

# Diversidad de insectos polinizadores en la península ibérica

C. Stefanescu<sup>1,2,\*</sup>, L.O. Aguado<sup>3</sup>, J.D. Asís<sup>4</sup>, L. Baños-Picón<sup>4</sup>, X. Cerdá<sup>5</sup>, M.Á. Marcos García<sup>6</sup>, E. Micó<sup>6</sup>, A. Ricarte<sup>6</sup>, J. Tormos<sup>4</sup>

(1) Museu de Ciències Naturals de Granollers, Francesc Macià, 51, 08402 Granollers, España

(2) CREA, 08193 Cerdanyola del Vallès, España.

(3) Andrena Iniciativas y Estudios Medioambientales S.L. C/ Gabilondo, 16bis, 2ºA. E-47007 Valladolid, España.

(4) Área de Zoología, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca. Campus Miguel de Unamuno, 37007 Salamanca, España

(5) Estación Biológica de Doñana (CSIC), Avda. Américo Vespucio, 41092 Sevilla, España

(6) Centro Iberoamericano de la Biodiversidad (CIBIO), Universidad de Alicante. Campus Universitario, 03690 San Vicente del Raspeig, España.

\* Autor de correspondencia: C. Stefanescu [[canliro@gmail.com](mailto:canliro@gmail.com)]

&gt; Recibido el 10 de febrero de 2017 - Aceptado el 08 de enero de 2018

**Stefanescu, C., Aguado, L.O., Asís, J.D., Baños-Picón, L., Cerdá, X., Marcos García, M.Á., Micó, E., Ricarte, A., Tormos, J. 2018. Diversidad de insectos polinizadores en la península ibérica. *Ecosistemas* 27(2): 9-22. Doi.: 10.7818/ECOS.1391**

Numerosas observaciones y estudios que se han llevado a cabo en las últimas décadas demuestran que, además de las abejas (Hymenoptera; Anthophila) otros grupos de insectos desempeñan un papel primordial en la polinización entomófila. En este artículo se revisa la información y bibliografía disponible sobre la contribución de los principales polinizadores tradicionalmente considerados como "secundarios": los coleópteros, los lepidópteros, los dípteros, las avispas y las hormigas. Para cada uno de estos grupos se sigue un esquema común, con una breve introducción, la enumeración de las características básicas -tanto morfológicas como de comportamiento- en relación con la polinización, su efectividad como polinizadores y el estatus de conservación en la península ibérica. Esta revisión pone de manifiesto la importancia de todos estos grupos en la polinización entomófila y la necesidad de incluirlos en estudios exhaustivos sobre este fenómeno. Aunque los datos existentes en general son muy limitados, también se evidencia un declive general en la mayoría de estos grupos y una necesidad apremiante de mejorar los conocimientos sobre sus tendencias poblacionales.

**Palabras clave:** avispas; coleópteros; hormigas; lepidópteros; sírfidos; polinización**Stefanescu, C., Aguado, L.O., Asís, J.D., Baños-Picón, L., Cerdá, X., Marcos García, M.Á., Micó, E., Ricarte, A., Tormos, J. 2018. Diversity of insect pollinators in the Iberian Peninsula. *Ecosistemas* 27(2): 9-22. Doi.: 10.7818/ECOS.1391**

Numerous observations and studies that have been carried out in recent decades show that, in addition to bees ((Hymenoptera; Anthophila), other groups of insects play a major role in entomophilous pollination. This article reviews the information and literature available on the contribution of the main groups of pollinators that traditionally have been considered as "secondary": beetles, butterflies and moths, dipterans, wasps and ants. For each of these groups a common outline is followed, with a brief introduction, a summary of the basic characteristics - both morphological and behavioral - in relation to pollination, their effectiveness as pollinators and their conservation status in the Iberian Peninsula. This review highlights the importance of all these groups in entomophilous pollination and the need to include them in comprehensive studies on this phenomenon. Although data are generally very limited, there is clear evidence of a general decline in most of these groups which calls for a pressing need to improve knowledge about their population trends.

**Key words:** Coleoptera; Lepidoptera; Syrphidae; Vespidae; Formicidae; pollination

## Introducción

Aunque la polinización entomófila se asocia de forma preferente con las abejas (Hymenoptera; Anthophila), son muchos los trabajos que han puesto de manifiesto la importancia que desempeñan otros grupos de insectos. Revisiones como las de [Proctor et al. \(1996\)](#), [Weiss \(2001\)](#) o [Willmer \(2011\)](#) recogen una gran cantidad de información sobre el comportamiento de los insectos antófilos considerados habitualmente como "secundarios" en su rol polinizador. Muy recientemente, el estudio de [Rader et al. \(2016\)](#) cuantifica por primera vez la contribución de estos grupos secundarios en la polinización de 17 cultivos ampliamente extendidos a nivel mundial. Los autores concluyen que, en conjunto, el servicio de polinización ejercido por los insectos coleópteros, lepidópteros, dípteros, hemípteros e himenópteros no Anthophila es similar al de las abejas. Si bien son menos eficientes como polinizadores en cada visita floral,

realizan un mayor número de visitas, con lo cual su contribución final se compensa. Además, contribuyen de modo complementario a las abejas en la producción de semillas y, en general, son menos afectados por los cambios paisajísticos, incluida la intensificación agrícola.

A pesar de la reconocida importancia polinizadora de los insectos no Anthophila, a nivel ibérico son escasos los estudios que recogen datos sistemáticos de comunidades de insectos polinizadores en su conjunto. No obstante, los trabajos disponibles confirman plenamente que en los ambientes mediterráneos los polinizadores "secundarios" son cuantitativa y cualitativamente igual de importantes que las abejas s. l. (p. ej. [Herrera 1988](#); [Gómez et al. 2007](#); [Reverté et al. 2016](#)).

El presente artículo tiene como objetivo ofrecer una visión sintética sobre la ecología, diversidad y estatus de los principales grupos de insectos florícolas (excluidas las abejas) en la península

ibérica, para facilitar así la comprensión de su papel como polinizadores en nuestros ecosistemas. Para cada grupo taxonómico se ha seguido un esquema común y se ha incluido la bibliografía esencial en relación con el tema tratado. Aunque por razones obvias la información que se aporta no es útil para identificar los distintos taxones tratados, esperamos que sirva como estímulo para aumentar el interés por estos grupos frecuentemente olvidados en los estudios sobre polinización que puedan llevarse a cabo en el futuro.

## Revisión de los distintos grupos taxonómicos

### Coleópteros (Fig. 1, A-B)

#### Generalidades del grupo y diversidad en la península ibérica

Cuando nos adentramos en la literatura relacionada con la polinización y sus principales agentes, a menudo encontramos a los coleópteros en capítulos que actúan a modo de cajón de sastre bajo títulos como “otros polinizadores”, “polinizadores generalistas”, etc. Sin embargo, los coleópteros son uno de los cuatro órdenes de mayor importancia en la orla de insectos florícolas y polinizadores, siendo clave para un amplio número de plantas angiospermas (Weiss 2001; Wardhaugh 2015). Los coleópteros son un grupo muy diverso (más de 400 000 especies conocidas) y las flores reciben potencialmente muchas visitas de este grupo, por lo que muy probablemente el porcentaje de plantas que son polinizadas por coleópteros esté muy infraestimada (Wardhaugh 2015). Sin embargo, la investigación sobre la diversidad de coleópteros antófilos y su papel en los procesos de polinización es todavía escasa, lo que nos obliga a utilizar términos como “antófilos” o “visitantes de las flores” en lugar de polinizadores, para referirnos al comportamiento de los coleópteros, por la falta de evidencia empírica en la mayoría de los casos. Asimismo, los estudios sobre el estado de conservación de estos taxones son aun si cabe más deficitarios.

Los coleópteros aparecen en el registro fósil hace 285 millones de años y comienzan a ser abundantes al principio del mesozoico (Willmer 2011). La asociación de los coleópteros con varios grupos de plantas primitivas indica que estos insectos fueron muy probablemente los primeros insectos polinizadores (Bernhardt 2000). Sin embargo, otros autores sostienen que los primeros polinizadores fueron los dípteros, mientras que la cantarofilia (polinización realizada por coleópteros), y especialmente aquellos rasgos relacionados con la producción de olor para atraer a los escarabajos, fueron adquiridos posteriormente (Thien et al. 2009). Independientemente de que hayan sido o no los primeros polinizadores, es innegable que parte de la diversificación de los principales linajes actuales de Coleoptera ha coincidido con la radiación de las angiospermas (Hunt et al. 2007).

Las reconstrucciones filogenéticas recientes (Hunt et al. 2007) reconocen las principales divisiones del orden Coleoptera en Adephaga (37 000 especies) y Polyphaga (>300 000 especies) como grupos hermanos de Archostemata (40 especies) + Myxophaga (94 especies). Los hábitos antófilos los encontramos principalmente en los Polyphaga, el grupo más rico en especies y el de mayor diversidad morfológica y ecológica. Sin embargo, los hábitos florícolas de los adultos de algunas especies actuales de Archostemata sugieren que la polenofagia pudo surgir ya en la primera mitad del Triásico a partir de una alimentación fungívora ancestral. Dentro de los Polyphaga, encontramos hábitos antófilos en las cinco series reconocidas tradicionalmente (Staphyliniformia, Scarabaeiformia, Elateriformia, Bostrichiformia y Cucujiformia).

Alrededor de 40 familias contienen especies con comportamiento antófilo (Wardhaugh 2015), aunque muy pocas son exclusivamente antófilas en su fase adulta (p. e. Melyridae, Mordellidae y Oedemeridae). El resto de familias aun sin ser exclusivamente florícolas, pueden presentar géneros relevantes en términos de importancia y abundancia como polinizadores (Tabla 1a, en el anexo). En términos generales se puede afirmar que los coleópteros florícolas adquieren mayor presencia en climas áridos y tropicales que en áreas templadas. Es difícil proporcionar el número exacto de es-

pecies de coleópteros polinizadores en la península ibérica, pero atendiendo a la riqueza de los principales géneros con representantes antófilos podemos estimar en más de 750 las especies presentes en el territorio ibérico (Tabla 1a, en el anexo).

La importancia como polinizadores de los diferentes taxones depende en gran medida del área geográfica en la que nos encontremos. Por ejemplo, los “escarabajos mono” (Scarabaeidae: Melolonthinae: Hopliini) constituyen un importante grupo polinizador en Sudáfrica donde presentan el 63% de la diversidad de las especies de coleópteros florícolas. Sin embargo, en la península ibérica, se encuentran representados por sólo seis especies del género *Hoplia*, de las cuales hay dudas de su eficiencia como polinizadores (De los Mozos 1989).

#### Características morfológicas y comportamentales

La esclerotización del primer par de alas, que caracteriza a este grupo de insectos, supuso una importante novedad evolutiva capaz de conferirles una mayor protección, a la vez que conservaban la capacidad del vuelo gracias al segundo par de alas membranosas. Esta adquisición ha sido relevante en la extraordinaria diversificación del grupo. A su vez, como ocurre en la mayoría de insectos holometábolos, la biología de las fases larvianas de los coleópteros suele diferir de la de la fase adulta, habiéndose sugerido que la disminución en la competencia intraespecífica por los recursos que ello comporta ha redundado en un mayor éxito evolutivo (Gullan y Cranston 2010). En el caso de los coleópteros, son las fases adultas las que visitan las flores por distintos motivos relacionados con la obtención de recursos tróficos (polen, néctar y/o tejidos florales), el encuentro entre sexos y/o la protección.

En comparación con otros grupos antófilos, las piezas bucales de los coleópteros se clasifican tradicionalmente como masticadoras no especializadas, aspecto que lleva a menudo a generalizar que los coleópteros presentan un comportamiento destructivo sobre las flores. Ejemplos de alimentación basada en los tejidos florales los encontramos fundamentalmente en Nitidulidae, Curculionidae y Scarabaeidae, que son atraídos por el olor afrutado de los pétalos de ciertas angiospermas basales (Krenn et al. 2005). Sin embargo, son frecuentes las adaptaciones morfológicas a la alimentación de polen y/o néctar en numerosos grupos (Wardhaugh 2015). Si bien las piezas bucales suelen ser cortas y a menudo prognatas, lo que impide el acceso a flores con polen no expuesto, se han descrito numerosas adaptaciones en las maxilas para la recolección de polen, fundamentalmente setas a modo de cepillo, en Scarabaeidae, Oedemeridae, Cerambycidae, Cantharidae, Bruchidae, Meloidae y Mordellidae. Asimismo, especies del género *Malachi* (Malachiinae) presentan setas en la maxila con formas inusuales a modo de trompeta que permiten recoger el polen y transferirlo al labio (Krenn et al. 2005). El máximo exponente de la adaptación a la alimentación nectarívora lo encontramos en la larga probóscide de *Nemognatha chrysomelina* (Meloideo).

Por otra parte, son numerosos los grupos que cuentan con especies de elevada pilosidad en el tegumento (p. ej. Scarabaeidae, Melyridae y Cantharidae entre otras), lo que las convierte en potenciales transportadores de polen. Asimismo, ciertas especies han demostrado una constancia floral adecuada para una polinización efectiva (Willmer 2011), a la vez que muchas de ellas pueden presentar una elevada capacidad de dispersión, pudiendo dispersar el polen más de 10 metros entre sucesivas visitas florales (Micó y Galante 2005).

Entre las flores visitadas principalmente por coleópteros (flores cantarófilas) se encuentra un amplio rango de caracteres morfológicos. Las más generalistas son visitadas por una gran variedad de coleópteros, y suelen exhibir una coloración tenue con predominio del color blanco, crema o verdoso (p. ej. Euphorbiáceas). A menudo son flores grandes (p. ej. *Magnolia*) o agrupaciones de pequeñas flores que actúan como amplias plataformas (p. ej. *Viburnum*). Muchas de estas flores emiten olor y ofrecen otros recursos florales, además del polen, como néctar o secreciones estigmáticas. Este tipo de flores es frecuente en zonas tropicales. Otro pa-

trón floral muy frecuentado por los coleópteros incluye a las flores con forma de copa, con cinco o seis pétalos y unas pocas anteras en el centro. Son flores de coloración muy vistosa, a menudo rojas, naranjas, rosas o amarillas, que pueden presentar marcas oscuras centrales y que ofrecen abundante polen. Este patrón es muy común en zonas mediterráneas y cálidas. También es frecuente que las flores cantarófilas presenten los ovarios bastante profundos, lo que los protege del comportamiento destructor de algunos coleópteros.

Entre las familias de plantas más visitadas por los coleópteros en la península ibérica encontramos las Cistaceae, Asteraceae, Umbelliferae, Rosaceae, Ranunculaceae y Malvaceae (Tabla 1a, en material suplementario), todas ellas con el polen muy accesible. Sin embargo, la información sobre las preferencias florales de las especies es todavía escasa.

#### Efectividad como polinizadores

Son muy pocos los trabajos que evalúan de forma directa la efectividad como polinizadores de los coleópteros. Existen estudios aislados sobre distancias de vuelo y constancia floral en ciertas especies de grandes cetóninos (Scarabaeidae) (Englund 1993; Micó y Galante 1998), o sobre carga polínica en el tegumento y contenido estomacal en varias especies de escarabeidos antófilos (De los Mozos 1989; Micó y Galante 1998; Karolyi et al. 2016). Esta escasez de estudios permite tan sólo ciertas conclusiones muy generales: 1) marcado carácter generalista tanto de los coleópteros como de las flores cantarófilas, 2) constancia floral moderada, 3) elevada capacidad de dispersión en términos de distancias, pero 4) baja movilidad en cuanto a número de desplazamientos por unidad de tiempo. A estas generalidades hay que añadir ciertos casos concretos de comportamiento destructivo al alimentarse de tejidos florales.

#### Estatus de conservación en la península ibérica

Si unimos la falta de información sobre la biología de muchas de las especies de coleópteros antófilos a la escasez de datos sobre el estado de conservación de los insectos en general, el panorama que se dibuja es un vacío de información sobre las amenazas que pueden estar actuando sobre las especies de coleópteros potencialmente polinizadores.

Tan sólo 10 especies de coleópteros antófilos están recogidas en las listas rojas de España (Verdú et al. 2011) y/o Europa, 3 de ellas En Peligro y 7 Vulnerables, incluyendo entre ellas dos especies de Oedemeridae, *Nacerdes hesperica* y *Sparedrus lencinae*, de las que se desconocen los hábitos tróficos de los adultos por ser nocturnos, pero se cree que pueden ser polinizadores como el resto de especies de dicha familia. En términos generales, la pérdida del hábitat por factores antrópicos es la principal amenaza para la mayoría de las especies de coleópteros polinizadores, aunque también el calentamiento global parece ser la causa de la reducción de la ya restringida distribución de algunas especies de alta montaña, como el Meloideo *Mylabris nevadensis* (Ruiz y García-París 2011).

#### Lepidópteros (Fig. 1, C-D)

##### Generalidades del grupo y diversidad en la península ibérica

Los lepidópteros constituyen uno de los cuatro grandes órdenes de insectos, con alrededor de 150 000 especies descritas, de las cuales aproximadamente 18 000 son ropalóceros (mariposas diurnas -"butterflies" en la terminología inglesa-) y el resto, heteróceros (mariposas nocturnas, en sentido amplio, incluyendo los denominados macroheteróceros y microlepidópteros -"moths" en la terminología inglesa-).

La diversificación de los lepidópteros tuvo lugar en el Cretácico y en el inicio del Terciario, en paralelo a la de las angiospermas (Grimaldi y Engel 2005). A lo largo de la evolución, la presión de herbivoría ejercida por los lepidópteros en su fase larval ha generado estrechos procesos coevolutivos entre linajes de ambos grupos (Wahlberg et al. 2013; Edger et al. 2015). No obstante, la

dependencia de los lepidópteros respecto de las angiospermas va más allá, ya que en su fase adulta muchas especies se nutren de las flores, constituyendo el néctar el principal o único alimento de los adultos de la mayoría de lepidópteros (p. ej. Erhardt y Mevi-Schütz 2010). Contrariamente, el polen no es recolectado como fuente de alimento, excepto en el caso de los Micropterigidae (la familia más primitiva del orden y única todavía con mandíbulas funcionales) y unas pocas especies de mariposas tropicales (p. ej. las del género *Heliconius*: Gilbert 1972). La visita obligada de la mayoría de lepidópteros a las flores para obtener néctar ha dado lugar a su reconocimiento como uno de los principales grupos de insectos polinizadores (Weiss 2001; Wilmer 2011).

El número de lepidópteros en la península ibérica se estima en unas 5000 especies. Los ropalóceros cuentan con 226 especies (García-Barros et al. 2013). Dentro de los macroheteróceros, las familias Noctuidae y Geometridae son muy diversas, con cerca de 600 especies cada una (Vives Moreno 2014); otras familias contribuyen con un número mucho menor de especies, si bien en algunos casos pueden jugar un papel importante como polinizadores especializados (p. ej. la familia Sphingidae, ver más adelante). Los microlepidópteros, con cerca de 3000 especies en territorio peninsular, incluyen especies de talla pequeña o muy pequeña; su papel como polinizadores se desconoce, si bien muchas especies son florícolas y por tanto podrían contribuir a la polinización.

##### Características morfológicas y comportamentales

Los lepidópteros cuentan con una adaptación morfológica única para alimentarse de sustancias líquidas, especialmente del néctar de las flores: la espiritrompa o proboscis. Este órgano es el resultado de la transformación de las maxilas y consiste en un tubo hueco succionador, que se mantiene enrollado en espiral en la parte inferior de la cabeza, y que se extiende en el momento de la alimentación. La longitud de la espiritrompa varía enormemente, alcanzando el máximo en la familia Sphingidae (con cerca de una veintena de especies en territorio ibérico). Esta familia incluye a *Xanthopan morgani praedicta*, con una espiritrompa de más de 25 cm de longitud y cuya existencia fue predicha por Charles Darwin medio siglo antes de su descubrimiento para explicar la polinización de la orquídea africana *Angraecum sesquidale*, con nectarios situados al final de un espolón de casi 30 cm de profundidad (Nilsson 1998).

En los lepidópteros, la localización de las flores es tanto visual como olfativa. En los ropalóceros los estímulos visuales son los más importantes (Boggs 1987). Contrariamente, en las mariposas nocturnas los estímulos olfativos son determinantes (Willmer 2011). El espectro visual que pueden detectar los lepidópteros es muy amplio e incluye longitudes de onda desde 300 a 700 nm (desde el UV hasta el rojo), dependiendo de los grupos concretos. Muchos ropalóceros, por ejemplo, son sensibles al rojo, cosa que no ocurre en otros insectos, incluidos los heteróceros. Distintos estudios han demostrado la preferencia innata por distintos colores, según los grupos (p. ej. muchos ropalóceros prefieren flores púrpuras, azuladas o amarillas, mientras que el color blanco es el preferido por los Sphingidae). A pesar de ello, el aprendizaje desempeña un papel esencial en la selección de las flores (Weiss 2001).

Dentro del orden de los lepidópteros, existen asociaciones suficientemente regulares con el tipo de flores visitadas como para conformar síndromes de polinización reconocidos, es decir, la convergencia evolutiva de ciertas morfologías y recompensas por parte de las flores que permiten explotar más eficientemente las capacidades y preferencias de grupos de animales polinizadores (Rosas-Guerrero et al. 2014; ver, no obstante, Ollerton et al. (2009) para una crítica de este concepto). Los síndromes de polinización asociados con los lepidópteros han sido denominados psicofilia, falenofilia y esfingofilia (Willmer 2011). Las flores compuestas que forman capítulos dispuestos como una plataforma, con corolas largas y tubulares, con estambres y pistilos que sobresalen, con pétalos de colores intensos (púrpura, azul, amarillo, naranja o rojo, frecuentemente con centro amarillo) y que desprenden aromas suaves y atractivos, conforman el síndrome de la psicofilia y atraen



fuertemente a los ropalóceros (p. ej. *Buddleia davidii*, *Scabiosa* spp., *Ditrichia viscosa*). Las flores tubulares, de colores suaves y con diseños visuales convergentes en la corola (guías de néctar), que forman inflorescencias a modo de plataforma y que desprenden aromas fuertes, conforman el síndrome de la falanofilia y son visitadas principalmente por mariposas nocturnas de las familias Noctuidae, Geometridae y Pyralidae (p. ej. *Silene* spp., *Dianthus* spp., *Saponaria* spp., *Platanthera* spp.). Finalmente, las flores de gran tamaño, con corolas tubulares largas o muy largas (40 a 100 mm, o más), normalmente de simetría radial, con pétalos blancos o crema, que se abren en el crepúsculo o durante la noche, y que producen mucho néctar y desprenden aromas fuertes, conforman el síndrome de la esfingofilia y son preferentemente visitadas por los esfíngidos (p. ej. *Lonicera* spp., *Nicotiana tabacum* y otras Solanáceas, *Nerium oleander*).

### Efectividad como polinizadores

A pesar de la estrecha relación entre lepidópteros y flores, su papel como polinizadores ha sido objeto de intenso debate. La frecuente observación de que las mariposas acceden a los nectarios de algunas flores sin contactar con los órganos reproductivos de éstas (p. ej. cuando visitan flores zigomórficas de muchas Fabáceas) ha llevado a considerarlas como “ladrones de néctar” y no como verdaderos polinizadores, estableciendo una relación de tipo parasitario y no mutualista (Wiklund et al. 1979, 1982).

Esta visión tan extrema se ha visto favorecida, además, por un patrón más bien generalista en el uso de recursos florales (p. ej. Stefanescu y Traveset 2009). Este generalismo se asocia con la transferencia heteroespecífica de polen y, por tanto, con una baja eficiencia polinizadora (Morales y Traveset 2008). Sin embargo, es necesario remarcar que incluso en especies muy generalistas, algunos individuos pueden mostrar una fuerte constancia en sus visitas florales y actuar, en definitiva, como polinizadores eficientes.

Por otra parte, desde que Wiklund et al. (1982) sugirieron una relación de parasitismo entre mariposas y flores, han ido apareciendo trabajos que demuestran claramente lo contrario y que evidencian el rol fundamental de los lepidópteros (tanto diurnos como nocturnos) como polinizadores de algunas plantas, no sólo en las regiones tropicales o subtropicales (Cruden y Hermann-Parker 1979; Johnson y Bond 1992; Oliveira et al. 2004; Martins 2014) sino también en las templadas (Bloch et al. 2006; Epps et al. 2015). El reciente trabajo de Epps et al. (2015) es particularmente revelador al poner de manifiesto que las alas de una mariposa muy común y de gran tamaño (*Papilio glaucus*) en Norteamérica actúan como vector del polen de *Rhododendron calendulaceum* y que las visitas de esta mariposa explican, casi de manera exclusiva, la polinización de la planta. Es posible que este fenómeno sea mucho más habitual de lo que las escasas observaciones disponibles sugieren.

### Estatus de conservación en la península ibérica

La dependencia de los adultos de la mayoría de lepidópteros respecto a las flores que utilizan como recurso alimentario genera claros patrones en la distribución espacial, descritos tanto a nivel de comunidad como de especies particulares (p. ej. Loertscher et al. 1994; Brommer y Fred 1999; Stefanescu et al. 2017). Desde el punto de vista de la conservación, este hecho es relevante y la potenciación de recursos florales se reconoce como un elemento fundamental para gestionar y recuperar poblaciones de lepidópteros en ambientes humanizados (Pywell et al. 2011).

A diferencia de lo que ocurre con la mayoría de los insectos, las tendencias de los ropalóceros se conocen razonablemente bien en muchos países europeos. Ello es posible gracias a programas de seguimiento basados en la ciencia ciudadana (las redes BMS), que se realizan a gran escala y que en algunos casos se remontan varias décadas (Munguira et al. 2014). Contrariamente, las tendencias poblacionales en los heteróceros mayoritariamente se desconocen, pero existen excepciones notables (Fox 2013).

Los datos en la zona templada muestran invariablemente una disminución alarmante de las poblaciones de muchas especies, tanto de ropalóceros como de heteróceros. En el conjunto de Europa (incluyendo datos ibéricos), los descensos que han experimentado los ropalóceros típicos de prados y áreas abiertas entre 1990 y el presente se estiman en un 30% respecto a los niveles iniciales (Van Swaay et al. 2016). En el caso concreto de Cataluña, donde hay un BMS desde los inicios de los 90, los descensos afectan al 70% de las 66 especies analizadas y corresponden, en promedio, a una reducción poblacional del 20% por década (Melero et al. 2016). Aunque los especialistas de hábitat son los que muestran mayores reducciones, un número importante de especies comunes y generalistas también están sufriendo regresiones notables.

Estas regresiones generalizadas se relacionan con el cambio global, incluido el cambio climático y los cambios en los usos del suelo, muy particularmente el aumento de la masa forestal, la intensificación agrícola, la destrucción de los hábitats y la fragmentación en zonas muy humanizadas (Stefanescu et al. 2011).

### Dípteros

Hace unos 200 millones de años, cuando los principales linajes de dípteros empezaron a diversificarse, la principal fuente de energía para estos insectos probablemente era la melaza producida por homópteros. Cuando aparecieron las angiospermas a comienzos del Cretácico, los dípteros ya eran un grupo muy diverso, dependiente de azúcares para realizar su ágil vuelo y por tanto preadaptado a alimentarse del néctar de las flores, por lo que es posible que las primeras asociaciones flor-polinizador fuesen protagonizadas por dípteros. Algunos dípteros del Jurásico Medio al Cretácico Inferior poseían largas piezas bucales mediante las cuales podían acceder a los fluidos de gimnospermas y polinizarlas ocasionalmente (Marshall 2012).

El síndrome de polinización asociado con los dípteros en general se denomina miofilia; las flores miofilas son abiertas, aplanadas y de pequeño tamaño, se agrupan en inflorescencias de color blanco, amarillo o crema y producen néctar fácilmente accesible y altamente concentrado (Willmer 2011). La función polinizadora de los dípteros es especialmente importante a elevadas altitudes y latitudes, a primeras horas del día, en las estaciones más frías y en ambientes relativamente húmedos como los bosques de niebla (Marshall 2012).

La mayoría de los dípteros florícolas tienen trompas de longitud corta o media y suelen comportarse como generalistas y oportunistas, visitando un amplio rango de flores. La familia más claramente asociada a las flores y mejor estudiada es la de los Syrphidae (Marshall 2012) por lo que se le dedica especial atención al final de esta sección. Otras familias, como los Bombyliidae, Nemestrinidae, Tabanidae, Acroceridae, pueden ser también bastante frecuentes en ecosistemas mediterráneos y han desarrollado trompas largas que les permiten alcanzar nectarios profundos. Aunque la mayoría de dípteros son eminentemente generalistas, algunas especies establecen estrechas relaciones con determinadas plantas. Las flores de los géneros *Aristolochia*, *Arum* y *Rafflesia* atraen dípteros de diferentes familias (p. ej. Anthomyiidae, Calliphoridae, Phoridae, Sarcophagidae y Syrphidae) para favorecer su polinización, ofreciéndoles “falsas” recompensas y provocando que el díptero quede atrapado dentro de sus estructuras florales (polinización por engaño). Algunas orquídeas también son polinizadas por dípteros Calliphoridae atraídos por olores de putrefacción, por dípteros de largas piezas bucales como Nemestrinidae y Tabanidae o bien por sírfidos afidófagos que ovipositan infructuosamente en sus flores al ser atraídos por estructuras florales que imitan a sus presas.

Algunas plantas de importancia económica dependen de unos pocos grupos de dípteros especializados, o bien de un gran número de especies oportunistas para su polinización. Por ejemplo, algunas especies de Ceratopogonidae polinizan la planta del cacao, siendo cruciales para la producción de chocolate (Marshall 2012).

## Familia Syrphidae (Fig. 1. E-F)

### Generalidades del grupo y diversidad en la península ibérica

Los Sífidos encuentran en todas las regiones biogeográficas (excepto en la Antártida e islas oceánicas remotas) y en un amplio abanico de hábitats. Son especies heliófilas, antófilas y poseedoras de una capacidad de vuelo cernido que les vale su nombre común en Europa: “moscas cernidoras” (del inglés “hoverflies”). La dieta de los adultos depende casi exclusivamente de las flores, de las que obtienen polen y néctar. Esta dependencia trófica les convierte en obligados visitantes de las flores, por lo que también se les conoce como moscas de las flores (del inglés “flower flies”).

Se conocen unas 6000 especies, de las que aproximadamente 1800 se distribuyen en la región Paleártica y 926 en Europa (incluyendo Turquía) (Speight 2015). En la península ibérica (España con sus territorios extra-peninsulares, Portugal continental, Andorra y Gibraltar) hay citadas 429 especies (Van Eck 2011; Ricarte y Marcos García 2017). Los estudios filogenéticos más recientes indican que los sífidos se agrupan en cuatro subfamilias: Eristalinae, Syrphinae, Pipizinae y Microdontinae (Mengual et al. 2015), siendo las especies de Eristalinae las más semejantes a abejas y abejorros y las que exhiben los caracteres morfológicos más favorables para la entomofilia.

### Características morfológicas y comportamentales

Los sífidos son una de las familias de dípteros más estudiadas en el Viejo Continente, usándose a menudo como bioindicadores. Pese a ello, el reconocimiento de los adultos en campo requiere una cierta experiencia. Muchos de ellos presentan un mimetismo batesiano con himenópteros (abejas, avispas y abejorros) y diversas familias de dípteros (Rotheray y Gilbert 2011). A nivel taxonómico, los adultos se distinguen de muchos otros dípteros por la presencia de la llamada *vena espuria* en el ala (Stubbs y Falk 2002).

Las larvas son ápodas, ciegas y vermiformes (Rotheray 1993). Se conocen tres tipos principales de modos de alimentación larvaria en sífidos: micofagia/fitofagia, entomofagia (depredadores) y saprofagia (incluyendo saproxílicos). Las larvas fitófagas (Eristalinae, en parte) se alimentan de tejidos vegetales vivos (hojas, tallos, bulbos, etc) en un amplio rango de plantas herbáceas (p. ej. *Cheilosia*), pero también existen especies cuyas larvas se desarrollan en hongos o en tejidos de otros vegetales ya en un cierto grado de descomposición (p. ej. *Eumerus*). Las larvas saprófagas (Eristalinae, en parte) viven en medios húmedos o acuáticos de un amplio rango de hábitats: savia en descomposición (p. ej. *Ferdinandea*), madera y materia orgánica en descomposición (p. ej. *Callicera*, *Myathropa* y *Mallota*), excrementos de herbívoros (p. ej. *Rhingia*) y purines (p. ej. *Eristalis* y *Syritta*). Las larvas depredadoras (Syrphinae y Pipizinae) se alimentan principalmente de homópteros de cuerpo blando como pulgones, cochinillas, mosca blanca, psíidos, etc. (Rojo et al. 2003). Estas especies ejercen una importante función en el control natural de plagas de interés agrícola (Quinto et al. 2010) y forestal (Burgio et al. 2015), por lo que algunas están disponibles en el mercado como agentes de control biológico.

### Efectividad como polinizadores

Aunque el papel de los sífidos como polinizadores está ampliamente reconocido, son todavía pocos los estudios que abundan en este aspecto (Rotheray y Gilbert 2011). Los adultos son visitantes florales generalistas, siendo las familias de plantas más visitadas las Apiaceae, Asteraceae, Ranunculaceae y Rosaceae, generalmente con flores de color blanco o amarillo y con polen y néctar abundantes y accesibles.

Algunas especies como *Episyrphus balteatus* y *Syrphus ribesii* muestran un elevado nivel de constancia floral (Goulson y Wright 1997). Especies de gran tamaño de los géneros *Mallota*, *Eristalis*, *Volucella* o *Merodon* (Eristalinae) presentan rasgos morfológicos

que facilitan la polinización, por ejemplo, su abundante, larga y especializada pilosidad. No obstante, se ha demostrado que especies de pequeño tamaño y cuerpo lampiño, como algunas del género *Salpingogaster*, son polinizadores exclusivos de algunas plantas, como la orquídea *Govenia utriculata*, en bosques de Brasil (Pansarin 2008). En las islas Hébridas (Reino Unido) se conocen ejemplos de polinización por sífidos en los que especies como *Eupeodes corollae* y *Eristalinus sepulchralis* transportan en sus cabezas la polinia de la orquídea *Dactylorhiza maculata* (Rotheray y Britton 2015). En ecosistemas mediterráneos ibéricos se ha estudiado también la estrecha relación sífido/planta en la especie *Merodon luteihumerus*, cuyas larvas se alimentan del bulbo de *Drimys maritima* y los adultos del polen de esta misma planta, siendo constante y aparentemente específica la presencia de este sífido sobre dicha planta (Ricarte 2008).

Para algunas plantas, los sífidos son los polinizadores más importantes después de las abejas (Larson et al. 2001) y en ecosistemas insulares y con un contingente de polinizadores especializados reducido o muy fluctuante, juegan un papel clave en la polinización y conservación de ciertas plantas, como es el caso de las poblaciones de *Medicago citrina* (Leguminosae) en el archipiélago de las Columbretes, que son principalmente polinizadas por el sífido *Eristalis tenax* (Pérez-Bañón et al. 2003).

En ecosistemas agrícolas se ha demostrado que los sífidos son importantes para la polinización de unas 30 especies de cultivos arbóreos y herbáceos. Por su semejanza morfológica y comportamental con la abeja melífera, *E. tenax*, tradicionalmente, ha centrado la atención como polinizador de diferentes cultivos al aire libre como el nabo (*Brassica rapa* var. *chinensis*) o el pimiento (*Capsicum annuum*) (Rader et al. 2009; Jarlan et al. 1997). Por su parte, *E. balteatus*, además de actuar como agente natural de control de especies de pulgones, aumenta significativamente la producción de semillas y el rendimiento de los cultivos de colza (*Brassica napus*) al aire libre en su fase adulta (Jauker et al. 2012). Dado el menor declive de las poblaciones de sífidos frente al registrado en otros insectos (Biesmeijer et al. 2006), Rotheray y Gilbert (2011) sugieren que los sífidos podrían ocupar, al menos parcialmente, los nichos ecológicos dejados por algunas especies de himenópteros polinizadores.

### Estatus de conservación en la península ibérica

La abundancia de los sífidos en un amplio rango de ecosistemas, también en los medios urbanos y rurales, la disponibilidad de suficiente información taxonómica para la identificación de especies y las diferencias en cuanto a requerimientos ambientales y hábitos tróficos de sus larvas, son atributos que justifican su uso como bioindicadores (Dziok et al. 2006; Burgio y Sommaggio 2007; Schweiger et al. 2007).

Dada su participación en la polinización y en otras funciones ecosistémicas, los sífidos son importantes en los estudios sobre el efecto del cambio global en la biodiversidad (Sommaggio 1999; Rotheray y Gilbert 2011). Las poblaciones de sífidos saproxílicos cuyos adultos visitan las primeras flores de finales del invierno, dependen del agua de lluvia retenida en las oquedades de los árboles, por lo que podrían verse afectadas en el sur de Europa, como consecuencia del aumento de la temperatura y prolongadas sequías (Marcos García y Ricarte 2009; Rotheray y Gilbert 2011).

En el Libro Rojo de los Invertebrados de España se incluyen tres especies de sífidos: *Caliprobola speciosa*, especie saproxílica en Peligro de Extinción, y dos especies catalogadas como Vulnerables: *Mallota dusmeti*, propia de ecosistemas forestales mediterráneos donde sus larvas se desarrollan en las oquedades de los árboles, y *Meligramma cingulata*, especie depredadora asociada a los pinsapares y cuyos adultos son visitantes habituales de las flores de alta montaña al comienzo de la primavera (Marcos García 2005). Para las tres especies, se aportan en el citado Libro Rojo diferentes actuaciones ambientales dirigidas a la conservación de sus poblaciones.



La vulnerabilidad de los hábitats en los que se hallan los lugares de cría de los sírfidos, bien porque estén amenazados de desaparición, bien porque experimenten cambios en su manejo que afecten al número y calidad de los lugares de cría, es una de las principales amenazas a las que están expuestas estas dípteros polinizadores en la Península. Por ejemplo, la desaparición de árboles que alojan lugares de cría óptimos, puede alterar sustancialmente las poblaciones locales de ciertas especies saproxílicas poco observadas en la naturaleza, por ejemplo, del género *Brachyopa* (Radenković et al. 2013). La fumigación indiscriminada para controlar plagas forestales o agrícolas también pueden dañar las poblaciones de sírfidos.

### Avispas (Fig. 1, G-H)

#### Generalidades del grupo y diversidad en la península ibérica

El término *avispa* se utiliza para designar aquellos himenópteros que no son ni abejas ni hormigas. Considerando que el orden de los himenópteros incluye algo más de 147 000 especies actuales conocidas y descontando las pertenecientes a los dos grupos anteriormente mencionados (alrededor de 32 600 especies) (Gayubo y Pujade-Villar 2015), las *avispas* conformarían un vasto conjunto de casi 115 000 especies. Algunas de estas especies son fitófagas (p.ej. Symphita), pero la mayoría son parasitoides (la mayoría de los Parasitica) o depredadoras (la mayoría de los Aculeata), desempeñando una notable función ecosistémica como controladoras de poblaciones de muchos insectos que sirven de alimento a sus larvas.

Los adultos de numerosas especies de avispas requieren néctar para el adecuado desarrollo de sus actividades, y por lo tanto puedan desempeñar cierto papel como polinizadores, que puede llegar a ser importante en algunos casos. Aunque la mayoría de las relaciones avispa-flor son de tipo generalista, existen algunos ejemplos de relaciones especializadas. Así, algunas orquídeas han desarrollado relaciones de polinización por engaño mediante la atracción sexual de avispas Tiphiidae (Menz et al. 2013; Phillips et al. 2015; Bohman et al. 2016), Ichneumonidae (Gaskett y Herberstein 2010), Vespidae (Nilsson 1978; Cheng et al. 2009), Scoliididae (Ayasse et al. 2003), Pompilidae (Shuttleworth y Johnson 2012) o Crabronidae (Borg-Karlson 1990). Se ha descrito también la emisión de volátiles parecidos a los que emiten los tejidos vegetales dañados que atraen a avispas depredadoras de insectos fitófagos (Brodmann et al. 2008). Otras familias de plantas en las que se ha demostrado la polinización por avispas son las Myrtaceae (por Tiphiidae) (Brown y Phillips 2013); Iridaceae y Scrophulariaceae (por Eumeninae) (Goldblatt et al. 2009; Valtueña et al. 2013); Araliaceae, Bignoniaceae, Cambobaceae, Euphorbiaceae y Scrophulariaceae (por Vespinae) (Jacobs et al. 2010; Narbona y Dirzo 2010; Ren y Tang 2010; Da Silva y De Lima 2011; Valtueña et al. 2013); o Apocynaceae y Hyacinthaceae (por Pompilidae) (Shuttleworth y Johnson 2009).

Dentro de los himenópteros Parasitica, las larvas de la mayoría de Agaonidae (Chalcidoidea) (alrededor de 430 especies conocidas y 1 en la península ibérica: *Blastophaga psenes*), son en general agallívoras en el interior de los siconos de plantas del género *Ficus* (Moraceae), siendo el papel de los adultos crítico en la polinización de las mismas (Cook y West 2005).

La alimentación polínivora es rara, y está prácticamente limitada a una subfamilia de Vespidae, los Masarinae ("avispas polínivoras" - "pollen wasps" en la terminología inglesa; Gess 1996), y a los Sapygidae. Todas las especies de Masarinae, unas 300 en total y 11 citadas en la península ibérica (Carpenter 2001; de Jong 2013), pertenecientes a los géneros *Celonites*, *Ceramius*, *Jugurtia* y *Quartinia*, aprovisionan sus nidos con polen y néctar, mientras que los Sapygidae (unas 65 especies conocidas y 7 citadas en la península ibérica (Gayubo y Pujade-Villar 2015)) actúan básicamente como cleptoparasitos de polen en nidos de abejas. Además de estos dos grupos, los adultos de algunos Symphita también se alimentan de cantidades más o menos importantes de polen. La presente revisión se centra en los Masarinae y los Symphita.

#### Estatus de conservación en la península ibérica

La información disponible sobre el estatus de conservación de las avispas es muy escasa. En el caso concreto de España, las listas rojas publicadas (Verdú et al. 2011) recogen únicamente 8 especies de avispas (7 Eumeninae y 1 Vespinae), todas ellas catalogadas como "datos insuficientes".

#### Subfamilia Masarinae

En los Masarinae las fases larvaria y pupal tienen lugar dentro de una celda en nidos excavados en el suelo o bien establecidos en el medio aéreo por las hembras (Gess y Gess 2010). Algunas especies construyen sus nidos en conchas de gasterópodos llenas de arena (p. ej. género *Quartinia*) (Gess y Gess 1999).

Los Masarinae se encuentran sobre todo en hábitats abiertos, tales como áreas con vegetación arbustiva, pendientes arenosas con cobertura vegetal (Gess y Gess 1999; Mauss y Castro 2000) o dunas costeras, así como en áreas perturbadas, tales como zonas con edificios abandonados o bordes de caminos (Mauss y Müller 2014). Las especies que nidifican en el suelo (p. ej. *Ceramius*) requieren un contenido en arcilla suficiente para que sea maleable al mezclarlo con agua, no estando presentes en suelos arenosos sueltos o alejados de fuentes de agua (Gess y Gess 2010).

La mayoría de los Masarinae presentan una "lengua" relativamente larga, que les permite obtener néctar de un amplio rango de flores con diferentes morfologías, incluyendo las de corola profunda (Gess y Gess 2006). Pueden visitar flores de diversas familias para alimentarse de néctar, pero muestran un alto grado de especialización en la recolección de polen para aprovisionar los nidos, que suele depender de una única familia de planta (a veces un único género o incluso una sola especie). Las hembras precisan varios viajes para aprovisionar cada celda y la masa de polen depositada varía tanto en forma, como en textura en función de las proporciones de polen y néctar (Gess 1996). A diferencia de las abejas, los Masarinae no tienen pelos corporales plumosos que facilitan la retención del polen (O'Neill 2001).

Aunque en general, pocas especies de plantas dependen totalmente de la polinización por Masarinae, este grupo juega un importante papel en algunas especies de plantas que pueden depender exclusivamente de ellas para su polinización (Gess y Gess 2006). En Sudáfrica, la polinización del té rooibos (*Aspalathus linearis*) depende en gran parte algunas especies de Masarinae (Gess 2000). Las especies de mayor tamaño (p.ej. género *Celonites*) son más efectivas como polinizadores que las más pequeñas (p. ej. género *Quartinia*) (Gess 1996).

Ninguna de las 11 especies de avispas Masarinae ibéricas aparece catalogada como vulnerable o amenazada. De hecho, en la mayoría de los casos no existen datos suficientes para conocer cuál es su estado de conservación. De entre las especies citadas en la península ibérica destaca *Ceramius hispanicus*, por tratarse de una especie endémica. En el año 2000, no parecía encontrarse en peligro, manteniéndose un porcentaje aceptable de poblaciones, con un número suficiente de individuos (Mauss y Müller 2000). Otra especie a remarcar es *Celonites afer*, que únicamente se conocía para el norte de África y cuya cita en la provincia de Madrid puede ser considerada de interés, por su singularidad para la diversidad en el contexto europeo (Castro y González-Álvarez 2004). Sin embargo, teniendo en cuenta que sus rangos de distribución suelen ser limitados, los Masarinae pueden considerarse un grupo muy vulnerable (Gess y Gess 2010).

#### Suborden Symphyta (Fig. 1, I-J)

Dentro de los himenópteros, los Sírfidos constituyen el grupo evolutivamente más primitivo, con un origen que se remonta al Triásico. Se trata de un grupo parafilético, que incluye una gran diversidad de familias fitófagas, la mayoría de regiones templadas (Grimaldi y Engel 2005). Se diferencian del resto de los himenópteros por la ausencia de la "cintura de avispa", es decir por carecer de estrechamiento entre el tórax funcional y el gáster o abdomen

funcional. En la mayoría de las especies el oviscapto está constituido por dos pares de estrechos apéndices. Normalmente este oviscapto está dotado de varias filas de dientes y tiene el aspecto de una sierra. Por este motivo, los Sínfitos han sido algunas veces llamados “avispa portasierra”.

Las larvas de los sínfitos son mayoritariamente fitófagas, alimentándose de hojas y tallos, aunque las de las familias Siricidae y Xiphydriidae son xilófagas. Tienen un aspecto similar a las orugas de las mariposas pero con un número de falsas patas superior a cinco. Normalmente completan la metamorfosis en un capullo de seda o papiráceo (semejante al papel).

Los adultos de numerosas especies son polinívoros y nectarívoros, pero durante el período de reproducción, las hembras de algunas especies depredan también pequeños insectos. Aunque los sínfitos carecen de estructuras especiales para recoger polen, muchas especies poseen microsetas en la cabeza, tórax y abdomen que pueden transportar pequeñas cantidades de polen de forma más o menos eficiente. Observaciones de Aguado et al. (2015) muestran una relación más o menos estrecha entre algunos grupos de sínfitos y ciertas plantas (Tabla 1b en material suplementario), sobre todo con flores de corolas abiertas y que producen importantes cantidades de polen. Por ejemplo, algunos Megalodontosidae están asociados a *Ranunculus*, *Prolongoa* o *Cistus*. Algunos Tenthredinidae endémicos de la península ibérica (p.ej, *Tenthredo* (*Elinora*) *sebastiani*) están íntimamente ligados a *Moricandia arvensis*, dado que los adultos se alimentan sobre las flores y las larvas de las hojas y tallos de esta planta. Los machos de *Sterictiphora gastrica* (Argidae) son los responsables de la polinización de la orquídea *Ophrys subinsectifera* (Hermosilla y Sanbando 1996).

Los sínfitos se localizan en un variado número de hábitats, tanto abiertos como boscosos. Son frecuentes en áreas montañosas con vegetación arbustiva y arbórea, en áreas frescas y umbrías como los bosques de ribera y los bosques de frondosas y caducifolios. En la península ibérica conforman un amplio conjunto de cerca de 530 especies (L.O. Aguado, datos propios). Si bien existen al menos 30 endemismos ibéricos de sínfitos, se desconoce su verdadera distribución y las posibles amenazas. No obstante, a causa de su estrecha dependencia con los ambientes frescos y húmedos, podrían ser particularmente afectadas por el fenómeno del cambio climático.

## Hormigas (Fig. 1, K-L)

### Generalidades del grupo y diversidad en la península ibérica

Las hormigas constituyen uno de los grupos animales más abundante y ecológicamente dominante que ocupa todos los ecosistemas terrestres (excepto las regiones polares y algunas pequeñas islas oceánicas). En la actualidad hay descritas unas 12 700 especies, de las cuales aproximadamente 300 viven en la península ibérica. Aunque su contribución al conjunto de la biodiversidad global es pequeño (suponen el 1% de las especies de insectos), su importancia a nivel de biomasa es espectacular. Edward Wilson (1990) cita que la biomasa de hormigas de la selva tropical brasileña es cuatro veces superior a la de vertebrados; y en el archipiélago de Tvärminne en el mar Báltico, en Finlandia, supone un 10% de toda la biomasa animal. Por otra parte, las hormigas son especies clave que interaccionan, directa o indirectamente, con muchas otras especies animales y vegetales, y proveen importantes servicios ecosistémicos: dispersión de semillas, polinización, regeneración del suelo, reciclado de nutrientes. Su enorme éxito ecológico se debe a la eusocialidad, una de cuyas características es la división del trabajo entre la casta reproductiva (reinas) y la casta estéril (obreras).

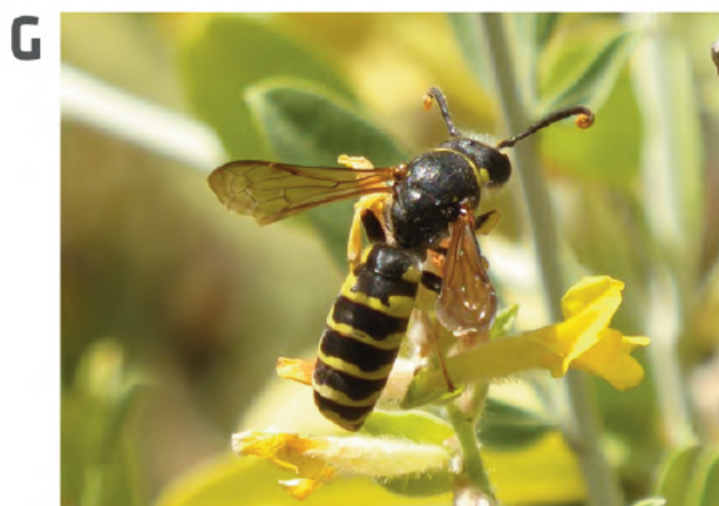
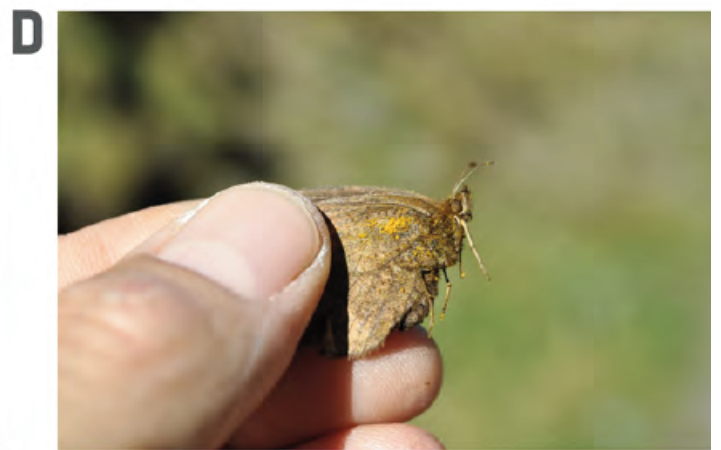
### Características morfológicas y comportamentales

La mayoría de las especies de hormigas ibéricas buscan su alimento en las plantas, sean pulgones para ordeñar su melaza, néctar de las flores o semillas que cortar. En los hábitats abiertos

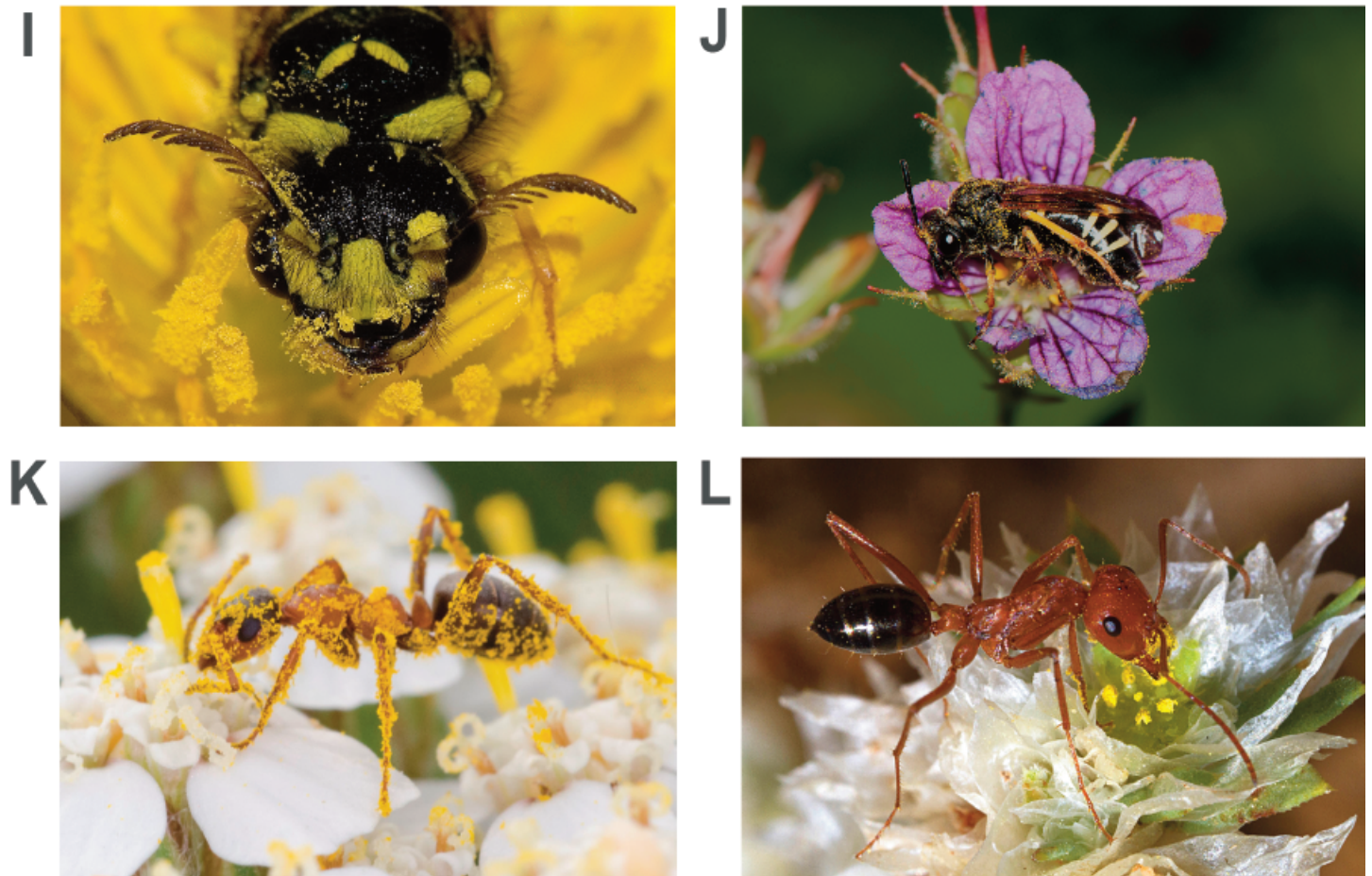
mediterráneos y también en alta montaña, las hormigas se cuentan entre los principales visitantes florales (Bosch et al. 1997; Gómez y Zamora 1992; Gómez et al. 1996). Sin embargo, a pesar de la frecuencia generalizada de las hormigas como visitantes florales, ha pasado mucho tiempo hasta que han sido consideradas como verdaderos polinizadores. Uno de los primeros trabajos que demostraron la polinización por hormigas fue el de Hickman (1974) sobre la planta alpina *Polygonum cascadenense*, donde las obreras de *Formica argentea* -durante su forrajeo recolectando néctar- transportaban el polen adherido en el tegumento. Hickman confirmó la transferencia de polen de la antera a la hormiga y de ésta a un estigma receptivo y describió diez rasgos de las plantas que permitirían predecir la polinización por hormigas. Los dos primeros, obvios e imprescindibles para la interacción, son 1) que las plantas deben vivir en ambientes áridos y secos donde las hormigas sean muy activas; 2) los nectarios deben ser fácilmente accesibles para insectos pequeños de probóscide o lengua corta. Hay otros cuatro rasgos para facilitar el acceso a los insectos no voladores: 3) las plantas deben ser bajas o con las flores cerca del suelo; 4) estar en poblaciones densas; 5) la floración debe ser sincrónica y con pocas flores por planta; 6) en plantas erectas, las flores deben ser sésiles. Otros dos rasgos están relacionados con el transporte de polen: 7) el volumen de polen por flor debe ser bajo para evitar estimular el auto-aseo de la hormiga; 8) debe haber pocos óvulos por flor, puesto que cada uno requiere una transferencia de polen. Y los dos últimos rasgos son para disuadir a los “ladrones” voladores pero no a las hormigas: 9) las flores deben ser pequeñas y visualmente poco atractivas; y 10) las cantidades de néctar deben ser pequeñas. La propuesta de Hickman (1974) tiene dos puntos clave: las flores deben estar accesibles, en espacio y tiempo, para las hormigas; y la recompensa que ofrezcan (néctar) debe ser suficiente para éstas (ya que el coste energético de su forrajeo es muy bajo) pero disuasoria, por pequeña, para los insectos voladores cuyo vuelo es más costoso. De ahí que su trabajo se titulara: “Polinización por hormigas, un sistema de baja energía”.

Después de Hickman (1974), los trabajos clave sobre los sistemas de polinización por hormigas han sido los de J.M. Gómez (Gómez y Zamora 1992, 1999; Gómez et al. 1996). Estos trabajos han puesto de relieve la importancia de las condiciones ecológicas en el resultado de la interacción. En algunas de las plantas estudiadas, los insectos voladores son polinizadores tan eficaces como las hormigas, pero hay un componente “cuantitativo”: la polinización por hormigas se hace evidente cuando éstas son muy abundantes y superan a los otros visitantes florales. Ésta es una situación que se da con frecuencia en condiciones adversas, como son las de alta montaña (fuerte viento o bajas temperaturas) o las de zonas áridas (elevadas temperaturas), donde a los insectos les resulta muy difícil, cuando no imposible, volar. Aunque no siempre la polinización por hormigas se basa en un componente cuantitativo: García et al. (1995) observan en el paleoendemismo pirenaico del Terciario, *Borderea pyrenaica*, que aunque las hormigas son menos abundantes en las plantas que los otros visitantes, son los polinizadores más eficaces. En este caso hay un componente de “calidad”. En otra especie del mismo género, *Borderea chouardii*, las hormigas suponen el 82% de las visitas a las flores femeninas y son las responsables de la polinización -y también de la dispersión de las semillas mirmecócoras- de esta planta en peligro de extinción (García et al. 2012). Sin embargo, no todas las hormigas tienen similar eficacia polinizadora. Por ejemplo, de Vega et al. (2009) observan que las hormigas son los principales visitantes florales (97%) y esenciales para la polinización de la planta holoparásita del sur de España, *Cytinus hypocistis*, pero las distintas especies de hormigas difieren en su eficacia polinizadora. En este sistema de estudio, el aroma floral resulta clave para el mantenimiento del mutualismo, ya que los volátiles de *C. hypocistis* juegan un papel en la atracción de las hormigas que es muy relevante para el mantenimiento del mutualismo: estimulan las visitas de las especies de hormigas que son polinizadoras eficaces, pero las que no lo son, las granívoras por ejemplo, no responden a dichos volátiles (de Vega et al. 2014).









**Figura 1.** Ejemplos de los principales grupos de polinizadores tratados en este capítulo. **Coleópteros:** (A) *Tropinota squalida* (Scarabaeoidea: Cetoniidae) visitando una cistácea (foto: E. Micó); (B) Oedemeridae visitando una compuesta (foto: R. Pla). **Lepidópteros:** (C) *Gegenes nostradamus* libando néctar de *Vitex agnus-castus* con detalle de la espiritrompa (foto: O. Massana); (D) *Erebia rondoui* mostrando una gran cantidad de polen depositado en la pilosidad que recubre el cuerpo, alas, patas y antenas (foto: J. Planes). **Dípteros:** (E) *Episyrphus balteatus* (Syrphidae) visitando una compuesta (foto: Z. Nedeljković); (F) *Eupeodes corollae* (Syrphidae) transportando una polinia de la orquídea *Dactylorhiza maculata* (foto: G.E. Rotheray). **Avispas:** (G) *Ceramius lusitanicus* (Vespidae: Masarinae) sobre *Anthyllis cytisoides* (foto: E.A. Pagán); (H) Macho y hembra de *Blastophaga psenes* (Agaonidae), polinizador especializado de la higuera común, *Ficus carica* (foto: J.L. Nieves Aldrey); (I) Detalle de la cabeza de un macho de *Megalodontes capitalatus* (Megalodontesidae) alimentándose del polen de una flor de *Ranunculus* (foto: L.O. Aguado); (J) *Tenthredo koehleri* (Tenthredinidae) en una flor de *Geranium* con la cabeza y tórax manchados de polen (foto: L.O. Aguado). **Hormigas:** (K) Obrera de *Formica rufibarbis* cargada de polen de *Achillea millefolium* (Foto: A. Ocampo); (L) Obrera de *Cataglyphis rosenhaueri* con polen e *Paronychia argentea* en la cabeza y patas anteriores (foto: F. Amor).

**Figura 1.** Examples of the main insect groups considered in this chapter. **Coleoptera:** (A) *Tropinota squalida* (Scarabaeoidea: Cetoniidae) visiting a flower of Cistaceae (photo: E. Micó); (B) Oedemeridae visiting an Asteraceae (photo: R. Pla). **Lepidoptera:** (C) *Gegenes nostradamus* nectaring on *Vitex agnus-castus*, showing a detail of the proboscis (photo: O. Massana); (D) *Erebia rondoui* carrying large quantity of pollen on the hairs in the body, wings, legs and antennae (photo: J. Planes). **Diptera:** (E) *Episyrphus balteatus* (Syrphidae) visiting an Asteraceae (photo: Z. Nedeljković); (F) *Eupeodes corollae* (Syrphidae) with a pollinium of the orchid *Dactylorhiza maculata* (photo: G.E. Rotheray). **Wasps:** (G) *Ceramius lusitanicus* (Vespidae: Masarinae) on *Anthyllis cytisoides* (photo: E.A. Pagán); (H) Male and female of *Blastophaga psenes* (Agaonidae), a specialist pollinator of the fig tree, *Ficus carica* (photo: J.L. Nieves Aldrey); (I) A detail of the head of a male of *Megalodontes capitalatus* (Megalodontesidae), feeding on pollen from a flower of *Ranunculus* (photo: L.O. Aguado); (J) *Tenthredo koehleri* (Tenthredinidae) on *Geranium* with pollen on its head and thorax (photo: L.O. Aguado). **Ants:** (K) Worker of *Formica rufibarbis* with pollen of *Achillea millefolium* (Photo: A. Ocampo); (L) worker of *Cataglyphis rosenhaueri* with pollen of *Paronychia argentea* on its head and anterior legs (photo: F. Amor).

### Efectividad como polinizadores

Tradicionalmente las hormigas han sido vistas como ladronas de néctar que se llevan la recompensa sin aportar el servicio de la polinización a la planta. Ello tiene su origen en los trabajos de Beattie et al. (1984) mostrando que la secreción de las glándulas metapleurales reduce la viabilidad del polen. Pero no todas las hormigas tienen estas glándulas y, aunque las tengan, no siempre afectan sustancialmente a la polinización (Peakall y Beattie 1989; Gómez y Zamora 1992; García et al. 1995; de Vega et al. 2009). Otro de los efectos negativos pueden ser los daños sobre las estructuras florales durante el forrajeo: en algunos casos, las hormigas tienen un efecto mutualista como polinizadoras, pero también otro antagonista al dañar los pistilos en su recolección de néctar (Galen y Butchart 2003; Ashman y King 2005). Asimismo, durante sus visitas a las flores, las hormigas pueden transportar algo más que polen: de Vega y Herrera

(2012) observaron levaduras en el néctar de las flores de *C. hypocistis* y las hormigas transportan el 70% de estas levaduras, que disminuyen la calidad nutricional del néctar (de Vega y Herrera 2012).

También puede haber un efecto negativo indirecto de las hormigas sobre los visitantes "legítimos" florales, ya que algunas hormigas agresivas impiden que los polinizadores accedan a las flores. Este es el caso de las que habitan en las *Acacia* africanas y las protegen de los herbívoros, pero aquí, para permitir el acceso de los polinizadores voladores, las hormigas son alejadas temporalmente mediante señales químicas volátiles repelentes emitidas por las flores jóvenes en el estadio crucial de dehiscencia (Willmer y Stone 1997). En cambio, en el sudeste asiático, las hormigas arborícolas depredadoras, *Oecophylla smaragdina*, patrullan por la planta *Melasthoma malabathricum* y la protegen de los herbívoros. Esta planta produce volátiles que atraen a las hormigas. Éstas, per-

miten la visita de abejas grandes (polinizadoras eficaces) pero atacan a las abejas pequeñas y otros polinizadores menos eficaces (González et al. 2013).

Como dicen Rico-Gray y Oliveira (2007): la evolución de las interacciones entre plantas y polinizadores es un claro ejemplo de cambio del resultado de la interacción desde antagonista a mutualista. Las primeras interacciones eran negativas (los insectos polinizadores se alimentaban de polen, óvulos, semillas y partes de flores), pero estas interacciones antagonistas fueron la base sobre la que la selección pudo actuar, ya que algunos visitantes eran menos perjudiciales y algunas plantas tenían rasgos que hacían que la interacción fuera menos negativa, o incluso positiva (Rico-Gray y Oliveira 2007). En la polinización por hormigas, Gómez et al. (1996) señalan que los rasgos propuestos por Hickman (1974) pueden favorecer un sistema de polinización poco especializada como resultado de la prevalencia de condiciones abióticas estresantes. Gómez y Zamora (1992) apuntan que la verdadera importancia de las interacciones de polinización por hormigas ha pasado, posiblemente, inadvertida porque la mayoría de trabajos han sido intentos reduccionistas de cuantificar la importancia de la interacción, o porque muchas observaciones se hicieron en hábitats tropicales, donde, en la mayoría de las plantas, el tamaño de la hormiga no se corresponde con el de la flor. Se puede entender que hace más de 30 años Beattie et al. (1984) escribieran: “En todo el mundo sólo hay una docena de ejemplos convincentes de polinización por hormigas”, pero se entiende menos que Beattie y Hughes (2002) sigan insistiendo, a pesar de añadir en su revisión algunos ejemplos recientes, en que la polinización por hormigas es rara, y que Rico-Gray y Oliveira (2007) consideren que ésta sólo se ha demostrado en 16 casos. Afortunadamente, esto queda desmentido en las recientes revisiones realizadas por de Vega et al. (2014) y de Vega y Gómez (2014), que muestran el aumento del reconocimiento de las hormigas como polinizadores eficaces y la necesidad de una re-evaluación sobre su papel negativo.

#### Estatus de conservación en la península ibérica

El Libro Rojo español (Verdú et al. 2011) incluye 15 especies de hormigas, cuatro como “vulnerables” y dos “en peligro”. Las amenazas sobre estas especies se deben a su distribución muy restringida, pero solo una de las 15 (*Cataglyphis floricola*) visita flores con cierta frecuencia.

## Agradecimientos

Los autores agradecen los comentarios aportados por cuatro revisores de este trabajo, que han contribuido a su mejora.

## Referencias

- Aguado, L.O., Ferreres, A., Viñuelas, E. 2015. *Guía de los polinizadores de España*. Mundi Prensa. Madrid, España. 248 pp.
- Ashman, T.L., King, E.A. 2005. Are flower-visiting ants mutualists or antagonists? A study in a gynodioecious wild strawberry. *American Journal of Botany* 92: 891–895.
- Ayasse, M., Schiestl, F.P., Paulus, H.F., Ibarra, F., Francke, W. 2003. Pollinator attraction in a sexually deceptive orchid by means of unconventional chemicals. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 517–522.
- Beattie, A.J., Hughes, L. 2002. Ant-plant interactions. En: Herrera, C.M., Pellmyr, O. (eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*, pp. 211–235. Blackwell, Oxford, Reino Unido.
- Beattie, A.J., Turnbull, C., Knox, R.B., Williams, E.G. 1984. Ant inhibition of pollen function: a possible reason why ant pollination is rare? *American Journal of Botany* 71: 421–426.
- Bernhardt, P. 2000. Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. *Plant Systematics and Evolution* 222: 293–320.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., et al. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313: 351–354.
- Bloch, D., Werdenberg, N., Erhardt, A. 2006. Pollination crisis in the butterfly-pollinated wild carnation *Dianthus carthusianorum*? *New Phytologist* 169: 699–706.
- Boggs, C.L. 1987. Ecology of nectar and pollen feeding in Lepidoptera. En: Slansky, F. Jr., Rodríguez, J.G. (eds) *Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates*. pp. 369–391. John Wiley, New York, Estados Unidos.
- Bohman, B., Flematti, G.R., Barrow, R.A., Pichersky, E., Peakall, R. 2016. Pollination by sexual deception - it takes chemistry to work. *Current Opinion in Plant Biology* 32: 37–46.
- Borg-Karlson, A.K. 1990. Chemical and ethological studies of pollination in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). *Phytochemistry* 29: 1359–1387.
- Bosch, J., Retana, J., Cerdá, X. 1997. Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia* 109: 583–591.
- Brodmann, J., Twele, R., Francke, W., Hölzler, G., Zhang, Q.H., Ayasse, M. 2008. Orchids mimic green-leaf volatiles to attract prey hunting wasps for pollination. *Current Biology* 18: 1–5.
- Brommer, J.E., Fred, M.S. 1999. Movement of the Apollo butterfly *Parnassius apollo* related to host plant and nectar plant patches. *Ecological Entomology* 24: 125–131.
- Brown, G.R., Phillips, R.D. 2013. A review of the diet of flower wasps (Hymenoptera: Thynnidae: Thynninae). *Northern Territory Naturalist* 25: 50–63.
- Burgio, G., Sommaggio, D. 2007. Syrphids as landscape bioindicators in Italian agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 120: 416–422.
- Burgio, G., Sommaggio, D., Marini, M., Puppi, G., Chiarucci, A., Landi, S., et al. 2015. Influence of vegetation and landscape structural connectivity on butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea), carabids (Coleoptera: Carabidae), syrphids (Diptera: Syrphidae), and sawflies (Hymenoptera: Symphyta) in Northern Italy Farmland. *Environmental Entomology* 1–9; DOI: 10.1093/ee/nvv105.
- Carpenter, J.M. 2001. Checklist of species of the subfamily Masarinae (Hymenoptera: Vespidae). *American Museum Novitates* 3325: 1–40.
- Castro, L., González-Álvarez, V. 2004. Un masarino nuevo para la península ibérica y Europa: *Celonites afer* Lapeletier 1841 (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). *Boletín de la SEA* 35: 195–196.
- Cheng, J., Shi, J., Shangguan, F.Z., Dafni, A., Deng, Z.H., Luo, Y.B. 2009. The pollination of a self-incompatible, food-mimic orchid, *Coelogyne fibriata* (Orchidaceae) by female *Vespa* wasps. *Annals of Botany* 104: 565–571.
- Cook, J. M., West, S. A. 2005. Figs and fig wasps. *Current Biology* 15: R978–R980.
- Cruden, R. W., Hermann-Parker, S. M. 1979. Butterfly pollination of *Caesalpinia pulcherrima*, with observations of a psychophilous syndrome. *Journal of Ecology* 67: 155–168.
- Da Silva, J.B., De Lima Leite, A.V. 2011. Reproductive biology and pollination of *Cabomba aquatica* (Cabombaceae). *Rodriguesia* 62: 919–926.
- De Jong, I. 2013. Hymenoptera. *Fauna Europaea version 2.6.2*, <http://www.faunaeur.org>.
- De los Mozos, P. 1989. *Escarabeidos autófilos de la Sierra de Gredos, España Central: consideraciones autoecológicas y estudio comparado de su relación con las flores mediante análisis polínico del tegumento y contenido digestivo (Coleoptera: Scarabaeoidea)*. Tesis de Doctorado, Madrid, España.
- de Vega, C., Gómez, J.M. 2014. Polinización por hormigas: conceptos, evidencias y futuras direcciones. *Ecosistemas* 23: 48–57.
- de Vega, C., Herrera, C.M. 2012. Relationships among nectar-dwelling yeasts, flowers and ants: patterns and incidence on nectar traits. *Oikos* 121: 1878–1888.
- de Vega, C., Arista, M., Ortiz, P.L., Herrera, C.M., Talavera, S. 2009. The ant-pollination system of *Cytinus hypocistis* (Cytinaceae), a Mediterranean root holoparasite. *Annals of Botany* 103: 1065–1075.
- de Vega, C., Herrera, C.M., Dötterl, S. 2014. Floral volatiles play a key role in specialized ant pollination. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 16: 32–42.
- Dziok, F., Henle, K., Fockler, F., Follner, K., Scholz, M. 2006. Biological indicator systems in floodplains – a review. *International Review of Hydrobiology* 91: 271–291.
- Edger, P.P., Heide-Fischer, H.M., Bekaert, M., Rota, J., Gloeckner, G., Platts, A.E., et al. 2015. The butterfly plant arms-race escalated by gene and genome duplications. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 112: 8362–8366.
- Englund, R. 1993. Movement patterns of *Cetonia* beetles (Scarabaeidae) among flowering *Viburnum opulus* (Caprifoliaceae). *Oecologia* 94: 295–302.



- Epps, M.J., Allison, S.E., Wolfe, L.M. 2015. Reproduction in flame azalea (*Rhododendron calendulaceum*, Ericaceae): a rare case of insect wing pollination. *The American Naturalist* 186: 294-301.
- Erhardt, A., Mevi-Schütz, J. 2010. Adult food resources in butterflies. En: Settele, J., Shreeve, T., Konvicka, M., Van Dyck, H. (eds) *Ecology of butterflies in Europe*. pp. 9-16. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Reino Unido.
- Fox, R. 2013. The decline of moths in Great Britain: a review of possible causes. *Insect Conservation and Diversity* 6: 5-19.
- Galen, C., Butchart, B. 2003. Ants in your plants: effects of nectar-thieves on pollen fertility and seed-siring capacity in the alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Oikos* 101: 521-528.
- García, M.B., Antor, R.J., Espadaler, X. 1995. Ant pollination of the paleoendemism dioecious *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *Plant Systematics and Evolution* 198: 17-27.
- García, M.B., Espadaler, X., Olesen, J.M. 2012. Extreme reproduction and survival of a true cliff hanger: the endangered plant *Borderea chouardii* (Dioscoreaceae). *PLoS ONE* 7(9): e44657.
- García-Barros, E., Munguira, M.L., Stefanescu, C., Vives Moreno, A. 2013. *Lepidoptera Papilionoidea*. En: *Fauna Ibérica*. Vol. 37 (Ramos, M.A. et al., eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. Madrid, España. 1213 pp.
- Gaskett, A.C., Herberstein, M.E. 2010. Colour mimicry and sexual deception by Tongue orchids (*Cryptostylis*). *Naturwissenschaften* 97: 97-102.
- Gayubo, S.F., Pujade-Villar, J. 2015. Orden Hymenoptera. *IDE@ - SEA* 59: 1-36.
- Gess, S.K. 1996. *The Pollen Wasps*. Harvard University Press, Cambridge, Estados Unidos.
- Gess, S.K. 2000. Rooibos [*Aspalathus linearis*]. Refreshment for human, bees and wasps. *Veld and Flora (South Africa)*, March: 19-21.
- Gess, F.W., Gess, S.K. 1999. The use by wasps, bees and spiders of shells of *Trigonephrus* Pilsb. (Mollusca: Gasteropoda: Dorcasiidae) in desertic winter-rainfall areas in southern Africa. *Journal of arid environments* 43: 143-153.
- Gess, S.K., Gess, F.W. 2006. Survey of flower visiting by aculeate wasps and bees in the semi-arid to arid areas of southern Africa. *Annals of the Eastern Cape Museums* 5: 1-51.
- Gess, S.K., Gess, F.W. 2010. *Pollen wasps and flowers in southern Africa*. South African National Biodiversity Institute. Pretoria, Sudáfrica.
- Gilbert, L.E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 69: 1403-1407.
- Goldblatt, P., Bernhardt, P., Manning, J.C. 2009. Adaptive radiation of the putrid perianth: *Ferraria* (Iridaceae: Irideae) and its unusual pollinators. *Plant Systematics and Evolution* 278: 53-65.
- Gómez, J.M., Zamora, R. 1992. Pollination by ants: consequences of the quantitative effects on a mutualistic system. *Oecologia* 91: 410-418.
- Gómez, J.M., Zamora, R. 1999. Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology* 80: 796-805.
- Gómez, J.M., Zamora, R., Hódar, J.A., García, D. 1996. Experimental study of pollination by ants in Mediterranean high mountain and arid habitats. *Oecologia* 105: 236-242.
- Gómez, J.M., Bosch, J., Perfectti, F., Fernández, J., Abdelaziz, M. 2007. Pollinator diversity affects plant reproduction and recruitment: the trade-offs of generalization. *Oecologia* 153: 597-605.
- González, F.G., Santamaría, L., Corlett, R.T., Rodríguez-Gironés, M.A. 2013. Flowers attract weaver ants that deter less effective pollinators. *Journal of Ecology* 101: 78-85.
- Goulson, D., Wright, N.P. 1997. Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Degeer) and *Syrphus ribesii* (L.) (Syrphidae). *Behavioral Ecology* 9: 213-219.
- Grimaldi, D., Engel, M.S. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge Univ. Press., Cambridge, Reino Unido. 756 pp.
- Gullan, P.J., Cranston, P.S. 2010. *The insects: an outline of entomology*, 4ª Edición. Wiley-Blackwell, Reino Unido. 584 pp.
- Hermosilla, C.E., Sabando, J. 1996. *Ophrys subinsectifera*. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 10-11: 133.
- Herrera, J. 1988. Pollination relationships in southern spanish mediterranean shrublands. *Journal of Ecology* 76: 274-287.
- Hickman, J.C. 1974. Pollination by ants, a low-energy system. *Science* 184:1290-1292.
- Hunt, T., Bergsten, J., Levkanicova, Z., Papadopoulou, A., John, O.S., Wild, R. et al. 2007. A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science* 318: 1913-1916.
- Jacobs, J.H., Clark, S.J., Denholm, I., Goulson, D., Stoate, C., Osborne, J.L. 2010. Pollinator effectiveness and fruit set in common ivy, *Hedera helix* (Araliaceae). *Arthropod-Plant Interactions* 4: 19-28.
- Jarlan, A., De Oliveira, D., Gingras, J. 1997. Pollination of *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae) and seed set of greenhouse sweet pepper. *Journal of Economic Entomology* 90: 1646-1649.
- Jauker, F., Bondarenko, B., Becker, H.C., Steffan-Dewenter, I. 2012. Pollination efficiency of wild bees and hoverflies provided to oilseed rape. *Agricultural and Forest Entomology* 14: 81-87.
- Johnson, J.D., Bond, W.J. 1992. Habitat dependent pollination success in a Cape orchid. *Oecologia* 91: 455-456.
- Károlyi, F., Hansal, T., Krenn, H.W., Colville, J.F. 2016. Comparative morphology of the mouth parts of the megadiverse South African monkey beetles (Scarabaeidae: Hopliini): feeding adaptations and guilds structure. *PeerJ* 4:e1597.
- Krenn, H.W., Plant, J.D., Szucsich, U.N. 2005. Mouth parts of flower-visiting insects. *Arthropod structure and development* 34: 1-40.
- Larson, B.M.H., Kevan, P.G., Inouye, D.W. 2001. Flies and flowers: taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. *Canadian Entomologist* 133: 439-465.
- Loertscher, M., Erhardt, A., Zettl, J. 1994. Microdistribution of butterflies in a mosaic-like habitat: the role of nectar sources. *Ecography* 18: 15-26.
- Marcos García, M.A. 2005. *Caliprobola speciosa* (Rossi, 1790), *Mallota dusmeti* Andréus, 1926, *Meligramma cingulata* (Egger, 1860). En: Verdú, J.R., Galante, E. (eds.). *Libro Rojo de los Invertebrados de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid, España. [versión online\*].
- Marcos García, M.A., Ricarte, A. 2009. Los sírfidos (Diptera: Syrphidae) saproxílicos como indicadores del estado de conservación del Parque Nacional de Cabañeros. En: *Proyectos de Investigación en Parques Nacionales: 2005-2008*. Ramírez, L., Asencio, B. (eds.), pp. 201-213. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Ministerio del Medio Ambiente. Madrid, España.
- Marshall, S.A. 2012. *Flies: the natural history and diversity of Diptera*. Firefly Books Ltd, Ontario, Canada, 616 pp.
- Martins, D.J. 2014. Butterfly pollination of the dryland wildflower *Gloriosa minor*. *Journal of East African Natural History* 103: 25-30.
- Mauss, V., Castro, L. 2000. The geographical and altitudinal distribution of the pollen wasp *Ceramius hispanicus* Dusmet, 1909 (Hymenoptera, Vespidae), endemic on the Iberian Peninsula. *Graellsia* 56: 87-95.
- Mauss, V., Müller, A. 2000. A study of the bionomy of the Spanish pollen wasp *Ceramius hispanicus* Dusmet (Hymenoptera, Vespidae, Masariinae): nesting, mating, and flower associations. *Journal of Hymenoptera Research* 9: 1-17.
- Mauss, V., Müller, A. 2014. First contribution to the bionomics of the pollen wasp *Celonites fischeri* Spinola, 1838 (Hymenoptera, Vespidae, Masariinae) in Cyprus in memory of Friedrich W. Gess. *Journal of Hymenoptera Research* 39: 119.
- Melero, Y., Stefanescu, C., Pino, J. 2016. General declines in Mediterranean butterflies over the last two decades are modulated by species traits. *Biological Conservation* 201: 336-342.
- Mengual, X., Ståhls, G., Rojo, S. 2015. Phylogenetic relationships and taxonomic ranking of pipizine flower flies (Diptera: Syrphidae) with implications for the evolution of aphidophagy. *Cladistics* 31: 491-508.
- Menz, M.H.M., Phillips, R.D., Dixon, K.W., Peakall, R., Didham, R.K. 2013. Mate-searching behaviour of common and rare wasps and the implications for pollen movement of the sexually deceptive orchids they pollinate. *PLoS ONE* 8: 1-8.
- Micó, E. 2001. *Los escarabeidos antófilos de la península ibérica (Col.: Scarabaeoidea: Hopliinae, Rutelidae, Cetoniidae): taxonomía, filogenia y biología*. Tesis Doctoral, Universidad de Alicante, España.
- Micó, E., Galante, E. 1998. The behaviour of *Aethiessa floralis* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae) visiting *Onopordum macracanthum* Schousboe (Compositae). *Elytron* 12: 69-76.
- Micó, E., Galante, E. 2005. Behavior of cetoniid beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae) on the mediterranean shrub *Cistus albidus*. *Elytron* 19: 89-98.
- Morales, C. L., Traveset, A. 2008. Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Critical Reviews of Plant Science* 27: 221-238.
- Munguira, M.L., Stefanescu, C., van Swaay, C.A.M., Barea Azcón, J.M., Escobés, R., Jubete, F., Monasterior, Y., Mora, A., Paz, D. 2014. Redes de seguimiento de mariposas en España y Europa. *Quercus* 335: 28-37.

- Narbona, E., Dirzo, R. 2010. A reassessment of the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae): a reward for plant defenders and pollinators. *American Journal of Botany* 97: 672-679.
- Nilsson, L.A. 1978. Pollination ecology of *Epipactis palustris* (Orchidaceae). *Botaniska Notiser* 131: 355-368.
- Nilsson, L.A. 1998. Deep flowers for long tongues. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 259-260.
- Oliveira, P.E., Gibbs, P.E., Barbosa, A.A. 2004. Moth pollination of woody species in the Cerrados of Central Brazil: a case of so much owed to so few? *Plant Systematics and Evolution* 245: 41-54.
- Ollerton, J., Alarcón, R., Waser, N.M., Price, M.V., Watts, S., Cranmer, L., Hingston, A., Peter, C.I., Rotenberry, J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany* 103: 1471-1480.
- O'Neill, K.M. 2001. *Solitary wasps: behavior and natural history*. Cornell University Press, Ithaca, NY, Estados Unidos.
- Pansarin, E.R. 2008. Reproductive biology and pollination of *Govenia utriculata*: A syrphid fly orchid pollinated through a pollen-deceptive mechanism. *Plant Species Biology* 23: 90-96.
- Peakall, R., Beattie, A.J. 1989. Pollination of the orchid *Microtis parviflora* R. Br. by flightless worker ants. *Functional Ecology* 3: 515-522.
- Pérez Bañón, C., Juan, A., Petanidou, T., Marcos García, M.A., Crespo, M.B. 2003. The reproductive ecology of *Medicago citrina* (Font Quer) Greuter (Leguminosae): a bee-pollinated plant in Mediterranean islands where bees are absent. *Plant Systematics and Evolution* 241: 29-46.
- Phillips, R.D., Peakall, R., Retter, B.A., Montgomery, K., Menz, M.H.M., Davis, B.J., Hayes, C., Brown, G.R., Swarts, N.D., Dixon, K.W. 2015. Pollinator rarity as a threat to a plant with a specialized pollination system. *Botanical Journal of the Linnean Society* 179: 511-525.
- Proctor, M., Yeo, P., Lack, A. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press, Portland, Oregon, Estados Unidos. 479 pp.
- Pywell, R.F., Meek, W.R., Hulmes, L., Hulmes, S., James, K.L., Nowakowski, M., Carwell, C. 2011. Management to enhance pollen and nectar resources for bumblebees and butterflies within intensively farmed landscapes. *Journal of Insect Conservation* 15: 853-864.
- Quinto, J., Pineda, A., Marcos García, M.A. 2010. Control natural de plagas en cultivos mediterráneos. *Cuadernos de Biodiversidad* 32: 11-15.
- Radenkovic, S., Nedeljkovic, Z., Ricarte, A., Vujic, A., Simic, S. 2013. The saproxylic hoverflies (Diptera: Syrphidae) of Serbia. *Journal of Natural History* 47: 87-127.
- Rader, R., Howlett, B.G., Cunningham, S.A., Westcott, D.A., Newstrom-Lloyd, L., Walker, M., Teulon, D., Edwards, W. 2009. Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *Journal of Applied Ecology* 46, 1080-1087.
- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L.A., Garratt, M.P., Howlett, B.G., Winfree, R., et al. 2016. Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 146-151.
- Ren, M.X., Tang, J.Y. 2010. Another fusion enhances pollen removal in *Campsis grandiflora*, a hermaphroditic flower with didynamous stamens. *International Journal of Plant Sciences* 171: 275-282.
- Reverté, S., Retana, J., Gómez, J.M., Bosch, J. 2016. Pollinators show flower colour preferences but flowers with similar colours do not attract similar pollinators. *Annals of botany* 118: 249-257.
- Ricarte, A. 2008. *Biodiversidad de sirfidos (Diptera: Syrphidae) y conservación de los hábitats en el Parque Nacional de Cabañeros*. Tesis doctoral. Universidad de Alicante, Alicante, España. 244 pp.
- Ricarte, A., Marcos García, M.A. 2017. A checklist of the Syrphidae (Diptera) of Spain, including Andorra and Gibraltar, UK. *Zootaxa* 4216 (5): 401-440.
- Rico-Gray, V., Oliveira, P.S. 2007. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. The University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Rojo, S., Gilbert, F., Marcos García, M.A., Nieto, J.M., Durante, M.P. 2003. *A world review of predatory hoverflies (Diptera, Syrphidae: syrphinae) and their prey*. CIBIO (ed.), Oporto, Portugal. 219 pp.
- Rosas-Guerrero, V., Aguilar, R., Martén-Rodríguez, S., Ashworth, L., Lopezarazaga-Mikel, M., Bastida, J.M., Quesada, M. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters* 17: 388-400.
- Rotheray, G.E. 1993. Colour guide to hoverfly larvae (Diptera, Syrphidae) in Britain and Europe. *Dipterists Digest* 9: 1-156.
- Rotheray, G.E., Britton, N. 2015. *Scathophaga stercoraria* (Linnaeus) (Diptera, Scatophagidae) pollinator of Hebridean spotted heath orchid, *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae). *Dipterists Digest* 22: 197-209.
- Rotheray, G.E., Gilbert, F.S. 2011. *The Natural History of Hoverflies*. Forrest Text, Cardigan, Reino Unido. 333 pp.
- Ruiz, J.L., García París, M. 2011. *Mylabris (Micrabris) nevadensis*. En: Verdú J.R., Numa, C., Galante, E. (eds.). *Atlas y Libro Rojo de los invertebrados amenazados de España (Especies Vulnerables)*, pp. 303-308. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, Madrid, España.
- Schweiger, O., Musche, M., Bailey, D., Billeter, R., Diekötter, T., Hendrickx, F., Herzog, F., Liira, J., Maelfait, J. P., Speelmans, M., Dziock, F. 2007. Functional richness of local hoverfly communities (Diptera, Syrphidae) in response to land use across temperate Europe. *Oikos* 116: 461-472.
- Shuttleworth, A., Johnson, S.D. 2009. A key for floral scent in a wasp-pollination system in *Eucomis* (Hyacinthaceae). *Annals of Botany* 103: 715-725.
- Shuttleworth, A., Johnson, S.D. 2012. The *Hemipepsis* wasp-pollination system in South Africa: a comparative analysis of trait convergence in a highly specialized plant guild. *Botanical Journal of the Linnean Society* 168: 278-299.
- Sommaggio, D. 1999. Syrphidae: can they be used as environmental bioindicators? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 343-356.
- Speight, M.C.D. 2015. Species accounts of European Syrphidae (Diptera), 2015. Syrph the Net, the database of European Syrphidae, vol. 83, 291 pp., Syrph the Net publications, Dublin, Irlanda.
- Stefanescu, C., Traveset, A. 2009. Factors influencing the degree of generalization in flower use by Mediterranean butterflies. *Oikos* 118: 1109-1117.
- Stefanescu, C., Carnicer, J., Penuelas, J. 2011. Determinants of species richness in generalist and specialist Mediterranean butterflies: the negative synergistic forces of climate and habitat change. *Ecography* 34: 353-363.
- Stefanescu, C., Puig-Montserrat, X., Samraoui, B., Izquierdo, R., Ubach, A., Arrizabalaga, A. 2017. Back to Africa: autumn migration of the painted lady butterfly *Vanessa cardui* is timed to coincide with an increase in resource availability. *Ecological Entomology* 42, 737-747.
- Stubbs, A.E., Falk, S.J. 2002. British hoverflies: an illustrated guide, 2<sup>nd</sup> edition. British Entomological Natural History Society, Londres, Reino Unido.
- Thien, L.N., Bernhardt, P., Devall, M.S., Chen, Z., Kuo, Y., Fan, J.H., Yua, L.-C., Williams, J.H. 2009. Pollination biology of basal angiosperms (ANITA Grade). *American Journal of Botany* 96: 166-82.
- Valtueña, F.J., Ortega-Olivencia, A., Rodríguez-Riño, T., Pérez-Bote, J.L., Mayo, C. 2013. Behaviour of pollinator insects within inflorescences of *Scrophularia* species from Iberian Peninsula. *Plant Biology* 15: 328-334.
- Van Eck, A. 2011. A Checklist of the hoverflies of Portugal. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 49: 127-144.
- Van Swaay, C.A.M. et al. 2016. The European butterfly indicator for grassland species 1990-2015. Report VS2016.019, De Vlinderstichting, Wageningen, Países Bajos.
- Verdú, J.R., Numa, C., Galante, E. (eds.) 2011. *Atlas y Libro Rojo de los invertebrados amenazados de España (Especies Vulnerables)*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, Madrid, España. 1318 pp.
- Verdugo, A. 2005. *Fauna de Buprestidae de la península ibérica y Baleares (Coleoptera)*. Argania editio, Barcelona, España.
- Vives Moreno, A. 2014. *Catálogo sistemático y sinónimo de los Lepidoptera de la península ibérica, de Ceuta, de Melilla y de las islas Azores, Baleares, Madeira y Salvajes (Insecta: Lepidoptera)*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid, Países Bajos. 1184 pp.
- Wahlberg, N., Wheat, C.W., Pena, C. 2013. Timing and patterns in the taxonomic diversification of Lepidoptera (butterflies and moths). *PLoS ONE* 8: e80875.
- Wardhaugh, C.W. 2015. How many species of arthropods visit flowers? *Arthropod-Plant Interactions* 9: 547-565.
- Weiss, M.R. 2001. Vision and learning in some neglected pollinators: beetles, flies, moths and butterflies. En: Chittka, L., Thomson, J. (eds.). *Cognitive ecology of pollination*, pp. 171-190. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Reino Unido.
- Wiklund, C., Eriksson, T., Lundberg, H. 1979. The wood white butterfly *Lepidea sinapis* and its nectar plants: a case of mutualism or parasitism? *Oikos* 33: 358-362.
- Wiklund, C., Eriksson, T., Lundberg, H. 1982. On the pollination efficiency of butterflies: a reply to Courtney et al. *Oikos* 38: 263.
- Willmer, P. 2011. *Pollination and floral ecology*. Princeton University press. Princeton and Oxford. Estados Unidos y Reino Unido. 778 pp.
- Willmer, P.G., Stone, G.N. 1997. How aggressive ant-guards assist seed-set in *Acacia* flowers. *Nature* 388: 165-167.
- Wilson, E.O. 1990. *Success and dominance in the ecosystems: the case of the social insects*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Alemania.



## Anexo

**Tabla 1a.** Principales taxones de Coleoptera con representantes antófilos y sus preferencias florales.

**Table 1a.** Main taxa of Coleoptera with antophilous genera and their flower preferences.

Superfamilia	Familia	Subfamilias y géneros	Nº especies ibéricas*	Preferencias florales
Bostrichoidea	Dermestidae	Megatominae ( <i>Anthrenus</i> ), y Attageninae ( <i>Attagenus</i> )	41	Asteraceae, Cistaceae, Lamiaceae, Rosaceae, Santalaceae
Buprestoidea	Buprestidae	Acmaeoderini ( <i>Acmaeodera</i> , <i>Acmaeoderella</i> ), Anthaxiini ( <i>Anthaxia</i> ), Agrilinae ( <i>Meliboeus</i> , <i>Trachys</i> )	77	Apiaceae, Asteraceae, Cistaceae, Convolvulaceae, Malvaceae, Ranunculaceae
Cleroidea	Cleridae	Clerinae ( <i>Trichodes</i> ), Tillinae ( <i>Tilloidea</i> , <i>Tillus</i> )	13	Apiaceae, Asteraceae, Cistaceae, Malvaceae
	Melyridae	<i>Dasytinae</i> ( <i>Aplocnemus</i> , <i>Dasytes</i> , <i>Mauroania</i> , <i>Danacea</i> ), Malachiinae ( <i>Clanoptilus</i> , <i>Malachius</i> )	92	Euphorbiaceae, Malvaceae, Rosaceae, Papaveraceae, Ranunculaceae, en el caso de los Malachiinae, y todo tipo de flores para los Dasytinae
Chrysomeloidea	Chrysomelidae	<i>Cryptocephalinae</i> ( <i>Cryptocephalus</i> , <i>Lachnaia</i> , <i>Clytra</i> , <i>Coptocephala</i> , <i>Tituboea</i> )	103	Apiaceae, Lamiaceae, Leguminosae, Rosaceae, entre otras.
	Cerambycidae	<i>Lamiinae</i> ( <i>Agapanthia</i> , <i>Musaria</i> <i>Phytoecia</i> ), <i>Lepturinae</i> ( <i>Grammoptera</i> , <i>Stenurella</i> , <i>Stictoleptura</i> , <i>Anastrangalia</i> , <i>Anoplodera</i> , <i>Certallum</i> , <i>Cribroleptura</i> , <i>Leptura</i> , <i>Nustera</i> , <i>Pachytodes</i> , <i>Pseudovadonia</i> , <i>Rhagium</i> , <i>Vadonia</i> ), <i>Cerambycininae</i> ( <i>Calchaenesthes</i> , <i>Chlorophorus</i> , <i>Clytus</i> , <i>Purpuricenus</i> , <i>Aromia</i> , <i>Deilus</i> , <i>Gracilia</i> , <i>Stenopterus</i> , <i>Xylotrechus</i> )	78	Apiaceae, Asteraceae, Adoxaceae, Boraginaceae, Caprifoliaceae, Cistaceae, Cruciferae, Labiatae, Leguminosae, Liliaceae, Malvaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Scrophulariaceae
Cucujoidea	Nititulidae	<i>Meligethinae</i> ( <i>Meligethes</i> ), <i>Carpophilinae</i> ( <i>Carpophilus</i> ), <i>Epuraeinae</i> ( <i>Epuraea</i> )	33	Brassicaceae, Leguminosae, Ranunculaceae, Thymelaeaceae
Curculionoidea	Curculionidae	<i>Lixinae</i> ( <i>Larinus</i> , <i>Lixus</i> ), <i>Curculioninae</i> ( <i>Derelomus</i> )	49	Asteraceae. Algunas especies de <i>Derelomus</i> son polinizadores de <i>Chamaerops humilis</i>
Elateroidea	Elateridae	<i>Cardiophorinae</i> ( <i>Cardiophorus</i> ), <i>Dendrometrinae</i> ( <i>Anostirus</i> ), <i>Corymbitinae</i> ( <i>Ctenicera</i> )	26	Numerosas familias de plantas, Asteraceae y Cistaceae
	Cantharidae	<i>Cantharinae</i> ( <i>Cantharis</i> y <i>Rhagonycha</i> )	47	Apiaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae
Scarabaeoidea	Scarabaeidae	<i>Cetoniinae</i> ( <i>Cetonia</i> , <i>Aethiessa</i> , <i>Protaetia</i> , <i>Tropinota</i> , <i>Oxythyrea</i> , <i>Trichius</i> , <i>Gnorimus</i> ), <i>Melolonthinae</i> ( <i>Hymenoplia</i> , <i>Chasmatopterus</i> , <i>Paratriodonta</i> , <i>Hoplia</i> ), <i>Rutelinae</i> ( <i>Anisoplia</i> , <i>Anthoplia</i> , <i>Blitopertha</i> , <i>Exomala</i> , <i>Mimela</i> )	65	Apiaceae, Asteraceae, Adoxaceae, Cistaceae, Caryophyllaceae, Malvaceae, Poaceae (solo para Rutelinos y Melolonthinos), Plantaginaceae, Rubiaceae, Rosaceae
	Glaphyridae	<i>Anthypna</i>	1	Cistaceae ( <i>Halimium</i> ) y Lamiaceae ( <i>Thymus</i> )
Tenebrionoidea	Tenebrionidae	<i>Alleculinae</i> ( <i>Heliotaurus</i> , <i>Cteniopus</i> , <i>Omophilus</i> )	14	Numerosas familias de plantas, Apiaceae, Cistaceae, Rosaceae.
	Mordellidae	<i>Mordellinae</i> ( <i>Mediomorda</i> , <i>Mordella</i> , <i>Mordellistena</i> , <i>Mordellochroa</i> , <i>Tolida</i> , <i>Variimorda</i> , <i>Stenalia</i> )	61	Apiaceae, Cistaceae, Lamiaceae, Rosaceae, Santalaceae
	Oedemeridae	<i>Oedemerinae</i> ( <i>Oedemera</i> , <i>Ischnomera</i> )	23	Asteraceae, Cistaceae, Geraniaceae, Paeoniaceae
	Meloidae	<i>Meloinae</i> ( <i>Actenodia</i> , <i>Cerocoma</i> , <i>Hycleus</i> , <i>Lagorina</i> , <i>Lytta</i> , <i>Oenas</i> ), <i>Nemognathinae</i> ( <i>Euzonitis</i> , <i>Mylabris</i> , <i>Stenoria</i> , <i>Zonitis</i> )	33	Apiaceae, Asteraceae, Campanulaceae, Caprifoliaceae, Caryophyllaceae, Cistaceae, Convolvulaceae, Scrophulariaceae, Lamiaceae, Malvaceae, Papaveraceae

\* El número de especies muestra la riqueza de los principales taxa con representantes antófilos en la península ibérica, pero no implica que todas las especies de los géneros citados sean antófilos. Cifras obtenidas de Fauna Europaea (<http://www.faunaeur.org/>). Los datos referentes a las preferencias florales de los taxa han sido tomados de Aguado et al. (2015); De los Mozos (1989); Herrera (1998); Micó (2001) y Verdugo (2005).

**Tabla 1b.** Principales taxones de Hymenoptera Symphyta con representantes antófilos y sus preferencias florales.**Table 1b.** Main taxa of Hymenoptera Symphyta with antophilous genera and their flower preferences.

Superfamilia	Familia	Subfamilias y géneros	Nº especies ibéricas*	Preferencias florales
Cephoidea	Cephidae	Cephinae ( <i>Calameuta</i> , <i>Cephus</i> , <i>Hartigia</i> , <i>Trachelus</i> )	22	Apiaceae, Brassicaceae, Euphorbiaceae, Ranunculaceae
Megalodontoidea	Megalodontesidae	Megalodontesinae ( <i>Megalodontes</i> )	10	Asteraceae, Cistaceae, Ranunculaceae
Tenthredinoidea	Argidae	Arginae ( <i>Arge</i> ) y Sterictiphorinae ( <i>Aprosthem</i> a, <i>Sterictiphora</i> )	24	<i>Arge</i> visita Apiaceae y Euphorbiaceae. <i>Sterictiphora</i> visita Rosaceae
	Cimbicidae	Abiinae ( <i>Abia</i> ), Coryninae ( <i>Corynis</i> )	17	<i>Abia</i> visita Aceraceae, Apiaceae, Caryophyllaceae, Dipsacaceae, Euphorbiaceae y Rosaceae. <i>Corynis</i> visita Asteraceae, Caryophyllaceae, Geraniaceae y Ranunculaceae
	Tenthredinidae	Tenthredininae ( <i>Aglaostigma</i> , <i>Macrophya</i> , <i>Pachyprotasis</i> , <i>Tenthredo</i> , <i>Tenthredopsis</i> , <i>Rhogogaster</i> ), Athaliinae ( <i>Athalia</i> ), Selandriinae ( <i>Dolerus</i> , <i>Selandria</i> , <i>Strongylogaster</i> )	205	<i>Athalia</i> visita Asteraceae, Euphorbiaceae y Ranunculaceae Tenthredininae visita, Apiaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Campanulaceae, Dipsacaceae, Euphorbiaceae, Geraniaceae, Gutiferae, Liliaceae, Paeoniaceae, Polygonaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Scrophulariaceae y Valerianaceae

Datos de [Aguado et al. \(2015\)](#) y Aguado (datos sin publicar).