

# Los insectos polinizadores en la agricultura: importancia y gestión de su biodiversidad

M. Miñarro<sup>1,\*</sup>, D. García<sup>2</sup>, R. Martínez-Sastre<sup>1</sup>

(1) Servicio Regional de Investigación y Desarrollo Agroalimentario (SERIDA). Apdo. 13, 33300 Villaviciosa, Asturias, España

(2) Departamento de Biología de Organismos y Sistemas y Unidad Mixta de Investigación en Biodiversidad. Universidad de Oviedo. C/Valentín Andrés Álvarez s/n, 33006 Oviedo, Asturias, España

\* Autor de correspondencia: M. Miñarro [[mminarro@serida.org](mailto:mminarro@serida.org)]

> Recibido el 15 de febrero de 2017 - Aceptado el 09 de mayo de 2017

**Miñarro, M., García, D., Martínez-Sastre, R. 2018. Los insectos polinizadores en la agricultura: importancia y gestión de su biodiversidad. *Ecosistemas* 27(2): 81-90. Doi.: 10.7818/ECOS.1394**

La polinización entomófila es indispensable para la producción global de alimentos, de modo que se considera un servicio ecosistémico clave. En este trabajo se sintetiza información actualizada sobre cómo y por qué la biodiversidad de insectos es importante para la polinización de los cultivos, así como sobre qué medidas pueden aplicarse para gestionar dicha biodiversidad. Estudios recientes demuestran que la magnitud del servicio de polinización depende de la abundancia y la diversidad de insectos silvestres en los cultivos. Así, las explotaciones agrícolas que albergan comunidades de polinizadores más diversas reciben un mejor servicio, porque las distintas especies de insectos se complementan y generan un efecto aditivo. La polinización entomófila está actualmente amenazada por la escasez de polinizadores, y se considera que a nivel global son necesarias actuaciones que mitiguen esa escasez. La biodiversidad de polinizadores no sólo depende de la abundancia de flores del propio cultivo, sino también de la disponibilidad de recursos alimenticios alternativos y de nidificación. Con el fin de mejorar el servicio de polinización, se pueden implementar prácticas para aumentar dichos recursos tanto dentro de las fincas (cubiertas, bandas florales, nidas) como en su periferia inmediata (setos) o lejana (hábitats semi-naturales en el paisaje agrícola). Una gran parte de los agricultores, y de la sociedad en general, desconoce aún el valor de la polinización animal, la necesidad de conservar las poblaciones de insectos silvestres y el modo de promover el servicio ecosistémico de polinización. A pesar de que aún hay desafíos de investigación en polinización de cultivos, la necesidad de divulgar los conocimientos existentes es urgente.

**Palabras clave:** biodiversidad; conservación; manejo; paisaje; polinización entomófila; servicio ecosistémico

**Miñarro, M., García, D., Martínez-Sastre, R. 2018. Impact of insect pollinators in agriculture: importance and management of their biodiversity. *Ecosistemas* 27(2): 81-90. Doi.: 10.7818/ECOS.1394**

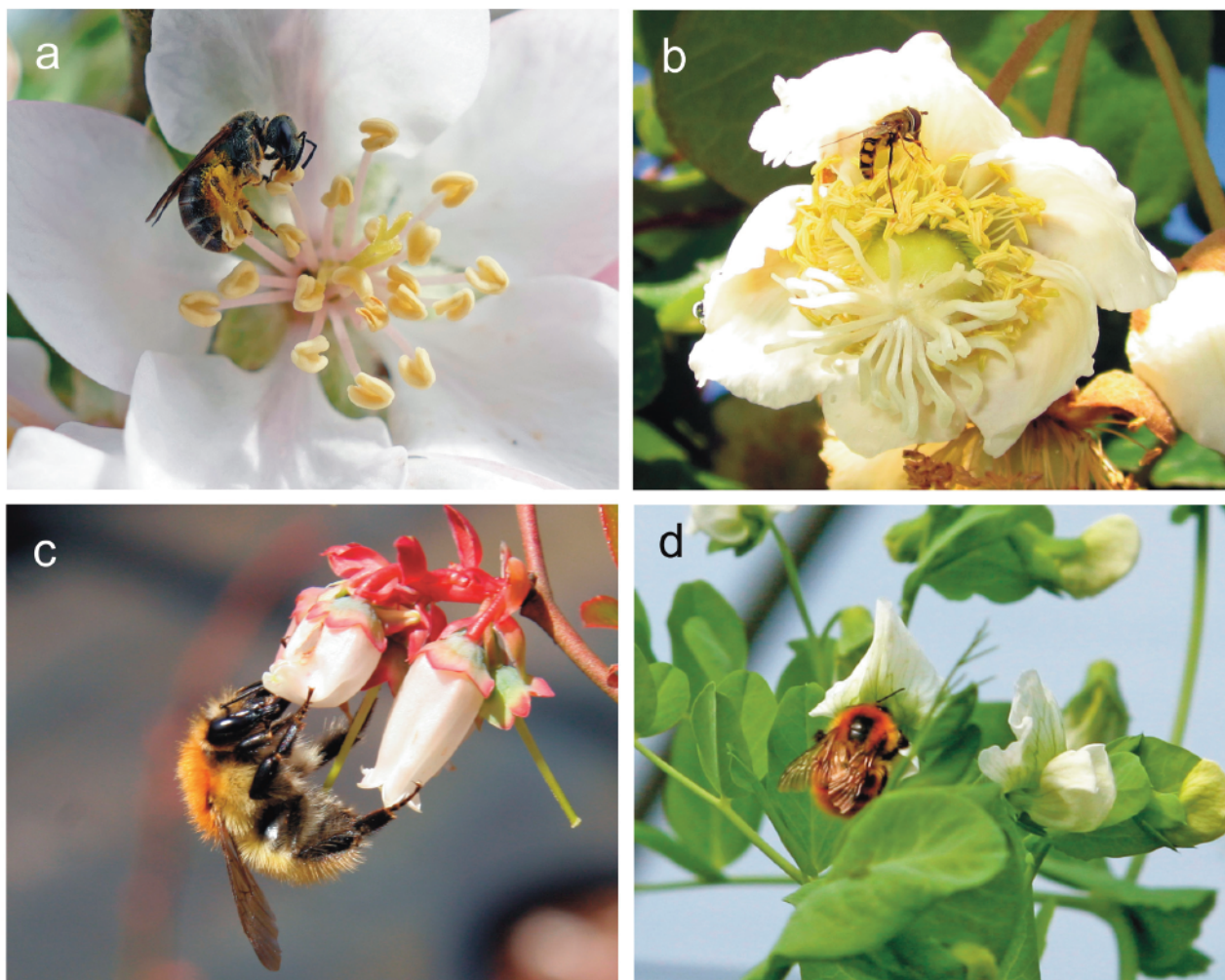
Entomophilous pollination is essential for global food production, and it is therefore considered a key ecosystem service. This paper synthesizes updated information on how and why insect biodiversity is important for crop pollination, as well as how to manage such biodiversity. Recent studies show that the magnitude of the pollination service depends on the abundance and the diversity of wild insects in the crops. Thus, farms with more diverse pollinator communities receive a better service because the different insect species complement each other and generate an additive effect. Insect pollination is currently threatened by a shortage of pollinators, and thus global actions are needed to mitigate this decay. The biodiversity of pollinators depends not only on the abundance of flowers of the crop itself, but also on the availability of alternative food and nesting resources. In order to improve the pollination service, practices can be implemented to increase these resources both within the farms (spontaneous groundcovers, sown flower strips, nesting sites) as well as in their close (hedges) or distant surroundings (semi-natural habitats in the agricultural landscape). Most farmers, and society in general, still ignore the value of animal pollination, the need to conserve wild insect populations and the ways to promote the ecosystem service of pollination. Despite there are still challenges of research on crop pollination, the dissemination of existing knowledge is urgently required.

**Key words:** biodiversity; conservation; ecosystem service; entomophilous pollination; landscape; management

## Introducción

La polinización animal, realizada principalmente por insectos (Garibaldi et al. 2013; Rader et al. 2016), es responsable de gran parte de la producción agrícola de alimentos y, por tanto, es un servicio ecosistémico clave. Sin embargo, la mayoría de los cultivos agrícolas entomófilos sufre limitaciones de producción derivadas de la polinización: no logran alcanzar la producción máxima porque no reciben los aportes máximos posibles de polen, tanto en cantidad como en calidad, por parte de los insectos (Garibaldi et al. 2016). Esto es algo conocido por los agricultores, que tradicionalmente fomentan la polinización animal a través de prácticas gana-

deras con la abeja de la miel (*Apis mellifera*), una especie doméstica ya prácticamente desaparecida de los hábitats naturales (Garibaldi et al. 2013; Cunningham 2017). Los insectos silvestres, por otra parte, visitan los cultivos con elevada frecuencia, ya que éstos suponen una importante fuente de polen y néctar (Fig. 1). Por tanto, es esperable que la actividad de dichos insectos silvestres condicione las limitaciones a la polinización y a la producción agrícola (Klein et al. 2007). Así, un estudio reciente, abarcando 41 cultivos en 600 campos de cinco continentes, mostró que la producción se incrementaba con las visitas de polinizadores silvestres en todos los cultivos, mientras que las visitas de *A. mellifera* sólo incrementaban la producción en el 14% de los mismos (Garibaldi et al. 2013).



**Figura 1.** Polinizadores sobre (a) manzano (abeja solitaria), (b) kiwi (sírfido), (c) arándano (abejorro) y (d) guisantes (abejorro), cuatro cultivos a cuya polinización contribuyen los insectos silvestres (Autor: Marcos Miñarro).

**Figure 1.** Pollinators on (a) apple (solitary bee), (b) kiwifruit (hoverfly), (c) blueberry (bumblebee) and (d) peas (bumblebee) (Author: Marcos Miñarro). Wild insects contribute to pollinate these four crops.

En otras palabras, la abeja doméstica no parece capaz de maximizar la producción agrícola ni de reemplazar el servicio ecosistémico de los polinizadores silvestres, que son más eficientes. En cualquier caso, insectos silvestres y abejas melíferas contribuyen de forma aditiva a la polinización de los cultivos y son, por tanto, necesarios para optimizar el servicio global de polinización agrícola (Garibaldi et al. 2013; Rader et al. 2016; Cunningham 2017).

Comprender en profundidad la relevancia de los insectos silvestres en la producción agrícola (en términos de cuánto, cómo y por qué) parece indispensable debido a tres razones principales: 1) los déficits de producción agrícola derivados de la limitación a la polinización pueden llegar a ser más relevantes que los asociados a los recursos limitantes básicos, como agua y nutrientes, ya que, desde un punto de vista técnico, dichos recursos suelen ser más fácilmente manejables por los agricultores que los polinizadores (Garibaldi et al. 2016); 2) el área de cultivo de plantas entomófilas va en aumento a escala mundial, y en una proporción mayor al stock de abejas de la miel (Garibaldi et al. 2016); y 3) las poblaciones de insectos silvestres están en declive por causas antrópicas (Potts et al. 2010; Goulson et al. 2015; Gill et al. 2016). En este contexto, planteamos el presente trabajo de revisión con el fin de sintetizar información actualizada sobre: 1) la importancia de la polinización entomófila sobre la cantidad y la calidad de las cosechas agrícolas; 2) la dependencia del servicio de polinización agrícola respecto a la biodiversidad de insectos; y 3) las medidas de gestión de la biodiversidad de polinizadores en los cultivos orientadas a mejorar la producción de los mismos.

## Importancia de la polinización entomófila en la producción agrícola

El 75 % de los 111 principales cultivos agrícolas del mundo dependen en mayor o menor grado de los animales para su polinización (Klein et al. 2007). Entre los productos agrícolas más dependientes se incluyen la manzana, la cereza, la almendra, los pequeños frutos, el tomate, el melón, la sandía, el café o el cacao. La importancia relativa de la polinización animal es menor (35%) cuando se considera el volumen de producción de alimentos, porque aquellos que suministran la mayoría de las calorías y proteínas en la dieta humana global (p.ej. los cereales) se producen por autopolinización, polinización por el viento o partenocarpia (producción de frutos o semillas sin necesidad de fecundación; Klein et al. 2007). No obstante, los alimentos que proceden de cultivos polinizados por animales son ricos en micronutrientes fundamentales, como vitaminas, antioxidantes y minerales. Por ejemplo, el 98 % de la vitamina C, el 71 % de la vitamina A, el 100 % de algunos carotenoides o el 58 % del calcio de la dieta humana global proceden de cultivos polinizados por animales (Eilers et al. 2011). Así, a través de los alimentos producidos, los polinizadores tienen una importancia vital para la nutrición y la salud humanas.

En numerosos cultivos entomófilos, hay siempre una proporción de flores que logra fecundarse sin insectos, al recibir polen transportado por el viento o incluso caído desde sus propias anteras (autopolinización). Para cuantificar la contribución de los insectos en esos cultivos, se compara experimentalmente el cuajado de frutos

y semillas en flores a las que se permite el acceso de polinizadores con el de flores en las que se excluye su acceso. Los resultados muestran que los insectos polinizadores mejoran la cantidad y la calidad de las cosechas. Así, además de incrementar el número de frutos, la polinización entomófila incrementa el contenido en aceite de las semillas de colza (Bartomeus et al. 2014) o mejora el tamaño, el peso, la firmeza, la coloración o la vida media de, por ejemplo, fresas (Klatt et al. 2013), manzanas (Garratt et al. 2014) o arándanos (Tuell e Isaacs 2010).

Los incrementos en la cantidad y la calidad de la cosecha se pueden cuantificar económicamente. Por ejemplo, entre 92 y 100 céntimos de cada euro que produce el cultivo de manzana proceden del servicio de polinización de los insectos (Garratt et al. 2014; Miñarro y García 2016). Esta elevada contribución económica de la polinización entomófila no es un caso aislado: entre 80 y 98.9 céntimos de cada euro producido en el cultivo de arándanos (Tuell e Isaacs 2010; Miñarro y García 2016), 78.5 céntimos en kiwi (Miñarro y García 2016) o 49.6 céntimos en fresa (Klatt et al. 2014) se deben a la aportación de los insectos polinizadores. Así pues, a nivel global, se estima que la aportación anual de los insectos polinizadores alcanzaba en 2005 los 153 000 millones de dólares (Galai et al. 2009).

## Biodiversidad de insectos y servicio de polinización en cultivos

Existe un consenso científico generalizado sobre la relevancia de los polinizadores silvestres para los cultivos agrícolas (Nabhan y Buchmann 1997). Esta importancia se expresa como una respuesta de la polinización ante los incrementos en abundancia y variedad de la fauna polinizadora (Winfree 2013), acorde al paradigma teórico del vínculo entre biodiversidad y funcionamiento ecosistémico (en adelante, vínculo BFE). El efecto positivo de la biodiversidad animal sobre el servicio de polinización se ha demostrado en cultivos de plantas tanto herbáceas (p.ej. girasol, Greenleaf y Kremen 2006; calabaza, Hoehn et al. 2008; melón, Pisanty et al. 2016) como leñosas (café, Vergara y Badano 2009; manzano, Mallinger y Gratton 2015; almendro, Brittain et al. 2013), y en sistemas tanto templados como tropicales (p.ej. Garibaldi et al. 2013; Garibaldi et al. 2016).

El vínculo entre biodiversidad de insectos y polinización se ha evaluado mediante estudios observacionales y experimentales. Los estudios observacionales comparan los niveles de polinización de un cultivo dado entre fincas donde se esperan diferencias en la biodiversidad de insectos (p.ej. debido a la disponibilidad de hábitats circundantes, Greenleaf y Kremen 2006; Martins et al. 2015, y debido a la complejidad interna del sistema agroforestal, Klein et al. 2003). Estos estudios representan bien las condiciones y las escalas reales en las que opera el vínculo BFE, pero son limitados a la hora de desglosar los efectos de las distintas facetas de la biodiversidad (abundancia total vs. riqueza de especies) sobre la polinización (pero ver Winfree et al. 2015). Los estudios experimentales se han realizado sometiendo a una especie agrícola (o una comunidad herbácea) a distintas combinaciones manipuladas de riqueza y composición de polinizadores (p.ej. Albrecht et al. 2012; Fründ et al. 2013). Dichos experimentos permiten verificar los efectos puros de la riqueza de polinizadores, pero siempre a costa de una notable simplificación, a pequeña escala, de las comunidades reales de insectos.

Los estudios BFE utilizan distintas medidas para representar tanto la comunidad de insectos como su función ecológica. En este apartado, repasamos las formas habituales de cuantificar tanto la biodiversidad de insectos como la función de polinización. Así, la biodiversidad se expresa básicamente como abundancia agregada de todo el conjunto de polinizadores (p.ej. Boreux et al. 2013; Garibaldi et al. 2013; Garibaldi et al. 2016) y como riqueza (número de especies (p.ej. Klein et al. 2003; Greenleaf y Kremen 2006; Garibaldi et al. 2011)). Otro parámetro para representar de forma precisa la variedad de polinizadores es la diversidad funcional, que mide la diferenciación de roles y contribuciones funcionales entre

especies (p.ej. Fontaine et al. 2006; Hoehn et al. 2008; Klein et al. 2008; Fig. 2). Dicho parámetro asume que, si bien ciertas especies muestran contribuciones diferenciadas (independientemente de su abundancia) otras especies pueden tener contribuciones intercambiables y resultan redundantes (Blüthgen y Klein 2011; Winfree 2013). La diversidad funcional suele medirse como número de grupos funcionales, es decir, tipos de polinizadores que supuestamente difieren en su papel polinizador en función de rasgos morfológicos (p.ej. aparato bucal, Fontaine et al. 2006; tamaño corporal, Klein et al. 2008), rasgos del ciclo de vida (anidamiento y carácter social, Blitzer et al. 2016), características comportamentales (p.ej. altura y hora de vuelo, comportamiento de recolección de polen y néctar; Hoehn et al. 2008) o la combinación de rasgos y comportamientos (Albrecht et al. 2012; Fründ et al. 2013). La función de polinización se representa mediante la tasa de visita de los insectos a un número estandarizado de flores o la cantidad de granos de polen por estigma floral (p.ej. Winfree et al. 2015; Garibaldi et al. 2016), o bien mediante medidas de éxito reproductivo como el cuajado de frutos (proporción de flores que pasan a frutos), el tamaño del fruto y el cuajado de semillas (número de semillas por fruto) (Klein et al. 2003; Blaauw e Isaacs 2014; Martins et al. 2015). La función de polinización puede también medirse como producción agrícola (cosecha por hectárea; Blaauw e Isaacs 2014; Garibaldi et al. 2016) o como reclutamiento de plantas en pastizales (Fontaine et al. 2006; Lundgren et al. 2016).

### Mecanismos de relación entre biodiversidad de polinizadores y polinización en cultivos

El marco BFE plantea tres mecanismos principales para explicar por qué una mayor biodiversidad de insectos conduce a una mayor magnitud de la polinización en los cultivos: efectos de selección, complementariedad funcional e interacciones interespecíficas (Winfree 2013). Todos los mecanismos hacen referencia a la estructura y al funcionamiento de la comunidad de polinizadores, ya que tienen que ver con el hecho de cómo se organizan las abundancias relativas y los nichos ecológicos de las distintas especies. Explican, además, porqué el vínculo BFE se expresa, en distintas comunidades, a través de distintas componentes de bio-



**Figura 2.** Ejemplo de diversidad funcional: abeja silvestre de la familia Halictidae (izquierda) y abejorro *Bombus terrestris* (derecha) sobre flores de manzano (Autor: Marcos Miñarro). El tamaño corporal tan diferente de estos polinizadores probablemente implique distintas áreas de forrajeo y tenga a su vez implicaciones en la transferencia de polen compatible en cultivos que requieren polinización cruzada, como el manzano.

**Figure 2.** Example of functional diversity: wild bee of the family Halictidae (left) and bumblebee *Bombus terrestris* (right) on apple blossoms (Author: Marcos Miñarro). The very different body size of these pollinators probably involves different foraging areas and subsequently implications for the transfer of compatible pollen in crops that require cross-pollination, such as apple.

diversidad (abundancia, riqueza, diversidad funcional). Los mecanismos no deben verse como excluyentes, sino como procesos que pueden suceder simultáneamente, en mayor o menor medida, en todas las comunidades de polinizadores silvestres (Winfree 2013; Schleuning et al. 2015).

Los **efectos de selección** (o efectos de muestreo/dominancia) se basan en que la probabilidad de incorporar especies dominantes (i.e. aquellas con un aporte funcional comparativamente mayor al resto, bien por mayor efectividad individual o bien por dominancia numérica) es siempre más alta en las comunidades más ricas que en las empobrecidas (Klein et al. 2003; Winfree 2013). Por ejemplo, en los cultivos de café en Indonesia, las abejas solitarias, aun siendo especies raras, sólo presentes en las comunidades más diversas, resultaron polinizadores más efectivos gracias a su morfología bucal, incrementando la magnitud total del servicio de polinización (Klein et al. 2003). La dominancia numérica en las comunidades de polinizadores, no obstante, puede diluir los efectos netos de la riqueza sobre la función de polinización, en aras de la abundancia total de polinizadores (Winfree et al. 2015). Así, en algunos cultivos, la contribución de las distintas especies de insectos a la polinización puede depender más de las tasas de visita floral que de aspectos cualitativos (p.ej. el tipo de polen aportado por cada especie). En este contexto, es esperable que las diferencias entre cultivos en la función global de polinización dependan más de las variaciones en la abundancia de unas pocas especies dominantes que de los cambios de riqueza en sí (Kleijn et al. 2015; Winfree et al. 2015).

La hipótesis de **complementariedad funcional** asume que la polinización se incrementa cuando se incorporan a la comunidad polinizadores de acción complementaria, de forma que los efectos funcionales de las distintas especies son aditivos o incluso sinérgicos (Winfree 2013). La complementariedad surge de la segregación de nicho ecológico entre polinizadores, de forma que pueden explotar el recurso trófico ofrecido por las plantas evitando la competencia interespecífica (Blüthgen y Klein 2011). Factores de complementariedad son, por ejemplo, la utilización preferente de distintos recursos dentro de la flor (polen vs. néctar), el uso de flores a distintas alturas dentro de la planta, y la segregación temporal en distintas horas del día, épocas del año dentro del cultivo, o incluso dependiendo de las condiciones meteorológicas (días frescos y lluviosos vs. cálidos y secos). En explotaciones agrarias que implican diversas especies de plantas (p.ej. huertos, pastizales), la segregación en la distribución de interacciones en la red planta-polinizador (con distintos polinizadores visitando selectivamente distintas plantas) es también un importante mecanismo de complementariedad (Blüthgen y Klein 2011; Schleuning et al. 2015). La complementariedad funcional, por tanto, queda bien reflejada a través de las relaciones positivas entre diversidad funcional de insectos y polinización, ya que esta medida de biodiversidad representa el potencial de las especies para realizar aportes diferenciados y aditivos. Los rasgos y comportamientos de los polinizadores, así como el grado de ajuste entre rasgos de plantas y polinizadores (un polinizador con un aparato bucal alargado supuestamente será más eficiente y podrá especializarse en flores de corola larga y estrecha) son, por otra parte, indicadores de los mecanismos finos de complementariedad (Garibaldi et al. 2015).

Las **interacciones interespecíficas** explican el vínculo BFE cuando conducen a cambios en el comportamiento de algunas especies que repercuten en un aumento de la función agregada de polinización. Así, ciertos polinizadores aumentan su eficiencia al cambiar su comportamiento trófico para evitar las interacciones negativas esperables al coincidir con otras especies. Por ejemplo, en las plantaciones de almendro ricas en abejas silvestres, la abeja de la miel mostró una mayor frecuencia de vuelos consecutivos entre árboles de distintas filas de la plantación, mientras que, en aquellas con pocas abejas silvestres, los vuelos entre flores se concentraban en el mismo árbol o entre árboles de la misma fila (Brittain et al. 2013). Esto supuso una mejora en la calidad del polen en las visitas de *A. mellifera*, y conllevó finalmente una mayor producción en aquellas plantaciones con ambos tipos de abejas (ver

también Greenleaf y Kremen 2006, para girasol híbrido). Las interacciones interespecíficas pueden, además, provocar un aumento de la complementariedad funcional entre especies (complementariedad interactiva, sensu Fründ et al. 2013) cuando la co-ocurrencia de especies deriva en segregaciones de nicho ecológico en las redes de interacción planta-polinizador, a través de la especialización y el aumento de la fidelidad floral (algunos polinizadores que suelen visitar más de una especie de planta, en presencia de otros polinizadores, se concentran en unas pocas; Fründ et al. 2013; Brosi y Briggs 2013).

Además de influir en la magnitud de la polinización, la biodiversidad de polinizadores también impacta en su estabilidad a lo largo del tiempo y en el espacio, a través de mecanismos adicionales también relacionados con el nicho ecológico de los distintos insectos. Así, es esperable que la polinización de los cultivos sea más estable ante cambios ambientales (p.ej. años con condiciones meteorológicas muy diferenciadas) cuando distintas especies de polinizadores muestran cierta equivalencia y redundancia funcional (son capaces de realizar un aporte equivalente a la función de polinización por sí mismos) pero responden de forma diferente a dichos cambios ambientales (i.e. muestran **diversidad de respuestas**; Winfree y Kremen 2009). Por ejemplo, la diferente resistencia de distintas especies de abejas a los vientos fuertes en las plantaciones de almendro (mayor resistencia en las especies silvestres, que vuelan preferentemente en las partes bajas de los árboles) determinó menos cambios en la polinización en aquellas plantaciones con más especies de abejas (Brittain et al. 2013). Este efecto de la diversidad de respuesta puede interpretarse como una forma de complementariedad (ver también Winfree y Kremen 2009, para diversidad de respuesta frente a la pérdida de hábitat en polinizadores de sandía).

## Gestión de la polinización entomófila

Las poblaciones de polinizadores están reguladas por cuatro factores principales: la abundancia de recursos tróficos florales, la disponibilidad de ambientes de nidificación, los depredadores y patógenos, y los pesticidas (Roulston y Goodell 2011). Así, la pérdida de hábitat, la incidencia de parásitos, el uso excesivo de pesticidas y sus efectos combinados explican con frecuencia el declive de las comunidades de polinizadores (Potts et al. 2010; Goulson et al. 2015; Gill et al. 2016).

Los insectos visitan las flores para recoger polen, necesario para la reproducción y el desarrollo larvario en muchas especies (p.ej. abejas antófilas), y néctar, fuente principal de energía de adultos y larvas (Vaudo et al. 2015). Los cultivos dependientes de polinización entomófila suelen tener floraciones masivas, que proporcionan a los insectos una gran cantidad de recursos alimenticios pero que sólo están disponibles durante un intervalo de tiempo breve. Esto supone un hándicap para muchos polinizadores, en especial para especies sociales y multivoltinas que necesitan una disponibilidad continua de recursos durante una larga temporada de actividad (hasta todo el año en muchos abejorros, Goulson 2010). Además, las dietas monoflorales pueden deprimir el sistema inmunológico de los polinizadores (Vaudo et al. 2015) convirtiéndose en una causa añadida de declive poblacional (Goulson et al. 2015). En definitiva, los polinizadores silvestres necesitan alimento en una ventana espacial y temporal mucho más amplia que la que generan los cultivos, que sólo pueden ofrecer los hábitats naturales y semi-naturales ricos en flores (Potts et al. 2010; Goulson et al. 2015; Gill et al. 2016).

Numerosos insectos polinizadores, como las abejas, crían en nidos, donde adultos y larvas se protegen de depredadores, parásitos, condiciones climáticas extremas o daños accidentales (Roulston y Goodell 2011). La mayor parte de las abejas nidifica en galerías excavadas en el suelo. Otras nidifican en agujeros y pequeñas oquedades en cañas secas, madera y muros, empleando hojas, barro o resina para separar celdas de nidificación. Es esperable que la falta de esos microhábitats de nidificación limite las poblaciones de polinizadores silvestres (Roulston y Goodell 2011).

La intensificación ecológica se plantea como una estrategia de gestión agrícola orientada a aumentar la producción de los cultivos a través de 1) aportes sin impacto ambiental, que reemplacen a los tradicionales fertilizantes y pesticidas, y 2) el fomento de los servicios ecosistémicos de la biodiversidad hacia los cultivos (Bommarco et al. 2013). Pretendería, por tanto, mejorar la biodiversidad de insectos (y la cantidad y la calidad del servicio de polinización) diversificando las opciones de alimentación y nidificación de los polinizadores (Garibaldi et al. 2014; Goulson et al. 2015; Dicks et al. 2016). Las medidas de fomento de la biodiversidad de polinizadores deben plantearse, en cualquier caso, a distintas escalas espaciales, desde la propia explotación agrícola y sus límites al paisaje circundante, ya que los ciclos vitales de los insectos dependen de condiciones y recursos en todo este rango de escalas (Kennedy et al. 2013; Fig. 3).

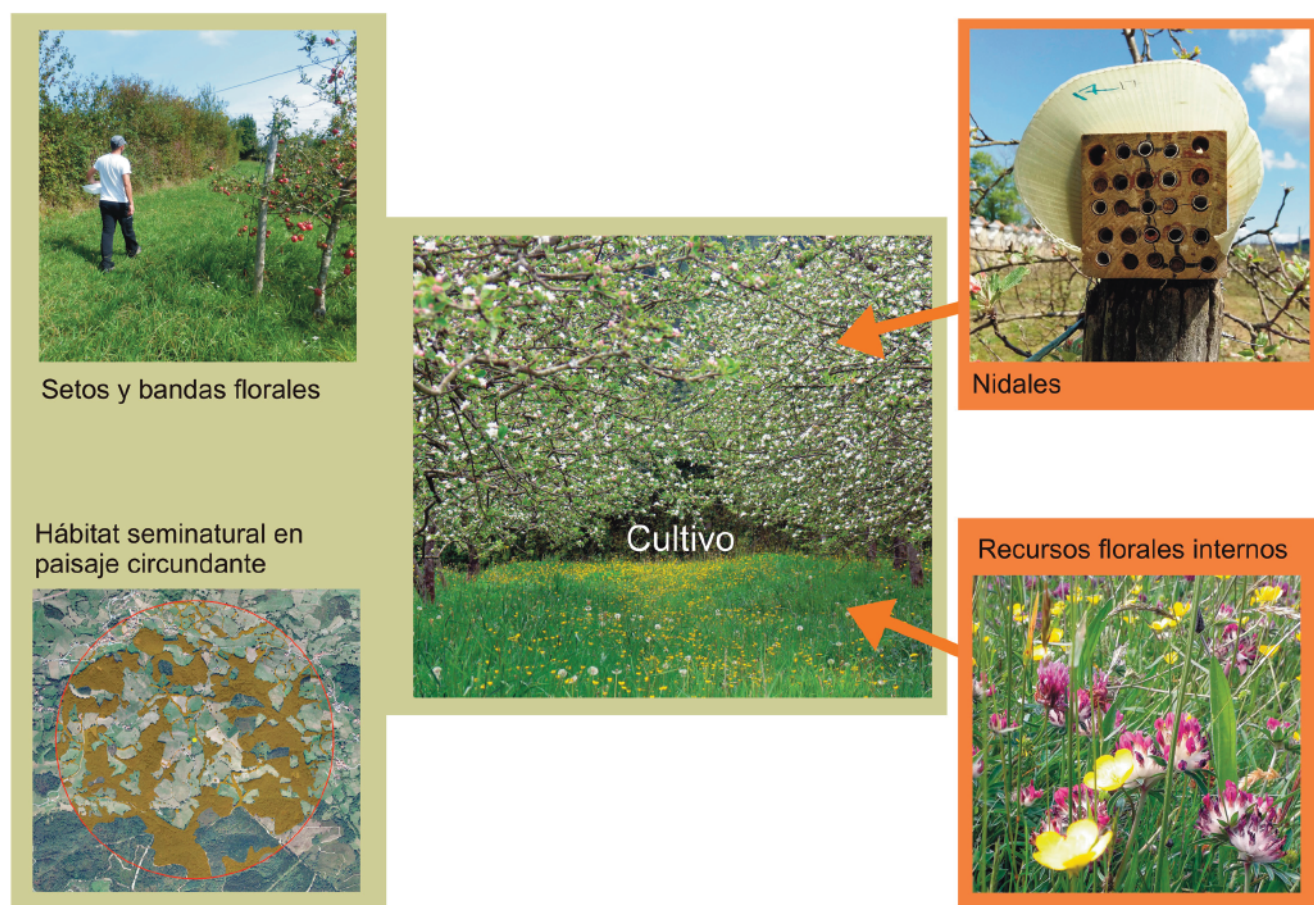
### Agricultura ecológica vs. convencional

La agricultura ecológica u orgánica tiene como objetivo producir alimentos sin emplear pesticidas y fertilizantes sintéticos, manteniendo la fertilidad del suelo y conservando la biodiversidad dentro de las explotaciones agrícolas, todo ello para minimizar los efectos ambientales negativos asociados a la producción agrícola (Gomiero et al. 2011). De acuerdo con esta definición, la agricultura ecológica contrarresta dos importantes amenazas asociadas al declive de los polinizadores: los pesticidas y la pérdida de hábitat (Goulson et al. 2015). La toxicidad de los pesticidas afecta de forma notoria a los insectos polinizadores, a pesar de no ser organismos diana (p.ej. Whitehorn et al. 2012). Los herbicidas tienen, además, un efecto perjudicial indirecto para los polinizadores, al limitar la presencia de flores y, por tanto, de recursos tróficos. Además de evitar estos procesos, la agricultura ecológica también promueve un menor la-

boreo de la tierra, disminuyendo las perturbaciones en el suelo y el riesgo de destrucción de nidos de abejas (Roulston y Goodell 2011).

Frente a la tendencia al monocultivo de la agricultura convencional, la producción ecológica se caracteriza por la diversificación de cultivos, de modo que una misma explotación reúne a menudo diferentes especies agrícolas que pueden ofrecer a los insectos polen y néctar de distintas calidades y en distintos momentos del año. Esto supone, en sí mismo, un incremento de biodiversidad (Gomiero et al. 2011). Este modelo conlleva, además, un aumento de la heterogeneidad espacial y temporal en el hábitat para los polinizadores, favoreciendo una mayor diversidad de otros recursos florales (i.e. distintos a los cultivos) y/o de nidificación. Así, la diversificación de cultivos en paisajes agrícolas tradicionales facilita el asentamiento de polinizadores y, a su vez, mejora el rendimiento de los cultivos (Norfolk et al. 2016).

Aunque la agricultura ecológica favorece, en general, la biodiversidad de polinizadores (ver una revisión en Kennedy et al. 2013), aún no está claro el papel real de esa mejora de las comunidades de polinizadores en el rendimiento generalizado del cultivo ecológico (pero ver casos como colza, Morandin y Winston 2005; o fresas, Andersson et al. 2012). La agricultura ecológica puede aplicarse con mayor o menor intensidad y es, por tanto, razonable asumir que implica un gradiente de intensificación y de respuesta a dicha intensificación, desde los grandes monocultivos hasta las pequeñas parcelas ecológicas. En cualquier caso, y como sucede con otras prácticas encaminadas al fomento de los polinizadores, los efectos de la producción ecológica dependen en gran medida del hábitat circundante (ver apartado *Efectos del paisaje en la biodiversidad de insectos y la polinización*, Klein et al. 2012; Kennedy et al. 2013).



**Figura 3.** Esquema de aspectos relevantes para la polinización del cultivo, en este caso de una plantación de manzanos de sidra. En beige, factores externos, en naranja, factores dentro de la plantación.

**Figure 3.** Diagram of relevant aspects for crop pollination, in this case of a cider-apple orchard. External factors (in beige) and factors within the orchard (in orange) are shown.

## Disponibilidad de recursos tróficos

A nivel de explotación, son varias las medidas que permiten incrementar la disponibilidad de recursos tróficos para los polinizadores. Una primera actuación es el fomento de recursos florales preexistentes mediante el manejo, ya que las plantas nativas, adaptadas a las condiciones locales, pueden ser más atractivas para las comunidades de polinizadores autóctonos que otros recursos florales exóticos (p.ej. Wood et al. 2015). Muchos cultivos perennes, como los frutales, permiten el establecimiento de una **cubierta vegetal, espontánea y permanente** (Holzschuh et al. 2012; Saunders et al. 2013; Rosa-García y Miñarro 2014). En plantaciones de manzano, por ejemplo, esa cubierta alberga una comunidad de flores abundante y diversa que supone un recurso alimenticio para los polinizadores desde la floración del manzano hasta la cosecha (Rosa-García y Miñarro 2014).

Las cubiertas espontáneas son habitualmente manejadas por los agricultores para evitar su competencia con el cultivo, permitir el tránsito de maquinaria para las labores habituales o reducir el riesgo de que se conviertan en refugio de plagas. En las calles (espacio entre las filas de árboles) de las plantaciones frutales, la cubierta es periódicamente desbrozada o segada, mientras que en las filas, donde se produce mayor competencia por agua y nutrientes con el cultivo, la vegetación bajo los frutales se elimina mediante herbicidas, acolchados o maquinaria específica (Merwin 2003). Se necesita más conocimiento para gestionar estas cubiertas y compatibilizar su función beneficiosa con otros aspectos agronómicos. Por ejemplo, reducir la frecuencia de segado puede incrementar el número de flores y de insectos beneficiosos en la cubierta de plantaciones frutales (Horton et al. 2003). El segado de calles alternativamente, de modo que una calle se desbroza cuando la primera desbrozada se ha recuperado, podría ser una estrategia para mantener una presencia continua de flores (Boller et al. 2004). La estrategia de manejo de arvenses en las filas de árboles (herbicidas, desherbados mecánicos, acolchados) afecta de forma selectiva a la abundancia de distintas plantas y modifica la comunidad vegetal (p.ej. Miñarro 2012), lo que posiblemente afecte a la disponibilidad de polen y néctar para los polinizadores también en esa parte de la plantación.

Los setos que rodean los campos de cultivo son parte del paisaje agrícola en muchas partes del mundo (Baudry et al. 2000). Con propósitos primarios de ser frontera entre parcelas o cortavientos, es reconocido su papel ecológico adicional como hábitat, refugio o corredor para flora y fauna (Baudry et al. 2000). En concreto, las floraciones de los **setos multiespecíficos** proveen de recursos florales a abejas, abejorros o sírfidos de manera continuada desde primavera a otoño (Hannon y Sisk 2009; Morandin y Kremen 2013; Miñarro y Prida 2013). Morandin y Kremen (2013) encontraron una asociación entre los setos y ciertas especies de abejas (*Bombus*, *Megachile*, *Hylaeus* y *Osmia*) que nidifican en madrigueras de rodedores, huecos del suelo o en cavidades en madera y cañas, por lo que sugieren que los setos pueden facilitar, además de alimento, micrositios para la nidificación a muchos polinizadores. Así, los setos podrían tener un efecto neto exportador de abejas hacia los cultivos adyacentes (Morandin y Kremen 2013). La naturaleza permanente de los setos, que permite extender sus beneficios sobre las comunidades de polinizadores durante muchas temporadas, es una ventaja adicional. El manejo adecuado de los setos es importante para asegurar la disponibilidad de los recursos de los polinizadores: por ejemplo, reducir la frecuencia de poda de uno a cada tres años puede duplicar la disponibilidad de flores (Staley et al. 2012). Aunque los setos incrementan la biodiversidad de polinizadores en los cultivos, no existen aún estudios que demuestren empíricamente que este incremento mejora la producción agrícola (pero ver Dainese et al. (2017), para un ensayo sobre 'polinización potencial' que demuestra un incremento en el número de semillas de *Raphanus sativus* asociado a la cobertura de setos).

Las **bandas florales**, a partir de mezclas de semillas sembradas en los márgenes de las fincas, tienen como objetivos fomentar la biodiversidad de polinizadores (al servir de alternativa a la escasez de flores en el cultivo o en la cubierta espontánea), y ofrecer otros servicios ecosistémicos, como el control biológico de plagas

(Haaland et al. 2011). Se ha comprobado que las bandas florales pueden incrementar el rendimiento de los cultivos mejorando la visita de los polinizadores (Sheper et al. 2013). Por ejemplo, el cuajado y el peso de los frutos, el número de semillas y la cosecha en arándano fueron superiores en compañía de bandas florales, y estos beneficios, además, superaron al coste de establecer las bandas (Blaauw e Isaacs 2014). Los beneficios de las bandas florales no fueron, sin embargo, significativos hasta el tercer año del sembrado de las bandas.

En comparación con las cubiertas espontáneas o los setos multiespecíficos, las bandas florales son elementos paisajísticos nuevos, que comenzaron a implantarse en el centro y el norte de Europa en los años 90 subvencionadas por planes agroambientales (Haaland et al. 2011). Las bandas florales son visitadas por comunidades de insectos más abundantes y diversas que las que visitan los cultivos anexas, gracias a su mayor diversidad florística (p.ej. Haenke et al. 2009; Jonsson et al. 2015). Por tanto, mezclas de semillas más variadas favorecerán comunidades de polinizadores más diversas. No obstante, algunas mezclas están diseñadas para atraer grupos concretos de especies y, aunque resultan atractivas para abejorros y abejas de la miel, apenas son visitadas por otras abejas, que buscan polen y néctar preferentemente en plantas locales (Wood et al. 2015). Es, por tanto, importante hacer una selección de flores adecuada para atraer los polinizadores que sean de interés para cada cultivo.

## Disponibilidad de recursos de nidificación

Algunas especies de polinizadores, como *A. mellifera* y algunas especies de *Bombus*, se pueden introducir en los cultivos mediante el manejo de sus colmenas de nidificación. Son abejas sociales, con potencial para formar grandes enjambres, y generalistas, de forma que se pueden añadir en masa y en muchos cultivos, en el momento que su floración lo requiere (Free 1993). Sin embargo, este movimiento de colmenas no está exento de efectos negativos. Así, la competencia con otros polinizadores por recursos florales, la alteración de la comunidad de plantas nativas y, sobre todo, la transmisión de patógenos hacia los insectos nativos, son algunos de los potenciales efectos negativos de la introducción de colmenas en nuevas áreas (Goulson 2003). El uso de otras abejas silvestres como polinizadores introducidos es menos común, ya que suele verse restringido por la biología reproductora y los requisitos de nidificación. Así, resulta fundamental mejorar el conocimiento sobre las necesidades de nidificación de la mayoría de abejas, en particular de las que crían en el suelo, para desarrollar medidas de adición de polinizadores (p.ej. Sardiñas y Kremen 2014; Cane 2015; Ullmann et al. 2016).

La introducción en el cultivo de estructuras colonizables por los polinizadores puede mejorar la productividad de los cultivos (Bosch y Kemp 2001; Magalhães y Freitas 2013). Estos nidos permiten asentar comunidades de abejas silvestres (Sardiñas y Kremen 2014). Por ejemplo, las abejas del género *Osmia*, que construyen sus nidos en cavidades preexistentes (agujeros abandonados de escarabajos de la madera, tallos huecos de plantas, vigas de madera, orificios en muros...; Vicens et al. 1993), pueden establecerse en los cultivos (Artz et al. 2013) cuando se les facilita cavidades artificiales, como cañas huecas, tubos de cartón o pajitas (Bosch y Kemp 2001). En concreto, el correcto uso de nidos para *O. lignaria* en cultivos de almendros aumentó la abundancia de hembras en casi un 20%, mejorando la producción (Artz et al. 2013). En el caso de la abeja *Centris analis*, la introducción de nidos en cultivos de acerola permitió incrementar sus poblaciones en un 62% en tan solo tres meses, reduciendo el déficit de polinización y aumentando la productividad (Magalhães y Freitas 2013). Finalmente, una versión sofisticada de los nidos son los "hoteles de insectos", casetas divididas en compartimentos con distintas estructuras y materiales (bambú, cañas huecas, adobe, piedras, paja) y popularizados en los jardines urbanos (Fortel et al. 2016). En los cultivos, dichos hoteles podrían atraer un gran número de individuos de las familias Megachilidae y Apidae (Roubik 1989; Michener 2007; O'Toole y Raw 2004).

La mayoría de las abejas (Andrenidae, Melittidae, Halictidae, Colletidae) nidifican en el suelo, prefiriendo suelos desnudos (sin vegetación) con buena exposición solar (Michener 2007; O'Toole y Raw 2004; Fortel et al. 2016). Crear parches artificiales de suelo desnudo puede ser una medida efectiva para atraer polinizadores silvestres a los cultivos (Fortel et al. 2016), incluso cubriendo los requerimientos de especies concretas, como, por ejemplo, *Halictus rubicundus*, que coloniza preferentemente suelos con cierto porcentaje de materia orgánica y guijarros (Cane 2015).

### Efectos del paisaje en la biodiversidad de insectos y la polinización

Los insectos polinizadores son animales tremendamente móviles, capaces de llegar a las fincas agrícolas desde hábitats circundantes en varios kilómetros a la redonda (p.ej. Greenleaf et al. 2007). No obstante, distintos tipos de polinizadores tienen diferente capacidad para extender su área de aprovisionamiento (en función de su tamaño corporal; Benjamin et al. 2014) y, por tanto, responden de forma peculiar a los gradientes que impone la agricultura en el paisaje (p.ej. de pérdida y fragmentación de hábitats; Brosi et al. 2008a). La estructura del paisaje que circunda las fincas determina la abundancia, la composición y la diversidad de polinizadores en los cultivos, al condicionar la abundancia y el tipo de hábitats fuente (hábitats favorables, naturales y semi-naturales, que actúan como foco emisor de individuos y especies de insectos polinizadores) y el flujo desde dichas fuentes a los cultivos (Tschardt et al. 2005).

La composición del paisaje, entendida como el número y el tipo de hábitats fuente, influye fuertemente en las comunidades de polinizadores en los cultivos (Kennedy et al. 2013; Morandin et al. 2016). Así, tanto la abundancia y la riqueza de polinizadores (Tschardt et al. 2012; Steckel et al. 2014, Saturni et al. 2016) como su diversidad funcional (Martins et al. 2015) responden positivamente a la cantidad de hábitats semi-naturales en el paisaje circundante a los cultivos. Los efectos moduladores de los hábitats periféricos en la biodiversidad de polinizadores se trasladan finalmente a incrementos en el éxito de polinización en los cultivos (p.ej. Greenleaf y Kremen 2006), por lo que la composición del paisaje se identifica como una característica fundamental a la hora de gestionar la polinización (Garibaldi et al. 2014). Hay que tener en cuenta que los rodales de explotación agrícola, y no sólo los hábitats semi-naturales, también pueden aportar parte de los recursos fundamentales o actuar como hábitats de paso para los polinizadores (Jauker et al. 2009; Tschardt et al. 2012).

La configuración del paisaje, entendida como la distribución espacial relativa de los hábitats (distancias entre cultivos y hábitats semi-naturales), es otro determinante importante de la biodiversidad de polinizadores en los cultivos, al condicionar el desplazamiento de los mismos y su capacidad para llegar a los cultivos desde los hábitats fuente (Kennedy et al. 2013), o incluso la capacidad para desplazarse en mosaicos de hábitats semi-naturales donde recursos y nidos aparecen segregados (Brosi et al. 2008b). De hecho, algunos estudios (p.ej. Ekroos et al. 2015) muestran que la distancia de los cultivos a los hábitats propicios para los polinizadores (p.ej. de nidificación) puede tener un efecto mayor que la cantidad de hábitats periféricos *per se*. Aunque ciertas especies, como los abejorros, son capaces de cubrir largas distancias en su área de aprovisionamiento, las abejas solitarias y de pequeño tamaño tienen rangos de desplazamiento mucho más reducidos (Steffan-Dewenter et al. 2002; Greenleaf et al. 2007). Por ello, la biodiversidad de polinizadores de los cultivos decrece conforme aumenta su aislamiento respecto a los hábitats semi-naturales (Ricketts et al. 2008; Garibaldi et al. 2011). Por ejemplo, los cultivos de café más cercanos a bosques muestran una mayor diversidad de abejas, y, en consecuencia, mayor éxito de fructificación (Ricketts et al. 2004).

La estructura del paisaje también puede influir de forma indirecta en la biodiversidad de polinizadores en los cultivos, condicionando los efectos locales de la agricultura ecológica y de la

presencia de bandas florales, setos, cubiertas o nidas dentro de las fincas (Kennedy et al. 2013; Scheper et al. 2013; Garibaldi et al. 2014). Esta interacción entre paisaje y características de las fincas se formula mediante la "hipótesis de complejidad intermedia del paisaje" (Tschardt et al. 2005, 2012). Esta hipótesis predice que los efectos locales sobre la biodiversidad de polinizadores aparecen cuando el paisaje circundante posee una complejidad intermedia (p.ej. con valores de cobertura 1-20% de hábitat semi-natural a escala de 1 km alrededor de la finca; Tschardt et al. 2005) pero se diluyen en los paisajes muy simplificados (<1%) o los más complejos (>20%). Los paisajes excesivamente simplificados carecerían de los hábitats fuente necesarios para incrementar la biodiversidad en los cultivos, ni siquiera en aquellos con esquemas de intensificación ecológica local, mientras que los muy complejos fomentarían la biodiversidad de polinizadores en todo tipo de cultivo, compensando la necesidad de intensificación ecológica. Por ejemplo, el uso de la agricultura ecológica en el cultivo de almendro en California sólo mejoró la biodiversidad de polinizadores en las fincas cuando la cobertura de hábitat semi-natural alrededor de estas era de al menos un 10 %, aumentando los efectos de mejora con coberturas de 10% a 30% (Klein et al. 2012).

### Consideraciones finales y perspectivas de futuro

La importancia de los insectos polinizadores en la producción de alimento a nivel mundial es hoy indiscutible, y puede argumentarse que será cada vez mayor en un contexto de incremento de las necesidades de producción de alimento y de declive de los polinizadores, especialmente la abeja doméstica. La función de polinización depende, en gran medida, de los polinizadores silvestres, a través de los efectos de biodiversidad que se expresan mediante procesos de dominancia de unas pocas especies o de diversidad funcional basada en fuertes diferencias en la eficacia como polinizadores. Una gran parte de los agricultores, y de la sociedad en general, desconoce aún la existencia y el valor de la biodiversidad de polinizadores silvestres, por lo que la necesidad de divulgar estos conocimientos es urgente (Cunningham 2017). Saber que los polinizadores silvestres son tremendamente variados y que esa variación les hace importantes es el primer paso. El segundo es convencer a los agricultores sobre la conveniencia y la rentabilidad a largo plazo de la intensificación ecológica. Este esquema productivo tiene efectos positivos evidentes y generalizados sobre la biodiversidad de polinizadores silvestres y la polinización (Garibaldi et al. 2014; Dicks et al. 2016), además de favorecer otros servicios ecosistémicos, como el control biológico de las plagas, la reducción de la erosión o la escorrentía, la conservación de la biodiversidad e incluso la estética de los paisajes agrícolas (Wratten et al. 2012; Sidhu y Joshi 2016). La intensificación ecológica debe venir de la mano de actuaciones tanto a escala de la explotación agrícola como a escala del hábitat periférico y a escala del paisaje agrícola, por lo que las estrategias de gestión han de ser múltiples e integradas. Para ello es necesario el desarrollo de políticas territoriales que trasciendan la capacidad de intervención particular de los agricultores individuales. A pesar de los beneficios esperables de la intensificación ecológica para los agricultores, su implementación es a día de hoy muy limitada. Esto es así, en parte, por la escasez de transferencia de conocimiento de los resultados de investigación a los agricultores, que es a todas luces necesaria e insuficiente (Cunningham 2017). También influye el escaso conocimiento sobre la rentabilidad económica de dichas estrategias, bien a través de los beneficios directos o a través de subvenciones justificables por el beneficio que la intensificación ecológica supone para la sociedad en su conjunto (Cunningham 2017).

A pesar del desarrollo explosivo de la investigación en ecología y gestión de la polinización de los cultivos por insectos silvestres de los últimos 10 años, las lagunas de conocimiento básico y aplicado son numerosas. A modo de botón de muestra, finalizamos este trabajo de revisión con una lista no exhaustiva de los aspectos que consideramos fundamentales para el desarrollo posterior de esta relevante cuestión (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Algunas preguntas para futuras investigaciones sobre polinización entomófila en cultivos.

**Box 1.** Some questions for further research on insect pollinators in agriculture.

- ¿Hasta qué punto la intensificación ecológica es económicamente viable y garantiza incrementos en la producción a través del incremento de la biodiversidad de polinizadores?
- ¿Cómo se pueden manejar los recursos florales autóctonos (cubiertas, setos) para optimizar la disponibilidad de alimento para los polinizadores?
- ¿Qué técnicas son las más efectivas para mejorar la nidificación de los polinizadores silvestres en los agroecosistemas?
- ¿Existen coincidencias, contrapesos y sinergias entre los efectos de los polinizadores y los de otros animales proveedores de servicios ecosistémicos (p.ej. control de plagas) en los cultivos?
- ¿Responden de forma similar los insectos polinizadores y los otros animales proveedores de servicios a la intensificación ecológica?

## Agradecimientos

A Jordi Bosch y Nacho Bartomeus por ofrecernos la posibilidad de colaborar en este monográfico. A los proyectos INIA RTA2013-00139-C03-01 (MinECo y FEDER) y PCIN2014-145-C02-02 (MinECo, BiodivERSA-FACCE2014-74) por la financiación. RMS disfruta de una beca FPI-INIA asociada al primero de los proyectos.

## Referencias

- Albrecht, M., Schmid, B., Hautier, Y., Müller, C.B. 2012. Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279(1748):4845-4852.
- Andersson, G.K., Rundlöf, M., Smith, H.G. 2012. Organic farming improves pollination success in strawberries. *PLoS one* 7(2):e31599.
- Artz, D.R., Allan, M.J., Wardell, G.I., Pitts-Singer, T.L. 2013. Nesting site density and distribution affect *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae) reproductive success and almond yield in a commercial orchard. *Insect Conservation and Diversity* 6(6):715-724.
- Bartomeus, I., Potts, S.G., Steffan-Dewenter, I., Vaissiere, B.E., Woyciechowski, M., Kremen, C., et al. 2014. Contribution of insect pollinators to crop yield and quality varies with agricultural intensification. *PeerJ* 2:e328.
- Baudry, J., Bunce, R.G.H. Burel, F. 2000. Hedgerows: an international perspective of their origin, function and management. *Journal of Environmental Management* 60:7-22.
- Benjamin, F.E., Reilly, J.R., Winfree, R. 2014. Pollinator body size mediates the scale at which land use drives crop pollination services. *Journal of Applied Ecology* 51:440-449.
- Blaauw, B.R. Isaacs, R. 2014. Flower plantings increase wild bee abundance and the pollination services provided to a pollination-dependent crop. *Journal of Applied Ecology* 51(4):890-898.
- Blitzer, E.J., Gibbs, J., Park, M.G., Danforth, B.N. 2016. Pollination services for apple are dependent on diverse wild bee communities. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 221: 1-7.
- Blüthgen, N., Klein, A.M. 2011. Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology* 12(4):282-291.
- Boller, E.F., Häni, F., Poehling, H.M. 2004. *Ecological infrastructures: ideabook on functional biodiversity at the farm level*. Swiss Centre for Agricultural Extension and Rural Development, Lindau, Suiza.
- Bommarco, R., Kleijn, D., Potts, S.G. 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends in Ecology and Evolution* 28(4):230-238.
- Boreux, V., Kushalappa, C.G., Vaast, P., Ghazoul, J. 2013. Interactive effects among ecosystem services and management practices on crop production: pollination in coffee agroforestry systems. *Proceedings of the National Academy of Science* 110:8387-92.
- Bosch, J. Kemp, W.P. 2001. *How to manage the blue orchard bee as an orchard pollinator*. Sustainable Agriculture Network/National Agricultural Library, Beltsville, Estados Unidos.
- Brittain, C., Williams, N., Kremen, C., Klein, A. M. 2013. Synergistic effects of non-*Apis* bees and honey bees for pollination services. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 280(1754): 20122767.
- Brosi, B.J., Briggs, H.M. 2013. Single pollinator species losses reduce floral fidelity and plant reproductive function. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(32): 13044-13048.
- Brosi, B.J., Daily, G.C., Shih, T.M., Oviedo, F., Durán, G., 2008a. The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *Journal of Applied Ecology* 45:773-783.
- Brosi, B.J., Armsworth, P.R., Daily, G.C. 2008b. Optimal design of agricultural landscapes for pollination services. *Conservation Letters* 1(1):27-36.
- Cane, J.H. 2015. Landscaping pebbles attract nesting by the native ground-nesting bee *Halictus rubicundus* (Hymenoptera: Halictidae). *Apidologie* 46(6):728-734.
- Cunningham, S.A. 2017. Human welfare and its connection to nature: What have we learned from crop pollination studies? *Austral Ecology* 42:2-8.
- Dainese, M., Montecchiari, S., Sitzia, T., Sigura, M., Marini, L. 2017. High cover of hedgerows in the landscape supports multiple ecosystem services in Mediterranean cereal fields. *Journal of Applied Ecology* 54(2):380-388
- Dicks, L.V., Viana, B., Bommarco, R., Brosi, B., del Coro Arizmendi, M., Cunningham, S.A., Galetto L., Hill R., V. Lopes A., Pires C., Taki H. Potts S.G. 2016. Ten policies for pollinators. *Science* 354(6315):975-976.
- Eilers, E.J., Kremen, C., Greenleaf, S.S., Garber, A.K., Klein, A.M. 2011. Contribution of pollinator mediated crops to nutrients in the human food supply. *PLoS one* 6(6):e21363.
- Ekroos, J., Jakobsson, A., Wideen, J., Herbertsson, L., Rundlöf, M., Smith, H.G. 2015. Effects of landscape composition and configuration on pollination in a native herb: a field experiment. *Oecologia* 179(2):509-518.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., Loreau, M. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology* 4(1):e1.
- Fortel, L., Henry, M., Guilbaud, L., Mouret, H., Vaissière, B.E. 2016. Use of human-made nesting structures by wild bees in an urban environment. *Journal of Insect Conservation* 20(2):239-253.
- Free, J.B. 1993. *Insect pollination of crops*. Cardiff University Press, London, Reino Unido.
- Fründ, J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Tscharntke, T. 2013. Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology* 94(9):2042-2054.
- Gallai, N., Salles, J.M., Settele, J., Vaissière, B.E. 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics* 68(3):810-821.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S.A., et al. 2011. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters* 14(10):1062-1072.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., et al. 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* 339(6127):1608-1611.
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Leonhardt, S.D., Aizen, M.A., Blaauw, B.R., Isaacs, R., et al. 2014. From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12(8):439-447.
- Garibaldi, L.A., Bartomeus, I., Bommarco, R., Klein, A.M., Cunningham, S.A., Aizen, M.A., et al. 2015. Trait matching of flower visitors and crops predicts fruit set better than trait diversity. *Journal of Applied Ecology* 52(6):1436-1444.



- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Vaissière, B.E., Gemmill-Herren, B., Hipólito, J., Freitas, B.M., et al. 2016. Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science* 351(6271):388-391.
- Garratt, M.P., Breeze, T.D., Jenner, N., Polce, C., Biesmeijer, J.C., Potts, S.G. 2014. Avoiding a bad apple: insect pollination enhances fruit quality and economic value. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 184:34-40.
- Gill, R.J., Baldock, K.C., Brown, M.J., Cresswell, J.E., Dicks, L.V., Fountain, M.T., et al. 2016. Protecting an ecosystem service: approaches to understanding and mitigating threats to wild insect pollinators. *Advances in Ecological Research* 54:135-206.
- Gomiero, T., Pimentel, D., Paoletti, M.G. 2011. Environmental impact of different agricultural management practices: conventional vs. organic agriculture. *Critical Reviews in Plant Sciences* 30(1-2):95-124.
- Goulson, D. 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:1-26.
- Goulson, D. 2010. *Bumblebees: behaviour, ecology, and conservation*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., Rotheray, E.L. 2015. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science* 347(6229): 1255-1257.
- Greenleaf, S.S., Kremen, C. 2006. Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(37):13890-13895.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., Kremen, C. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153:589-596.
- Haenke, S., Scheid, B., Schaefer, M., Tschamtkke, T., Thies, C. 2009. Increasing syrphid fly diversity and density in sown flower strips within simple vs. complex landscapes. *Journal of Applied Ecology* 46:1106-1114.
- Haaland, C., Naisbit, R.E., Bersier, L.F. 2011. Sown wildflower strips for insect conservation: A review. *Insect Conservation and Diversity* 4:60-80.
- Hannon, L.E., Sisk, T.D. 2009. Hedgerows in an agri-natural landscape: potential habitat value for native bees. *Biological Conservation* 142:2140-2154.
- Hoehn, P., Tschamtkke, T., Tylianakis, J.M., Steffan-Dewenter, I. 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 275(1648):2283-2291.
- Holzschuh, A., Dudenhöffer, J.H., Tschamtkke, T. 2012. Landscapes with wild bee habitats enhance pollination, fruit set and yield of sweet cherry. *Biological Conservation* 153:101-107.
- Horton, D.R., Broers, D.A., Lewis, R.R., Granatstein, D., Zack, R.S., Unruh, T.R., et al. 2003. Effects of mowing frequency on densities of natural enemies in three Pacific Northwest pear orchards. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 106(2):135-145.
- Jauker, F., Diekoetter, T., Schwarzbach, F., Wolters, V. 2009. Pollinator dispersal in an agri-cultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. *Landscape Ecology* 24:547-555.
- Jönsson, A.M., Ekroos, J., Dänhardt, J., Andersson, G.K., Olsson, O., Smith, H. 2015. Sown flower strips in southern Sweden increase abundances of wild bees and hoverflies in the wider landscape. *Biological Conservation* 184:51-58.
- Kennedy, C.M., Lonsdorf, E., Neel, M.C., Williams, N.M., Ricketts, T.H., Winfree, R., et al. 2013. A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters* 16(5):584-599.
- Klatt, B.K., Holzschuh, A., Westphal, C., Clough, Y., Smit, I., Pawelzik, E., Tschamtkke, T. 2014. Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:2013-2440.
- Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L.G., Henry, M., Isaacs, R. et al. 2015. Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nature Communications* 6:7414.
- Klein, A.M., Steffan-Dewenter, I., Tschamtkke, T. 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270(1518):955-961.
- Klein, A.M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tschamtkke, T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 274(1608):303-313.
- Klein, A.M., Cunningham, S.A., Bos, M., Steffan-Dewenter, I. 2008. Advances in pollination ecology from tropical plantation crops. *Ecology* 89(4):935-943.
- Klein, A.M., Brittain, C., Hendrix, S.D., Thorp, R., Williams, N., Kremen, C. 2012. Wild pollination services to California almond rely on semi-natural habitat. *Journal of Applied Ecology* 49(3):723-732.
- Lundgren, R., Totland, Ø., Lázaro, A. 2016. Experimental simulation of pollinator decline causes community-wide reductions in seedling diversity and abundance. *Ecology* 97(6):1420-1430.
- Magalhães, C.B., Freitas, B.M. 2013. Introducing nests of the oil-collecting bee *Centris analis* (Hymenoptera: Apidae: Centridini) for pollination of acerola (*Malpighia emarginata*) increases yield. *Apidologie* 44(2):234-239.
- Mallinger, R.E., Gratton, C. 2015. Species richness of wild bees, but not the use of managed honeybees, increases fruit set of a pollinator-dependent crop. *Journal of Applied Ecology* 52(2):323-330.
- Martins, K.T., Gonzalez, A., Lechowicz, M.J. 2015. Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 200:12-20.
- Merwin, I.A. 2003. Orchard-floor management systems. En: Ferree, D.C., Warrington, I.J. (Eds.), *Apples. Botany, Production and Uses*, pp. 303-318. CABI, Wallingford, Reino Unido.
- Michener, C.D. 2007. *Bees of the world*. Hopkins University Press, Baltimore, Estados Unidos.
- Miñarro, M. 2012. Weed communities in apple orchards under organic and conventional fertilization and tree-row management. *Crop Protection* 39:89-96.
- Miñarro, M., García, D. 2016. Manzana, kiwi y arándano: sin insectos no hay frutos ni beneficios. *Tecnología Agroalimentaria* 18:4-8.
- Miñarro, M., Prida, E. 2013. Hedgerows surrounding organic apple orchards in north-west Spain: potential to conserve beneficial insects. *Agricultural and Forest Entomology* 15:382-390.
- Morandin, L.A., Long, R.F., Kremen, C. 2016. Pest control and pollination cost-benefit analysis of hedgerow restoration in a simplified agricultural landscape. *Journal of Economic Entomology* 109(3):1020-1027.
- Morandin, L.A., Kremen, C. 2013. Hedgerow restoration promotes pollinator populations and exports native bees to adjacent fields. *Ecological Applications* 23(4):829-839.
- Morandin, L.A., Winston, M.L. 2005. Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecological Applications* 15(3):871-881.
- Nabhan, G.P., Buchmann, S.L. 1997. Services provided by pollinators. En: Daily, G. (ed.) *Nature's Services: societal dependence on natural ecosystems*, pp.133-150. Island Press, Washington, D.C., Estados Unidos.
- Norfolk, O., Eichhorn, M.P., Gilbert, F. 2016. Flowering ground vegetation benefits wild pollinators and fruit set of almond within arid smallholder orchards. *Insect Conservation and Diversity* 9(3):236-243.
- O'Toole, C., Raw, A. 2004. *Bees of the world*. Cassell Illustrated, London, Reino Unido.
- Pisanty, G., Afik, O., Wajnberg, E., Mandelik, Y. 2016. Watermelon pollinators exhibit complementarity in both visitation rate and single-visit pollination efficiency. *Journal of Applied Ecology* 53(2):360-370.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 25(6):345-353.
- 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(1):146-151.
- Ricketts, T.H. 2004. Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. *Conservation Biology* 18:1262-1271.
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A., et al. 2008. Landscape effects on crop pollination services: Are there general patterns? *Ecology Letters* 11(5):499-515.
- Rosa-García, R., Miñarro, M. 2014. Role of floral resources in the conservation of pollinators in cider apple orchards. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 183:118-126.
- Roubik DW. 1989. *Ecology and Natural History of Tropical Bees*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Roulston, T.A.H., Goodell, K. 2011. The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annual Review of Entomology* 56:293-312.

- Sardiñas, H.S., Kremen, C. 2014. Evaluating nesting microhabitat for ground-nesting bees using emergence traps. *Basic and Applied Ecology* 15(2):161–168.
- Saturni, F.T., Jaffé, R., Metzger, J.P. 2016. Landscape structure influences bee community and coffee pollination at different spatial scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 235:1–12.
- Saunders, M.E., Luck, G.W., Mayfield, M.M. 2013. Almond orchards with living ground cover host more wild insect pollinators. *Journal of Insect Conservation* 17(5):1011–1025.
- Scheper, J., Holzschuh, A., Kuussaari, M., Potts, S.G., Rundlöf, M., Smith, H.G., Kleijn, D. 2013. Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss—a meta-analysis. *Ecology Letters* 16(7):912–920.
- Schleuning, M., Fründ, J., García, D. 2015. Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait-based concepts to plant–animal interactions. *Ecography* 38(4):380–392.
- Sidhu, C.S., Joshi, N.K. 2016. Establishing wildflower pollinator habitats in agricultural farmland to provide multiple ecosystem services. *Frontiers in Plant Science* 7:363.
- Staley, J.T., Sparks, T.H., Croxton, P.J., Baldock, K.C., Heard, M.S., Hulmes, S., et al. 2012. Long term effects of hedgerow management policies on resource provision for wildlife. *Biological Conservation* 145(1):24–29.
- Steckel, J., Westphal, C., Peters, M. K., Bellach, M., Rothenwoehrer, C., Erasmi, S., et al. 2014. Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists. *Biological Conservation* 172 56–64.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., Tschamtker, T. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83(5):1421–1432.
- Tschamtker, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. Thies, C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity ecosystem service management. *Ecology Letters* 8:857–874.
- Tschamtker, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., et al. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes eight hypotheses. *Biological Reviews* 87(3):661–685.
- Tuell, J.K. Isaacs, R. 2010. Weather during bloom affects pollination and yield of highbush blueberry. *Journal of Economic Entomology* 103:557–562.
- Ullmann, K.S., Meisner, M.H., Williams, N. 2016. Impact of tillage on the crop pollinating, ground-nesting bee, *Peponapis pruinosa* in California. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 232: 240–246.
- Vaudo, A.D., Tooker, J.F., Grozinger, C.M., Patch, H.M. 2015. Bee nutrition and floral resource restoration. *Current Opinion in Insect Science* 10:133–141.
- Vicens, N., Bosch, J., Blas, M. 1993. Análisis de los nidos de algunas *Osmia* (Hymenoptera, Megachilidae) nidificantes en cavidades preestablecidas. *Orsis: organismos i sistemes* 8:41–52
- Vergara, C.H., Badano, E.I. 2009. Pollinator diversity increases fruit production in Mexican coffee plantations: the importance of rustic management systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 129(1):117–123.
- Whitehorn, P.R., O'Connor, S., Wackers, F.L., Goulson, D. 2012. Neonicotinoid pesticide reduces bumble bee colony growth and queen production. *Science* 336(6079):351–352.
- Winfree, R. 2013. Global change, biodiversity, and ecosystem services: What can we learn from studies of pollination? *Basic and applied ecology* 14(6):453–460.
- Winfree, R., Kremen, C. 2009. Are ecosystem services stabilized by differences among species? A test using crop pollination. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 276(1655): 229–237.
- Winfree, R., Fox, J.W., Williams, N.M., Reilly, J.R., Cariveau, D.P. 2015. Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real world ecosystem service. *Ecology Letters* 18(7):626–635.
- Wood, T.J., Holland, J.M., Goulson, D. 2015. Pollinator-friendly management does not increase the diversity of farmland bees and wasps. *Biological Conservation* 187:120–126.
- Wratten, S.D., Gillespie, M., Decourtye, A., Mader, E., Desneux, N. 2012. Pollinator habitat enhancement: benefits to other ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 159:112–122.