

Los cambios de uso del suelo como responsables del declive de polinizadores

A. Lázaro^{1,*}, C. Tur¹

(1) Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA; UIB-CSIC). C/ Miquel Marquès 21, 07190, Esporles, Islas Baleares, España.

* Autor de correspondencia: A. Lázaro [amparo.lazaro@imedea.uib-csic.es]

> Recibido el 17 de enero de 2017 - Aceptado el 09 de mayo de 2017

Lázaro, A., Tur, C. 2018. Los cambios de uso del suelo como responsables del declive de polinizadores. *Ecosistemas* 27(2): 23-33. Doi.: 10.7818/ECOS.1378

La pérdida, fragmentación y degradación del hábitat natural y seminatural ocasionada por los cambios antropogénicos en el uso del suelo es una de las causas fundamentales de la disminución de polinizadores alrededor del mundo. En este trabajo revisamos de qué manera afectan los cambios de uso del suelo a los insectos polinizadores nativos silvestres, así como los efectos particulares de los tres principales tipos de uso del suelo (agricultura, ganadería y urbanización) sobre la abundancia y diversidad de polinizadores, las redes planta-polinizador y el servicio de polinización. Los cambios de uso del suelo pueden variar en intensidad, pero todos conllevan perturbaciones del hábitat que afectan a las poblaciones de polinizadores, sobre todo mediante la modificación de los recursos florales y de anidamiento. En general, independientemente del tipo de uso del suelo, los cambios cuya intensidad incrementa la disponibilidad de recursos y la heterogeneidad de microhábitats tienden a tener efectos positivos sobre la abundancia y diversidad de polinizadores, mientras que si los reducen el efecto suele ser negativo. Además, la respuesta de los polinizadores depende de sus rasgos (especialización, movilidad, sociabilidad, lugar de anidamiento, fenología). Algunas especies o grupos pueden verse favorecidos y otros desfavorecidos ante los diferentes usos del suelo. Aunque los efectos negativos de los cambios de uso del suelo son ubicuos, los hábitats antropogénicos pueden ser aún lugares adecuados para los polinizadores si se toman las medidas de conservación, restauración y manejo oportunas.

Palabras clave: abundancia y diversidad de polinizadores; agricultura; alteraciones antropogénicas; ganadería; pérdida y fragmentación del hábitat; urbanización

Lázaro, A., Tur, C. 2018. Land-use changes as drivers of pollinator declines. *Ecosistemas* 27(2): 23-33. Doi.: 10.7818/ECOS.1378

The loss, fragmentation and degradation of natural and semi-natural habitats due to land-use changes is one of the fundamental causes of worldwide pollinator declines. In this paper, we review how land-use changes affect wild native pollinator insects, as well as the particular effects of the three main types of land-use (agriculture, livestock grazing and urbanization) on pollinator abundance and diversity, plant-pollinator networks, and pollination service. Land-use changes may vary in intensity, but all of them involve habitat disturbances affecting pollinator populations, especially through modification of their floral and nesting resources. In general, regardless of the land-use type, changes whose intensity increases the availability of resources and the heterogeneity of microhabitats tend to have positive effects on the abundance and diversity of pollinators, whereas changes that reduce resource availability usually have negative effects. Moreover, the response of pollinators depends on their specific traits (specialization, mobility, sociability, nesting site, phenology). Some species or groups may be favoured while others disadvantaged by different land-uses. Although the negative effects of land-use changes are ubiquitous, anthropogenic habitats may still be suitable for pollinators if appropriate conservation, restoration and management measures are taken.

Key words: agriculture, anthropogenic disturbances; livestock grazing; habitat loss and fragmentation; pollinator abundance and diversity; urbanization

Los polinizadores son fundamentales para la reproducción sexual de un gran porcentaje de plantas silvestres y cultivadas (Klein et al. 2007; Ollerton et al. 2011). Por tanto, contribuyen al mantenimiento de la diversidad y funcionalidad de los ecosistemas (Kremen et al. 2007) y sustentan casi el 10% de la producción económica mundial de alimentos (Gallai et al. 2009). Sin embargo, durante la última década, múltiples estudios han alertado sobre la creciente desaparición de los polinizadores alrededor del mundo (Biesmeijer et al. 2006; Potts et al. 2010; Burkle et al. 2013) y las graves consecuencias que su déficit podría provocar sobre la biodiversidad global (Biesmeijer et al. 2006; Burkle et al. 2013; Lundgren et al. 2016) y las demandas de la producción agrícola (Aizen y Harder 2009; Garibaldi et al. 2013).

De entre las muchas amenazas que sufren los polinizadores hoy en día, la pérdida de hábitat natural y seminatural, ocasionada principalmente por los cambios de uso del suelo, ha sido identi-

cada como una de las causas fundamentales del declive de polinizadores (Goulson et al. 2008; Winfree et al. 2009; Potts et al. 2010). Las interacciones entre plantas y polinizadores tienen lugar cada vez más en ecosistemas antropizados dominados por los cambios de uso del suelo, tendencia que se acentuará en las siguientes décadas a medida que la población humana aumente (Tilman et al. 2001). En este trabajo revisamos los mecanismos a través de los cuales los cambios de uso del suelo afectan a los insectos polinizadores –principalmente polinizadores nativos y silvestres–, los patrones generales observados y los efectos particulares de distintos tipos de cambio de uso del suelo (agricultura, ganadería y urbanización) sobre la abundancia y diversidad de polinizadores, las redes planta-polinizador y el servicio de polinización que proporcionan a las plantas. Por último, apuntamos algunas medidas de restauración que pueden contribuir a mitigar estos efectos y diferentes líneas de investigación que requieren futuro trabajo.

Los cambios de uso del suelo destruyen, fragmentan y degradan el hábitat de los polinizadores

Los cambios en el uso del suelo son modificaciones antropogénicas de la superficie terrestre que conllevan pérdida, fragmentación y degradación del hábitat natural (Winfree et al. 2011). Estos cambios, a través de la alteración de los recursos disponibles, tienen efectos a diferentes escalas (individuos, poblaciones, comunidades) sobre los polinizadores, las plantas que polinizan y sus interacciones (Kremen et al. 2007).

Destrucción del hábitat

Actualmente, la pérdida de hábitat es la principal causa de amenaza para la supervivencia de muchas especies, y se prevé que lo continúe siendo en el futuro (Sala et al. 2000). La presencia de polinizadores está positivamente asociada con la presencia de los recursos naturales de los que dependen, tales como flores (Steffan-Dewenter y Tschamtkke 2001; Potts et al. 2003), lugares de anidamiento (Potts et al. 2005; Williams et al. 2010) y sitios de oviposición (Johst et al. 2006). Los cambios de uso del suelo implican, en numerosas ocasiones, reducciones de la cantidad de hábitat natural en el paisaje y por tanto suponen para los polinizadores una pérdida de recursos. Esto conduce inevitablemente a una disminución de la abundancia y riqueza y a cambios en la composición de la comunidad de polinizadores en los reductos de hábitat natural que permanecen – principalmente en los de menor tamaño – o en el nuevo hábitat antropogénico generado (Cane et al. 2006; Steffan-Dewenter et al. 2006; Brosi et al. 2008).

Fragmentación del hábitat

Los cambios de uso del suelo que destruyen el hábitat también producen simultáneamente fragmentación, es decir, cambios en la configuración espacial del hábitat remanente (tamaño, conectividad, bordes). Sin embargo, con frecuencia los efectos específicos de cada proceso – pérdida de hábitat y fragmentación – son difíciles de separar (Hadley y Betts 2012). En general, tanto la abundancia como la diversidad de plantas y polinizadores se reducen al disminuir el tamaño y la conectividad de los fragmentos de hábitat (Steffan-Dewenter 2002; Fahrig 2003; Xiao et al. 2016). El tamaño del fragmento es un parámetro simple que predice bien la riqueza de insectos porque los fragmentos más grandes contienen mayor número de recursos y microhábitats (Steffan-Dewenter 2002; Tschamtkke et al. 2002). Cuando los recursos florales y de anidamiento no son suficientes dentro de los fragmentos, la conectividad entre fragmentos es fundamental, ya que los polinizadores dependen de otros fragmentos de hábitat cercanos para la obtención de recursos complementarios (Mandelik et al. 2012; Neame et al. 2013; Wray y Elle 2015). El aislamiento de los fragmentos tiene un efecto negativo sobre los polinizadores (Steffan-Dewenter 2002; Fahrig 2003; Ricketts et al. 2008), aunque su impacto depende del grado de movilidad de los diferentes taxones (Steffan-Dewenter et al. 2002, 2006; Westphal et al. 2006), de la configuración espacial de los fragmentos en su área de forrajeo y de la cantidad de hábitats de alta calidad existentes en la matriz de paisaje que rodea a los fragmentos (Potts et al. 2010; Kennedy et al. 2013; Wray y Elle 2015). Por otro lado, la fragmentación del hábitat también aumenta la proporción de bordes, y por lo tanto el ‘efecto borde’ (Murcia 1995). Los bordes son lugares donde dos tipos de hábitats se juntan y por esto, suelen tener efectos locales positivos sobre la abundancia y diversidad de polinizadores; sin embargo, muchas especies no están presentes en ellos por lo que fragmentos con una alta proporción de bordes se suelen considerar de poco valor para la conservación (Tschamtkke et al. 2002). La forma del fragmento afecta a la importancia relativa del tamaño del borde y la extensión de sus efectos (Ewers y Didham 2007).

La fragmentación además puede reducir el flujo génico entre poblaciones de insectos (Davis et al. 2010; Jha y Kremen 2013a; Jha 2015; López-Urbe et al. 2015) lo que podría comprometer su supervivencia a largo plazo.

Degradación del hábitat

Los cambios de uso del suelo también pueden degradar el hábitat, es decir, reducir su calidad y/o modificar sus condiciones. Ejemplos de degradación del hábitat asociados a los cambios de uso del suelo y que afectan a los polinizadores son la contaminación con sustancias tóxicas, la modificación de variables físicas (microclima, luminosidad) o la proliferación de especies invasoras. Por ejemplo, el uso del suelo para agricultura intensiva a menudo va ligado a la utilización de insecticidas con efectos letales o sub-letales para los polinizadores (Potts et al. 2010). Los insecticidas provocan la mortalidad de los polinizadores por intoxicación directa (Alston et al. 2007) y pueden tener efectos negativos sobre la abundancia y diversidad de abejas silvestres, su anidamiento, comportamiento, crecimiento de la colonia y reproducción (Brittain et al. 2010; Gill et al. 2012; Rundlöf et al. 2015). Por otro lado, los herbicidas y fertilizantes afectan a los polinizadores indirectamente, disminuyendo la disponibilidad de recursos florales (Gabriel y Tschamtkke 2007; Holzschuh et al. 2008). En áreas urbanas la calidad del hábitat para los polinizadores también puede disminuir debido a la reducción y homogenización de la vegetación, las actividades humanas que modifican el microclima o la presencia de contaminantes en el aire y el suelo (Harrison y Winfree 2015). Además, tanto las plantas como los polinizadores no nativos son desproporcionadamente más abundantes en paisajes antropogénicos (Morales y Aizen 2002; Ishii et al. 2008; Williams et al. 2011), ya sea porque se han introducido accidentalmente o intencionadamente, para su uso en jardinería o con fines de manejo agrícola. Los polinizadores exóticos pueden afectar a las comunidades nativas de polinizadores a través de la competencia por los recursos florales y de anidamiento, así como también mediante la introducción de agentes patógenos; y las plantas introducidas pueden desplazar a las plantas locales modificando la composición de las comunidades (Stout y Morales 2009).

Efectos del cambio de uso del suelo sobre los polinizadores: patrones generales

Las respuestas de los polinizadores a los cambios en el uso del suelo son predominantemente negativas, aunque muy variables entre grupos taxonómicos, especies y estudios. Aún así, de esta diversidad de respuestas se pueden extraer algunos patrones generales relacionados con la intensidad de los cambios producidos en el hábitat que afectan a la disponibilidad de recursos y con los rasgos de las especies de polinizadores (Winfree et al. 2009; Winfree et al. 2011; De Palma et al. 2015).

Intensidad de los cambios y disponibilidad de recursos

Los cambios extremos en el uso del suelo, independientemente del tipo de cambio, suelen resultar en efectos muy negativos, mientras que cambios leves o moderados muestran pocos efectos o incluso efectos positivos sobre los polinizadores (Winfree et al. 2009; Potts et al. 2010; Winfree et al. 2011). De hecho, los paisajes agrícolas manejados de manera extensiva pueden ser buenos hábitats para muchas especies de polinizadores (Winfree et al. 2007; Brosi et al. 2008), igual que las áreas urbanas o suburbanas (Cane et al. 2006; Fortel et al. 2014; Baldock et al. 2015). Más aún, algunos estudios han mostrado que el uso del suelo moderado puede maximizar la riqueza y abundancia de polinizadores (Hogsden y Hutchinson 2004; Tschamtkke et al. 2008; Lázaro et al. 2016a) y de interacciones de polinización (Lázaro et al. 2016b). Probablemente, esto ocurre porque un uso moderado del suelo aumenta la heterogeneidad de hábitats, incrementando así la diversidad de recursos y nichos (Tews et al. 2004; Cane et al. 2006; Winfree et al. 2008). Como regla general, los cambios de uso del suelo cuyas intensidades de perturbación disminuyen los recursos florales también disminuyen los polinizadores, mientras que los cambios del uso del suelo cuyas intensidades aumentan los recursos florales tienen un impacto positivo sobre los polinizadores (revisado en Winfree et al. 2011). Por tanto, los polinizadores parecen responder más consistentemente a cambios en los recursos que a los cambios en el uso del suelo en sí mismos.

Rasgos de los polinizadores

La respuesta de los polinizadores frente a los distintos tipos de cambios de uso del suelo depende de los rasgos particulares de cada especie, que a menudo covarian. La vulnerabilidad de los polinizadores está principalmente relacionada con su nivel de especialización, su movilidad, su grado de sociabilidad, el lugar de anidamiento, su fenología y tasa de reproducción (Williams et al. 2010; Winfree et al. 2011; De Palma et al. 2015; Fig. 1).

Nivel de especialización – En general los taxones especialistas, es decir, aquéllos que requieren un tipo particular de hábitat o de recursos en su fase adulta o larvaria, son más sensibles a los cambios del uso del suelo que los generalistas, que son capaces de utilizar un amplio rango de hábitats o recursos diferentes (Winfree et al. 2011; De Palma et al. 2015). Así se ha observado en sírfidos (Schweiger et al. 2007; Meyer et al. 2009), mariposas y polillas (Hogsden y Hutchinson 2004; Ockinger et al. 2010; Bergerot et al. 2011) o avispas (Zanette et al. 2005). En abejas, las especies monoléticas u oligoléticas también tienden a ser menos frecuentes en hábitats perturbados por usos del suelo urbanos o agrícolas (Steffan-Dewenter 2002; Cane et al. 2006; Williams et al. 2010; De Palma et al. 2015).

Movilidad – Los efectos de la destrucción y fragmentación del hábitat natural como consecuencia de los cambios en el uso de suelo son menores en especies de polinizadores con rangos de vuelo largos, que son por tanto capaces de buscar recursos en parches de hábitat complementarios distantes, que en especies con rangos de vuelo cortos (Steffan-Dewenter et al. 2002; Westphal et al. 2006). De acuerdo con esto, en mariposas, polillas y sírfidos se ha mostrado que las especies con menor movilidad son más susceptibles a los cambios de uso del suelo (Schweiger et al. 2007; Meyer et al. 2009; Ockinger et al. 2010). En las abejas, el tamaño corporal se correlaciona con la distancia de forrajeo respecto a su lugar de anidamiento (Greenleaf et al. 2007). Se ha visto que este rasgo influye sobre su sensibilidad frente al aislamiento del hábitat (Williams et al. 2010) y los cambios de uso del suelo (De Palma et al. 2015), si bien las especies de tamaño pequeño no son siempre más vulnerables (Cane et al. 2006; Winfree et al. 2007). Además, las diferencias en el grado de movilidad influyen sobre la escala espacial en la que los cambios en los usos del suelo afectan a los polinizadores. Por ejemplo, las abejas solitarias responden a pérdidas de hábitat natural a escalas pequeñas de hasta 750 m, mientras que otras abejas sociales responden a escalas más grandes, en especial *Apis mellifera*, que responde a un radio de 3000 m (Steffan-Dewenter et al. 2002).

Grado de sociabilidad – Las distintas especies de abejas pueden variar en su grado de sociabilidad (solitarias, semisociales, eusociales; Fig. 1a, b), un rasgo importante que modula la sensibilidad de las especies a las alteraciones antropogénicas. Varios trabajos han mostrado que globalmente las abejas sociales son más vulnerables a los cambios en el uso del suelo que las solitarias (Ricketts et al. 2008; Winfree et al. 2009; Williams et al. 2010; Kennedy et al. 2013), aunque los mecanismos que hay detrás de esta respuesta aún no se conocen bien. Se ha sugerido que la mayor sensibilidad de las especies sociales puede estar relacionada con el gran tamaño y persistencia de sus colonias que favorecería la bio-acumulación de pesticidas y extendería el tiempo de exposición de los individuos durante su ciclo vital completo (Williams et al. 2010; Brittain y Potts 2011). En particular, las abejas sociales parecen ser más sensibles a la intensificación agrícola que al pastoreo, un tipo de uso del suelo que afecta más a la ocurrencia de abejas solitarias (De Palma et al. 2015). En paisajes urbanos, algunos estudios han mostrado que la diversidad y abundancia de abejas solitarias y semisociales es mayor que en áreas naturales (Sirohi et al. 2015), pero parece ser que las abejas solitarias prefieren zonas periurbanas mientras que las sociales son más abundantes en el núcleo urbano (Banaszak-Cibicka y Zmihorski 2012).

Lugar de anidamiento – En el caso de las abejas, el lugar de anidamiento determina su vulnerabilidad ante distintas alteraciones antropogénicas y tipos concretos de cambios de uso del suelo (Williams

et al. 2010; Winfree et al. 2011; De Palma et al. 2015; Fig. 1c, d). Las transformaciones del suelo relacionadas con la agricultura se asocian con una pérdida de abejas que anidan en cavidades por encima del suelo, mientras que las especies de abejas que construyen nidos bajo tierra aumentan probablemente por el incremento de la superficie de suelo desnudo (Williams et al. 2010). Por el contrario, la urbanización favorece más a las abejas que anidan en cavidades por encima del suelo que a las que excavan nidos subterráneos (Cane et al. 2006; Neame et al. 2013; De Palma et al. 2015), ya que estas especies pueden encontrar oportunidades para anidar en agujeros o grietas de estructuras y construcciones urbanas.

Fenología y tasa de reproducción – Especies de abejas con periodos de vuelo cortos o que comienzan su actividad de manera temprana también suelen verse más afectadas por las alteraciones asociadas a los cambios de uso del suelo (Banaszak-Cibicka y Zmihorski 2012; De Palma et al. 2015). Algunos estudios también han mostrado que las especies univoltinas (Hogsden y Hutchinson 2004; De Palma et al. 2015) y las que tienen tasas de reproducción más bajas (Ockinger et al. 2010) son más susceptibles a algunos cambios antropogénicos.

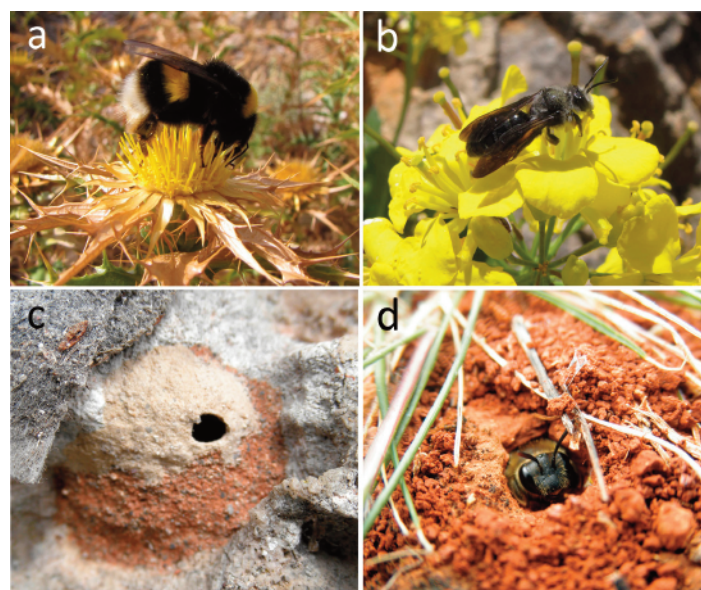


Figura 1. Los rasgos de los polinizadores determinan su grado de vulnerabilidad frente a las distintas perturbaciones antropogénicas asociadas a cada tipo de cambio de uso del suelo. Algunas especies pueden verse favorecidas ('especies ganadoras') y otras perjudicadas ('especies perdedoras'). Por ejemplo, los usos agrícolas afectan más negativamente a las abejas sociales que a las abejas solitarias y la urbanización aumenta la abundancia especies que construyen nidos en cavidades por encima del suelo pero disminuye la de las especies que excavan nidos subterráneos. (a) *Bombus terrestris*, una abeja social, visitando una flor de *Carlina corymbosa*. (b) La especie solitaria *Andrena agillissima* sobre una flor de *Brassica balearica*. (c) Nido de *Megachile sicula* construido en una pared de piedra. (d) Nido subterráneo de *Eucera elongatula* con una abeja hembra asomada en su entrada. Fotos: C. Tur.

Figure 1. Pollinator traits determine their vulnerability to different anthropogenic perturbations associated with each land-use change type. Some species may be favored ('winner species') whereas others disadvantaged ('loser species'). For instance, agricultural uses affect more negatively social bees than solitary bees, and urbanization increases the abundance of species that build nests in cavities above-ground whereas it decreases that of species that dig nests below-ground. (a) *Bombus terrestris*, a social bee, visiting a flower of *Carlina corymbosa*. (b) The solitary species *Andrena agillissima* on a flower of *Brassica balearica*. (c) Nest of *Megachile sicula* built on a stone wall. (d) Underground nest of *Eucera elongatula* with a female bee poking in the entrance. Photos: C. Tur.

Principales cambios de uso del suelo y su impacto sobre los polinizadores

Los cambios antropogénicos del suelo más comunes son la conversión de hábitat natural a usos agrícolas, ganaderos y urbanos (Fig. 2). El porcentaje de territorio dedicado a la agricultura y asentamientos urbanos supone un 39% de la superficie terrestre no cubierta por hielo (Ellis et al. 2010) y se espera que, para el 2050, 10⁹ hectáreas más se conviertan a agricultura para alimentar a la creciente población humana (Tilman et al. 2001). Los pastizales (26% de la superficie) o hábitats seminaturales inmersos en paisajes agrícolas y habitados ocupan el 37% de la tierra, mientras que la parte urbana o suburbana comprende cerca de un 8% de la superficie de la tierra (Ellis et al. 2010).

Agricultura

La conversión de áreas naturales en áreas de cultivo modifica la abundancia y disponibilidad de los recursos florales y de anidamiento necesarios para los polinizadores, aunque los cambios dependerán del tamaño, el tipo y la diversidad de los cultivos (ej. monocultivo), así como de las prácticas concretas de manejo (ej. rotación de cultivos, mantenimiento de la vegetación ruderal, agricultura ecológica) (Fig. 2a). Se piensa que la intensificación agrícola es uno de los mayores responsables de la pérdida de polinizadores (Kremen et al. 2002; Tscharntke et al. 2005; Batáry et al. 2011) y de los servicios de polinización (Garibaldi et al. 2013). Se caracteriza por la destrucción y fragmentación del hábitat natural, además de por su degradación debido al incremento de la utilización de productos agroquímicos y sistemas de mecanización que afectan directa e indirectamente a los polinizadores (Nicholls y Altieri 2013).

Efectos sobre la abundancia y diversidad de polinizadores – El número de visitas totales y la riqueza de polinizadores en los cultivos (Ricketts et al. 2008), así como su estabilidad espacial y temporal (Garibaldi et al. 2011) aumentan conforme disminuye la distancia de los cultivos a las áreas naturales o seminaturales. Además, tanto la abundancia como la riqueza de polinizadores en los cultivos aumentan con la heterogeneidad del paisaje agrícola (Rundlöf et al. 2008), siendo los monocultivos intensivos los que más se benefician de estos efectos de paisaje (Kennedy et al. 2013).

Respecto a las prácticas de manejo, se ha observado que las visitas de polinizadores y su diversidad son mayores en cultivos diversificados que en monocultivos (Kremen y Miles 2012; Nicholls y Altieri 2013), porque los monocultivos reducen la diversidad floral y sólo proporcionan recursos durante un tiempo limitado (Nicholls y Altieri 2013). A pesar de esto, la diversificación de cultivos no es por sí sola suficiente para mantener un nivel idóneo de polinización, sino que debe combinarse con otras prácticas que favorezcan la presencia de polinizadores (Kremen y Miles 2012). Las prácticas mecánicas asociadas a la intensificación agrícola y la aplicación de herbicidas resultan en la pérdida de los márgenes de los campos y las malas hierbas que proporcionan sitios de anidamiento y recursos florales importantes para los polinizadores (Holszschuh et al. 2008). Además, el uso de fertilizantes inorgánicos también puede desencadenar la pérdida de polinizadores a través de la homogeneización de las comunidades de flores (Wesche et al. 2012), y el uso de pesticidas afecta directamente la supervivencia y el éxito reproductivo de los polinizadores (Potts et al. 2010; Gill et al. 2012; Rundlöf et al. 2015). Por este motivo, se han encontrado efectos positivos de la agricultura ecológica sobre los polinizadores (Holszschuh et al. 2008; Rundlöf et al. 2008; Kennedy et al. 2013), aunque los efectos dependen sobre todo del contexto de paisaje. En general, los efectos negativos de la intensificación agrícola (convencional vs. orgánica) sobre la abundancia y riqueza de polinizadores son más fuertes en paisajes simples (baja cobertura de hábitats seminaturales, paisajes homogéneos) que en paisajes complejos, lo que indica efectos sinérgicos de estas dos presiones (Rundlöf et al. 2008; Batáry et al. 2011).

Efectos sobre las redes planta-polinizador – La pérdida y fragmentación del hábitat asociadas a la intensificación agrícola pueden resultar en una pérdida de interacciones de las redes de polinización, siendo las interacciones más especializadas aquellas que se pierden primero (Aizen et al. 2012), así como en un incremento de la modularidad de las redes planta-polinizador que podría disminuir su estabilidad (Spiesman y Inouye 2013).

Los estudios que han evaluado cómo las distintas prácticas de manejo agrícola influyen sobre la estructura de las redes de interacciones planta-polinizador no son muy numerosos, por tanto, todavía es pronto para generalizar acerca de sus efectos. Por ejemplo, el mantenimiento de la vegetación ruderal en los campos de cultivo es una práctica beneficiosa para incrementar la diversidad de polinizadores y la productividad de los cultivos, sin embargo, no ha mostrado tener ningún efecto sobre las propiedades y estructura de las redes de polinización (Carvalho et al. 2011). Tampoco se han encontrado diferencias entre redes planta-polinizador en cultivos de viña orgánicos y convencionales, aunque el número de interacciones es mayor en los viñedos orgánicos (Kehinde y Samways 2014). Por otro lado, la alteración del hábitat con una mecanización intensa que destruye la vegetación simplifica las redes de interacción y convierte a *Apis mellifera* en la especie polinizadora predominante a medida que se incrementa el nivel de alteración (Carman y Jenkins 2016). También se ha comprobado que en fragmentos agrícolas las redes son más generalistas que en fragmentos de hábitat restaurados (Marrero et al. 2014), mientras que en los bordes entre tierras de cultivo y áreas de bosque las redes son más diversas y de mayor tamaño, ya que estas zonas albergan mayor cantidad de flores (Hagen y Kraemer 2010). En las áreas agrícolas la calidad y heterogeneidad del paisaje que rodea a los fragmentos son factores determinantes de la estructura de las redes, ya que tienen efectos positivos sobre su tamaño, conectividad y anidamiento (Moreira et al. 2015).

Efectos sobre el servicio polinizador – Los polinizadores silvestres contribuyen significativamente en la polinización de un gran número de cultivos (Kremen et al. 2002; Morandin y Winston 2006; Winfree et al. 2008) y a menudo son más efectivos que la abeja de la miel. La utilización de *Apis mellifera* sólo puede complementar, pero nunca sustituir, la polinización por insectos silvestres (Garibaldi et al. 2013). En cultivos orgánicos cercanos a áreas naturales, las abejas silvestres pueden proporcionar todos los servicios de polinización incluso cuando los requerimientos de polinización son elevados (Kremen et al. 2002). Por esta razón, los polinizadores silvestres, en particular las abejas, constituyen un recurso natural muy valioso para los cultivos (Klein et al. 2007). Un aumento en la abundancia y diversidad de polinizadores silvestres no sólo incrementa la cantidad (Klein et al. 2007; Garibaldi et al. 2013), sino también la calidad (Brittain et al. 2014) de la producción de muchos cultivos, y por consiguiente aumentan también las ganancias netas obtenidas por los agricultores (Morandin y Winston 2006). Además, como la composición de las comunidades de polinizadores sufre variaciones interanuales, una diversidad elevada garantiza el mantenimiento del servicio de polinización (Kremen et al. 2002).

Varias revisiones han mostrado que los servicios de polinización en paisajes agrícolas disminuyen con la pérdida extrema de hábitat y/o con la distancia a hábitats naturales (Ricketts et al. 2008; Winfree et al. 2009; Garibaldi et al. 2011). Aunque la primera síntesis de estudios en tierras de cultivo no evidenciaba claramente que el declive de polinizadores observado al incrementarse la distancia a áreas naturales estuviera acompañado por una disminución general de la producción de frutos y semillas (Ricketts et al. 2008), una síntesis posterior (Garibaldi et al. 2011), mostró una disminución en la producción de los cultivos, así como una menor estabilidad espacial de la producción con el aislamiento. A pesar de que todavía hay pocos trabajos que comparen cómo las acciones de manejo a nivel local y las de paisaje afectan a los servicios de polinización en sistemas agrícolas (Kremen y Miles 2012), algunos de ellos han mostrado que, en general, las variables a nivel de paisaje superan a los efectos locales (Kremen et al. 2002; Carvalho et al. 2010).

Ganadería

El pastoreo de ganado modifica la comunidad de plantas a través de la herbivoría, el pisoteo y la fertilización del suelo por las excretas de los animales (Pykälä 2004; Navarro et al. 2006; Scohier y Dumont 2012), y por tanto, altera la densidad y diversidad de flores disponibles para los polinizadores (Vázquez y Simberloff 2004; Mayer et al. 2006; Xie et al. 2008). Además, cuando se incrementa la intensidad de forrajeo, se reduce la estructura de la vegetación, la estabilidad del suelo y la cobertura herbácea, mientras que aumentan la compactación del suelo y las zonas con suelo desnudo (Kimoto et al. 2013) (Fig. 2b).

Efectos sobre la abundancia y diversidad de polinizadores – El impacto del pastoreo de ganado sobre los polinizadores se ha estudiado sobre todo en abejas y mariposas (Roulston y Goodell 2011; Scohier y Dumont 2012), mientras que otros grupos de insectos han recibido menos atención. Los trabajos que han analizado la relación entre la intensidad de forrajeo y la abundancia o diversidad de polinizadores han encontrado resultados variables en signo (positivos o negativos) y magnitud entre distintos grupos de polinizadores (Sjodin et al. 2008; Murray et al. 2012), especies de un mismo género (Carvell 2002) o taxones a lo largo de la estación (Kimoto et al. 2013; Lázaro et al. 2016a). Además, el momento y la intensidad de forrajeo son dos factores que afectan decisivamente a las respuestas observadas de los polinizadores (Carvell 2002; Scohier y Dumont 2012; Lázaro et al. 2016a).

Diversos estudios han mostrado que el forrajeo causa disminuciones en la abundancia y diversidad de abejas (Kruess y Tscharntke 2002; Hatfield y LeBuhn 2007), mariposas (Kruess y Tscharntke 2002; WallisDeVries et al. 2007), escarabajos (Mayer et al. 2006; Sjodin et al. 2008) o sírfidos (Sjodin et al. 2008). Estas disminuciones se han relacionado sobre todo con los impactos negativos de la herbivoría sobre las comunidades de flores (Mayer et al. 2006; Roulston y Goodell 2011). Sin embargo, el pisoteo de los animales también podría afectar directamente a los polinizadores al incrementar la mortalidad de los individuos y la destrucción de sus nidos (Sjodin 2007), o bien indirectamente mediante la disminución de la disponibilidad de refugios para los polinizadores en la vegetación (Potts et al. 2009).

Por el contrario, otros trabajos no han encontrado ninguna relación entre el forrajeo y la abundancia y riqueza de abejas y mariposas (Sjodin et al. 2008), o han encontrado efectos positivos sobre la riqueza de abejas (Carvell 2002; Vulliamy et al. 2006; Morandin et al. 2007), mariposas (Scohier y Dumont 2012) y escarabajos (Scohier y Dumont 2012). También se ha mostrado que el forrajeo a intensidades intermedias puede maximizar la diversidad y abundancia de polinizadores (Kearns y Olivera 2009; Lázaro et al. 2016a). Por tanto, el efecto del pastoreo sobre los polinizadores puede variar de positivo a negativo dependiendo de la manera en la que el ganado modifica la vegetación y de si la intensidad de forrajeo observada incrementa o disminuye los recursos florales utilizados por los polinizadores (Carvell 2002; Mayer et al. 2006; Sjodin et al. 2008; Kimoto et al. 2013). Las diferentes respuestas observadas de los grupos polinizadores también pueden estar relacionadas con sus necesidades específicas de forrajeo y anidamiento (Carvell 2002; Goulson 2003). Por ejemplo, el pastoreo del ganado genera áreas de suelo desnudo que favorecen principalmente a las especies de polinizadores que anidan bajo tierra (Potts et al. 2003; Vulliamy et al. 2006; Murray et al. 2012).

Efectos sobre las redes planta-polinizador – El pastoreo cambia la abundancia y diversidad de flores y polinizadores, afectando por tanto a la estructura y dinámica de toda la comunidad de interacciones (Potts et al. 2003; Vanbergen et al. 2014; Lázaro et al. 2016b). Sin embargo, los efectos de esta perturbación sobre las redes planta-polinizador aún no están claros. Vázquez y Simberloff (2003) encontraron en diferentes comunidades argentinas, que el pastoreo de ganado modificaba unas pocas interacciones muy frecuentes. Vanbergen et al. (2014) compararon sitios sin pastoreo y con pastoreo en Escocia y mostraron que el pastoreo aumentaba

el tamaño, la diversidad, y la generalización de las redes. Un resultado similar fue encontrado por Yoshihara et al. (2008) cuando compararon sitios sin pastoreo con sitios fuertemente pastoreados en Mongolia, mientras que a niveles intermedios de pastoreo encontraron una menor diversidad y generalización de la red de polinización (Yoshihara et al. 2008). En este último estudio, sin embargo, los gradientes de pastoreo se asociaron con diferentes tipos de herbívoros (ovejas y cabras frente a las vacas y caballos) y, por lo tanto, estos dos efectos no pudieron ser separados. Por contra, Lázaro et al. (2016b) encontraron en el Mediterráneo que las redes a intensidades intermedias de pastoreo eran más grandes, más generalizadas y modulares, y que contenían interacciones más diversas y equilibradas, lo que sugiere que mantener un nivel moderado de pastoreo por ovejas y cabras puede ser importante para preservar la complejidad y la diversidad biológica de comunidades mediterráneas ricas, que tienen una larga historia de pastoreo de estos animales domésticos.

Efectos sobre el servicio polinizador – Algunos trabajos han mostrado un efecto negativo del pastoreo sobre la fecundidad de las plantas en respuesta a la pérdida de polinizadores (Vázquez y Simberloff 2004; Hegland et al. 2005; Lázaro et al. 2016a), mientras que otros atribuyen el efecto negativo del pastoreo sobre la reproducción de las plantas a la disminución de su densidad por el propio efecto del forrajeo (Vázquez y Simberloff 2004). Sin embargo, el servicio polinizador y la reproducción de algunas plantas también se pueden ver beneficiados por el pastoreo al disminuir la competencia con otras plantas y aumentar la disponibilidad de recursos abióticos (Ågren et al. 2006) o por la mayor atracción de polinizadores a hábitats más diversos (con pastoreo) (Vanbergen et al. 2014).

Urbanización

La urbanización supone pérdida y fragmentación del hábitat natural e implica una serie de transformaciones físicas y biológicas del hábitat que dificilmente los procesos de sucesión ecológica pueden revertir (McKinney 2002; Pickett et al. 2011) y que afectan a los polinizadores (Fig. 2c). La urbanización reduce la cobertura vegetal, incrementa las superficies pavimentadas y aumenta la heterogeneidad espacial, ya que transforma el paisaje en un complejo mosaico de áreas construidas que se entremezclan con áreas verdes (Cadenasso et al. 2007). Sin embargo, las áreas urbanas se caracterizan por la homogeneidad biótica debido a la sustitución de especies nativas por exóticas y a la expansión de un número reducido de especies que proliferan en estos ambientes antrópicos (McKinney 2006). Además, las actividades que se desarrollan en las zonas urbanas modifican las condiciones microclimáticas del hábitat – las ciudades son ‘islas de calor’ – generan contaminación lumínica y aumentan la contaminación del aire y el suelo (Harrison y Winfree 2015).

Efectos sobre la abundancia y diversidad de polinizadores – Numerosos estudios concluyen que el incremento de la urbanización disminuye la riqueza y abundancia de especies de abejas (Hernandez et al. 2009; Martins et al. 2013), avispa (Zanette et al. 2005), abejorros (Ahrné et al. 2009), mariposas (Bergerot et al. 2011; Casner et al. 2014), sírfidos (Bates et al. 2011) y polillas (Bates et al. 2014). Las disminuciones de polinizadores en áreas urbanas se han relacionado con el impacto negativo de las superficies pavimentadas sobre la disponibilidad de recursos y sustratos adecuados para el anidamiento de las abejas (Jha y Kremen 2013b; Geslin et al. 2016), la contaminación por metales pesados del néctar y el polen de las plantas utilizadas por los polinizadores (Morón et al. 2012), la mortalidad por colisión con los vehículos que circulan por las carreteras (Baxter-Gilbert et al. 2015) o la aplicación de pesticidas y herbicidas en jardines (Muratet y Fontaine 2015). Sin embargo, algunos estudios no observan diferencias en abundancia o número de especies de polinizadores entre localidades sometidas a distintos niveles de urbanización (Kearns y Olivera 2009; Banaszak-Cibica y Zmihorski 2012) o entre paisajes urbanos, rurales y naturales (Baldock et al. 2015). Niveles de urbanización moderados pueden albergar mayor riqueza y abundancia de mariposas (Blair y Launer 1997; Hogsden y Hutchinson 2004) y abejas (Fortel

et al. 2014) que áreas sin urbanizar. Se ha mostrado incluso, que en algunos casos las áreas urbanas pueden albergar una riqueza mayor de abejas que áreas de cultivo (Baldock et al. 2015) o reservas naturales (Sirohi et al. 2015). En las áreas urbanas la disponibilidad de recursos florales para los polinizadores y su dinámica temporal son muy diferentes respecto a las áreas naturales o agrícolas, probablemente debido a la irrigación continua de las zonas verdes y a la presencia de plantas ornamentales exóticas que florecen en momentos diferentes a los de las plantas nativas, lo que induce a su vez cambios en la dinámica poblacional de los polinizadores (Gotlieb et al. 2011; Wray y Elle 2015) y permitiría mantener su abundancia más estable (Leong et al. 2016).

Por tanto, como ocurre con otros usos del suelo, el grado de intensidad de la urbanización influye sobre la magnitud y el signo de sus efectos sobre la diversidad y abundancia de polinizadores. Sin embargo, resulta difícil caracterizar adecuadamente el grado de urbanización de la matriz de paisaje, ya que existe una gran heterogeneidad dentro de las propias ciudades en las características locales de los distintos tipos de parches de hábitat remanente (ej. tipo de vegetación, riqueza floral, área, número de márgenes, opciones de manejo) que afectan a la riqueza, abundancia y composición observadas de las comunidades de polinizadores urbanos (Bergerot et al. 2011; Matteson et al. 2013; Schwartz et al. 2013). Además, las presiones antrópicas ligadas a la urbanización afectan de manera diferente a las especies de polinizadores en función de sus rasgos, por lo que se ha observado que en las zonas urbanas

la composición de las comunidades cambia con respecto a la de áreas rurales o naturales adyacentes (Cane et al. 2006; Fortel et al. 2014). Por ejemplo, parece ser que coleópteros, dípteros y lepidópteros son más sensibles a la urbanización que los himenópteros (Deguines et al. 2016) y que las condiciones climáticas asociadas a la urbanización son más favorables para las especies termofílicas y xerotéricas, como parecen indicar los cambios de distribución de algunas especies de abejas (Banaszak-Cibicka 2014).

Efectos sobre las redes planta-polinizador – El número de estudios que han evaluado los efectos de la urbanización sobre las redes de interacciones entre polinizadores y plantas es todavía muy limitado. Las redes planta – polinizador de las zonas verdes urbanas presentan menor nivel de especialización (H_2') que las de áreas naturales o tierras de cultivo cercanas (Gotlieb et al. 2011; Baldock et al. 2015) y tienden a ser ricas en especies de visitantes florales más generalistas (Geslin et al. 2013; Jedrzejewska-Szmek y Zych 2013; Baldock et al. 2015), lo que podría deberse en parte a la riqueza de plantas no-nativas en las zonas urbanas que atraen a polinizadores generalistas (Lopezaraiza-Mikel et al. 2007). Por tanto, la urbanización implica mayor homogenización funcional de los polinizadores (Deguines et al. 2016). En un estudio con comunidades experimentales de plantas en distintas localidades a lo largo de un gradiente de urbanización se ha encontrado que las redes de polinización de las áreas urbanas tienen menor número de interacciones y sus interacciones se distribuyen de forma más homogénea (Geslin et al. 2013).

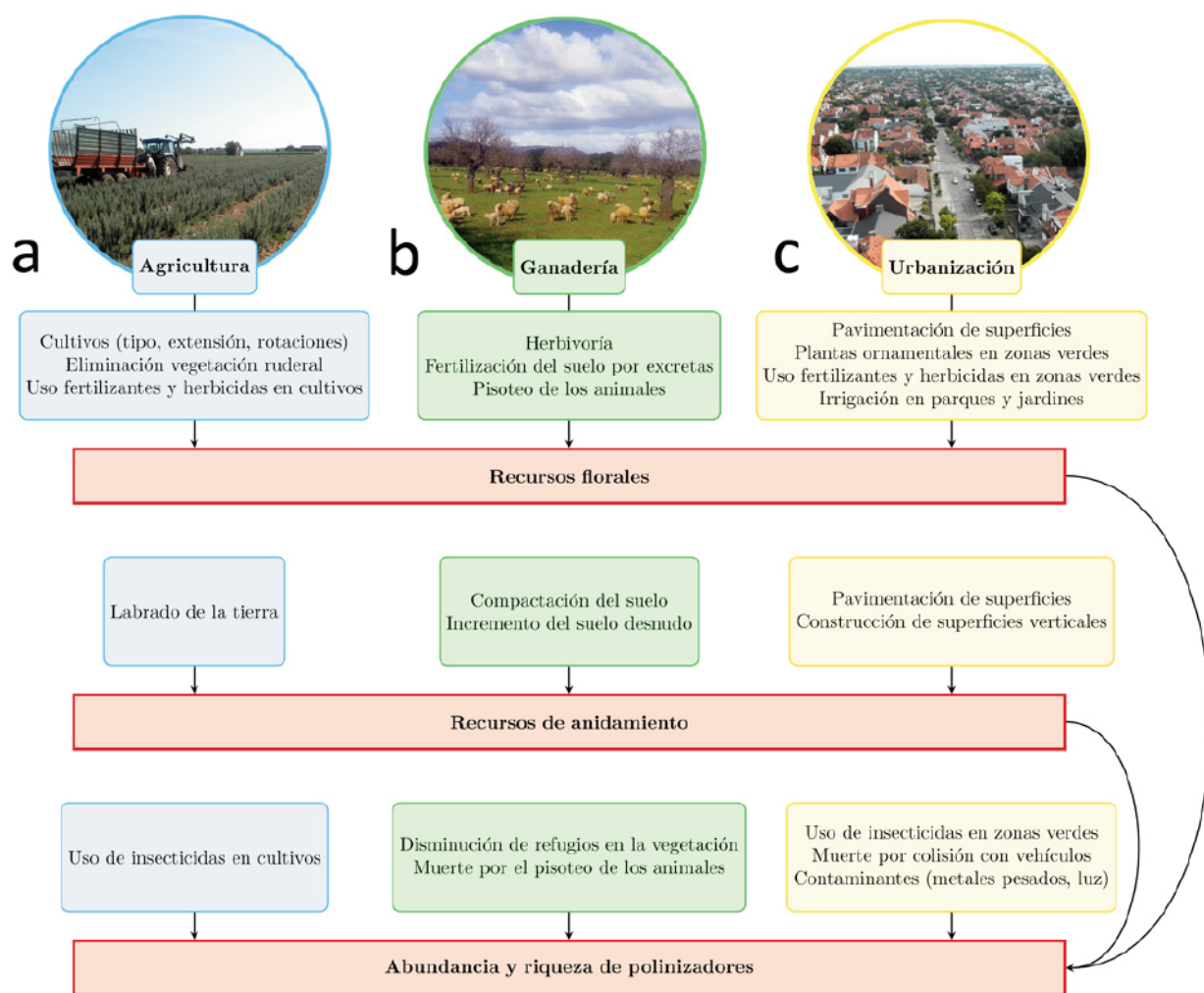


Figura 2. Los distintos tipos de uso del suelo (**a:** agricultura, **b:** ganadería y **c:** urbanización) causan destrucción y fragmentación del hábitat, pero además implican diferentes factores de degradación que afectan directa o indirectamente – a través de la alteración de la disponibilidad de recursos florales y de anidamiento – a la abundancia y riqueza de polinizadores. Fotos: C. Tur.

Figure 2. Distinct types of land uses (**a:** agriculture, **b:** livestock grazing, and **c:** urbanization) cause habitat loss and fragmentation, but also involve different degradation factors that affect pollinator abundance and richness directly or indirectly, by modifying the availability of floral and nesting resources. Photos: C. Tur.

Efectos sobre el servicio polinizador – En las áreas urbanas los servicios de polinización que proporcionan las comunidades de polinizadores silvestres son importantes para las actividades agrícolas a pequeña escala (ej. huertos urbanos), para las plantas nativas de los espacios verdes o para los árboles de los jardines (Hausmann et al. 2015). Los polinizadores urbanos también podrían ser de importancia para mantener el servicio de polinización en hábitats agrícolas o naturales adyacentes (Gill et al. 2016).

Existen pocos estudios que midan el éxito reproductivo de las plantas en áreas urbanas y no se conoce bien cuál es la diferencia en cantidad y calidad del servicio de polinización en áreas urbanas respecto al de áreas naturales. Sin embargo, algunos estudios muestran que plantas del centro urbano producen menos frutos o semillas que plantas del área periurbana (Pellissier et al. 2012) o de áreas naturales y agrícolas (Leong et al. 2014). Por el contrario, otros estudios muestran un efecto positivo de la urbanización sobre el éxito reproductivo en distintas especies de plantas (Verboven et al. 2014; Theodorou et al. 2016), lo que sugiere que los servicios de polinización en las áreas con un nivel de urbanización moderado se mantienen.

Restauración de polinizadores en paisajes antropogénicos

Los cambios de uso del suelo seguirán ocurriendo de manera inevitable como consecuencia del desarrollo de las actividades humanas en el paisaje. Sin embargo, existen acciones de restauración, conservación y decisiones de gestión que se pueden llevar a cabo para minimizar sus impactos negativos o incluso para transformar estas zonas alteradas por la actividad humana en hábitats favorables para los polinizadores. Cuando el paisaje presenta un alto nivel de antropización restaurar incluso fragmentos de hábitat pequeños puede ser beneficioso para restaurar la diversidad de polinizadores (revisado en Winfree 2010). En general, para preservar los servicios de polinización en los paisajes antropogénicos es necesario mantener suficientes recursos para los polinizadores silvestres (diversidad de hábitats, recursos florales, recursos de anidamiento) y reducir los riesgos derivados del uso de agroquímicos y del movimiento de los polinizadores manejados (Dicks et al. 2016). Sin embargo, las acciones de restauración de polinizadores deben adecuarse al tipo concreto de uso del suelo. A continuación se mencionan sucintamente algunas acciones de conservación y restauración que pueden contribuir a mitigar los efectos negativos causados por los distintos usos del suelo sobre los polinizadores.

Restauración de polinizadores en las zonas agrícolas

Para aumentar los polinizadores en los paisajes agrícolas es importante preservar o incrementar las áreas naturales o seminaturales que rodean los campos de cultivo (Kremen et al. 2002; Steffan-DeWenter et al. 2002), reducir el uso de agroquímicos, proporcionar recursos florales dentro y alrededor de los cultivos (Nicholls y Altieri 2013) y romper la homogeneidad de los monocultivos con bordes no cultivados, setos, praderas o bosques seminaturales (Tscharntke et al. 2005). Se ha comprobado que no eliminar la vegetación ruderal puede ser beneficioso para mantener las comunidades de abejas en los paisajes cultivados (Morandin y Winston 2006). La mayoría de acciones de restauración de polinizadores en los paisajes agrícolas están enfocadas en preservar la diversidad de recursos florales disponibles (Kremen et al. 2007; Winfree 2010). Sin embargo, la siembra de plantaciones mixtas de flores seleccionadas para atraer y mantener a los polinizadores en las zonas de cultivo también es una buena manera de restaurar polinizadores en áreas agrícolas (Carvell et al. 2007; Potts et al. 2009).

La agricultura ecológica ha mostrado ser una opción de manejo eficiente para conservar los polinizadores principalmente cuando el contexto paisajístico es muy homogéneo o está muy alterado (Rundlöf et al. 2008; Batáry et al. 2011). Además, incrementar la heterogeneidad espacial (González-Varo et al. 2013) y mantener hábitats de alta calidad alrededor de los campos de cultivo (Ken-

nedy et al. 2013) puede contrarrestar los impactos negativos de la agricultura intensiva.

Restauración de polinizadores en las zonas ganaderas

Las decisiones sobre cómo gestionar la ganadería deben ajustarse a las necesidades particulares de conservación, las comunidades concretas de plantas y el tipo de ganado, porque el comportamiento de forrajeo y por tanto sus efectos sobre la vegetación varían entre distintas especies de animales. Reducir la cantidad de ganado por unidad de superficie o mantener mosaicos de paisaje que combinen pastizales extensivos con campos que permanezcan sin pastar durante unos años, pueden ser decisiones de manejo útiles para potenciar la diversidad de insectos polinizadores en los pastizales (Kruess y Tscharntke 2002). Sin embargo, en comunidades mediterráneas con una larga historia de pastoreo por ovejas y cabras, mantener un nivel moderado de pastoreo puede ser importante para preservar la complejidad y la diversidad biológica (Lázaro et al. 2016b); aunque la conservación de especies concretas de polinizadores puede, en algunos casos, requerir la eliminación total del pastoreo durante algunos meses del año (Lázaro et al. 2016a).

Restauración de polinizadores en las zonas urbanizadas

Contrariamente a lo que podría parecer, las áreas urbanas son ecosistemas capaces de mantener una biodiversidad considerable de polinizadores por lo que recientemente los programas de conservación de polinizadores incluyen también iniciativas de restauración en áreas urbanas (Hall et al. 2017). Un desarrollo urbanístico sostenible que permita mantener espacios verdes diversos bien conectados y reforzar la gran heterogeneidad de los paisajes urbanos puede ayudar a incrementar la diversidad de especies al existir mayor diversidad de hábitats (Zerbe et al. 2003; Sattler et al. 2010). En este sentido, los jardines y las áreas verdes urbanas juegan un papel importante para la conservación de la biodiversidad dada su capacidad para actuar como refugio de polinizadores (Osborne et al. 2008; Threlfall et al. 2015). Por ejemplo, sembrar plantas atractivas para las abejas en los jardines (Pawelek et al. 2009), instalar estructuras artificiales para el anidamiento de las abejas (Gaston et al. 2005; Fortel et al. 2016) o plantar vegetación nativa en los márgenes de las carreteras (Hopwood 2008) son acciones de gestión útiles para promover una mayor diversidad de polinizadores en las áreas urbanas.

Agradecimientos

AL ha estado financiada por un contrato postdoctoral cofinanciado por el Gobierno Regional de las Islas Baleares y el Fondo Social Europeo 2014–2020 y un contrato Ramón y Cajal financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad.

Referencias

- Agren, J., Fortunel, C., Ehrlén, J. 2006. Selection on floral display in insect-pollinated *Primula farinosa*: effects of vegetation height and litter accumulation. *Oecologia* 150: 225–232.
- Ahrné, K., Bengtsson, J., Elmquist, T. 2009. Bumble bees (*Bombus* spp) along a gradient of increasing urbanization. *Plos One* 4(5).
- Aizen, M.A., Harder, L.D. 2009. The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. *Current Biology* 19: 915–918.
- Aizen, M.A., Sabatino, M., Tylianakis, J.M. 2012. Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. *Science* 335: 1486–1489.
- Alston, D.G., Tepedino, V.J., Bradley, B.A., et al. 2007. Effects of the insecticide Phosmet on solitary bee foraging and nesting in orchards of Capitol Reef National Park, Utah. *Environmental Entomology* 36: 811–816.
- Baldock, K.C.R., Goddard, M.A., Hickset, D.M., et al. 2015. Where is the UK's pollinator biodiversity? The importance of urban areas for flower-visiting insects. *Proceedings of the Royal Society of London B* 282: 20142849.

- Banaszak-Cibicka, W. 2014. Are urban areas suitable for thermophilic and xerothermic bee species (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes)? *Apidologie* 45: 145–155.
- Banaszak-Cibicka, W., Zmihorski, M. 2012. Wild bees along an urban gradient: winners and losers. *Journal of Insect Conservation* 16: 331–343.
- Batáry, P., Báldi, A., Kleijn, D., et al. 2011. Landscape moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society of London B* 278: 1894–1902.
- Bates, A.J., Sadler, J.P., Fairbrass, A.J., et al. 2011. Changing Bee and Hoverfly Pollinator Assemblages along an Urban-Rural Gradient. *Plos One* 6(8).
- Bates, A.J., Sadler, J.P., Grundy, D., et al. 2014. Garden and Landscape-Scale Correlates of Moths of Differing Conservation Status: Significant Effects of Urbanization and Habitat Diversity. *Plos One* 9(1).
- Baxter-Gilbert, J.H., Riley, J.L., Neufeld, C.J.H., et al. 2015. Road mortality potentially responsible for billions of pollinating insect deaths annually. *Journal of Insect Conservation* 19: 1029–1035.
- Bergerot, B., Fontaine, B., Julliard, R., et al. 2011. Landscape variables impact the structure and composition of butterfly assemblages along an urbanization gradient. *Landscape Ecology* 26: 83–94.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., et al. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313: 351–354.
- Blair, R. B., Launer, A. E. 1997. Butterfly diversity and human land use: Species assemblages along an urban gradient. *Biological Conservation* 80(1): 113–125.
- Brittain, C., Potts, S.G. 2011. The potential impacts of insecticides on the life-history traits of bees and the consequences for pollination. *Basic and Applied Ecology* 12: 321–331.
- Brittain, C., Vighib, M., Bommarco R., et al. 2010. Impacts of a pesticide on pollinator species richness at different spatial scales. *Basic and Applied Ecology* 11: 106–115.
- Brittain, C., Kremen, C., Garber, A., et al. 2014. Pollination and plant resource change the nutritional quality of almonds for human health. *Plos One* 9: e90082.
- Brosi, B.J., Daily, G.C., Shih, T.M., et al. 2008. The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *Journal of Applied Ecology* 45: 773–783.
- Burke, L.A., Marlin, J.C., Knight, T.M. 2013. Plant-pollinator interactions over 120 years: loss of species, co-occurrence and function. *Science* 339: 1611–1615.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., Schwarz, K. 2007. Spatial heterogeneity in urban ecosystems: reconceptualizing land cover and a framework for classification. *Frontiers in Ecology and Environment* 5(2): 80–88.
- Cane, J.H., Minckley, R., Kervin, L., et al. 2006. Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. *Ecological Applications* 16: 632–644.
- Carman, K., Jenkins, D.G. 2016. Comparing diversity to flower-bee interaction networks reveals unsuccessful foraging of native bees in disturbed habitats. *Biological Conservation* 202: 110–118.
- Carvalho, L.G., Seymour, C.L., Veldtman, R., Nicolson, S.W. 2010. Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *Journal of Applied Ecology* 47: 810–820.
- Carvalho, L.G., Veldtman, R., Shenkute, A.G., et al. 2011. Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. *Ecology Letters* 14: 251–259.
- Carvell, C. 2002. Habitat use and conservation of bumblebees (*Bombus* spp.) under different grassland management regimes. *Biological Conservation* 103: 33–49.
- Carvell, C., Meek, W.R., Pywell, R.F., et al. 2007. Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumble bee abundance and diversity on arable field margins. *Journal of Applied Ecology* 46: 369–379.
- Casner, K.L., Forister, M.L., O'Brien, J.M., et al. 2014. Contribution of Urban Expansion and a Changing Climate to Decline of a Butterfly Fauna. *Conservation Biology* 28: 773–782.
- Davis, E.S., Murray, T.E., Fitzpatrick, U., et al. 2010. Landscape effects on extremely fragmented populations of a rare solitary bee, *Colletes floralis*. *Molecular Ecology* 19: 4922–4935.
- De Palma, A., Kuhlmann, M., Roberts, S.P.M., et al. 2015. Ecological traits affect the sensitivity of bees to land-use pressures in European agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 52: 1567–1577.
- Deguines, N., Julliard, R., Flores, M., et al. 2016. Functional homogenization of flower visitor communities with urbanization. *Ecology and Evolution* 6: 1967–1976.
- Dicks, L.V., Viana, B., Bommarco, R., et al. 2016. Ten policies for pollinators. *Science* 354 (6315): 975–976.
- Ellis, E.C., Goldewijk, K.K., Siebert, S., et al. 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography* 19: 589–606.
- Ewers, R.M., Didham, R.K. 2007. The Effect of Fragment Shape and Species' Sensitivity to Habitat Edges on Animal Population Size. *Conservation Biology* 21: 926–936.
- Fahrig, L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 487–515.
- Fortel, L., Henry M., Guilhaud, L., et al. 2014. Decreasing Abundance, Increasing Diversity and Changing Structure of the Wild Bee Community (Hymenoptera: Anthophila) along an Urbanization Gradient. *Plos One* 9 (8).
- Fortel, L., Henry, M., Guilhaud, L., et al. 2016. Use of human-made nesting structures by wild bees in an urban environment. *Journal of Insect Conservation* 20: 239–253.
- Gabriel, D., Tschamtk, T. 2007. Insect pollinated plants benefit from organic farming. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 118: 43–48.
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., et al. 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecology and Economics* 68: 810–821.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., et al. 2011. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters* 14: 1062–1072.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., et al. 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* 339: 1608–1611.
- Gaston, K. J., Smith, R. M., Thompson, K., et al. 2005. Urban domestic gardens (II): Experimental tests of methods for increasing biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 14: 395–413.
- Geslin, B., Gauzens, B., Thébault, E., et al. 2013. Plant Pollinator Networks along a Gradient of Urbanisation. *Plos One* 8(5).
- Geslin, B., Le Féon, V., Folschweiller, M., et al. 2016. The proportion of impervious surfaces at the landscape scale structures wild bee assemblages in a densely populated region. *Ecology and Evolution*, 6: 6599–6615.
- Gill, R.J., Ramos-Rodríguez, O., Raine, N.E. 2012. Combined pesticide exposure severely affects individual- and colony-level traits in bees. *Nature* 491: 105–109.
- Gill, R.J., Baldock, K.C.R., Brown, M.J.F., et al. 2016. Protecting an ecosystem service: approaches to understanding and mitigating threats to wild insect pollinators. *Advances in Ecological Research* 54: 135–206.
- González-Varo, J.P., Biesmeijer, J.C., Potts, S.G. et al. 2013. Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination. *Trends in Ecology and Evolution* 28 (9): 524–30.
- Gotlieb, A., Hollender, Y., Mandelik, Y. 2011. Gardening in the desert changes bee communities and pollination network characteristics. *Basic and Applied Ecology* 12, 310–320.
- Goulson, D. 2003. Bumblebees Their behaviour and Ecology. Oxford University Press, Oxford, U.K, New York, New York.
- Goulson, D., Lye, G.C., Darvill, B. 2008. Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology* 53: 191–208.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., et al. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153: 589–596.
- Hadley, A.S., Betts, M.G. 2012. The effects of landscape fragmentation on pollination dynamics: absence of evidence not evidence of absence. *Biological Reviews* 87: 526–544.
- Hagen, M., Kraemer, M. 2010. Agricultural surroundings support flower-visitor networks in an Afrotropical rain forest. *Biological Conservation* 143: 1654–1663.
- Hall, D.M., Camilo, G.R., Tonietto, R.K., et al. 2017. The city as a refuge for insect pollinators. *Conservation Biology* 31: 24–29.

- Harrison, T., Winfree, R. 2015. Urban drivers of plant-pollinator interactions. *Functional Ecology* 29: 879–888.
- Hatfield, R.G., LeBuhn, G. 2007. Patch and landscape factors shape community assemblage of bumble bees, *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae), in montane meadows. *Biological Conservation* 139: 150–158.
- Hausmann, S.L., Petermann, J.S., Rolff, J. 2015. Wild bees as pollinators of city trees. *Insect Conservation and Diversity* 9: 97–107.
- Hegland, S.J., Rydgren, K., Seldal, T. 2005. The response of *Vaccinium myrtillus* to variations in grazing intensity in a Scandinavian pine forest on the island of Svanøy. *Canadian Journal of Botany* 83: 1638–1644.
- Hernandez, J.L., Frankie, G.W., Thorp, R.W. 2009. Ecology of urban bees: a review of current knowledge and directions for future study. *Cities and the Environment* 2: 1–15.
- Hogsden, K.L., Hutchinson, T.C. 2004. Butterfly assemblages along a human disturbance gradient in Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 82: 739–748.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. 2008. Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos* 117: 354–361.
- Hopwood, J.L. 2008. The contribution of roadside grassland restorations to native bee conservation. *Biological Conservation* 141: 2632–2640.
- Ishii, H.S., Kadoya, T., Kikuchi, R., et al. 2008. Habitat and flower resource partitioning by an exotic and three native bumble bees in central Hokkaido, Japan. *Biological Conservation* 141: 2597–2607.
- Jedrzejska-Szmek, K., Zych, M. 2013. Flower-visitor and pollen transport networks in a large city: structure and properties. *Arthropod-Plant Interactions* 7: 503–516.
- Jha, S. 2015. Contemporary human-altered landscapes and oceanic barriers reduce bumble bee gene flow. *Molecular Ecology* 24: 993–1006.
- Jha, S., Kremen, C. 2013a. Urban land use limits regional bumble bee gene flow. *Molecular Ecology* 22: 2483–2495.
- Jha, S., Kremen, C. 2013b. Resource diversity and landscape-level homogeneity drive native bee foraging. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 110 (2): 555–558.
- Johst, K., Dreschler, M., Thomas, J., et al. 2006. Influence of mowing on the persistence of two endangered large blue butterfly species. *Journal of Applied Ecology* 43: 333–342.
- Kearns, C.A., Oliveras, D.M. 2009. Environmental factors affecting bee diversity in urban and remote grassland plots in Boulder, Colorado. *Journal of Insect Conservation* 13: 655–665.
- Kehinde, T., Samways, M.J. 2014. Insect–flower interactions: network structure in organic versus conventional vineyards. *Animal Conservation* 17: 401–409.
- Kennedy, C.M., Lonsdorf, E., Neel, M.C. et al. 2013. A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agrosystems. *Ecology Letters* 16: 584–599.
- Kimoto, C., DeBano, S.J., Thorp, R.W., et al. 2012. Short-term responses of native bees to livestock and implications for managing ecosystem services in grasslands. *Ecosphere* 3: 1–15.
- Klein, A.M., Vaissière, B., Cane, J.H., et al. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 303–313.
- 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 USA* 99: 16812–16816.
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., et al. 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., Miles, A. 2012. Ecosystem services in biologically diversified versus conventional farming systems: benefits, externalities and trade-offs. *Ecology and Society* 17 (4): 40.
- Kruess, A., Tscharntke, T. 2002. Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies, and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology* 16: 1570–1580.
- Lázaro, A., Tscheulin, T., Devalez, J., et al. 2016a. Effects of grazing intensity on pollinator abundance and diversity, and on pollination services. *Ecological Entomology* 26(3): 796–807.
- Lázaro, A., Tscheulin, T., Devalez, J., et al. 2016b. Moderation is best: effects of grazing intensity on plant–flower visitor networks in Mediterranean communities. *Ecological Applications* 26(3): 796–807.
- Leong, M., Kremen, C., Roderick, G.K. 2014. Pollinator Interactions with Yellow Starthistle (*Centaurea solstitialis*) across Urban, Agricultural, and Natural Landscapes. *Plos One* 9(1).
- Leong, M., Ponisio, L.C., Kremen, C., et al. 2016. Temporal dynamics influenced by global change: bee community phenology in urban, agricultural, and natural landscapes. *Global Change Biology* 22: 1046–1053.
- López-Urbe, M.M., Morreale, S.J., Santiago, C.K., et al. 2015. Nest Suitability, Fine-Scale Population Structure and Male-Mediated Dispersal of a Solitary Ground Nesting Bee in an Urban Landscape. *PLoS ONE* 10(5): e0125719.
- Lopezaraiza-Mikel, M.E., Hayes, R.B., Whalley, M.R., Memmott, J. 2007. The impact of an alien plant on a native plant–pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters* 10: 539–550.
- Lundgren, R., Totland, O., Lázaro, A. 2016. Experimental simulation of pollinator decline causes community-wide reductions in seedling diversity and abundance. *Ecology* 97: 1420–1430.
- Mandelik, Y., Winfree, R., Neeson, T. et al. 2012. Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes. *Ecological Applications* 22: 1535–1546.
- Marrero, H.J., Torretta, J.P., Medan, D. 2014. Effect of land use intensification on specialization in plant–floral visitor interaction networks in the Pampas of Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 188: 63–71.
- Martins, A.C., Gonçalves, R.B., Melo, G.A.R. 2013. Changes in wild bee fauna of a grassland in Brazil reveal negative effects associated with growing urbanization during the last 40 years. *Zoologia* 30 (2): 157–176.
- Matteson, K.C., Grace, J.B., Minor, E.S. 2013. Direct and indirect effects of land use on floral resources and flower-visiting insects across an urban landscape. *Oikos* 122: 682–694.
- Mayer, C., Soka, G., Picker, M. 2006. The importance of monkey beetle (Scarabaeidae: Hopliini) pollination for Aizoaceae and Asteraceae in grazed and ungrazed areas at Paulshoek, Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Insect Conservation* 10: 23–333.
- McKinney, M.L. 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience* 52(10): 883–890.
- McKinney, M.L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127: 247–260.
- Meyer, B., Jaunker, F., Steffan-Dewenter, I. 2009. Contrasting resource-dependent responses of hoverfly richness and density to landscape structure. *Basic and Applied Ecology* 10: 178–186.
- Morales, C.L., Aizen, M.A. 2002. Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of the southern Andes. *Biological Invasions* 4: 87–100.
- Morandin, L.A., Winston, M.L. 2006. Pollinators provide incentive to preserve natural land in agrosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 116: 289–292.
- Morandin, L.A., Winston, M.L., Abbott, V.A., et al. 2007. Can pastureland increase wild bee abundance in agriculturally intense areas? *Basic and Applied Ecology* 8: 117–124.
- Moreira, E.F., Boscolo, D., Viana, B.F. 2015. Spatial Heterogeneity Regulates Plant–Pollinator Networks across Multiple Landscape Scales. *Plos One* 10(4): e0123628.
- Morón, D., Grzes, I.M., Skórka, P., et al. 2012. Abundance and diversity of wild bees along gradients of heavy metal pollution. *Journal of Applied Ecology* 49: 118–125.
- Muratet, A., Fontaine, B. 2015. Contrasting impacts of pesticides on butterflies and bumblebees in private gardens in France. *Biological Conservation* 182: 148–154.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 52–62.
- Murray, T.E., Fitzpatrick, U., Byrne, A., et al. 2012. Local-scale factors structure wild bee communities in protected areas. *Journal of Applied Ecology* 49: 998–1008.
- Navarro, T., Alados, C.L., Cabezudo, B. 2006. Changes in plant functional types in response to goat and sheep grazing in two semi-arid shrublands of SE Spain. *Journal of Arid Environments* 64: 298–322.

- Neame, L.A., Griswold, T., Elle, E. 2013. Pollinator nesting guilds respond differently to urban habitat fragmentation in an oak-savannah ecosystem. *Insect Conservation and Diversity* 6: 57-66.
- Nicholls, C.I., Altieri, M.A. 2013. Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 33: 257-274.
- Ockinger, E., Schweiger, O., Crist, T.O., et al. 2010. Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. *Ecology Letters* 13: 969-979.
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120: 321-326.
- Osborne, J.L., Martin, A.P., Shortall, C.R., et al. 2008. Quantifying and comparing bumblebee nest densities in gardens and countryside habitats. *Journal of Applied Ecology* 45: 784-792.
- Pawelek, J., Frankie, G., Thorp, R.W., et al. 2009. Modification of a community garden to attract native bee pollinators in urban San Luis Obispo, California. *Cities and the Environment*. 2:1-20.
- Pellissier, V., Muratet, A., Verfaillie, F., et al. 2012. Pollination success of *Lotus corniculatus* (L.) in an urban context. *Acta Oecologica* 39: 94-100.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., Grove, J.M., et al. 2011. Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *Journal of Environmental Management* 92: 331-362.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., et al. 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84: 2628-2642.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., et al. 2005. Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology* 30: 78-85.
- Potts, S.G., Woodcock, B.A., Roberts, S.P.M., et al. 2009. Enhancing pollinator diversity in intensive grasslands. *Journal of Applied Ecology* 46: 369-379.
- Potts, S.G., Beiswenger, J.C., Kremen, C., et al. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 345-353.
- Pykälä, J. 2004. Cattle grazing increases plant species richness of most species trait groups in mesic semi-natural grasslands. *Plant Ecology* 175: 217-226.
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., et al. 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters* 11: 499-515.
- Roulston, T.H., Goodell, K. 2011. The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annual Review of Entomology* 56: 293-312.
- Rundlöf, M., Nilsson, H., Smith, H.G. 2008. Interacting effects of farming practice and landscape context on bumble bees. *Biological Conservation* 141: 417-426.
- Rundlöf, M., Andersson, G.K.S., Bommarco, R., et al. 2015. Seed coating with a neonicotinoid insecticide negatively affects wild bees. *Nature* 521: 77-80.
- Sala, O.E., Chapin III, F.S., Armesto, J.J., et al. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Sattler, T., Duelli, P., Obrist, M.K., et al. 2010. *Landscape Ecology* 25:941-954.
- Schweiger, O., Musche, M., Bailey, D., et al. 2007. Functional richness of local hoverfly communities (Diptera, Syrphidae) in response to land use across temperate Europe. *Oikos* 116: 461-472.
- Scohier, A., Dumont, B. 2012. How do sheep affect plant communities and arthropod populations in temperate grasslands. *Animal* 6: 1129-1138.
- Shwartz, A., Muratet, A., Simon, L., et al. 2013. Local and management variables outweigh landscape effects in enhancing the diversity of different taxa in a big metropolis. *Biological Conservation* 157: 285 - 292.
- Sirohi, M.H., Jackson, J., Edwards, M., et al. 2015. Diversity and abundance of solitary and primitively eusocial bees in an urban centre: a case study from Northampton (England). *Journal of Insect Conservation* 19: 487-500.
- Sjödin, N.E. 2007. Pollinator behavioural responses to grazing intensity. *Biodiversity and Conservation* 16: 2103-2121.
- Sjödin, N.E., Bengtsson, J., Ekblom, 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.
- Spiesman, B.J., Inouye, B.D. 2013. Habitat loss alters the architecture of plant-pollinator interaction networks. *Ecology* 94: 2688-2696.
- Steffan-Dewenter, I. 2002. 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., Tschamtkke, T. 2001. Succession of bee communities on fallows. *Ecography* 24: 83-93.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., et al. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83: 1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I., Klein, A.-M., Gaebel, V., et al. 2006. Bee diversity and plant-pollinator interactions in fragmented landscapes. En: Waser, N.M. and Ollerton, J. (eds.), *Specialization and generalization in Plant-pollinator interactions*, pp. 387-410. University Chicago Press. Chicago, Estados Unidos.
- Stout, J.C., Morales, C.L. 2009. Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* 40: 388-409.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- Theodorou, R., Radzevičiūtė, R., Settele, J., et al. 2016. Pollination services enhanced with urbanization despite increasing pollinator parasitism. *Proceedings of the Royal Society of London B* 283: 20160561.
- Threlfall, C.G., Walker, K., Williams, N.S.G., et al. 2015. The conservation value of urban green space habitats for Australian native bee communities. *Biological Conservation* 187:240-248.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., et al. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292: 281-284.
- Tschamtkke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., et al. 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecological Research* 17: 229-239.
- Tschamtkke, T., Klein, A.M., Kruess, A., et al. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity: ecosystem service management. *Ecology Letters* 8: 857-874.
- Tschamtkke, T., Sekercioglu, C.H., Dietsch, T.V., et al. 2008. Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agrosystems. *Ecology* 89: 944-951.
- Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., Gray, A., et al. 2014. Grazing alters insect visitation networks and plant mating systems. *Functional Ecology* 28: 178-189.
- Vázquez, D.P., Simberloff, D. 2003. Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecology Letters* 6: 1077 - 1083.
- Vázquez, D.P., Simberloff, D. 2004. Indirect effects of an introduced ungulate on pollination and plant reproduction. *Ecological Monographs* 74: 281-308.
- Verboven, H.A.F., Uyttenbroeck, R., Brys, R., et al. 2014. Different responses of bees and hoverflies to land use in an urban-rural gradient show the importance of the nature of the rural land use. *Landscape and Urban Planning* 126: 31-41.
- Vulliamy, B., Potts, S.G., Wilmer, P.G. 2006. The effects of cattle grazing on plant-pollinator communities in a fragmented Mediterranean landscape. *Oikos* 114: 529-543.
- Wallis De Vries, M.F., Parkinson, A.E., Dulphy, J.P., et al. 2007. Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 4. Effects on animal diversity. *Grass and Forage Science* 62: 185-197.
- Wesche, K., Krause, B., Culmsee, H., et al. 2012. Fifty years of change in Central European grassland vegetation: Large losses in species richness and animal-pollinated plants. *Biological Conservation* 150: 76-85.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tschamtkke, T. 2006. Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. *Oecologia* 149: 289-300.
- Williams, N.M., Crone, E.E., Roulston, T.H., et al. 2010. Ecological and life history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation* 143: 2280-2291.

- Williams, N.M., Cariveau, D., Winfree, R., et al. 2011. Bees in disturbed habitats use, but do not prefer, alien plants. *Basic and Applied Ecology* 12: 332-341.
- Winfree, R. 2010. Conservation and restoration of wild bees. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1195: 169-197.
- Winfree, R., Griswold, T., Kremen, C. 2007. Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology* 21: 213-223.
- Winfree, R., Williams, N.M., Gaines, H., et al. 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.
- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D.P., et al. 2009. A Meta-analysis of bees' response to anthropogenic disturbance. *Ecology* 90: 2068-2076.
- Winfree, R., Bartomeus, I., Cariveau, D.P., et al. 2011. Native pollinators in anthropogenic habitats. *Annual Review of Ecology and Systematics* 42: 1-22.
- Wray, J.C., Elle, E. 2015. Flowering phenology and nesting resources influence pollinator community composition in a fragmented ecosystem. *Landscape Ecology* 30: 261-272.
- Xiao, Y., Li, X., Cao, Y., et al. 2016. The diverse effects of habitat fragmentation on plant-pollinator interactions. *Plant Ecology* 217: 857-868.
- Xie, Z., Williams, P.H., Tang, Y. 2008. The effect of grazing on bumblebees in the high rangelands of the eastern Tibetan Plateau of Sichuan. *Journal of Insect Conservation* 12: 695-703.
- Yoshihara, Y., Chimeddorj, B., Buuveibaatar, B., et al. 2008. Effects of live-stock grazing on pollination on a steppe in eastern Mongolia. *Biological Conservation* 141: 2376-2386.
- Zanette, L.R.S., Martins, R.P., Ribeiro, S.P. 2005. Effects of urbanization on Neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis. *Landscape and Urban Planning* 71: 105-121.
- Zerbe, S., Maurer, U., Schmitz, S., et al. 2003. Biodiversity in Berlin and its potential for nature conservation. *Landscape and Urban Planning* 62: 139-148.