. spiraecola* (Gómez-Marco et al. 2016a). En nuestro estudio, tres especies de herbáceas, pertenecientes a los géneros *Sonchus* y *Avena*, aparecieron de forma abundante en el cultivo de clementinos (Tabla 1). Todas ellas han sido identificadas en trabajos previos como notables reservorios de pulgones (Gómez-Marco et al. 2012; Gómez-Marco et al. 2016a).

De las comunidades estudiadas, los pulgones presentaron mayor número de especies (27), de los cuales se observaron las más comunes en clementinos *A. spiraecola*, *A. gossypii* (Gómez-Marco et al. 2016a), *Aphia fabae* Scopoli y *Macrosiphum euphorbiae* Thomas (Llorens 1990; Belliure et al. 2008), pero fueron poco abundantes en las copas como en las plantas acompañantes (arvenses y arbóreas) de la plantación, debido posiblemente a la época de muestreo en la cual las poblaciones comienzan a descender. También se ha descrito que estas especies de pulgones prefieren como hospedadores secundarios a leguminosas, cucurbitáceas, compuestas, rosáceas, rutáceas y otras plantas herbáceas (Blackman y Eastop 2006), algunas de las cuales no se observaron en la plantación. Otra razón fue quizás, que la vegetación existente durante la época de muestreo no era atrayente o apropiada para culminar sus ciclos o constituirse en hospedadores secundarios, principalmente para el género *Aphis*. Algunas plantas silvestres, como especies de los géneros *Malva* y *Sonchus*, son potenciales reservorios de *A. gossypii* y otros pulgones que aparecen simultáneamente con *A. spiraecola* en las copas de los árboles, favoreciendo la aparición temprana de depredadores de estas especies (Gómez-Marco et al. 2016a). Nuestros resultados determinaron que la especie *S. oleraceus*, la planta más abundante encontrada en el cultivo (Tabla 1), pudo haber influido también en el bajo número de áfidos, debido a la acción de depredadores que puede albergar esta planta. A diferencia, *A. punicae*, la especie más abundante en nuestro estudio, registra una temperatura óptima para su crecimiento, desarrollo y reproducción de entre 22,5 y 25 °C (Bayhan et al. 2005), temperatura promedio en los días de observación y muestreo en nuestro estudio.

En el caso de los controladores biológicos, el parasitoide más abundante fue *L. testaceipes*, especie con un rango muy amplio de hospedadores en diferentes cultivos (Michelena et al. 1994; Hughes et al. 2011), también es una especie típica en cítricos, que afecta principalmente a los géneros *Aphis*, *Toxoptera* y *Myzus* Passerini (Hermoso de Mendoza et al. 1997; Michelena et al. 2004; Pons et al. 2004). Nuestros resultados muestran que este parasitoide afecta principalmente a las dos especies de áfidos con las tasas de parasitismo más altas, lo que posiblemente indica que esta especie es muy efectiva como parasitoide generalista. También se observaron algunas especies de hiperparasitoides, siendo el más abundante *P. aphidis* (Tabla 2). El hiperparasitismo cumple un papel muy im-

portante en procesos de control biológico. Tal es el caso de los hiperparasitoides *Syrphophagus aphidivorus* Mayr (Encyrtidae) y *Alloxysta* sp. Forster (Figitidae), que fueron los más abundantes en cuatro plantaciones de clementinos, causando un efecto negativo sobre parasitoide primario *Binodoxys angelicae* Haliday en poblaciones de *A. spiraecola* (Gómez-Marco et al. 2015). Quizás esto explica el bajo número de individuos y especies de parasitoides en nuestra investigación y las bajas tasas de parasitismo.

Con respecto a las colonias de hormigas, la especie más destacada fue *L. grandis* (Tabla 2), que ha sido descrita también en otros trabajos desarrollados en el mismo lugar de estudio, como una de las más abundantes (Piñol et al. 2010; Piñol et al. 2012). Es una especie que se asocia muy bien con varios pulgones, y prefiere anidar en campos abiertos donde hay cierto grado de humedad (Seifert 1992; Paris y Espadaler 2009). También es una especie dominante que se mantiene activa durante todo el día, alimentándose de la melaza producida por los hemípteros en las copas de los árboles de cítricos (Pekas et al. 2011). Es común que esta especie de hormiga presente alta actividad en los meses de junio y julio en cultivos de cítricos, aumentando así la diversidad y abundancia de parasitoides, porque tienen el potencial de ampliar los niveles de infestación de melaza y así mismo el nivel de plagas (Calabuig et al. 2014). Esto podría explicar la mayor abundancia de esta especie en el cultivo. Sin embargo, la relación entre hormigas y parasitoides no fue analizada en este estudio. De otro lado, la presencia de hormigas afecta negativamente la abundancia de controladores biológicos, principalmente depredadores generalistas, el impacto en estos depredadores podría explicar las mayores densidades de plagas asociadas con las hormigas en los cítricos (Calabuig et al. 2015) y otros cultivos (p.ej. olivares; Paredes et al. 2013).

Tasas de parasitismo

De las dos especies de pulgones con mayor tasa de parasitismo (Tabla 3), *D. piri* fue parasitadas por dos especies de *Lysiphlebus* y *S. maydis* por *L. testaceipes* y *A. ambiguus*. Teniendo en cuenta que *L. testaceipes* es uno de los parasitoides primarios más importantes en este tipo de cultivo (Michelena y Sanchis 1997), se puede concluir que esta especie ataca con facilidad los pulgones en cualquier otra planta hospedadora, porque la relación pulgón-parasitoide es casi independiente de las plantas sobre las que se encuentran las colonias de pulgones (Michelena et al. 1994). Pons et al. (2004) ya señalaron este hecho en un estudio sobre la expansión de esta especie en la Península Ibérica, y su capacidad para alternar entre las especies de áfidos oligófagos y su respuesta oportunista (Starý et al. 2004). También se sabe que *L. testaceipes* puede resistir temperaturas más altas que otros parasitoides (Belliure et al. 2008) y en periodos cortos (Hughes et al. 2011), hecho que justificaría su abundancia en las fechas de muestreo.

Grado de anidamiento

Existen diversos patrones que causan el anidamiento en las comunidades y dependen de diversos factores, como el tamaño y el número de especies, el tipo de hábitat, o el clima, entre otros (Cutler 1994; Wright et al. 1998; Lewinsohn et al. 2006; Ulrich et al. 2009). En nuestro estudio no observamos un anidamiento en la red plantas-pulgones (Tabla 4), donde se presenta claramente una interacción dispersa entre las dos comunidades (Fig. 1A). Este comportamiento podría ser debido en parte al procedimiento no aleatorio de selección de las plantas hospedadoras (Wright et al. 1998) y a la época de muestreo (en el mes de junio empiezan a disminuir o desaparecer las poblaciones de muchas especies de pulgones). Por otra parte, se detectaron pocas especies generalistas de pulgones (Fig. 2), quizás porque la mayoría están asociadas a cierto tipo de planta. A este fenómeno se le denomina "especialización recíproca" y es otra posible causa de redes no anidadas (Joppa et al. 2010) y de resultados estadísticamente no-significativos (Vázquez y Aizen 2004; Bascompte et al. 2006; Joppa et al. 2009), lo que provoca que estas plantas no se presenten como reservorios afidológicos para la plantación de cítricos.

Por el contrario, la red pulgones-parasitoides presenta un claro anidamiento (Fig. 1B), debido a la presencia de parasitoides generalistas que atacan de igual modo a diversos pulgones, que se muestran afectados por muchos parasitoides, como es el caso de *H. lactucae* (Fig. 3). Estos resultados son congruentes con los propuestos por Lewinsohn et al. (2006) que describe un conjunto de especies generalistas que interactúan con otras comunidades de generalistas formando una densa red de interacciones. Otro factor de anidamiento puede ser la competencia, porque puede reforzar el anidamiento si se combina con la heterogeneidad de hábitat (Paterson y Brown 1991; McLain y Pratt 1999; Méndez 2004). En nuestro caso, creemos que la heterogeneidad de pulgones atacados por diferentes parasitoides sería un factor importante, porque si hubiese menos especies de pulgones se produciría exclusión competitiva, y por tanto disminuiría el número de especies de parasitoides. Consecuentemente, se necesitaría realizar nuevos estudios en este tipo de interacciones en los periodos óptimos de crecimiento de las poblaciones para conocer con detalle el comportamiento de las especies (Ings et al. 2009).

Resultados similares se observaron en la red pulgones-hormigas (Fig. 1C), pero con la diferencia de que solo una especie de hormiga, *L. grandis*, se presentó como la más generalista, del resto de hormigas (Fig. 4). El hecho de que haya tan solo unas pocas especies generalistas en una red (tanto de hormigas como de pulgones, que interactúan con muchas especies), y muchas de especialistas (que interactúan con pocas) es lo que determina el grado de anidamiento de las redes bipartitas. Así, nuestros resultados presentan un comportamiento que causa anidamiento entre estas comunidades (Tabla 4) porque las hormigas generalistas se encontrarán en la mayoría de las plantas con pulgón, mientras que las especialistas sólo aparecerán en unos pocos (Worthen 1996; Lewinsohn et al. 2006); es decir, que la mayoría de las hormigas encontradas en nuestro estudio prefieren atender sólo a especies concretas de pulgones y en una planta determinada). *L. grandis* también es una especie que tiene alta actividad en junio (Calabuig et al. 2014), mes en que se realizó el muestreo, la cual se alimenta durante todo el día de la melaza producida por las diferentes especies de pulgones (Pekas et al. 2011).

Conclusiones

Este estudio indicó que los pulgones comunes en cítricos tuvieron muy poca presencia en las plantas asociadas al cultivo, debido posiblemente a la época de muestreo, porque las poblaciones de áfidos comienzan a descender y quizás a la vegetación existente que no resultó apropiada para completar sus ciclos biológicos. Por lo tanto, la vegetación asociada a la plantación no funcionó como reservorio afidológico. No obstante, algunas de las especies de pulgones específicos de otras plantas encontradas, tuvieron un buen desempeño, como en el caso de *A. punicae* asociado al *P. granatum*, debido la temperatura óptima para su desarrollo en el mes de muestreo. El parasitoide *L. testaceipes* demostró ser la especie más importante en la plantación, por su abundancia y alta tasa de parasitismo en diferentes especies de pulgones, lo que demuestra su comportamiento generalista; así mismo la hormiga *L. grandis* fue la especie más abundante, por ser la más generalista y activa durante la época de muestreo. Con respecto al grado de anidamiento en las comunidades analizadas fue positivo para dos de las redes bipartitas estudiadas, debido a la presencia de especies generalistas de parasitoides y de hormigas interactuando con diferentes especies de pulgones especialistas, factor importante para obtener una red anidada. Lo contrario de la red planta-pulgón, debido a la especialización de la mayoría de pulgones con las plantas hospedadoras. Por lo tanto, el comportamiento ecológico de *L. testaceipes* y *L. grandis* es un buen indicador para controlar especies de áfidos en cítricos, teniendo en cuenta que la acción de las hormigas hace incrementar la abundancia de los parasitoides.

Agradecimientos

Este estudio ha sido financiado dentro del marco del proyecto MCYT-FEDER (CGL2010-18182) del Ministerio de Ciencia e Innovación, Gobierno de España. Agradecimientos al Dr. Xavier Espadaler por la determinación de las especies de hormigas, a la familia Cañellas por permitir generosamente la manipulación de los árboles en los campos de mandarinos en Tarragona, España y, finalmente, a los tres revisores anónimos y al editor por su tiempo y dedicación a la revisión de este artículo.

Referencias

- Albittar, L., Ismail, M., Bragard, C., Hance, T. 2016. Host plants and aphid hosts influence the selection behaviour of three aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *European Journal of Entomology* 113: 516-522.
- Asante, S.K., Danthanarayana, W., Cairns, S.C. 1993. Spatial and temporal patterns of *Erisoma lanigerum* (Homoptera: Aphididae) on apple. *Environmental Entomology* 22: 1060-1065.
- Atmar, W., Patterson, B.D. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96: 373-382.
- Atmar, W., Patterson, B.D. 1995. *The nestedness temperature calculator, a visual BASIC program, including 294 presence/absence matrices*. AICS Research Inc, University Park, New Mexico, Estados Unidos and the Field Museum, Chicago, IL, Estados Unidos.
- Bañol, C., Piñol, J., Barrientos, J.A., Perez, N., Pujade Villar, J. 2012. Abundancia estacional y efecto de los parasitoides sobre los pulgones de un cultivo ecológico de cítricos. *Boletín Sanidad Vegetal Plagas* 38(2): 335-348.
- Barbagallo, S., Cravedi, P., Pascualini, E., Patti, I. 1998. *Pulgones de los principales cultivos frutales*. Bayer y Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, España.
- Bascompte, J., Jordano, P. 2006. The structure of plant-animal mutualistic networks. En: Pascual, M., Dunne, J. (Eds.). *Ecological networks*, pp. 143-159. Oxford University Press, Oxford, Estados Unidos.
- Bascompte, J., Jordano, P., Meliá N.C.J., Olesen, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100 (16): 9383-9387.
- Bascompte, J., Jordano, P., Olesen, J.M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312 (5772): 431-433.
- Bayhan, E., Ölmez-Bayhan, S., Ulusoy, M.R., Brown, J.K. 2005. Effect of temperature on the biology of *Aphis punicae* (Passerini) (Homoptera: Aphididae) on pomegranate. *Environmental Entomology* 34(1):22-26.
- Belliure, B., Pérez, P., Marcos, M.A., Michelena, J.M., Hermoso De Mendoza, A. 2008. Control Biológico de Pulgones. Capítulo 14. En: Jacas, J. A, Urbaneja, A. (Eds.). *Control Biológico de Plagas Agrícolas*, pp. 209-238. Phytoma-España Ed., Valencia. España.
- Blackman, R.L., Eastop, V.F. 2006. *Aphids on the world's herbaceous plants and shrubs*. Vol 2. John Wiley y Sons Ltd., Londres, Reino Unido.
- Borgatti, S.P., Everett, G. 1997. Network analysis of 2-mode data. *Social Networks* 19 (3): 243-269.
- Bugg, R.L., Phatak, S.C., Dutcher, J.D. 1990. Insects associated with cool-season cover crops in southern Georgia: Implications for pest control in truck-farm and pecan agroecosystems. *Biological Agriculture and Horticulture* 7: 17-45.
- Calabuig, A., García-Marí, F., Pekas, A. 2014. Ants affect the infestation levels but not the parasitism of honeydew and non-honeydew producing pests in citrus. *Bulletin of Entomological Research* 104(4): 405-417.
- Calabuig, A., García-Marí, F., Pekas, A. 2015. Ants in citrus: impact on the abundance, species richness, diversity and community structure of predators and parasitoids. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 213: 178-185.
- Collingwood, C.A. 1978. A provisional list of Iberian Formicidae with a key to the worker caste 28 (Hym. Aculeata). *Eos: Revista Española de Entomología* 52: 65-95.
- Cutler, A. 1994. Nested biotas and biological conservation: metrics, mechanisms, and meaning of nestedness. *Landscape and Urban Planning* 28: 73-82.
- Dixon, A.F.G. 1998. *Aphid ecology: An optimization approach*. Chapman y Hall, 2 ed. London, Reino Unido.

- Domínguez Gento, A. 2010. *Manejo de las cubiertas vegetales en cítricos ecológicos valencianos*. Jornades de fertilització en citricultura ecològica. Institut Valencià de Investigacions Agràries. Valencia, España.
- Domínguez Gento, A., Aguado, J., Roselló, J. 2002. *Diseño y manejo de la diversidad vegetal en agricultura ecológica*. Cuadernos de Agricultura Ecológica, SEAE. Ed. Phytoma. Valencia, España.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B. 2002. Treating the nestedness temperature calculator as a "black box" can lead to false conclusions. *Oikos* 99: 193-199.
- Gómez-Marco, F., Hermoso-De-Mendoza, A., Tena, A., Jacas Miret, J.A., Urbaneja, A. 2012. Mejora del control biológico de pulgones en cítricos mediante la gestión de cubiertas vegetales. *Vida Rural* 352: 22-29.
- Gómez-Marco, F., Urbaneja, A., Jacas, J.A., Rugman-Jones, P.F., Stouthamer, R., Tena, A. 2015. Untangling the aphid-parasitoid food web in citrus: can hyperparasitoids disrupt biological control? *Biological Control* 81: 111-121.
- Gómez-Marco, F., Urbaneja, A., Tena, A. 2016a. A sown grass cover enriched with wild forb plants improves the biological control of aphids in citrus. *Basic and Applied Ecology* 17(3): 210-219.
- Gómez-Marco, F., Tena, A., Jaques, J.A., García, A.U. 2016b. Early arrival of predators controls *Aphis spiraecola* colonies in citrus clementines. *Journal of Pest Science* 89(1): 69-79.
- Guimarães, P.R., Rico-Gray, V., Furtado Dos Reis, S., Thompson, J. N. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2041-2047.
- Hermoso De Mendoza, A., Pérez, E., Real, V. 1997. Composición y evolución de la fauna afídica (Homoptera, Aphidinea) de los cítricos valencianos. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 23: 363-375.
- Hughes, G.E., Sterk, G., Bale, J.S. 2011. Thermal biology and establishment potential in temperate climates of the aphid parasitoid, *Lysiphlebus testaceipes*. *BioControl* 56(1): 19-33.
- Ings, T.C., Montoya, J.M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C.F., Lauridsen, R.B., et al. 2009. Ecological networks—beyond food webs. *Journal of Animal Ecology* 78(1): 253-269.
- James, A., Pitchford, J.W., Plank, M.J. 2012. Disentangling nestedness from models of ecological complexity. *Nature* 487(7406): 227-230.
- Joppa, L.N., Bascompte, J., Montoya, J.M., Solé, R.V., Sanderson, J., Pimm, S.L. 2009. Reciprocal specialization in ecological networks. *Ecology Letters* 12: 961-969.
- Joppa, L.N., Montoya, J.M., Solé, R.V., Sanderson, J., Pimm, S.L. 2010. On nestedness in ecological networks. *Evolutionary Ecology Research* 12: 35-46.
- Jordano, P., Vázquez, D., Bascompte, J. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: Medel R.; Aizen, M.A.; Zamora, R. (Eds.). *Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Animal*, pp 17-41. Editorial Universitaria. Santiago de Chile, Chile.
- Kavallieratos, N.G., Athanassiou, C.G., Tomanovic, Z., Papadopoulos, G.D., Vayias, B.J. 2004. Seasonal abundance and effect of predators (Coleoptera, Coccinellidae) and parasitoids (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae) on *Myzus persicae* (Hemiptera, Aphidoidea) densities on tobacco: a two-year study from Central Greece. *Biologia, Bratislava*, 59/5: 613-619.
- Kavallieratos, N.G., Tomanovic, E., Starý, P., Athanassiou, C.G., Fassease, C., Petrovic, O., Stanisavljevi, L.A. 2005. Praon Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) of Southeastern Europe: key, host range and phylogenetic relationships. *Zoologischer Anzeiger* 243: 181-209.
- Lewinsohn, T., Prado, I., Jordano, P., Bascompte, J., Olesen, J. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* 113: 174-184.
- Llorens, C.J. 1990. *Homóptera II: Pulgones de los cítricos y su control biológico*. Pisa Ediciones, Alicante, España.
- Macrae, R.J., Mehuys, G.R. 1985. The effect of green manuring on the physical properties of temperate-area soils. *Advanced Soil Science* 3: 71-94.
- Mclain, D.K., Pratt, A.E. 1999. Nestedness of coral reef fish across a set of fringing reefs. *Oikos* 85: 53-67.
- Méndez, M. 2004. La composición de especies de aves en islas y paisajes fragmentados: Un análogo ecológico de las muñecas rusas. *El Draque* (España) 5: 199-212.
- Michaud, J.P. 1999. Aggregation by alatae of *Toxoptera citricida* (Kirkaldy) (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology* 28: 205-211.
- Michelena, J.M., Sanchis, A. 1997. Evolución del parasitismo y fauna útil sobre pulgones en una parcela de cítricos. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 23: 241-255.
- Michelena, J.M., Sanchos, A., González, P. 1994. Afidiinos sobre pulgones de frutales en la Comunidad Valenciana. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 20: 465-470.
- Michelena, J.M., González, P., Soler, E. 2004. Parasitoides afidiinos (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) de pulgones de cultivos agrícolas en la Comunidad Valenciana. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 30: 317-326.
- Newman, M., Barabasi, A.L., Watts, D.J. 2006. *The structure and dynamics of networks*. Princeton University Press. Princeton, Estados Unidos.
- Nieto Nafria, J.M., Mier Durante, M.P., Binazzi, A., Pérez Hidalgo, N. 2003. Hemiptera, Aphididae II. En: Ramos, M.A. et al. (eds.) *Fauna Ibérica*, pp 350 Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid, España.
- Nieto-Nafria, J.M., Mier Durante, M.P. 1998. Hemiptera, Aphididae I. En: Ramos, M.A. et al. (eds.) *Fauna Ibérica*, pp 11:424. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. Madrid, España.
- Paredes, D., Cayuela, L. Gurr, G.M., Campos, M. 2013. Effect of non-crop vegetation types on conservation biological control of pests in olive groves. *PeerJ* 1: e116.
- Paris, C., Espadaler, X. 2009. Honeydew collection by the invasive garden ant *Lasius neglectus* vs the native ant *Lasius grandis*. *Arthropod Plant Interactions* 3: 75-85.
- Patterson, B.D., Atmar, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. En: Heaney, L.R., Patterson B. D. (eds.), *Island Biogeography of Mammals*, pp 65-82. Academic Press, London, Reino Unido.
- Patterson, B.D., Atmar, W. 2000. Analyzing species composition in fragments. In: Rheinwald G (eds) *Isolated vertebrate communities in the tropics. Proceedings 4th International Symposium. Bonner Zoological Monographs* 46: 1-16.
- Patterson, B.D., Brown, J.H. 1991. Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. *Journal of Biogeography* 18: 395-402.
- Pekas, A., Tena, A., Aguilar, A., Garcia-Mari, F. 2011. Spatio-temporal patterns and interactions with honeydew-producing Hemiptera of ants in a Mediterranean citrus orchard. *Agricultural and Forest Entomology* 13(1): 89-97.
- Pennacchio, F. 1989. The Italian species of the genus *Aphidius* Nees (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae). *Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria "Filippo Silvestri"* 46: 75-106.
- Piñol, J., Espadaler, X., Cañellas, N., Barrientos, J.A., Muñoz, J., Pérez, N., Ribes, et al. 2008. Artrópodos de un campo ecológico de mandarinos. *Sesió Conjunta d' Entomologia ICHN-SCL* 13-14: 57-72.
- Piñol, J., Espadaler, X., Cañellas, N., Perez, N. 2009. Effects of the concurrent exclusion of ants and earwigs on aphid abundance in an organic citrus grove. *BioControl* 54: 515-527.
- Piñol, J., Espadaler, X., Cañellas, N., Martínez-Vilalta, J., Barrientos, J.A., Sol, D. 2010. Ant versus bird exclusion effects on the arthropod assemblage of an organic citrus grove. *Ecological Entomology* 35: 367-376.
- Piñol, J., Ribes, E., Ribes, J., Espadaler, X. 2012. Long-term changes and ant-exclusion effects on the true bugs (Hemiptera: Heteroptera) of an organic citrus grove. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 158: 127-131.
- Pons, X., Lumbierres, B., Starý, P. 2004. Expansión de *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (Hym., Braconidae, Aphidiinae) en el Noreste de la Península Ibérica. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 30: 547-552.
- Powell, G., Colin, R., Hardie, J. 2006. Host plant selection by aphids: Behavioral, Evolutionary, and Applied Perspectives. *Annual Review of Entomology* 51: 309-30.
- Rodríguez-Gironés, M.A., Santamaría, L. 2006. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography* 33: 924-935.
- Seifert, B. 1992. A taxonomic revision of the Palaearctic members of the ant subgenus *Lasius* s.str. (Hymenoptera, Formicidae). *Abh Ber Naturkundemus Gortitz* 66:1-67.
- Silva, E.B., Franco, J.C., Vasconcelos, T., Branco, M. 2010. Effect of ground cover vegetation on the abundance and diversity of beneficial arthropods in citrus orchards. *Bulletin of entomological research* 100(4): 489-499.
- Soler, J.T., Juan, N., Toledo, J. 2003. Biological aphid control in loquat orchards. *Options Méditerranéennes Serie A, Seminaires Méditerranéennes* 58: 139-141.
- Staniczenko, P.P., Kopp, J.C., Allesina, S. 2013. The ghost of nestedness in ecological networks. *Nature communications* 4: 1391.

- Starý, P., Lumbierres, B., Pons, X. 2004. Opportunistic changes in the host range of *Lysiphlebus testaceipes* (Cr.), an exotic aphid parasitoid expanding in the Iberian Peninsula. *Journal of Pest Science* 77: 139-144.
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M., Gotelli, N. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3-17.
- Vázquez, D.P., Aizen, M. A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant–pollinator interactions. *Ecology* 85: 1251–1257.
- Vázquez, D.P., Melián, C.J., Williams, N.M., Blüthgen, N., Krasnov, B.R., Poulin, R. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116(7): 1120-1127.
- Worthen, W.B. 1996. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. *Oikos* 76: 417-426.
- Wright, D.H., Patterson, B.D., Mikkelsen, G.M., Cutler, A., Atmar, W. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113: 1–20.