

Revisando el uso de nidos artificiales para insectos en estudios de redes de interacción en agroecosistemas: enseñanzas derivadas de su aplicación en olivar

C. Martínez-Núñez^{1,*}, A. J. Manzaneda¹, P. J. Rey^{1,2}

(1) Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Jaén. E-23071 Jaén, España.

(2) Instituto Interuniversitario del Sistema Tierra de Andalucía, Universidad de Jaén, E-23071 Jaén, España.

* Autor de correspondencia: Martínez-Núñez C. [cmnunez@ujaen.es]

> Recibido el 16 de mayo de 2019 - Aceptado el 17 de septiembre de 2019

Martínez-Núñez, C., Manzaneda, A.J., Rey, P.J. 2019. Revisando el uso de nidos artificiales para insectos en estudios de redes de interacción en agroecosistemas: enseñanzas derivadas de su aplicación en olivar. *Ecosistemas* 28(3):3-12. Doi.: 10.7818/ECOS.1766

Incluir el análisis de redes de interacción en estudios de ecología de comunidades puede aportar información más detallada, mecanicista y con potencial predictivo que los enfoques basados sólo en abundancia de individuos o riqueza de especies.

El análisis de redes de interacción se ha extendido notablemente en la última década, sin embargo, aún son escasos los estudios que emplean esta aproximación de manera aplicada, especialmente en el campo de la agroecología. Presumiblemente, una de las causas limitantes es la dificultad de muestrear las interacciones entre las especies, sin embargo, existen algunas herramientas que facilitan esta tarea, como los nidos artificiales usados tradicionalmente para incrementar la disponibilidad de polinizadores en paisajes agrícolas.

En esta revisión, mostramos cómo los nidos artificiales, además de ser útiles para manejar y restaurar comunidades de abejas solitarias en sistemas agrícolas, son una herramienta con gran potencial para muestrear redes de interacción y responder así a un extenso abanico de preguntas de interés en ecología. También, proporcionamos numerosos ejemplos que pretenden mostrar, ilustrar e inspirar su utilización y que proceden, entre otros, de los estudios que estamos realizando en el olivar andaluz para restaurar biodiversidad de polinizadores y de enemigos naturales de plagas.

Palabras clave: agricultura; conservación; control de plagas; olivares; polinización; redes de interacción

Martínez-Núñez, C., Manzaneda, A.J., Rey, P.J. 2019. Reviewing the use of bee trap nests for the study of interaction networks in agroecosystems: insights from its use in olive farms. *Ecosistemas* 28(3):3-12. Doi.: 10.7818/ECOS.1766

The analysis of interaction networks can contribute to our understanding of community ecology with more detailed, mechanistic and potentially predictive information than studies focused only on abundance of individuals or species richness.

The use of interaction networks has spread significantly in the last decade. However, studies using this community analysis tool from an applied perspective are still scarce, especially in agroecology. Its use is being probably limited by the difficulty and effort associated to sampling interactions between species. Nonetheless, there are some tools that can ease this task, like bee trap nests or bee hotels, traditionally used to increase the abundance of wild pollinators in agricultural environments.

This review aims to show how bee hotels can be used for more purposes beyond the management or restoration of above ground cavity nesting bee communities and the pollination function in agroecosystems. Here we show that they are also useful as a tool to sample interaction networks and thus provide answers to a broad array of important questions in ecology, agroecology, or more theoretical fields. In this review, we use a number of examples to show, illustrate and inspire the application of bee hotels. We emphasize our current work in Andalusian olive orchards, where we investigate how to restore the function and diversity of pollinators and pest natural enemies.

Key words: agriculture; conservation; interaction networks; olive orchards; pest control; pollination

Introducción

El análisis de las redes que representan las interacciones entre los seres vivos es una aproximación muy útil para la investigación en ecología (Tylianakis y Morris 2017). Sin embargo, debido a la dificultad que entraña muestrear interacciones en contraposición a muestrear individuos (Jordano 2016), su uso ha sido escaso en estudios aplicados, especialmente en algunos campos como la agroecología (Mommott 2009; Pellissier et al. 2018; Tylianakis y Morris

2017). Recientemente, la utilización de nidos artificiales para insectos (nidos en adelante) se ha revelado como un método que, entre otras posibles funciones, facilita el muestreo de interacciones de forma pasiva, estandarizada y fiable (Staab et al. 2018).

Los nidos para abejas son estructuras artificiales que proporcionan cavidades a insectos que anidan en ellas, principalmente abejas y avispas solitarias (Krombein 1967). Las abejas huéspedes, utilizan estas cavidades para depositar sus huevos y los paquetes de polen que alimentarán a las larvas cuando éstas

emerjan. La identificación del polen y de las abejas aporta información de estas comunidades, así como de las interacciones mutualistas que ocurren en ellas (Fig. 1). De forma similar, algunas avispas solitarias (principalmente *Eumenidae*) que son potenciales agentes para el control biológico (Harris 1994) también pueden utilizar estas cavidades, lo que permite construir redes de interacción depredador (avispa) y presas. Finalmente, en ocasiones, los nidos de las abejas/avispa son, a su vez, atacados por enemigos naturales (generalmente parasitoides o abejas cleptoparasitas), permitiendo el análisis de redes más complejas (Fig. 2).

En esta revisión, se pretende mostrar las posibilidades que ofrece la utilización de nidos artificiales para el estudio de redes de interacción en agroecosistemas. Además, se realiza una síntesis de trabajos de redes en agroecología, con algunos ejemplos y/o énfasis en estudios que utilizaron nidos artificiales como método de muestreo. También se ilustra investigaciones propias de su empleo en olivares para recuperar biodiversidad y funciones ecosistémicas y comprender cómo las prácticas agrícolas o la simplificación del paisaje modifican/homogenizan las redes de interacción. Finalmente, a lo largo del artículo, se propone la aplicación de estos métodos y se sugiere algunas nuevas líneas de investigación que ayudarán al avance del conocimiento en agroecología.

Uso de nidos artificiales

Nidales, conservación y muestreo de polinizadores

Los nidales se han utilizado desde hace casi un siglo (Macklvor 2017) para estudiar la historia natural de sus huéspedes (Koerber y Medler 1958), así como para aumentar el número de cavidades disponibles en agroecosistemas con polinización entomófila y favorecer la polinización en los cultivos (Bohart 1972; Junqueira et al. 2012; Oliveira y Schlindwein 2009). La Figura 3 muestra varios tipos de nidales artificiales contruidos con distintos materiales y diseños (McCallum et al. 2018).

En la actualidad, la creciente intensificación agrícola y la consecuente simplificación de estos sistemas perjudica a las abejas solitarias que anidan en cavidades sobre el suelo. La utilización de nidales artificiales puede paliar los efectos negativos de la simplificación ambiental y aumentar la densidad de estas abejas. Por ejemplo, la abundancia de la abeja *Osmia bicornis* en pomaradas puede incrementarse utilizando nidales específicos (Fig. 3.C). Como consecuencia, el forrajeo de esta especie en flores de manzano puede pasar de ser prácticamente inexistente (no detectado en tres años) a constituir casi el 30% de todas las visitas de abejas silvestres (Miñarro, M. y García, D., comunicación personal). Nu-



Figura 1. Ilustración del proceso de muestreo de interacciones planta-abeja solitaria utilizando nidales artificiales. 1) Las abejas solitarias forrajean en flores relativamente cercanas a los nidales. 2) Depositán sus huevos en las cavidades proporcionadas por los nidales, donde también ponen paquetes de polen y a veces néctar. 3) Las larvas se incuban hasta el estado adulto para poder identificar las especies. 4) Las muestras de polen se tiñen y se identifican bajo el microscopio. Combinando esta información se obtienen las redes de interacción. Fotografías cedidas por Sandra Lendínez Contreras.

Figure 1. Process for sampling plant-solitary bee interactions using artificial nests. 1) Solitary bees forage in flowers relatively close to their nests. 2) They lay the eggs in the cavities provided by the nests, where they also lay packets of pollen and sometimes nectar. 3) Larvae are incubated to the adult stage in order to identify species. 4) Pollen samples are stained and identified under the microscope. Interaction networks are obtained by combining this information. Photographs provided by Sandra Lendínez Contreras.

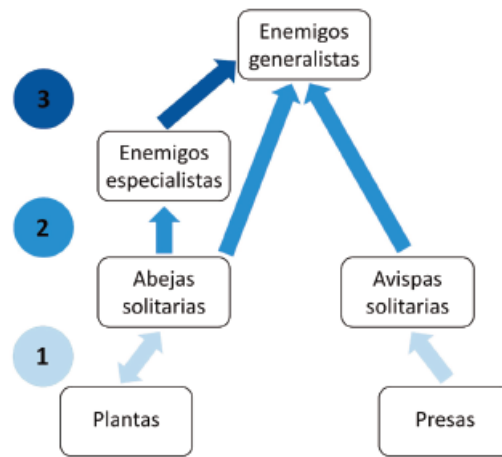


Figura 2. Tipos de redes de interacción que se puede obtener utilizando nidales artificiales para insectos. **1)** Redes bipartitas mutualistas y antagonistas. **2)** Redes de tres niveles, las abejas/avispas son depredadas por enemigos naturales. **3)** Redes de cuatro niveles tróficos, pues enemigos naturales generalistas (e.g. *Melittobia acasta*) de nivel superior pueden depredar sobre enemigos naturales de las abejas solitarias (e.g. *Anthrax* sp.).

Figure 2. Types of interaction networks that can be obtained using artificial nests for insects. **1)** Mutualistic and antagonistic bipartite networks. **2)** Three-level networks, bees/wasps are preyed by natural enemies. **3)** Four-level trophic networks, as generalist natural enemies (e.g. *Melittobia acasta*) of higher level can prey on natural enemies of solitary bees (e.g. *Anthrax* sp.).



Figura 3. Algunos tipos de nidos artificiales. Son muchas las variedades de nidos, así como los materiales que pueden componerlos. **a)** y **b)** Nidales artificiales, fotografías de Staab et al. 2018. **c)** Nidal artificial con un solo material y diámetro de cavidad cuya función es la de aumentar un número limitado de polinizadores en cultivos, en este caso, en pomaradas asturianas. Fotografía cedida por el Dr. Daniel García y Dr. Marcos Miñarro (Universidad de Oviedo). **d)** Nidal artificial utilizado en nuestros estudios de olivar para muestrear diversidad taxonómica y funcional de abejas solitarias, con diámetros y materiales variados (caña, madera y bambú) insertos en bloques de hormigón para evitar vandalismo. **e)** Nidal artificial para favorecer la nidificación de un grupo variado de himenópteros (función de conservación).

Figure 3. Some types of artificial nests. There are many varieties of nests, that can be made of many different materials. **a)** and **b)** Artificial nests, photographs by Staab et al. 2018. **c)** Artificial nest with a single material and cavity diameter which function is to increase the abundance of a single pollinator species in crops, in this case, in cider apple orchards. Photograph provided by Dr. Daniel García and Dr. Marcos Miñarro (University of Oviedo). **d)** Artificial nest used in our studies for sampling diversity of solitary bees and wasps in olive groves. This model has different diameters and materials (reed, wood and bamboo) inserted in concrete blocks to avoid vandalism. **e)** Artificial nest to favour the nesting of a variety of hymenoptera groups (conservation function).

merosos ejemplos como el anterior (Dainese et al. 2018) sugieren que el uso de los nidos artificiales irá en aumento, ya que brinda la oportunidad de “manejar” polinizadores silvestres y no acarrea los problemas ecológicos derivados de la introducción de polinizadores “domesticados” (Agüero et al. 2018). Por ejemplo, se ha comprobado que el uso de especies como la abeja de la miel (*Apis mellifera*) o abejorros del género *Bombus* puede provocar exclusión competitiva de especies silvestres (Paini y Roberts 2005), la desestabilización de las redes planta-polinizador (Valido et al. 2019), la transmisión de patógenos (Graystock et al. 2016) o la introgresión y pérdida de variabilidad genética (Seabra et al. 2019) en las poblaciones de polinizadores silvestres.

Aparte de su función para conservar comunidades de polinizadores nativos, algunos autores también han explotado los nidos como herramienta para muestrear abejas solitarias (Peralta et al. 2017). Este método es poco eficiente para precisar la riqueza de especies de una comunidad (Westphal et al. 2008), principalmente debido a que va dirigido a muestrear un gremio relativamente reducido (especies que anidan en cavidades sobre el suelo). Además, Tscharnke et al. (1998) encontraron que la eficiencia de aumentar el esfuerzo de muestreo usando nidos es baja (triplicando el esfuerzo obtuvieron sólo el doble de especies). Por tanto, en estudios cuyo objetivo sea obtener datos de riqueza o diversidad más representativos de la comunidad, este método debería complementarse con otros (manguero, “pan traps”, etc.). No obstante, muestrear este gremio relativamente especializado supone, al mismo tiempo, una ventaja importante, ya que permite estudiar fácilmente los efectos del manejo agrícola o de gradientes de perturbación ambiental. Esto se debe a que las especies que usan los nidos artificiales tienen una capacidad de dispersión bastante limitada (Zurbuchen et al. 2010) y dependen tanto de recursos florales (o de presas que dependen de ellos), como de cavidades naturales para su reproducción y supervivencia (factores ecológicos limitantes en zonas degradadas) (Wood et al. 2017). Además, son buenos bioindicadores y los resultados obtenidos pueden ser generalizables (con precaución) a comunidades más amplias. Por ejemplo, la riqueza de especies de abejas y avispas solitarias detectadas en nidos se ha correlacionado positivamente con la riqueza obtenida en muestreos usando manguero (Tscharnke et al. 1998).

Nidos y redes de interacción

En general, los agroecosistemas aportan un escenario idóneo para realizar estudios tanto de carácter aplicado como teórico sobre redes de interacción, porque pueden ofrecer condiciones en medios con una identidad similar, pero, al mismo tiempo, un amplio gradiente de contrastes (manejo, paisaje, zona geográfica, etc.). El análisis de redes brinda innumerables posibilidades de aplicación en agroecosistemas, entre ellas: i) estudiar si existe relación entre los rasgos funcionales y el grado de especialización de las especies (Coux et al. 2016) o su contribución a la estabilidad de las redes, ii) evaluar qué ensamblaje de especies de plantas maximiza la estabilidad de las redes (lo que puede usarse para favorecer su presencia en las hileras entre árboles o bordes de los cultivos) o la polinización de un determinado cultivo, iii) explorar cómo la pérdida de hábitat natural afecta a la especialización de las redes planta-polinizador (Traveset et al. 2018), iv) investigar cómo afecta la intensidad del pastoreo a la estabilidad de redes planta-polinizador (Lázaro et al. 2016), v) analizar el efecto de cultivos sobre áreas naturales adyacentes (Holzschuh et al. 2016) o, vi) el efecto de especies invasoras sobre comunidades autóctonas (Stout y Casey 2014; Vilà et al. 2009).

Redes planta – abeja solitaria

En este apartado se sintetiza el estado del arte de trabajos que abordan el análisis de redes de interacción mutualistas entre plantas y abejas solitarias en agroecología, prestando especial atención a las posibilidades que ofrece el uso de nidos artificiales, cuyas ventajas e inconvenientes más importantes se resumen en la **Tabla 1**.

La principal ventaja del análisis de las redes planta – polinizador, es que permite investigar la función de polinización de una manera más minuciosa y mecanicista (Bascompte et al. 2006; Bastolla et al. 2009) que los enfoques tradicionales, centrados únicamente en abundancia, riqueza o tasas de visita (Lázaro y Alomar 2019). Además, se ha visto que las comunidades pueden sufrir cambios en su estructura y función sin que éstos sean evidentes en métricas como la riqueza o abundancia de especies (Laliberté y Tylianakis 2010; Morente et al. 2018).

El análisis de redes también puede ayudar a diseñar prácticas para un manejo sostenible de los agroecosistemas, aunque se ha utilizado muy pocas veces con este propósito. Por ejemplo, Power y Stout (2011) mostraron que el tamaño y la estructura de las redes de polinización presentaban características más deseables en fincas con manejo ecológico frente a las que tenían un manejo convencional. Kehinde y Samways (2014) llegaron a una conclusión similar en viñedos, reportando que el manejo ecológico era importante para mantener la biodiversidad de interacciones en estos campos.

Algunos autores han explorado el impacto de la introducción de abejas melíferas en sistemas agroecológicos. Una ventaja de analizar las redes de interacción en este ámbito es que permite una buena aproximación al estudio del solapamiento funcional y la partición de nicho entre especies (da Rocha-Filho et al. 2018), por lo que fenómenos de posible competencia con especies silvestres quedan fácilmente evidenciados. Adicionalmente, están surgiendo nuevas y prometedoras perspectivas, como la de analizar los “motivos” de las redes (subgrupos de interacciones de cuya agregación se forman las redes) (Mukherjee et al. 2018) que informa con mayor profundidad sobre las características de las redes y el papel que juega cada especie en ella (Michalska-Smith et al. 2017; Simmons et al. 2019), teniendo en cuenta incluso las interacciones indirectas (Simmons et al. 2019). Los nidos artificiales permiten, además, investigar el efecto de las especies domesticadas sobre las cargas de polen transportadas a los mismos (Roubik y Villanueva-Gutiérrez 2009) y la abundancia de la descendencia como medida del impacto en el rendimiento y eficacia biológica efectiva de polinizadores nativos. Este enfoque podría ayudar a fijar el umbral de densidad de abejas melíferas que un agroecosistema o zona natural puede soportar (en relación a la disponibilidad de recursos) sin afectar negativamente a las comunidades de abejas solitarias silvestres ni a las redes mutualistas en las que participan.

La reciente expansión de los cultivos de floración masiva (e.g. la colza) presenta nuevos retos para la agroecología. En los últimos años han recibido bastante atención, debido a la necesidad de realzar una buena gestión del servicio de polinización, que asegure la producción en el agroecosistema (Grab et al. 2017). También se ha evaluado su posible impacto en las comunidades de polinizadores nativos siendo éste generalmente positivo. Se ha reportado que los cultivos de floración masiva aumentan la densidad de polinizadores nativos a escala de paisaje (Westphal et al. 2003), la abundancia de especies generalistas a escala local (Holzschuh et al. 2013) o la riqueza de abejas que anidan en cavidades (Diekötter et al. 2014). Sin embargo, también se han mostrado efectos negativos en las plantas nativas de las zonas cercanas a los cultivos por un efecto de dilución de la densidad de polinizadores disponibles (Holzschuh et al. 2016). Las aproximaciones a esta cuestión que han utilizado redes de interacción, han observado que las redes de planta-polinizador en zonas semi-naturales son bastante resistentes a los pulsos de recurso floral masivo provisto por estos agroecosistemas (Magrath et al. 2018). Los nidos artificiales ofrecen una importante oportunidad de investigación en este campo, ya que permiten explorar el impacto de estos cultivos en las redes de abejas solitarias, y observar si hay un efecto negativo sobre sus cargas polínicas, la distancia de influencia del cultivo, la intensidad de forrajeo en el cultivo frente al forrajeo en plantas nativas, la distribución temporal en el uso de recursos, qué recursos florales son óptimos para mantener comunidades de polinizadores abundantes durante la fase de no floración, etc.

Tabla 1. Principales ventajas e inconvenientes del uso de nidales artificiales para el estudio de redes de interacción en agroecología, así como conclusiones o sugerencias derivadas de éstas.

Table 1. Main advantages and disadvantages of the use of artificial nests for the study of interaction networks in agroecology, as well as conclusions or suggestions derived from them.

Ventaja	Inconveniente	Conclusión/sugerencia
Es un gremio bioindicador de heterogeneidad ambiental en zonas antropizadas.	Sólo se muestrea un gremio de polinizadores muy específico.	No es muy buena técnica para realizar censos exhaustivos de biodiversidad o muestrear zonas naturales, pero sí para hacer comparaciones en gradientes de perturbación ambiental.
Permite conocer las interacciones a lo largo de extensos periodos de tiempo, mientras haya disponibilidad de cavidades y se controle que no haya saturación en la ocupación.	Es necesario bastante tiempo para procesar las muestras.	Hay que invertir mucho tiempo, pero se obtienen redes de interacción de periodos largos, minimizando los errores debidos a extrapolar resultados obtenidos para condiciones puntuales.
Hospeda un número relativamente reducido de especies animales que se pueden identificar con cierta facilidad.	La identificación de las especies de polen es complicada y de resolución taxonómica limitada si no se usan técnicas genéticas como barcoding (Bell et al. 2016).	Se debe contar con conocimiento experto en la identificación de polen o presupuesto para usar técnicas genéticas como, por ejemplo, metabarcoding (que actualmente es bastante asequible).
Es un método de muestreo pasivo y no es sensible a errores de observación en campo, pues las interacciones permanecen “almacenadas”.	Se puede perder información importante si se dañan o pierden algunos nidales artificiales.	Se debe utilizar un número de réplicas suficiente para minimizar el impacto si se pierde algún nidal y recolectar las muestras cada 15-30 días si es posible. Especialmente en primavera y si hay especies multi-voltinas.
La variación en las condiciones ambientales puntuales (temperatura, viento, hora del día) o las perturbaciones de la persona que muestrea (e.g. manejo) no sesgan el muestreo, como sí puede ocurrir al hacer observaciones in situ.		Método muy adecuado para estandarizar muestreos. Especialmente en diseños con zonas de estudio muy grandes/distantes o realizadas por personas distintas, ya que minimiza diferencias debidas a las condiciones del muestreo y desfases fenológicos.
Hospeda himenópteros con una capacidad de dispersión bastante limitada (Zurbuchen et al. 2010) por lo que son buenos indicadores de efectos a pequeña escala y evita el muestreo de especies o individuos que sólo pasan por la zona de forma accidental/esporádica (Staab et al. 2018).	Resultados preliminares parecen indicar que no es un método muy útil para detectar diferencias a escala de paisaje	Más útil para analizar efectos de gradientes a escala local, como por ejemplo, manejo agrícola.
Evita confusiones entre redes de visita a flores y redes de transporte de polen, que pueden ser muy diferentes (Zhao et al. 2019). Siendo una aproximación bastante más funcional que las redes de visita (King et al. 2013).	Es complicado saber el número de visitas por lo que la fuerza de la interacción se calcula mediante proxis. El más habitual es: número de cavidades en las que coocurren una especie de abeja y planta.	La fuerza de interacción se aproxima a través de abundancia de individuos que interactúan, siendo un proxy densodependiente estrechamente relacionado con intensidad de la interacción.

El aprendizaje derivado de todas estas investigaciones en sistemas agroecológicos, permite realizar un “manejo orientado a redes de interacción” (Tixier et al. 2013). Este manejo trataría de maximizar la actividad u ocurrencia de un conjunto de especies, rasgos e interacciones, intentando mantener redes estables y bien conservadas.

Redes huésped – enemigo natural

Los nidales artificiales también pueden utilizarse para construir redes de interacción entre los huéspedes y sus enemigos naturales. Este tipo de redes se ha estudiado con más frecuencia, posiblemente porque la identificación de las especies que participan es relativamente sencilla. Tylianakis y Binzer (2014) hicieron una completa revisión de trabajos en los que se analizaron redes de interacción huésped-parasitoide, mostrando que éstas responden a numerosos cambios ambientales y que pueden ser muy útiles para estudiar el servicio ecosistémico de control biológico.

Son bastantes y variadas las aportaciones que las redes han hecho a la ecología de estos grupos. Por ejemplo, Osorio-Canadas et al. (2018), estudiaron las dinámicas estacionales en la composición y las redes antagonistas huéspedes-parasitoides en nidales artificiales y descubrieron que el servicio de polinización se veía maximizado en primavera mientras que el de depredación lo hacía en verano. En otro interesante artículo, Morris et al. (2015) demostraron que las redes huésped-parasitoides pueden variar a lo largo del gradiente altitudinal en sistemas naturales. Según estos resultados, es predecible que el cambio climático altere tanto la fenología como el nicho Grinneliano (definido simplistamente como requerimientos ambientales) de estos organismos, afectando a su nicho Eltoniano (definido simplistamente como requerimientos tróficos) y desestructurando las redes en las que participan, que tienen un grado de especialización elevado. Estos cambios tienen importantes implicaciones para la conservación y posibles impactos en el control biológico de plagas (Shields et al. 2019).

También se ha utilizado el análisis aplicado de redes huésped-parasitoide para estudiar los efectos de la antropización o gradientes de perturbación ambiental. Algunas de las aportaciones más importantes muestran que la fragmentación de los hábitats naturales desestabiliza fácilmente las redes huésped-parasitoide pero no las redes planta-polinizador (Grass et al. 2018), que la deforestación causada por la agricultura en zonas tropicales homogeniza las interacciones huésped-parasitoide (Laliberté y Tylianakis 2010), que la complejidad de estas redes aumenta con la complejidad del paisaje (Gagic et al. 2011), que la diversidad de las abejas/avispa y la de sus enemigos naturales, así como la diversidad y complejidad de sus redes de interacción es mayor en praderas restauradas que en praderas con manejo intensivo (Albrecht et al. 2007), o que en zonas con elevada proporción de área de bosque y alta heterogeneidad de paisaje se favorece su complejidad y diversidad (Fabian et al. 2013). No obstante, también hay trabajos que muestran resultados contrarios. Por ejemplo, Nether et al. (2019) reportaron que la simplificación del hábitat no modificó la estructura de las redes en paisajes dominados por Bosque Atlántico brasileño. En otro ejemplo similar, Osorio et al. (2015) utilizaron nidos artificiales para estudiar cómo varió a escala local (cultivos frente a arboledas) y a escala de paisaje (gradiente zonas agrícolas-bosques) tanto la comunidad de abejas y avispas solitarias que anidan en estas cavidades, como sus enemigos naturales y las redes de interacción entre ellos. Concluyeron que estos grupos y sus redes dependieron mucho más de factores a escala local, de forma que las redes fueron más complejas y tuvieron mayor diversidad de interacciones en zonas abiertas dominadas por agricultura extensiva. Intuitivamente, cabe esperar que redes de abejas solitarias-enemigos naturales sean más complejas y estables en ambientes más heterogéneos, sin embargo, no está claro el papel que juegan los artefactos del muestreo en estos estudios. Sería interesante explorar experimentalmente en condiciones controladas cómo influye la simplificación del hábitat/paisaje en la tasa de éxito de los enemigos naturales y los posibles mecanismos de defensa de las presas que anidan en estas cavidades. También se podrían explorar las implicaciones de la simplificación ambiental sobre los depredadores que hospedan estas cavidades y el servicio de control biológico que pueden ofrecer.

Uno de los aspectos con mayor proyección del análisis de estas redes es su implicación para comprender el servicio ecosistémico de control biológico, aunque aún no está clara la relación existente entre las propiedades de las redes y su influencia en este servicio. Por ejemplo, Macfadyen et al. (2009) vieron que la diferencia en la estructura de las redes entre fincas con manejo ecológico y convencional, no se tradujo en distinta intensidad de control biológico. Conociendo las implicaciones entre las modificaciones en las redes y su efecto en los servicios ecosistémicos, se puede predecir el impacto de un determinado cambio en el ambiente sobre las redes y por tanto, sobre sus funciones (Staniczenko et al. 2017).

Finalmente, los nidos artificiales permiten elaborar redes bastante complejas (Fig. 2), resultantes de unir las interacciones mutualistas (planta-polinizador) con las antagonistas (avispa/presa o huésped-enemigo natural). Estas redes podrían analizarse en subgrupos o de forma conjunta para esclarecer el papel que juega cada gremio en distintos escenarios (e.g., gradientes ambientales). Además, investigaciones recientes abren la posibilidad de analizar redes con distintos tipos de interacciones, las llamadas redes multicapa (Hutchinson et al. 2019), que entre otras aplicaciones, permitirán analizar todas las interacciones muestreadas en los nidos artificiales como un conjunto interdependiente e integrado.

Redes de interacción y homogeneización biótica

La homogeneización biótica y la pérdida de heterogeneidad, tanto espacial como temporal puede ser un problema grave que conduce a la pérdida de biodiversidad y funciones ecológicas en agroecosistemas (Santana et al. 2017). Varios trabajos han apuntado la importancia del reemplazo de especies en las comunidades de polinizadores para asegurar la función de polinización (Winfree et al. 2018) y este problema se agrava en agroecosistemas, donde

paradójicamente, la intensificación agrícola puede repercutir en perjuicio de la propia producción mediante la homogeneización biótica y pérdida de β -diversidad (Ekroos et al. 2010; Gabriel et al. 2006). La mayoría de trabajos, se han centrado en la pérdida de β -diversidad de especies. Por ejemplo, Rey et al. (2019) estudiaron los efectos de la simplificación del paisaje e intensificación agrícola en la β -multidiversidad en olivares de Andalucía, reportando efectos negativos de ambos. Menos frecuentemente, algunos autores han hecho énfasis en la homogeneización de las redes de interacción, que puede ocurrir de forma menos evidente, pero afectar a las funciones ecosistémicas de manera importante (Valiente-Banuet et al. 2014). Utilizando nidos artificiales se pueden construir redes de interacción bien para cada nidal (aunque pueden ser demasiado sencillas) o para grupos de nidos agregados y comparar la heterogeneidad a diferentes escalas o en sitios con distintos manejos/condiciones. Por ejemplo, Laliberté y Tylianakis (2010) estudiaron cómo la pérdida de áreas naturales por deforestación podía afectar a la homogeneización de las comunidades de abejas y avispas solitarias y a sus enemigos naturales encontrando que las redes de interacción eran más homogéneas en zonas más deforestadas.

Estudio de redes de interacción en cultivos permanentes: el caso del olivar

En el seno de nuestro grupo, se está llevando a cabo un proyecto a escala regional (Andalucía, España). Este proyecto, trata de comprender los efectos del manejo agrícola y la complejidad del paisaje sobre la biodiversidad y los servicios ecosistémicos en el olivar, uno de los cultivos arbóreos más importante del mundo y con mayor potencial para la conservación. Nuestro marco de estudio consiste en 40 olivares pareados (manejo intensivo vs. manejo extensivo) distribuidos en 20 localidades a lo largo de un amplio gradiente de complejidad de paisaje. En estos olivares, una de las herramientas de muestreo que estamos utilizando son los nidos de insectos. Gracias a este diseño y al uso de los nidos, estamos respondiendo varias preguntas de gran interés en agroecología. Por ejemplo, hemos podido comprobar que los nidos son poco eficientes para muestrear abejas solitarias, ya que sus huéspedes representan un gremio bastante reducido (familia Megachilidae principalmente). Encontramos sólo 13 especies de abejas solitarias pertenecientes a 5 géneros de la Familia Megachilidae utilizando 96 nidos en 18 olivares de Andalucía y casi 100 especies realizando censos mediante observación y muestreo en los mismos olivares. Aumentando el esfuerzo de muestreo a 40 olivares y 204 nidos, registramos 17 especies de 6 géneros (Martínez-Núñez et al. 2019a). No obstante, en nuestro sistema, la tasa de colonización de los nidos estuvo positivamente correlacionada con la densidad de polinizadores que forrajearan en parches florales de especies arvenses (Martínez-Núñez et al. 2019a) indicando que, pese a que los nidos ofrecen estimas de riqueza muy sesgadas a un grupo concreto, este es un grupo bioindicador. Quedan algunas preguntas importantes por resolver para poder utilizar los nidos como herramienta de muestreo con plena confianza. Por ejemplo, no se conoce cómo afecta la capacidad de detección de los nidos y la escasez de cavidades naturales a su tasa de colonización. Algunos resultados parecen indicar que la preferencia de uso y la capacidad de detección podrían jugar un papel importante amortiguando las diferencias observadas entre sitios (Martínez-Núñez et al. 2019a).

En lo referente al análisis de interacciones polen-abeja solitaria, pese a que no observamos diferencias en la riqueza de especies que utilizaron los nidos, encontramos redes con mayor complejidad (diversidad y equidad) y estabilidad (robustez frente a extinciones aleatorias) en olivares ecológicos que en olivares intensivos (Fig. 4. B) (Martínez-Núñez et al. 2019b). También observamos que este contraste estuvo mediado por la complejidad del paisaje (porcentaje de área seminatural), siendo maximizado en paisajes de complejidad intermedia. Las diferencias entre manejos se debieron

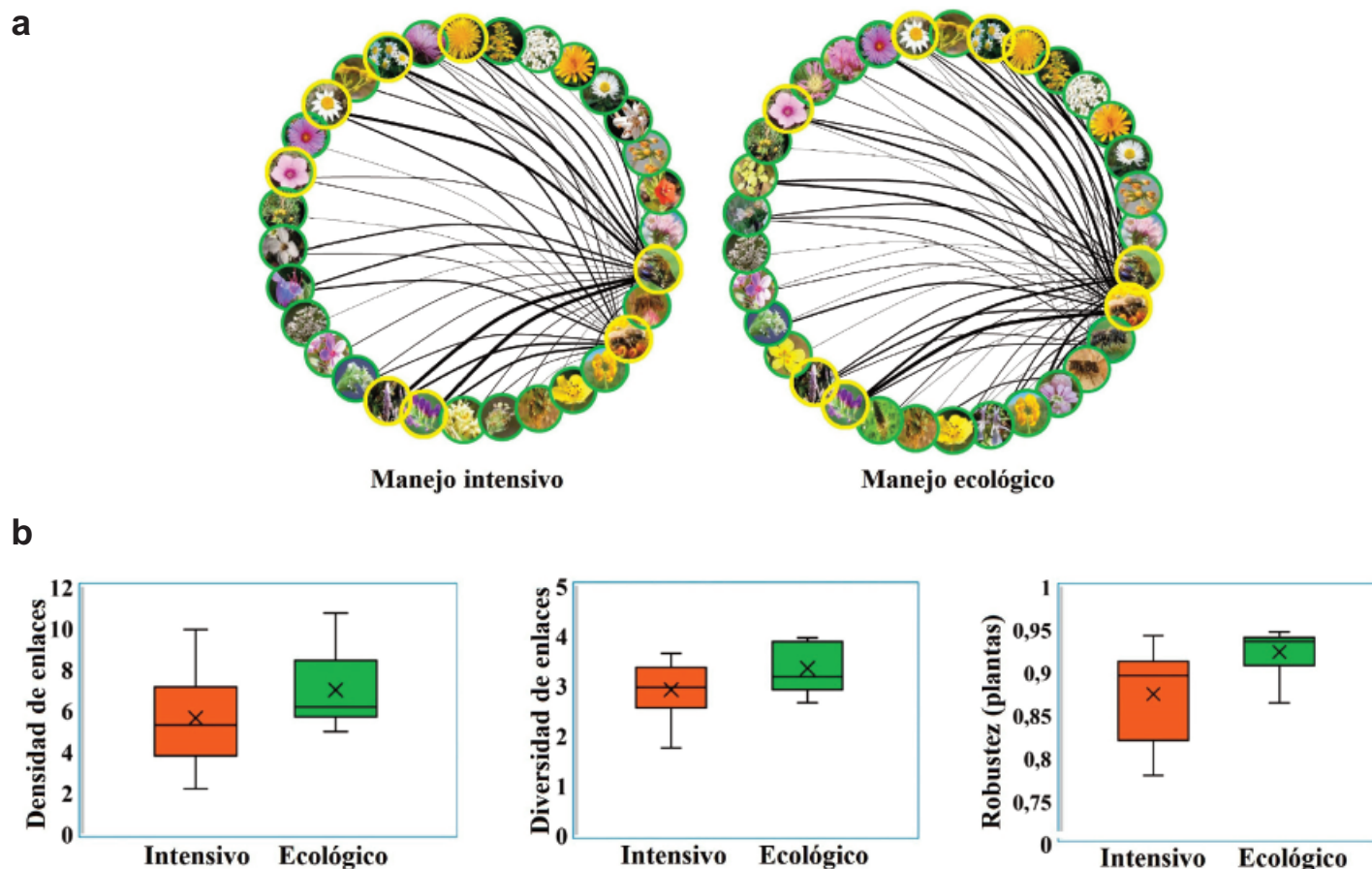


Figura 4. Ilustración de algunos resultados obtenidos en nuestros estudios realizados en 9 localidades de Andalucía. En cada localidad se muestrearon 2 olivares apareados con distinto tratamiento (ecológico frente a intensivo). Cada par de olivares estuvo embebido en el mismo tipo de paisaje a una escala de 2 km de radio. La figura **a**) muestra las redes de interacción polen-abeeja solitaria en dos olivares con distinto manejo de una misma localidad. En amarillo se muestran los nodos más importantes/estructurantes de las redes, que son comunes independientemente del manejo. En verde los nodos que participan en interacciones más periféricas, que determinan las diferencias entre manejos. Algunas de las fotografías para estas figuras se obtuvieron de Tim Faasen, Simon Oliver y Herbario de Jaca. La figura **b**) muestra cómo algunas métricas que denotan la complejidad y estabilidad de estas redes varían en función del manejo del olivar. Los gráficos muestran cómo las redes de olivares ecológicos presentan una mayor densidad de enlaces, diversidad de interacciones, y una mayor robustez a extinciones aleatorias. X = Media; Línea horizontal = Mediana; Cajas = Cuartiles 25 y 75 de los datos; Barras de error = máximo y mínimo observado.

Figura 4. Illustration of some results obtained in our studies, carried out in nine localities of Andalucía. In each locality, two paired olive groves with different treatment (organic versus intensive) were sampled. Each pair of olive groves was embedded in the same type of landscape at a scale of 2km radius. Figure **a**) shows the pollen- solitary bee interaction networks in two olive groves with different management. In yellow, the most structuring/important nodes in the networks, that are shared across managements. In green, the nodes that participate in singular peripheral interactions and determine the differences between managements. Some of the photographs for these figures were obtained from Tim Faasen, Simon Oliver and Herbario de Jaca. Figure **b**) shows how some metrics that denote the complexity and stability of these networks vary depending on the management. Plots show how networks from organic olive orchards have a higher density of interactions, diversity of interactions and robustness to secondary extinctions. X= Mean; horizontal line = Median, Boxes = 25 and 75 quartile limits, Error bars = max and min observed.

en parte a un forrajeo menos exitoso, promovido por una disponibilidad de recursos florales más limitada y dispersa en cultivos intensivos, mecanismo también detectado por Carman y Jenkins (2016) a lo largo de un gradiente de perturbación en hábitats de matorral. Además, detectamos que una elevada heterogeneidad configuracional del paisaje (e.g. gran densidad de bordes), favorece una mayor diversidad de interacciones (Martínez-Núñez et al. 2019b).

Otro de los estudios realizados en nuestro grupo, permitió analizar los efectos del manejo agrícola en la importancia de las especies que participan en estas redes. Así, pudimos identificar las especies estructuradoras de las redes (i.e., que influyen más en la estructura de la red) y priorizar su presencia para la conservación del agroecosistema o el mantenimiento de los servicios ecosistémicos. También pudimos explorar si la importancia de las especies varió en sistemas con manejos muy diferentes. En este sentido, vimos que las especies con mayor rol estructurador se mantuvieron constantes entre manejos, como han sugerido otros estudios en medios no agrícolas (Emer et al. 2016; Stouffer et al. 2012), aunque no

ocurrió lo mismo con las especies que presentaron enlaces singulares, situadas en la “periferia” del núcleo estructural de las redes (Fig. 4. A). Esto nos informa de que, al menos en sistemas agrícolas permanentes como el olivar, estas redes son en general bastante estables, y que el impacto de la intensificación agrícola sobre ellas es reversible mediante extensificación (independientemente del contexto de paisaje), que aportará fundamentalmente enlaces (interacciones) singulares, (Martínez-Núñez et al., datos sin publicar).

Los nidos nos han permitido, además, construir redes de interacción más complejas, incluyendo las avispas que utilizan estas cavidades, sus presas, y los enemigos naturales de avispas y abejas (Fig. 2). Este enfoque lo estamos aplicando al análisis de redes anidadas, de menor a mayor complejidad, lo que nos permite estudiar cómo afecta a las métricas de la red la inclusión de nuevos gremios y explorar patrones en gradientes ambientales. Los resultados preliminares sugieren que los cálculos de robustez de estas redes son bastante sensibles a la inclusión de nuevas interacciones o gremios y que los enemigos naturales de las abejas solitarias podrían estabilizar estas redes en paisajes más simples.

Por último, en lo referente a homogeneización biótica, nuestros estudios (Martínez-Núñez et al. 2019b) muestran que el manejo intensivo de olivares en Andalucía homogeneiza la composición y las interacciones de las redes planta-abeja solitaria en comparación con olivares ecológicos, donde estas redes son espacialmente más heterogéneas (Martínez-Núñez et al. 2019b).

Conclusiones

El análisis de redes de interacción ofrece la posibilidad de responder a preguntas muy interesantes en estudios de ecología aplicada. Los nidos artificiales son una herramienta que ofrece importantes ventajas para el muestreo y estudio de redes de interacción, especialmente en sistemas con marcados gradientes de perturbación antrópica. En esta revisión, se ha mostrado numerosos estudios en los que se utilizó nidos artificiales y/o análisis de redes, con especial énfasis en estudios aplicados o aplicables en agroecología. También, se ha presentado ejemplos de los estudios realizados en nuestro grupo de investigación, utilizando nidos artificiales en el marco del olivar andaluz. Estos estudios ilustran cómo la complejidad del paisaje, el manejo agrícola y/o su interacción afecta a: i) la abundancia, diversidad taxonómica y diversidad funcional de abejas solitarias en olivares, ii) la complejidad y estabilidad de las redes planta-polinizador y al riesgo de homogenización biótica, iii) la configuración de redes tróficas planta-polinizador-parasitoides y, iv) a los taxones de plantas y polinizadores claves, cuya conservación debería ser prioritaria para el mantenimiento de la función de polinización en paisajes agrícolas. Esperamos que esta revisión inspire y fomente el uso e investigación con nidos artificiales para insectos en los próximos años. Para aquellos investigadores cuyos intereses científicos puedan ser abordados con estas técnicas se recomienda la lectura de Staab et al. (2018), y en especial su anexo S2, con sugerencias técnicas y una completa guía para el usuario que quiera emplear nidos artificiales en sus próximas investigaciones.

Agradecimientos

Agradecemos a las editoras por su invitación a participar en este monográfico y a dos revisores anónimos por su contribución. Nuestro agradecimiento también a los propietarios de las fincas de olivar donde instalamos los nidos artificiales. A Jorge Isla, Jose Luis Molina, Rubén Tarifa, Gemma Calvo y Francisco Camacho por su colaboración en la instalación de nidos para abejas solitarias y en la revisión de las tasas de colonización. A Teresa Salido por los análisis del paisaje de las localidades de olivar. A Paco Valera por el apoyo logístico, por animarnos a que preparáramos esta revisión, y por hacer aportaciones junto a una completa revisión del borrador. A José Eugenio Gutiérrez y Carlos Ruiz (SEO-BirdLife) por apoyo logístico para la construcción y colocación de nidos. A Sandra Lendínez y Luis Ruiz por su colaboración en la identificación de los pólenes y a Antonio Pérez por su ayuda con el trabajo de procesamiento, incubación y clasificación de las abejas, avispas solitarias y parasitoides.

Este trabajo ha sido posible gracias a los proyectos CGL2015-68963-C2-1-R (MINECO, Gobierno de España) y LIFE Olivares Vivos (LIFE14 NAT/ES/001094, European Commission). Carlos Martínez-Núñez obtuvo un contrato de Formación de Personal Investigador (BES-2016-078736).

Referencias

Agüero, J.I., Rollin, O., Torretta, J.P., Aizen, M.A., Requier, F., Garibaldi, L.A. 2018. Impactos de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales. *Revista Ecosistemas*, 27(2): 60–69. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1365>

Albrecht, M., Duelli, P., Schmid, B., Müller, C.B. 2007. Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *Journal of Animal Ecology*, 76(5): 1015–1025. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01264.x>

Bascompte, J., Jordano, P., Olesen, J.M. 2006. Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance. *Science*, 312(5772): 431–433. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1123412>

Bastolla, U., Fortuna, M.A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B., Bascompte, J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458(7241): 1018–1020. <https://doi.org/10.1038/nature07950>

Bell, K.L., de Vere, N., Keller, A., Richardson, R.T., Gous, A., Burgess, K.S., Brosi, B.J. 2016. Pollen DNA barcoding: current applications and future prospects. *Genome*, 59(9): 629–640. <https://doi.org/10.1139/gen-2015-0200>

Bohart, G.E. 1972. Management of Wild Bees for the Pollination of Crops. *Annual Review of Entomology*, 17(1): 287–312. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.17.010172.001443>

Carman, K., Jenkins, D.G. 2016. Comparing diversity to flower-bee interaction networks reveals unsuccessful foraging of native bees in disturbed habitats. *Biological Conservation*, 202, 110–118. Retrieved from <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320716303342?via%3Dihub>

Coux, C., Rader, R., Bartomeus, I., Tylianakis, J.M. 2016. Linking species functional roles to their network roles. *Ecology Letters*, 19(7): 762–770. <https://doi.org/10.1111/ele.12612>

da Rocha Filho, L.C., Moure-Oliveira, D., Garófalo, C.A. 2018. Low trophic niche overlap among trap-nesting bee species (Hymenoptera: Anthophila) in a semideciduous forest fragment. *Apidologie*, 49(6): 759–772. <https://doi.org/10.1007/s13592-018-0599-6>

Dainese, M., Riedinger, V., Holzschuh, A., Kleijn, D., Scheper, J., Steffan-Dewenter, I. 2018. Managing trap-nesting bees as crop pollinators: Spatiotemporal effects of floral resources and antagonists. *Journal of Applied Ecology*, 55(1): 195–204. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12930>

Diekötter, T., Peter, F., Jauker, B., Wolters, V., Jauker, F. 2014. Mass-flowering crops increase richness of cavity-nesting bees and wasps in modern agro-ecosystems. *GCB Bioenergy*, 6(3): 219–226. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12080>

Ekroos, J., Heliölä, J., Kuussaari, M. 2010. Homogenization of lepidopteran communities in intensively cultivated agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 47(2): 459–467. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01767.x>

Emer, C., Memmott, J., Vaughan, I.P., Montoya, D., Tylianakis, J.M. 2016. Species roles in plant-pollinator communities are conserved across native and alien ranges. *Diversity and Distributions*, 22(8): 841–852. <https://doi.org/10.1111/ddi.12458>

Fabian, Y., Sandau, N., Bruggisser, O.T., Aebi, A., Kehrli, P., Rohr, R.P., et al. 2013. The importance of landscape and spatial structure for hymenopteran-based food webs in an agro-ecosystem. *Journal of Animal Ecology*, 82(6): 1203–1214. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12103>

Gabriel, D., Roschewitz, I., Tschamtké, T., Thies, C. 2006. Beta diversity at different spatial scales plant communities in organic and conventional agriculture. *Ecological Applications*, 16(5): 2011–2021. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2011:BDADSS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2011:BDADSS]2.0.CO;2)

Gagic, V., Tschamtké, T., Dormann, C.F., Gruber, B., Wilstermann, A., Thies, C. 2011. Food web structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient. *Proceedings. Biological Sciences*, 278(1720): 2946–2953. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2645>

Grab, H., Blitzer, E.J., Danforth, B., Loeb, G., Poveda, K. 2017. Temporally dependent pollinator competition and facilitation with mass flowering crops affects yield in co-blooming crops. *Scientific Reports*, 7(1): 45296. <https://doi.org/10.1038/srep45296>

Grass, I., Jauker, B., Steffan-Dewenter, I., Tschamtké, T., Jauker, F. 2018. Past and potential future effects of habitat fragmentation on structure and stability of plant–pollinator and host–parasitoid networks, 2(9). <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0631-2>

Graystock, P., Blane, E.J., McFrederick, Q.S., Goulson, D., Hughes, W.O.H. 2016. Do managed bees drive parasite spread and emergence in wild bees? *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 5(1): 64–75. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2015.10.001>

Harris, A.C. 1994. *Ancistrocerus gazella* (Hymenoptera: Vespidae: Eumenidae): A potentially useful biological control agent for leafrollers *Planotortrix octo*, *P. excessana*, *Ctenopseustis obliquana*, *C. herana*, and *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 22(3): 235–238. <https://doi.org/10.1080/01140671.1994.9513832>

- Holzschuh, A., Dainese, M., González-Varo, J.P., Mudri-Stojnić, S., Riedinger, V., Rundlöf, M., et al. 2016. Mass-flowering crops dilute pollinator abundance in agricultural landscapes across Europe. *Ecology Letters*, 19(10): 1228–1236. <https://doi.org/10.1111/ele.12657>
- Holzschuh, A., Dormann, C.F., Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I. 2013. Mass-flowering crops enhance wild bee abundance. *Oecologia*, 172(2): 477–484. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2515-5>
- Hutchinson, M.C., Bramer Mora, B., Pilosof, S., Barner, A.K., Kéfi, S., Thébault, E., et al. 2019. Seeing the forest for the trees: Putting multi-layer networks to work for community ecology. *Functional Ecology*, 33(2): 206–217. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13237>
- Jordano, P. 2016. Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology*, 30:1883–1893. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12763>
- Junqueira, C.N., Hogendoorn, K., Augusto, S.C. 2012. The Use of Trap-Nests to Manage Carpenter Bees (Hymenoptera: Apidae: Xylocopini): Pollinators of Passion Fruit (Passifloraceae: Passiflora edulis f. flavicarpa). *Annals of the Entomological Society of America*, 105(6): 884–889. <https://doi.org/10.1603/AN12061>
- Kehinde, T., Samways, M.J. 2014. Insect-flower interactions: network structure in organic versus conventional vineyards. *Animal Conservation*, 17(5): 401–409. <https://doi.org/10.1111/acv.12118>
- King, C., Ballantyne, G., Willmer, P.G. 2013. Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(9): 811–818. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12074>
- Koerber, T.W., Medler, J.T. 1958. A trap-nest survey of solitary bees and wasps in Wisconsin, with biological notes. *Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts, and Letters XLVII*. Retrieved from <http://digital.library.wisc.edu/cgi-bin/WI/WI-idx?type=div&did=WI.WT1958.TWKoerber&size=L>
- Krombein, K.V. 1967. *Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates*. Smithsonian Press, Washington, Estados Unidos. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.46295>
- Laliberté, E., Tylianakis, J.M. 2010. Deforestation homogenizes tropical parasitoid–host networks. *Ecology*, 91(6): 1740–1747. <https://doi.org/10.1890/09-1328.1>
- Lázaro, A., Alomar, D. 2019. Landscape heterogeneity increases the spatial stability of pollination services to almond trees through the stability of pollinator visits. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 279:149–155. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2019.02.009>
- Lázaro, A., Tscheulin, T., Devaldez, J., Nakas, G., Stefanaki, A., Hanlidou, E., Petanidou, T. 2016. Moderation is best: effects of grazing intensity on plant-flower visitor networks in Mediterranean communities. *Ecological Applications*, 26(3): 796–807. <https://doi.org/10.1890/15-0202>
- Macfadyen, S., Gibson, R., Polaszek, A., Morris, R.J., Craze, P.G., Planqué, R., et al. 2009. Do differences in food web structure between organic and conventional farms affect the ecosystem service of pest control? *Ecology Letters*, 12(3): 229–238. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01279.x>
- MacIvor, J.S. 2017. Cavity-nest boxes for solitary bees: a century of design and research. *Apidologie*, 48(3): 311–327. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0477-z>
- Magrach, A., Holzschuh, A., Bartomeus, I., Riedinger, V., Roberts, S.P.M., Rundlöf, M., et al. 2018. Plant-pollinator networks in semi-natural grasslands are resistant to the loss of pollinators during blooming of mass-flowering crops. *Ecography*, 41(1): 62–74. <https://doi.org/10.1111/ecog.02847>
- Martínez-Núñez, C., Manzaneda, A.J., Isla, J., Tarifa, R., Calvo, G., Molina, J.L., et al. 2019a. Low-intensity management benefits solitary bees in olive groves. *Journal of Applied Ecology*, 1365-2664.13511. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13511>
- Martínez-Núñez, C., Manzaneda, A.J., Lendínez, S., Pérez, A.J., Ruiz-Valenzuela, L., Rey, P.J. 2019b. Interacting effects of landscape and management on plant-solitary bee networks in olive orchards. *Functional Ecology*, 1365-2435.13465. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13465>
- McCallum, R.S., McLean, N.L., Cutler, G.C. 2018. An assessment of artificial nests for cavity-nesting bees (Hymenoptera: Megachilidae) in lowbush blueberry (Ericaceae). *The Canadian Entomologist*, 150(6): 802–812. <https://doi.org/10.4039/tce.2018.45>
- Memmott, J. 2009. Food webs: a ladder for picking strawberries or a practical tool for practical problems? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524): 1693–1699. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0255>
- Michalska-Smith, M.J., Sander, E.L., Pascual, M., Allesina, S. 2018. Understanding the role of parasites in food webs using the group model. *Journal of Animal Ecology*, 87(3): 790–800. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12782>
- Morente, M., Campos, M., Ruano, F. 2018. Evaluation of two different methods to measure the effects of the management regime on the olive-canopy arthropod community. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 259, 111–118. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.003>
- Morris, R.J., Sinclair, F.H., Burwell, C.J. 2015. Food web structure changes with elevation but not rainforest stratum. *Ecography*, 38(8): 792–802. <https://doi.org/10.1111/ecog.01078>
- Mukherjee, K., Hasan, M.M., Boucher, C., Kahveci, T. 2018. Counting motifs in dynamic networks. *BMC Systems Biology*, 12(S1): 6. <https://doi.org/10.1186/s12918-018-0533-6>
- Nether, M.C., Dudek, J., Buschini, M.L.T. 2019. Trophic interaction and diversity of cavity-nesting bees and wasps (Hymenoptera: Aculeata) in Atlantic forest fragments and in adjacent matrices. *Apidologie*, 50(1): 104–115. <https://doi.org/10.1007/s13592-018-0623-x>
- Oliveira, R., Schlindwein, C. 2009. Searching for a Manageable Pollinator for Acerola Orchards: The Solitary Oil-Collecting Bee *Centris analis* (Hymenoptera: Apidae: Centridini). *Journal of Economic Entomology*, 102(1): 265–273. <https://doi.org/10.1603/029.102.0136>
- Osorio-Canadas, S., Aman, X., Bassols, E., Vicens, N., Bosch, J. 2018. Seasonal dynamics in a cavity-nesting bee-wasp community: Shifts in composition, functional diversity and host-parasitoid network structure. *PLOS ONE* 13(10): e0205854. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205854>
- Osorio, S., Aman, X., Bassols, E., Vicens, N., Bosch, J. 2015. Local and landscape effects in a host–parasitoid interaction network along a forest–cropland gradient. *Ecological Applications*, 25(7): 1869–1879. <https://doi.org/10.1890/14-2476.1>
- Paini, D.R., Roberts, J.D. 2005. Commercial honey bees (*Apis mellifera*) reduce the fecundity of an Australian native bee (*Hylaeus alcyoneus*). *Biological Conservation*, 123(1): 103–112. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2004.11.001>
- Pellissier, L., Albouy, C., Bascompte, J., Farwig, N., Graham, C., Loreau, M., et al. 2018. Comparing species interaction networks along environmental gradients. *Biological Reviews*, 93(2): 785–800. <https://doi.org/10.1111/brv.12366>
- Peralta, G., Stevani, E.L., Chacoff, N.P., Dorado, J., Vázquez, D.P. 2017. Fire influences the structure of plant–bee networks. *Journal of Animal Ecology*, 86(6): 1372–1379. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12731>
- Power, E.F., Stout, J.C. 2011. Organic dairy farming: impacts on insect-flower interaction networks and pollination. *Journal of Applied Ecology*, 48(3): 561–569. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01949.x>
- Rey, P.J., Manzaneda, A.J., Valera, F., Alcántara, J.M., Tarifa, R., Isla, J., et al. 2019. Landscape-moderated biodiversity effects of ground herb cover in olive groves: Implications for regional biodiversity conservation. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 277, 61–73. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2019.03.007>
- Roubik, D.W., Villanueva-Gutiérrez, R. 2009. Invasive Africanized honey bee impact on native solitary bees: a pollen resource and trap nest analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(1): 152–160. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01275.x>
- Santana, J., Porto, M., Reino, L., Moreira, F., Ribeiro, P.F., Santos, J.L., et al. 2017. Using beta diversity to inform agricultural policies and conservation actions on Mediterranean farmland. *Journal of Applied Ecology*, 54(6): 1825–1835. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12898>
- Seabra, S.G., Silva, S.E., Nunes, V.L., Sousa, V.C., Martins, J., Marabuto, E., et al. 2019. Genomic signatures of introgression between commercial and native bumblebees, *Bombus terrestris*, in western Iberian Peninsula—Implications for conservation and trade regulation. *Evolutionary Applications*, 12(4): 679–691. <https://doi.org/10.1111/eva.12732>
- Shields, M.W., Johnson, A.C., Pandey, S., Cullen, R., González-Chang, M., Wratten, S.D., Gurr, G.M. 2019. History, current situation and challenges for conservation biological control. *Biological Control*, 131: 25–35. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCONTROL.2018.12.010>
- Simmons, B.I., Cirtwill, A.R., Baker, N.J., Wauchope, H.S., Dicks, L.V., Stouffer, D.B., Sutherland, W.J. 2019. Motifs in bipartite ecological networks: uncovering indirect interactions. *Oikos*, 128(2): 154–170. <https://doi.org/10.1111/oik.05670>
- Staab, M., Pufal, G., Tscharntke, T., Klein, A.-M. 2018. Trap nests for bees and wasps to analyse trophic interactions in changing environments—A systematic overview and user guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(11): 2226–2239. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13070>

- Staniczenko, P.P.A., Lewis, O.T., Tylianakis, J.M., Albrecht, M., Coudrain, V., Klein, A.-M., Reed-Tsochas, F. 2017. Predicting the effect of habitat modification on networks of interacting species. *Nature Communications*, 8(1): 792. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00913-w>
- Stouffer, D.B., Sales-Pardo, M., Sirer, M.I., Bascompte, J. 2012. Evolutionary Conservation of Species' Roles in Food Webs. *Science*, 335(6075): 1489–1492. <https://doi.org/10.1126/science.1216556>
- Stout, J.C., Casey, L.M. 2014. Relative abundance of an invasive alien plant affects insect–flower interaction networks in Ireland. *Acta Oecologica*, 55, 78–85. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.12.002>
- Tixier, P., Peyrard, N., Aubertot, J.-N., Gaba, S., Radoszycki, J., Caron-Lormier, G., et al. 2013. Modelling Interaction Networks for Enhanced Ecosystem Services in Agroecosystems, *Advances in Ecological Research* 49:437–480. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420002-9.00007-X>
- Traveset, A., Castro-Urgal, R., Rotllán-Puig, X., Lázaro, A. 2018. Effects of habitat loss on the plant–flower visitor network structure of a dune community. *Oikos*, 127(1): 45–55. <https://doi.org/10.1111/oik.04154>
- Tscharntke, T., Gathmann, A., Steffan-Dewenter, I. 1998. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology*, 35, 708–719. Retrieved from http://www.biomod.uni-bayreuth.de/toek1_pop/en/pub/html/JournalofAppliedEcology1998_35_708-719.pdf
- Tylianakis, J.M., Binzer, A. 2014. Effects of global environmental changes on parasitoid–host food webs and biological control. *Biological Control*, 75, 77–86. Retrieved from <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1049964413002338>
- Tylianakis, J.M., Morris, R.J. 2017. Ecological Networks Across Environmental Gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1): 25–48. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022821>
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M.C., Jordano, P. 2019. Honeybees disrupt the structure and functionality of plant–pollinator networks, 9(1): 4711. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41271-5>
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J. 2014. Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356>
- Vilà, M., Bartomeus, I., Dietzsch, A.C., Petanidou, T., Steffan-Dewenter, I., Stout, J.C., Tscheulin, T. 2009. Invasive plant integration into native plant–pollinator networks across Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1674): 3887–3893. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1076>
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. 2003. Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters*, 6(11): 961–965. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00523.x>
- Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., et al. 2008. Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecological Monographs*, 78(4): 653–671. <https://doi.org/10.1890/07-1292.1>
- Winfrey, R., Reilly, J.R., Bartomeus, I., Cariveau, D.P., Williams, N.M., Gibbs, J. 2018. Species turnover promotes the importance of bee diversity for crop pollination at regional scales. *Science*, 359(6377): 791–793. <https://doi.org/10.1126/science.aao2117>
- Wood, T.J., Holland, J.M., Goulson, D. 2017. Providing foraging resources for solitary bees on farmland: current schemes for pollinators benefit a limited suite of species. *Journal of Applied Ecology*, 54(1): 323–333. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12718>
- Zhao, Y., Lázaro, A., Ren, Z., Zhou, W., Li, H., Tao, Z., et al. 2019. The topological differences between visitation and pollen transport networks: a comparison in species rich communities of the Himalaya–Hengduan Mountains. *Oikos*, 128(4): 551–562. <https://doi.org/10.1111/oik.05262>
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., Dorn, S. 2010. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, 143(3): 669–676. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.003>