

TESIS DOCTORAL



**EFFECTOS DE GRADIENTES DE PAISAJE Y
MANEJO AGRÍCOLA SOBRE LA
BIODIVERSIDAD Y SUS SERVICIOS
ECOSISTEMICOS EN EL AGROECOSISTEMA
DEL OLIVAR ANDALUZ**

PRESENTADA POR

CARLOS MARTÍNEZ NÚÑEZ

DIRIGIDA POR

PEDRO J. REY ZAMORA

ANTONIO J. MANZANEDA ÁVILA

JAÉN, 2021



Universidad de Jaén

Escuela de Doctorado

TESIS DOCTORAL

**EFFECTOS DE GRADIENTES DE PAISAJE Y MANEJO
AGRÍCOLA SOBRE LA BIODIVERSIDAD Y SUS SERVICIOS
ECOSISTEMICOS EN EL AGROECOSISTEMA DEL OLIVAR
ANDALUZ**

Memoria presentada por el Licenciado en Biología Carlos Martínez Núñez
para optar al título de Doctor por la Universidad de Jaén, con la Mención de
Doctorado Internacional.

CARLOS MARTÍNEZ NÚÑEZ

JAÉN, febrero 2021

Esta tesis ha sido realizada bajo la dirección de:

Dr. Pedro J. Rey Zamora Dr. Antonio J. Manzaneda Ávila

**Programa Oficial de Doctorado en Ciencia y Tecnología de la
Tierra y del Medio Ambiente**

Dr. Pedro J. Rey Zamora, Catedrático de Ecología, y Dr. Antonio J. Manzaneda Ávila, Profesor Titular de Ecología, del Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología de la Universidad de Jaén.

CERTIFICAN:

Que el trabajo recogido en la presente memoria, titulada “Efectos de gradientes de paisaje y manejo agrícola sobre la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos en el agroecosistema del olivar andaluz” presentada por Carlos Martínez Núñez, ha sido realizado bajo nuestra dirección y autorizamos su presentación y defensa para optar al grado de Doctor por la Universidad de Jaén, con la Mención de Doctorado Internacional.

Jaén, febrero de 2021

Fdo. Dr. Pedro José Rey Zamora

Fdo. Dr. Antonio J. Manzaneda Ávila

Este trabajo de tesis doctoral se ha realizado en la Universidad de Jaén, gracias a una ayuda para la contratación laboral de personal investigador en formación financiada por el Ministerio de Ciencia e Innovación (BES-2016-078736). Este proyecto ha sido posible gracias a la financiación de los proyectos AGRABIES, CGL2015-68963-C2-1-R (MINECO, Gobierno de España), RECOVECOS (MICIN, PID2019-108332GB-I00, Gobierno de España) y LIFE Olivares Vivos (LIFE14 NAT/ES/001094, European Commission).

Fotografía de la portada: Emilio Morcillo.

ÍNDICE

Agradecimientos.....	1
Resumen	5
Summary.....	9
Introducción general	13
Objetivos generales.....	25
Sistema y sitio de estudio	33
Referencias... ..	41
Capítulo 1	
<i>Low-intensity management benefits solitary bees in olive groves.....</i>	49
Capítulo 2	
<i>Interacting effects of landscape and management on plant-solitary bee networks in olive orchards</i>	52
Capítulo 3	
<i>Hybrid networks reveal contrasting effects of agricultural intensification on antagonistic and mutualistic motifs.....</i>	55
Capítulo 4	
<i>Direct and indirect effects of agricultural practices, landscape complexity and climate on insectivorous birds, pest abundance and damage in olive groves.....</i>	58
Capítulo 5	
<i>Ant community potential for pest control in olive groves: Management and landscape effects</i>	61
Resultados generales.....	65
Discusión general.	69
Conclusions	95

AGRADECIMIENTOS

Esta pequeña aventura se acaba, y no puedo más que sentirme agradecido con muchas personas que han contribuido a mi aprendizaje y bienestar durante este tiempo. Y es que, dicen que hacer un doctorado hoy día es muy duro, y si yo no lo he sentido tanto así ha sido gracias a la gente que me rodea y ha hecho mi vida más fácil y bonita.

Primero y como es habitual, quiero dar las gracias a mis directores de tesis, Pedro J. Rey y Antonio J. Manzaneda, por su confianza (que me costó ganarme) y la ayuda que me han ofrecido. Me gustaría agradecer muy especialmente la labor de Pedro, pues su trabajo y dedicación han sido impresionantes. Has llevado tu labor no sólo como director, sino también como tutor a un techo difícilmente superable. Me has formado en muchos aspectos más allá de lo profesional, lo cual marcará mi destino con total seguridad.

También a todos mis amiguetes, compañeros y buena gente de Jaén, que han hecho que me encuentre muy a gusto estos años, en esta ciudad pequeña pero encantadora: Kikiño (alias “el neurocirujano”), Gael, Luisa, Lucía, Teresa, Jorgy, José Luis, Dayana, Maria José y Antonio Perea. Todos vosotros tenéis en mí un colega que os estima, dispuesto a ayudaros en lo que necesitéis.

A los contertulios de mi sala: Eva, Paquico, Feli, gracias por el ambiente tan bueno, el apoyo mutuo, y las conversaciones interesantes que hemos mantenido en la corta época post-campo y pre-Covid, en la que me digné a ir con algo de frecuencia a trabajar a la sala.

Menciones especiales en mi corazón de melón para: Gemma, la organización y el método hechos persona, nunca se me olvidará que fuiste la primera en salvar la tesis al darte cuenta de que las feromonas para Prays caducaban. Rubén y Paco, grandes profesionales, mejores personas, y decentes contrincantes de pádel, posiblemente el pico de *a gustismo* en Jaén lo haya vivido junto a vosotros, en esos meses en los que conseguimos alternar nuestro ritmo de trabajo, con unos buenos ratos de pádel. Aniiiique, eres de esas personas que hacen sentir bien a los demás, lo cual tiene especial mérito conociendo tu procedencia (viva Graná! jeje). Para mí fuiste un apoyo importante desde que llegué, lo cual te agradezco profundamente. Sandriiiiiña! Trabajadora y buena, conseguirás lo que te propongas si te lo permites. Domi, la persona más noble y estimable de toda La Carolina (y apostarí a que debes estar en el top 10 de España), de mayor quiero ser como tú. Y cómo no, mi amigo y compañero de alegrías y fatigas, Antonio Pérez, el tío más currante y estoico que conozco, el técnico definitivo, el hombre que se opera de una muela y se viene al campo con el

algodón en la mano (espero que los de riesgos laborales no lean esto). Creo que hemos compartido unas pocas horas de coche y campo, días enteros en los olivares (y algún que otro rato de noche, con las luces del coche haciendo las veces de linterna improvisada). Aún recuerdo lo bien que te sentaba ese paraguas de Mickey y Minie que te compré (¡era el que había!) para poder hacer revisiones mientras llovía (ver Figura S1 en anexo).

A mis amigos y mi familia, qué feliz me hace teneros (ya os diré cosas bonitas en vuestro cumpleaños).

Por último, y quizá más importante en términos prácticos, muchas gracias al sistema de becas (y a los contribuyentes que lo alimentan), que ha hecho posible que un nieto de pastores y mineros muy pobres de dinero, a los que no les faltaba comida ni les sobraba cualquier otra cosa, pueda llegar a ser doctor en algo. Sin estas ayudas sociales, habría sido muy difícil que yo estudiara y saliera de dónde vengo.

PD: La Figura S1 del anexo, no existe, era una broma para darle un sustillo a Antonio.

RESUMEN

El modelo de agricultura predominante en la actualidad es una de las principales causas de la pérdida masiva de biodiversidad y de los servicios ecosistémicos que esta ofrece. Comprender cómo la gestión agrícola a distintas escalas (v.g., escala local y escala de paisaje) puede ayudar a minimizar la pérdida de diversidad de especies en agroecosistemas al mismo tiempo que se mantiene la productividad, es uno de los mayores retos a los que se enfrenta la sociedad humana. Sin embargo, mientras que numerosos trabajos abordan esta problemática en cultivos anuales, cuya inestabilidad temporal confiere una capacidad limitada para la conservación de especies, existe una carencia importante de información en cultivos arbóreos (más estables) clave, como el olivar, que domina los paisajes agrícolas en gran parte de la cuenca Mediterránea y tiene un gran potencial para la conservación.

En esta tesis doctoral, se abordaron estas cuestiones realizando los primeros estudios a escala regional en paisajes de olivar, con un diseño que permitió evaluar conjuntamente los efectos del manejo agrícola, de la complejidad del paisaje, y de su efecto combinado sobre la diversidad de varios grupos de animales, así como sobre los servicios ecosistémicos que estos pueden ofrecer. Además, aquí se presentan algunos de los primeros estudios que evalúan los efectos del manejo agrícola y de la simplificación del paisaje sobre redes de interacción

ecológicas y sus propiedades. Los grupos focales fueron: los polinizadores, prestando especial atención a las abejas solitarias que anidan en cavidades por encima del suelo, aves insectívoras y hormigas. De estos tres grupos se estudió su función como polinizadores, y su papel potencial como controladoras de plagas, respectivamente.

Para ello, se llevó a cabo un diseño pareado, en 20 localidades distribuidas por toda la cuenca del Guadalquivir, a lo largo de un amplio gradiente de complejidad de paisaje. En cada localidad, se trabajó en dos olivares con distinto manejo agrícola. Además, se colocaron nidales artificiales para estudiar los efectos del manejo y del paisaje sobre las tasas de colonización (Capítulo 1). También se estudió las redes de interacción entre las abejas solitarias que anidan en cavidades sobre el suelo y las plantas de la cubierta herbácea, a partir de las cargas polínicas y las especies de abejas encontradas en las cavidades de los nidales artificiales (Capítulo 2). Añadiendo a estas redes las avispas, sus presas, así como los antagonistas de abejas/avispa, se construyeron redes híbridas para analizar los efectos sobre distintos tipos de interacciones y grupos (Capítulo 3). También, se llevó a cabo censos de aves insectívoras, monitorización de la abundancia de dos plagas del olivo (*Bactrocera oleae* y *Prays oleae*), muestreos de los daños causados por éstas y experimentos de tasas de depredación y control de daño para evaluar el papel de las aves insectívoras como controladoras de plaga, así como los efectos de

manejo y paisaje (Capítulo 4). Por último, se realizaron censos de hormigas, monitorización de plagas y experimentos en campo para evaluar el potencial de las comunidades de hormigas para el control de plagas del olivo bajo distintos escenarios de manejo y paisaje agrícola (Capítulo 5).

Los principales resultados obtenidos en esta tesis doctoral mostraron que: i) la complejidad del paisaje modera los efectos del manejo agrícola local sobre la conservación de abejas solitarias ya que las diferencias en tasas de colonización de nidales, provocadas por el manejo se maximizaron en paisajes de complejidad intermedia (aunque el efecto del paisaje puede depender del grado de contraste ecológico generado por las prácticas agrícolas); ii) la intensificación agrícola simplifica y hace más vulnerables a las redes de interacción que relacionan a las abejas solitarias que anidan en cavidades sobre el suelo con las plantas de la cubierta vegetal. Una de las amenazas de la intensificación del manejo agrícola es que homogeneiza las especies que participan en estas redes y las interacciones entre ellas; iii) la intensificación agrícola no afecta negativamente a todos los grupos, ni a todas las funciones ecosistémicas, ya que, los depredadores generalistas pueden verse favorecidos por la simplificación del hábitat; iv) la complejidad del paisaje y el manejo extensivo de la cubierta herbácea incrementa la abundancia y riqueza de aves insectívoras, especialmente forestales, aunque su abundancia y riqueza no parece estar

correlacionada con la disminución de plagas o reducción del daño causado por estas; y v) el potencial depredador de la comunidad de hormigas incrementa en olivares con manejo extensivo de la cubierta y paisajes intermedios (para *Prays oleae*), siendo este otro caso que apoya la hipótesis de la complejidad intermedia del paisaje. No obstante, el servicio ecosistémico de control de plagas por hormigas podría estar bastante asegurado en todos los olivares gracias a la abundancia y ubicuidad de especies tolerantes como *Tapinoma nigerrimum*, que tienen gran apetencia por estas plagas.

En conclusión, los efectos de manejo fueron en general los más patentes, aunque estos fueron a menudo moderados por el contexto paisajístico. Este resultado general, indica que la recuperación de la biodiversidad en paisajes agrícolas de olivar no sólo depende de acciones a escala local, sino que deben aplicarse medidas complementarias con foco a escala de paisaje. Además, se comprobó que, en general, una mayor diversidad de especies no conlleva una mayor provisión de los servicios ecosistémicos específicos estudiados. Esto indica que los compromisos de conservación a menudo no repercuten en un beneficio económico directo para el ser humano y, por tanto, si se desea promover la conservación de la biodiversidad en los olivares andaluces, se debe trascender el discurso de los servicios ecosistémicos basados en valores económicos directamente cuantificables.

SUMMARY

The currently predominant agricultural system is one of the major drivers of biodiversity and ecosystem services loss. Understanding how agricultural management at different scales (e.g., local and landscape scale) can ensure productivity while minimizing species loss in agroecosystems is a main challenge for human society. Agroecology tries to answer these gaps of knowledge. However, although numerous studies approach this issue in annual crops, these systems are highly unstable and have limited potential for the conservation of biodiversity. In contrast, studies focused on key savannah-like permanent agroecosystems, such as olive groves, are underrepresented. This is surprising because these agroforests dominate vast areas of agricultural landscapes in the Mediterranean basin and their high structural stability provide them a strong potential for biodiversity conservation.

In this doctoral thesis, we studied at the regional scale in olive groves, how agricultural management, landscape complexity and their combined effect shape the biodiversity of several animal groups and their associated ecosystem services. Moreover, here, we report some novel studies that assess, for the first time, how agricultural management and landscape complexity can affect the structure and properties of ecological interaction networks. Focal groups and related ecosystem services were: i) pollinators, paying special attention to above

ground cavity nesting bees (pollination); ii) insectivorous birds (olive pest control); and iii) ants (olive pest control).

To this aim, we used a paired study design, considering 20 localities spanning a wide gradient of landscape complexity, across the whole Guadalquivir river Basin. In each locality, we used two close olive farms that were managed under different regimes. In each olive farm, we set bee trap nests to study the independent and combined effects of agricultural management and landscape complexity in colonization rates (Chapter 1). We also studied the interaction networks between above ground cavity nesting bees and plants, by studying the packs of pollen that bees use to feed their brood inside cavities (Chapter 2). Including also predatory wasps, their prey, and the antagonists of bees/wasps, we sampled hybrid interaction networks to analyse environmental effects on different groups and types of interactions (Chapter 3). We further conducted surveys of insectivorous birds, olive pest monitoring (for two major olive pests, *Bactrocera oleae* and *Prays oleae*), monitoring of olive damage by pests and several experiments to assess attack rates on pests and damage control by birds. This information helped us to evaluate the importance of insectivorous birds for pest control in olive groves as well as management and landscape effects (Chapter 4). Lastly, we surveyed ant communities and pests in the 40 olive groves and conducted field experiments to study the potential of ant communities for olive pest control under different

scenarios of agricultural management and landscape complexity (Chapter 5).

The main results obtained in this doctoral thesis showed that: i) landscape complexity moderates the effects of local agricultural management for the conservation of solitary bees, given that differences between farms with contrasting management were maximized in intermediate landscapes (although the effect of landscape can depend on the degree of ecological contrast generated by agricultural practices); ii) agricultural intensification simplifies and threaten interaction networks connecting above ground nesting solitary bees and plants in the herbaceous cover. One of the most important threats consists on the homogenization of their communities and interactions; iii) agricultural intensification does not affect negatively all groups or all functions, since, generalist predators and intraguild predation can benefit/increase from habitat simplification; iv) landscape complexity and extensive management of the herbaceous cover in olive groves increase the abundance and richness of insectivorous birds (especially forest insectivore species), however, these are not correlated with a decrease in pests nor their damage in olives; and v) the potential pest control exerted by ant communities increases in olive groves with an extensive management of the herbaceous cover (for *Prays oleae*). This is another case where the intermediate landscape complexity hypothesis holds. Nonetheless, a certain level of pest

control ecosystem service provided by ants is ensured in most olive farms, due to the occurrence of the ubiquitous and tolerant species *Tapinoma nigerrimum*, which has a strong appetite for these pest species.

In conclusion, effects on biodiversity caused by local agricultural management were, in general, stronger than landscape effects; however, the former were often moderated by the latter. This overall result indicates that the recuperation of biodiversity in olive agricultural landscapes does not only depend on local agricultural practices. Instead, complementary measures aimed at increasing landscape heterogeneity are also needed. Moreover, results showed that a higher biodiversity often does not imply an improved provision of the studied specific ecosystem services. Therefore, if we aim to promote the conservation of biodiversity in Andalusian olive groves, the arguments employed should transcend the discourses about ecosystem services based solely on economic values directly quantifiable.

INTRODUCCIÓN GENERAL

En una sociedad preocupada por la sostenibilidad de las poblaciones humanas, los bienes y servicios que nos proporciona la biodiversidad son fundamentales (Cardinale et al., 2012; Hooper et al., 2012; Isbell et al., 2011). Sin embargo, numerosas actividades humanas asociadas al modelo de desarrollo actual perjudican gravemente el patrimonio natural de nuestro planeta. Entre las más importantes se encuentra la agricultura, considerada una de las mayores causas de pérdida de biodiversidad y daño medioambiental (Dudley & Alexander, 2017). La pérdida de hábitat como consecuencia de la conversión de áreas naturales en sistemas agrícolas, junto a la creciente mecanización e intensificación agrícola son las principales causas de este gran impacto en los ecosistemas naturales (Dudley & Alexander, 2017; Green, Cornell, Scharlemann, & Balmford, 2005). Concretamente, los problemas ambientales provocados por: uso de pesticidas, pérdida de suelo debido a la falta de cubierta vegetal y un uso excesivo de fertilizantes están ampliamente demostrados (Beketov, Kefford, Schäfer, & Liess, 2013; Billeter et al., 2007; Oosthoek, 2013). En la actualidad, el manejo predominante en los cultivos antepone maximizar la producción agrícola a expensas de la sostenibilidad ambiental (Emmerson et al., 2016). Esto a menudo se ha justificado falazmente esgrimiendo la necesidad de poder abastecer a una población mundial creciente (Godfray et al., 2010). Sin embargo, se ha mostrado que no existe un

problema de producción (Holt-Giménez, Shattuck, Altieri, Herren, & Gliessman, 2012) y que, paradójicamente, la intensificación agrícola compromete la propia sostenibilidad de esta producción. En la actualidad, intereses económicos y sociopolíticos particulares, son causantes de un modelo de producción que ha demostrado ser insostenible y perjudicial a medio/largo plazo (G Pe'er et al., 2014). Además, este impacto a menudo se centraliza en países especialmente diversos, que producen los alimentos y los exportan a regiones que no se autoabastecen, como Europa, que externaliza esta intensificación y perjuicio ambiental (Fuchs, Brown, & Rounsevell, 2020; Renner, Cadillo-Benalcazar, Benini, & Giampietro, 2020).

Ante esta problemática, ha surgido la necesidad de promover vías alternativas y complementarias para favorecer sistemas agrícolas sostenibles (van der Windt & Swart, 2018). Una de estas vías se basa en los subsidios gubernamentales, dirigidos a promover prácticas agrarias ambientalmente sostenibles mediante remuneración a los agricultores que se acojan a estas medidas. Por ejemplo, partidas de la PAC (Política Agraria Comunitaria en Europa) como las AES (Agri-Environmental Schemes), o el actual compromiso político en Europa llamado Green Deal (https://ec.europa.eu/info/strategy/priorities-2019-2024/european-green-deal_es). Otras vías, se centran en la concienciación social, la certificación y diferenciación de

productos en el mercado, que aseguran una producción sostenible al consumidor (Perfecto, Vandermeer, Mas, & Pinto, 2005; Philpott, Bichier, Rice, & Greenberg, 2007). Las medidas basadas en la primera estrategia tienen un gran potencial para promover una actividad agrícola compatible con la conservación a gran escala, sin embargo, las decisiones políticas que se realizan con estos fines a menudo son ineficaces, priorizan aspectos económicos, o no están basadas en conocimiento científico, generando fuertes debates en la sociedad. Este ha sido el caso de la PAC durante los últimos años, que ha recibido fuertes críticas desde el sector científico (Holland et al., 2014; Guy Pe'er et al., 2020). Por ejemplo, varios estudios han demostrado que, de forma general, las políticas agroambientales de subsidio de la Comunidad Europea (AES), mantenidas desde la década de los 90 y dirigidas a revertir parte del declive en la biodiversidad en paisajes agrícolas, han sido ineficientes para recuperar biodiversidad (Batáry, Dicks, Kleijn, & Sutherland, 2015; Concepción, Díaz, & Baquero, 2008; Princé, Moussus, & Jiguet, 2012).

La amplia aceptación de la necesidad y el reto que supone la producción sostenible de alimentos ha provocado en las últimas décadas un creciente interés por comprender cuáles son las mejores estrategias para manejar estos sistemas agrícolas desde un enfoque agroecológico (Altieri, 1999; Tschardt et al., 2012), es decir, entendiendo estos como sistemas ecológicos

particulares. Uno de los conceptos más empleados en este ámbito es el de servicio ecosistémico, cuyo objetivo es poner en valor los bienes y servicios que la diversidad biológica aporta al ser humano (Hermann, Schleifer, & Wrbka, 2011; Ehrlich and Ehrlich, 1981). Según esto, la biodiversidad tiene valor no sólo en sí misma, sino en tanto que los humanos la necesitamos para sobrevivir y mejorar nuestras vidas. Por ejemplo, el 85% de las plantas con flor a nivel mundial (muchas con las cuales nos alimentamos) se polinizan gracias a animales (Ollerton, Winfree, & Tarrant, 2011; Prado, García, & Sastre, 2018), los enemigos naturales pueden combatir las plagas, evitando la inversión en pesticidas y los problemas ambientales derivados (Oosthoek, 2013) y la cubierta herbácea previene la erosión y la pérdida de fertilidad del suelo (Kavvadias & Koubouris, 2019; Winter et al., 2018). Una gran cantidad de estudios han mostrado los efectos positivos de la biodiversidad a través de los servicios ecosistémicos sobre la sostenibilidad, estabilidad, control de plagas o calidad de las cosechas (Dainese et al., 2019). Sin embargo, parece haber un balance a corto plazo entre la obtención de valores máximos de productividad por medio de la intensificación agrícola, y la conservación de la biodiversidad (Macchi et al., 2020).

En este contexto, se han propuesto varias ideas o hipótesis agroecológicas con la intención de generalizar patrones de diversidad y servicios ecosistémicos en agroecosistemas. Una de

ellas es la hipótesis de la intensificación agrícola, que predice una disminución en la biodiversidad y los servicios ecosistémicos a medida que la intensificación agrícola aumenta. Numerosos estudios han corroborado esta hipótesis y parece un patrón bastante generalizado, con repercusiones negativas en las funciones ecosistémicas (Flynn et al., 2009; Rasmussen et al., 2018).

Más recientemente, se ha llamado la atención sobre la necesidad de considerar, no sólo el tipo de manejo agrícola, sino también la complejidad del paisaje en el que el sistema agrícola está embebido (Balzan, Bocci, & Moonen, 2016; Hermann et al., 2011; Tschardtke, Klein, Kruess, Steffan-Dewenter, & Thies, 2005; Tschardtke et al., 2012). Planteamientos teóricos, con refrendo empírico en múltiples agroecosistemas, han mostrado que la biodiversidad de los paisajes agrícolas depende de efectos sinérgicos de la complejidad paisajística y el manejo agrícola (Rundlöf, Bengtsson, & Smith, 2007; Rusch, Delbac, Thiéry, & Thiéry, 2017; Tschardtke et al., 2012). Se ha propuesto que el incremento de la biodiversidad con la complejidad del paisaje no es lineal, saturándose a cierto nivel intermedio-alto de complejidad del paisaje, trayectoria que diferiría en agricultura intensiva y extensiva (Fig. 1A) (Tschardtke et al., 2005). Como consecuencia de la diferencia entre estas trayectorias a lo largo de gradientes de complejidad de paisaje, la efectividad del cambio de manejo (de intensificación a extensificación) para elevar la

biodiversidad (v.g., AES tales como la reducción de aplicación de pesticidas y fertilizantes o el mantenimiento de parches improductivos para mejorar la polinización), seguiría una relación unimodal, en forma de joroba, con la complejidad del paisaje (Tscharntke et al. 2005; Fig. 1B): ninguna o muy baja mejora en complejidades muy bajas (v.g. paisajes agrícolas homogenizados), mejora incrementada con la complejidad hasta un máximo alcanzado a niveles intermedios de complejidad, y un efecto de compensación negativa que causa disminución en la mejora de biodiversidad hacia los extremos de alta complejidad del paisaje. Este planteamiento teórico, denominado en sentido amplio la hipótesis de la complejidad intermedia del paisaje (Tscharntke et al. 2005; Tscharntke et al., 2012), explicaría el fracaso de los AES, puesto que introduce el contexto y la escala de paisaje como elemento fundamental para explicar el patrón de la biodiversidad, mientras que los subsidios agrícolas obtenidos al aplicar AES se conceden a escala de finca, mucho menor que la del paisaje. Debido a estas propuestas, se está prestando considerable atención a examinar cómo los efectos combinados de la complejidad del paisaje y las perturbaciones por agricultura intensiva afectan funciones ecológicas y servicios ecosistémicos específicos como la polinización y dispersión de semillas, la insectivoría o el control de plagas por insectos auxiliares (Bianchi, Booij, & Tscharntke, 2006; Rundlöf, Bengtsson, & Smith, 2008). La gran mayoría de la información en Europa en torno a este marco teórico viene, sin embargo, de cultivos anuales

(por ejemplo, Batary, Baldi, Kleijn, & Tscharntke, 2011; Concepción, Díaz, & Baquero, 2008; Concepción et al., 2012), y son raros los estudios que lo aplicaron a cultivos leñosos (ver, no obstante, Garratt et al., 2014; Paredes, Cayuela, Gurr, & Campos, 2013) a pesar de que algunos como el olivo, la vid, manzano, peral, cerezo, almendro, etc., son de enorme importancia económica en Europa y el mundo.

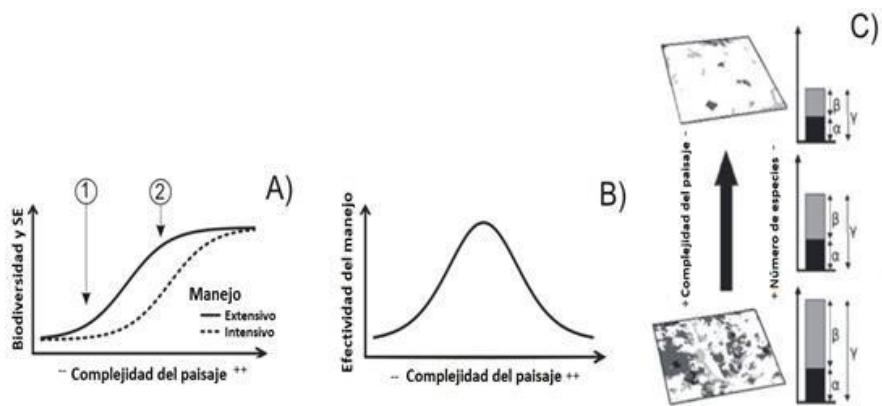


Figura 1. A) Efectos no lineales de la complejidad del paisaje circundante, la biodiversidad y los servicios ecosistémicos en agroecosistemas, señalando el umbral mínimo para que haya efecto (1) y el punto de saturación (2). Con manejo intensivo (línea discontinua) se observa un retraso en la respuesta a la complejidad del paisaje. B) La efectividad de una extensificación local, sería máxima a niveles intermedios de complejidad de paisaje. C) La complejidad del paisaje incrementa la diversidad de especies en los agroecosistemas, principalmente debido a un aumento de la beta- diversidad y al intercambio de especies (*spillover*) desde parches cercanos de hábitat seminatural (modificado de Concepción et al. 2012; Tscharntke et al. 2012).

Por último, una de las hipótesis agroecológicas que mayor importancia está cobrando en la actualidad, es la hipótesis del contraste ecológico (Marja et al., 2019; Scheper et al., 2013). Esta idea nació de la necesidad de comprender por qué algunas medidas de conservación son más efectivas que otras, y por qué en distintos casos la efectividad de estas es dependiente o independiente de efectos de paisaje. Esta hipótesis predice que la efectividad del manejo agroecológico para la conservación de un determinado grupo de especies depende de la magnitud del contraste en la calidad del hábitat que generan las distintas prácticas agrícolas (Kleijn, Rundlöf, Scheper, Smith, & Tscharrntke, 2011; Scheper et al., 2013). Por ejemplo, Scheper et al. (2013) confirmaron en un metaanálisis que la magnitud en el contraste de disponibilidad de recursos generado por prácticas agrícolas determinaba el éxito o fracaso de las medidas para la conservación. No obstante, falsificar (ensayar) esta hipótesis es difícil, primero porque los factores clave que podrían determinar el éxito de ciertas prácticas agrícolas para la conservación suelen estar correlacionados, y segundo, por la dificultad inherente a generar experimentalmente gradientes de contraste ecológico en agroecosistemas. Por ello, muy pocos estudios en la literatura científica han abordado experimentalmente esta hipótesis, y ninguno en cultivos arbóreos hasta esta tesis doctoral. Los pocos que lo han hecho, parecen encontrar resultados que respaldan esta hipótesis y la necesidad de tener en cuenta el contraste ecológico (Hammers, Müskens, van Kats, Teunissen, & Kleijn, 2015). Sin

embargo, ningún estudio hasta la fecha ha contrastado la importancia de la complejidad del paisaje con la importancia del contraste ecológico. Es decir, no se sabe si el contexto paisajístico modera los efectos del manejo agrícola sobre la biodiversidad siempre, o esto depende del contraste ecológico entre manejos. Resolver esta cuestión tiene gran importancia ya que podría responder si los cultivos que reciben prácticas agrícolas muy enfocadas en la conservación, podrían ser islas de biodiversidad en paisajes simples, o, por el contrario, la eficacia del manejo depende siempre del paisaje en el que se encuentren.

En esta Tesis abordamos como la interrelación de efectos de manejo agrícola y contexto paisajístico afecta a la abundancia, diversidad y funciones ecológicas de fauna vertebrada e invertebrada que presta servicios ecosistémicos en el olivar, uno de los cultivos leñosos permanentes más importantes mundialmente, y con mayor importancia socioeconómica y cultural en Europa (European Commission, 2012; Loumou & Giourga, 2003; <http://www.fao.org>). Incidimos principalmente en las aves e insectos que prestan servicios de polinización y control de plagas en el olivar. Hay tres aspectos particulares que otorgan importancia y singularidad a los estudios presentados en esta Tesis. El primero es que el marco regional de estudio para un mismo agroecosistema que aquí se maneja, no tiene precedentes en cultivos leñosos. Esto permite comprobar las hipótesis agroecológicas mencionadas, que han sido habitualmente

estudiadas en sistemas anuales, en cultivos arbóreos y a escala regional, lo que favorece generalizar los resultados encontrados y compararlos con los hallazgos en cultivos anuales. El segundo es la incorporación de análisis de la respuesta de redes de interacción ecológicas a la perturbación antrópica generada por el manejo agrícola y la simplificación del paisaje debida a transformación del uso de la tierra agrícola (ver Morrison, Brosi, & Dirzo, 2020, para un estudio sobre los efectos de la intensificación agrícola en redes de interacción híbridas). En particular, en esta memoria introducimos la novedad de incorporar a los estudios desarrollados bajo el paraguas de las hipótesis de moderación de la biodiversidad por el paisaje, el análisis de redes que permiten abordar efectos sobre propiedades emergentes (holísticas de los ecosistemas), lo que permite inferencias que van más allá de efectos sobre abundancia y diversidad, típicamente tratados (Valiente-Banuet, Aizen, Alcántara, & Arroyo, 2014). El tercero es que, en el marco de esta Tesis, se ha realizado el mayor esfuerzo hasta la fecha en el estudio de polinizadores en el olivar, un grupo tradicionalmente ignorado en este cultivo anemófilo. Sin embargo, este cultivo ofrece muchas oportunidades para la conservación de polinizadores y el mantenimiento de la función ecosistémica de polinización en el Mediterráneo dada su extensión.

Comprender cómo varía la abundancia y biodiversidad de varios grupos animales, así como los servicios ecosistémicos que

ellos proveen en el olivar, bajo una aproximación de ensayo/evaluación de las tres hipótesis agroecológicas mencionadas, ayudará a enriquecer el conocimiento que se tiene de agroecosistemas arbóreos permanentes y a obtener información muy valiosa desde el punto de vista aplicado para un cultivo estratégicamente clave en el Mediterráneo.

OBJETIVOS GENERALES

El objetivo general de esta tesis doctoral es comprender cómo afecta la intensificación del manejo agrícola, la simplificación del paisaje y su interacción (es decir, el efecto conjunto del manejo y del paisaje) a la biodiversidad y los servicios ecosistémicos en el olivar andaluz, prestando especial atención a: abejas solitarias (polinización), aves insectívoras (control de plagas) y hormigas (control de plagas).

La presente tesis doctoral se desarrolla en 5 capítulos de resultados conformados como artículos ya publicados o en revisión. Los capítulos 1 y 2, abordan efectos independientes y combinados del cambio de manejo agrícola y la complejidad del paisaje sobre las tasas de colonización por abejas solitarias de nidales artificiales y sobre las redes de interacción abejas solitarias-plantas de la cubierta herbácea respectivamente. En el capítulo 3, usando los mismos nidales se construyen redes híbridas, incluyendo no sólo las interacciones mutualistas, sino también antagonistas (teniendo en cuenta también las avispas y enemigos naturales de los insectos que colonizan los nidales artificiales) con la intención de comprender los efectos de la intensificación agrícola sobre diferentes grupos y funciones ecológicas. En el capítulo 4, se estudia los efectos directos e indirectos del manejo agrícola, paisaje, y clima sobre aves insectívoras, dos plagas del olivar y el daño que éstas producen. Por último, en el capítulo 5 se analiza el papel potencial de las

hormigas como controladoras de plaga en el olivar, y se analiza el impacto del manejo y paisaje sobre sus comunidades.

El **capítulo 1** “*Low-intensity management benefits solitary bees in olive groves*” estudia el efecto interactivo del manejo agrícola y la complejidad del paisaje sobre las tasas de colonización en nidales artificiales para insectos. Se ensayan las hipótesis de: i) la intensificación agrícola; ii) la complejidad intermedia del paisaje; y iii) el contraste ecológico, sobre las tasas de colonización. También se analiza si el grado de ocupación de los nidales es una variable correlacionada con las visitas a flores a escala de finca, y en parches florales cercanos. Acorde a las predicciones de partida, se espera que: i) las diferencias en tasas de colonización entre manejo intensivo y extensivo serán máximas en paisajes de complejidad intermedia; y ii) el contraste ecológico determinado por las diferencias entre manejos será importante, pudiendo incluso superar el efecto del paisaje; por lo tanto, los olivares ecológicos tendrán mayores tasas de colonización que sus pares intensivos, independientemente del paisaje; y iii) las tasas de colonización de los nidales estarán correlacionadas con las tasas de visitas florales observadas a escala de vecindario (parches florales cercanos a los nidales) y a escala de finca.

El **capítulo 2** “*Interacting effects of landscape and management on plant-solitary bee networks in olive orchards*” aborda el estudio de efectos sinérgicos (o independientes) del

manejo agrícola y la heterogeneidad del paisaje sobre las redes de interacción mutualista que conforman las abejas solitarias que anidan en los nidales artificiales y las plantas de la cubierta herbácea en el olivar. Para ello se determinaron las especies que colonizaron las cavidades disponibles en cada nidal y las cargas de pólenes con que ceban los nidos. Las predicciones específicas que se ensayan en este capítulo son las siguientes: i) la estructura de las redes de interacción abeja solitaria-plantas tendrán una mayor complejidad y estabilidad en fincas ecológicas; ii) olivares situados en paisajes más complejos tendrán una red más compleja y estable; iii) las redes de interacción en olivares con manejo intensivo serán más homogéneas (en cuanto a nodos y enlaces) con respecto a las fincas con manejo ecológico; y iv) de acuerdo con la hipótesis de la complejidad intermedia del paisaje, las diferencias en las redes y sus propiedades serán máximas en paisajes intermedios.

El **capítulo 3** “*Hybrid networks reveal contrasting effects of agricultural intensification on antagonistic and mutualistic motifs*” se centra en comprender cómo el manejo agrícola afecta a redes que incluyen diferentes grupos funcionales y distintos tipos de interacción. Por tanto, a la información de los nidales del capítulo 2 se le añadió información de interacciones de depredación en las cavidades tanto sobre abejas como sobre avispa que también los colonizan para su nidificación. A partir de esa información, se comprobó si la frecuencia de distintos

motivos en las redes (tipos diferentes de interacciones que implican dos o tres nodos) varían con el manejo. Las preguntas planteadas incluyen: i) ¿la intensificación agrícola altera la frecuencia de aparición de los motivos en estas redes?; ii) ¿cuál es la estabilidad de la frecuencia de diferentes motivos de red entre sitios con un manejo agrícola similar?; y iii) ¿cuál es el grado de disimilitud (solapamiento) de los espacios funcionales definidos por los motivos de estas redes entre sitios dentro de cada manejo y entre manejos? En este capítulo se predice que los motivos de red que representan relaciones mutualistas se verán más frecuentemente representados y mostrarán mayor estabilidad entre sitios, en olivares con manejo ecológico, a causa de una mayor riqueza, cobertura de herbáceas y la ausencia de agroquímicos. También se plantea que los motivos que representan interacciones antagonistas serán menos frecuentes en olivares intensivos, y que en general, la frecuencia de estos motivos será más variable e impredecible entre sitios.

El **capítulo 4** “*Direct and indirect effects of agricultural practices, landscape complexity and climate on insectivorous birds, pest abundance and damage in olive groves*” utiliza modelos de ecuaciones estructurales, para desvelar las relaciones directas e indirectas que pueden afectar a la abundancia y daño que pueden causar las dos principales plagas del olivar (*Prays oleae* y *Bactrocera oleae*). Para ello se cuantificaron las abundancias y daño causadas por las plagas en cada olivar y la

abundancia y diversidad de aves insectívoras en cada olivar de estudio. Específicamente se tiene en cuenta el efecto del manejo, del paisaje, del clima y de las aves insectívoras, viendo también cómo la abundancia y riqueza de estas últimas se ve afectada por las variables anteriores. Las hipótesis manejadas predicen que: i) el manejo extensivo, la complejidad del paisaje y los lugares con climas cálidos/secos reducirán la abundancia de estas plagas y el daño que producen; ii) la abundancia y riqueza de aves insectívoras reducirá la abundancia de plaga y el daño producido por esta en flores y frutos; y iii) el manejo extensivo y la complejidad del paisaje favorecerán un aumento de la abundancia y riqueza de aves insectívoras, reduciendo indirectamente a través de éstas la abundancia y daño de las dos plagas consideradas.

El **capítulo 5** “*Ant community potential for pest control in olive groves: Management and landscape effects*” analiza el papel de las hormigas como potenciales controladores de las dos principales plagas del olivar (*Prays oleae* y *Bactrocera oleae*), y compara el efecto del manejo agrícola y la complejidad del paisaje en sus comunidades y en su capacidad de control de plaga. Se cuantificó la abundancia y diversidad de hormigas en cada olivar de estudio y se realizaron experimentos de ofrecimiento de presas vivas y señuelos de plastilina de ambas plagas, que conjuntamente permiten estimar el potencial de la comunidad de hormigas local para controlar estas plagas, a la vez que determinar respuestas específicas de hormiga a dichas plagas y su

contribución a la función de depredación de la comunidad. En este capítulo, las hipótesis planteadas son: i) la abundancia de hormigas y el potencial de depredación de plagas de la comunidad de hormigas será mayor en paisajes complejos, y en olivares que realizan un manejo extensivo de la cubierta herbácea; ii) las diferencias debidas al manejo serán dependientes de paisaje; iii) las diferencias debidas al manejo serán más patentes en pares de fincas con un contraste ecológico mayor (mayor contraste ecológico generado por unas prácticas agrícolas más extremas); iv) modelos de plagas de plastilina sufrirán más ataques por las hormigas en olivares con manejo extensivo; v) los beneficios generados por una extensificación del manejo mostrarán cambios coherentes en la abundancia de hormigas, en el cálculo del potencial de la comunidad para controlar plagas y en los ataques observados a modelos de plastilina; y, por último vi) la especie generalista y abundante *Tapinoma nigerrimum* tendrá una gran contribución al potencial de control de depredación de la comunidad y no se verá afectada por la intensificación del manejo ni la simplificación del paisaje.

Los resultados de estos trabajos permitirán comprender en mayor medida cómo gradientes antrópicos que pueden actuar a distintas escalas afectan a la biodiversidad y a diversas funciones ecológicas en olivares de toda Andalucía. Estos trabajos, pioneros en este sistema de estudio en la mayoría de casos, pretenden no sólo aportar conocimiento ecológico importante para comprender

los agroecosistemas arbóreos Mediterráneos, sino que también ofrecen información útil y aplicable para la conservación y recuperación de biodiversidad en olivares.

SISTEMA Y SITIO DE ESTUDIO

Sistema de estudio

Esta tesis doctoral, se enmarca en el agroecosistema del olivar, uno de los cultivos arbóreos más importantes en el mundo, y que, paradójicamente, no recibe toda la atención que cabría esperar. La importancia del olivar radica en varios aspectos. Primero, es un cultivo socioeconómicamente clave para miles de familias y poblaciones en países del Mediterráneo (European Commission, 2012; Loumou & Giourga, 2003) y cubre más de once millones de hectáreas en todo el mundo (<http://www.fao.org/faostat>). Segundo, aunque en la actualidad se encuentra en proceso de expansión en muchos países con climas propicios, es un cultivo original y dominante en la cuenca del Mar Mediterráneo, considerada un *hotspot* de biodiversidad a nivel mundial (Marchese, 2015). Tercero, el olivar ha sufrido una creciente tendencia a la intensificación agrícola durante las últimas décadas (Infante-Amate et al., 2016), lo que supone una amenaza grave para la sostenibilidad del cultivo y la conservación en el área que este ocupa. Cuarto, su estructura semiforestal y permanente ofrece una complejidad estructural y estabilidad, que le confiere un gran potencial para la conservación de la biodiversidad y la recuperación de servicios ecosistémicos (Potts et al., 2006; Rey, 2011; Rey et al., 2019). Por último, hay relativamente poca información sobre los efectos del manejo y

del paisaje, así como sus efectos sinérgicos sobre la biodiversidad y los servicios ecosistémicos ofrecidos por la fauna en este agroecosistema. Además, el papel de los enemigos naturales ha estado muy centrado únicamente en artrópodos (Álvarez et al., 2019; Daniel Paredes, Cayuela, Gurr, et al., 2013) y los polinizadores en este sistema han sido prácticamente inexplorado hasta ahora. Esto puede ser debido a que el olivo es una especie anemófila (se poliniza por el aire) y el impacto económico de la presencia o ausencia de polinizadores en el cultivo del olivar se considera nulo. De esta manera, el importante papel del olivar para la conservación de polinizadores, y para asegurar las funciones ecosistémicas que los polinizadores pueden llevar a cabo en estos paisajes ha pasado inadvertido hasta ahora. Algunas de estas funciones son, por ejemplo, la polinización de cultivos que coexisten con el olivo (v.g. almendro), o la polinización de las especies que conforman la cubierta herbácea, tan importante para mantener la calidad del suelo del olivar (García-Ruiz, 2010).

Sitio de estudio

Los estudios aquí presentados, se han llevado a cabo en Andalucía, la región del mundo con mayor cantidad de área dedicada al cultivo del olivo. Las zonas de muestreo se extienden por toda esta región, y representan un gradiente muy amplio tanto de condiciones locales como variaciones climáticas, altitudinales, paisajísticas y edáficas. En total, se seleccionaron 20 localidades,

situadas en las provincias de Sevilla (2), Cádiz (2), Málaga (1), Córdoba (4), Granada (1), y toda la longitud de Jaén, hasta casi Albacete (10) (ver Figura 2).

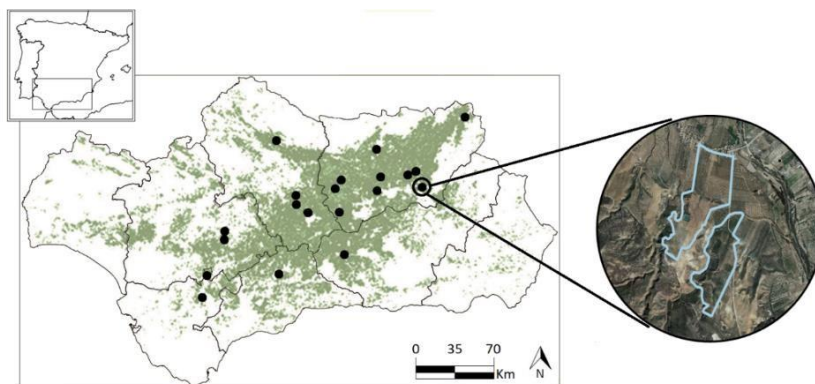


Figura 2. Mapa de Andalucía, mostrando las 20 localidades muestreadas (puntos negros). En cada localidad se muestrean dos olivares (*zoom* a la derecha). La zona verde representa el área dedicada al cultivo del olivar. Extraído de Martínez-Núñez et al., (2020a).

Estas localidades se situaron en un gradiente de complejidad de paisaje, determinado acorde a un enfoque funcional (Fahrig et al., 2011), teniendo en cuenta varios componentes composicionales (v.g., porcentaje de área seminatural) y configuracionales (v.g. distancia al vecino más próximo o densidad de bordes) (ver Figura 3). El uso de análisis de árboles de clasificación y regresión permitió, además, la adscripción de cada localidad a una categoría

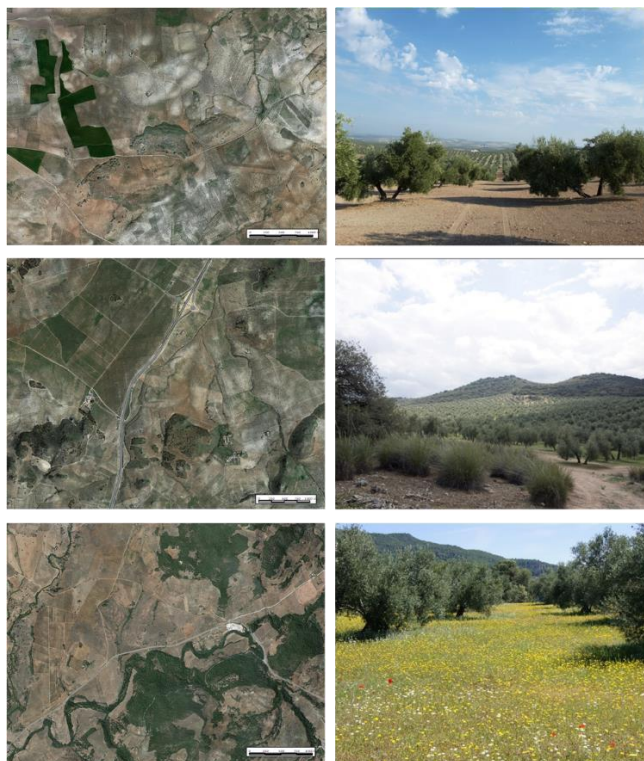


Figura 3. Categorización de las localidades de acuerdo con la complejidad del paisaje en el que se enclavan. En paisajes simples (arriba), el olivar es el uso del suelo predominante, y, si hay algo diferente, suele ser algún otro cultivo intercalado entre los olivares. La presencia de remanentes de área natural en paisajes simples es rara. En paisajes intermedios, los olivares forman parte importante del paisaje, pero presentan otros cultivos y remanentes de hábitat seminatural segregados entre ellos (en medio). Finalmente, en los paisajes complejos, los olivares coexisten con una mayor diversidad de cultivos y hábitats naturales o seminaturales. Las ortofotografías muestran paisajes simples, intermedios y complejos de arriba hacia abajo. Las imágenes de la derecha muestran uno de los olivares embebidos en este tipo de paisajes. Las fotografías de arriba y abajo a la derecha sirven también para mostrar diferencias en la cubierta herbácea entre un olivar intensivo y otro extensivo ecológico. Extraído de Martínez-Núñez et al., (2020a).

de paisaje (simple, intermedio o complejo) que ya fue utilizado en publicaciones previas del grupo de investigación en el que se ha desarrollado esta tesis doctoral (ver Rey et al. 2019, para detalles; ver también capítulos de resultados para especificaciones de métrica de heterogeneidad composicional y configuracional del paisaje y su obtención).

En cada localidad, se muestrearon dos olivares cercanos, pero con distinto manejo de la cubierta herbácea. En uno de ellos se aplicaban prácticas agrícolas que mantenían la cubierta herbácea durante la mayor parte del año (manejo extensivo), mientras que en el otro las prácticas agrícolas intensivas removían la cubierta herbácea persistentemente (manejo intensivo) mediante el uso de herbicidas. Además de esta clasificación que incluye un par de olivares en las 20 localidades (Figura 4. a), se realizó una subcategorización de las localidades de estudio para poder comprobar la hipótesis del contraste ecológico. En 10 localidades, las diferencias entre el olivar intensivo y el extensivo son las mencionadas hasta ahora (Figura 4. b). Sin embargo, en las otras 10 localidades, el olivar con manejo extensivo de la cubierta fue además ecológico, por lo que no se utilizó ningún tipo de herbicida, insecticida ni fertilizante sintético (Figura 4. c). Esta diferencia de magnitud en el contraste de la calidad del hábitat generada por dos niveles distintos de manejo permitió estudiar la hipótesis del contraste ecológico. Esa diferencia de

contraste se reflejó en mayores diferencias en n° de especies herbáceas y en su cobertura en el contraste entre olivar intensivo y extensivo ecológico que entre el intensivo y el extensivo no ecológico (como se describe en los capítulos de resultados). Se trata en definitiva de un diseño pareado a escala de localidad, que ha sido el típicamente utilizado para explorar las hipótesis agroecológicas descritas en la introducción general, en el que el par de fincas de cada localidad comparte un contexto general de paisaje similar.

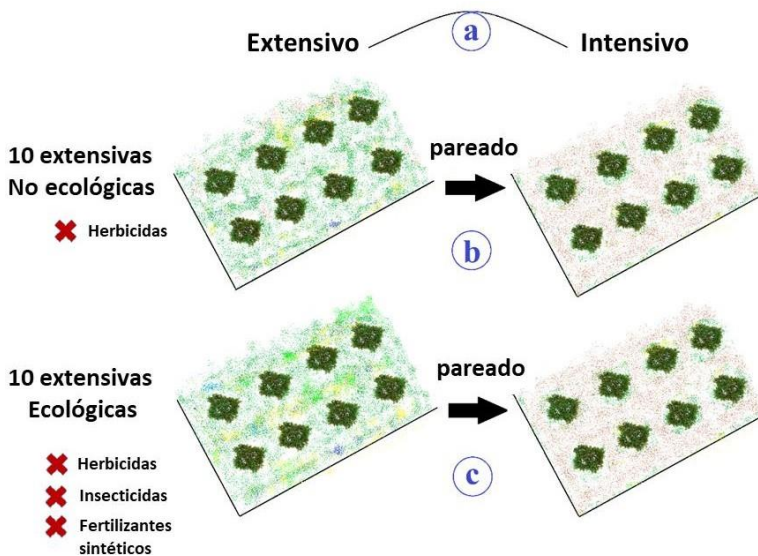


Figura 4. Representación gráfica del diseño del contraste ecológico y de cómo se testaron las hipótesis de intensificación y de contraste ecológico en el marco de la presente tesis doctoral. En cada una de las 20 localidades, hubo un par de olivares con distinto manejo, uno con manejo extensivo de la cubierta herbácea y otro con manejo intensivo de la cubierta (a). Este set de datos completo se usó para testar la hipótesis de intensificación (manejo intensivo versus extensivo). Además, de estos 20 pares de olivares, 10 de ellos estuvieron compuestos por un olivar intensivo, y un olivar extensivo no ecológico, en el que no se utilizan herbicidas y se mantiene la cubierta herbácea durante la mayor parte del año (b). Los otros 10 pares, están formados por un olivar intensivo, y el otro además de tener cubierta herbácea, es ecológico, por lo tanto, no utilizan ni herbicidas, ni insecticidas, ni fertilizantes químicos (c). De esta manera, el contraste ecológico entre los pares de olivares del grupo c es mayor que el contraste ecológico entre los pares de olivares del grupo b. Extraído de Martínez-Núñez et al., (2020a).

REFERENCIAS

Altieri, M. A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74(1–3), 19–31. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00028-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00028-6)

Álvarez, H. A., Morente, M., Oi, F. S., Rodríguez, E., Campos, M., & Ruano, F. (2019). Semi-natural habitat complexity affects abundance and movement of natural enemies in organic olive orchards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 285, 106618. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2019.106618>

Balzan, M. V., Bocci, G., & Moonen, A. C. (2016). Landscape complexity and field margin vegetation diversity enhance natural enemies and reduce herbivory by Lepidoptera pests on tomato crop. *BioControl*, 61(2). <https://doi.org/10.1007/s10526-015-9711-2>

Batary, P., Baldi, A., Kleijn, D., & Tscharntke, T. (2011). Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1713), 1894–1902. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1923>

Batáry, P., Dicks, L. V., Kleijn, D., & Sutherland, W. J. (2015). The role of agri-environment schemes in conservation and environmental management. *Conservation Biology*, 29(4), 1006–1016. <https://doi.org/10.1111/cobi.12536>

Beketov, M. A., Kefford, B. J., Schäfer, R. B., & Liess, M. (2013). Pesticides reduce regional biodiversity of stream invertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(27), 11039–11043. <https://doi.org/10.1073/pnas.1305618110>

Bianchi, F. J. J. A., Booij, C. J. H., & Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings. Biological Sciences*, 273(1595), 1715–1727. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530>

Billetter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., ... Edwards, P. J. (2007). Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 141–150. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01393.x>

Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... Naeem, S. (2012, June 7). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*. Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/nature11148>

Concepción, E. D., Díaz, M., & Baquero, R. A. (2008). Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landscape Ecology*, 23(2), 135–148. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9150-2>

Concepción, E. D., Díaz, M., Kleijn, D., Báldi, A., Batáry, P., Clough, Y., ... Verhulst, J. (2012). Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *Journal of Applied Ecology*, 49(3), no-no. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02131.x>

Dainese, M., Martin, E. A., Aizen, M. A., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., ... Steffan-Dewenter, I. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Science Advances*, 5(10), eaax0121. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax0121>

Dudley, N., & Alexander, S. (2017). Agriculture and biodiversity: a review. *Biodiversity*, 18(2–3), 45–49. <https://doi.org/10.1080/14888386.2017.1351892>

Ehrlich, P. R. and Ehrlich, A. H. (1981), *Extinction: The Causes and Consequences of the Disappearance of Species*, New York (Random House).

Emmerson, M., Morales, M. B., Oñate, J. J., Batáry, P., Berendse, F., Liira, J., ... Bengtsson, J. How Agricultural Intensification Affects Biodiversity and Ecosystem Services, 55 *Advances in Ecological Research* § (2016). Academic Press.

European Commission. (2012). *Economic analysis of the olive sector*. Directorate-General for Agriculture and Rural Development, (July), 1–10.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., ... Martin, J. L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2), 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>

Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B., ... DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12(1), 22–33. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x>

Fuchs, R., Brown, C., & Rounsevell, M. (2020, October). Europe's Green Deal offshores environmental damage to other nations. *Nature. Nature Research*. <https://doi.org/10.1038/d41586-020-02991-1>

García-Ruiz, J. M. (2010). The effects of land use on soil erosion in Spain: A review. *CATENA*, 81(1), 1–11. <https://doi.org/10.1016/J.CATENA.2010.01.001>

Garratt, M. P. D., 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. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.032>

Godfray, H. C. J., Beddington, J. R., Crute, I. R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J. F., ... Toulmin, C. (2010, February 12). Food security: The challenge of feeding 9 billion people. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1185383>

Green, R. E., Cornell, S. J., Scharlemann, J. P. W., & Balmford, A. (2005). Farming and the fate of wild nature. *Science*, 307(5709), 550–555. <https://doi.org/10.1126/science.1106049>

Hammers, M., Müskens, G. J. D. M., van Kats, R. J. M., Teunissen, W. A., & Kleijn, D. (2015). Ecological contrasts drive responses of wintering farmland birds to conservation management. *Ecography*, 38(8), 813–821. <https://doi.org/10.1111/ecog.01060>

Hermann, A., Schleifer, S., & Wrבka, T. (2011). The concept of ecosystem services regarding landscape research: A review. *Living Reviews in Landscape Research*. Leibniz Centre for Agricultural Landscape Research. <https://doi.org/10.12942/lrlr-2011-1>

- Holland, J. M., Storkey, J., Lutman, P. J. W., Birkett, T. C., Simper, J., & Aebischer, N. J. (2014). Utilisation of agri-environment scheme habitats to enhance invertebrate ecosystem service providers. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 183, 103–109. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.025>
- Holt-Giménez, E., Shattuck, A., Altieri, M., Herren, H., & Gliessman, S. (2012). We Already Grow Enough Food for 10 Billion People ... and Still Can't End Hunger. *Journal of Sustainable Agriculture*, 36(6), 595–598. <https://doi.org/10.1080/10440046.2012.695331>
- Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E. K., Hungate, B. A., Matulich, K. L., ... Connor, M. I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486(7401), 105–108. <https://doi.org/10.1038/nature11118>
- Infante-Amate, J., Villa, I., Aguilera, E., Torremocha, E., Guzmán, G., Cid, A., & González de Molina, M. (2016). The Making of Olive Landscapes in the South of Spain. A History of Continuous Expansion and Intensification (pp. 157–179). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-26315-1_8
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W. S., Reich, P. B., ... Loreau, M. (2011). High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477(7363), 199–202. <https://doi.org/10.1038/nature10282>
- Kavvadias, V., & Koubouris, G. (2019). Sustainable soil management practices in olive groves. In *Soil Fertility Management for Sustainable Development* (pp. 167–188). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-5904-0_8
- Kleijn, D., Rundlöf, M., Scheper, J., Smith, H. G., & Tscharntke, T. (2011). Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? *Trends in Ecology & Evolution*, 26(9), 474–481. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2011.05.009>
- Loumou, A., & Giourga, C. (2003). Olive groves: “The life and identity of the Mediterranean.” *Agriculture and Human Values*, 20(1), 87–95. <https://doi.org/10.1023/A:1022444005336>

- Macchi, L., Decarre, J., Gojman, A. P., Mastrangelo, M., Blendinger, P. G., Gavier-Pizarro, G. I., ... Kuemmerle, T. (2020). Trade-offs between biodiversity and agriculture are moving targets in dynamic landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 1365-2664.13699. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13699>
- Marchese, C. (2015). Biodiversity hotspots: A shortcut for a more complicated concept. *Global Ecology and Conservation*, 3, 297–309. <https://doi.org/10.1016/J.GECCO.2014.12.008>
- Marja, R., Kleijn, D., Tschardtke, T., Klein, A., Frank, T., & Batáry, P. (2019). Effectiveness of agri-environmental management on pollinators is moderated more by ecological contrast than by landscape structure or land-use intensity. *Ecology Letters*, ele.13339. <https://doi.org/10.1111/ele.13339>
- Martínez-Núñez, C., Manzaneda, A. J., Isla, J., Tarifa, R., Calvo, G., Molina, J. L., ... Rey, P. J. (2020). Low-intensity management benefits solitary bees in olive groves. *Journal of Applied Ecology*, 57(1). <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13511>
- Morrison, B. M. L., Brosi, B. J., & Dirzo, R. (2020). Agricultural intensification drives changes in hybrid network robustness by modifying network structure. *Ecology Letters*, 23(2), 359–369. <https://doi.org/10.1111/ele.13440>
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Oosthoek, S. (2013). Pesticides spark broad biodiversity loss. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature.2013.13214>
- Paredes, D., Cayuela, L., Gurr, G. M., & Campos, M. (2013). Effect of non-crop vegetation types on conservation biological control of pests in olive groves. *PeerJ*, 1, e116. <https://doi.org/10.7717/peerj.116>
- Pe'er, G., Dicks, L. V., Visconti, P., Arlettaz, R., Báldi, A., Benton, T. G., ... Scott, A. V. (2014). Agriculture policy. EU agricultural reform fails on biodiversity. *Science (New York, N.Y.)*, 344(6188), 1090–1092. <https://doi.org/10.1126/science.1253425>

- Pe'er, Guy, Bonn, A., Bruelheide, H., Dieker, P., Eisenhauer, N., Feindt, P. H., ... Lakner, S. (2020). Action needed for the EU Common Agricultural Policy to address sustainability challenges. *People and Nature*, 2(2), 305–316. <https://doi.org/10.1002/pan3.10080>
- Perfecto, I., Vandermeer, J., Mas, A., & Pinto, L. S. (2005). Biodiversity, yield, and shade coffee certification. *Ecological Economics*, 54(4), 435–446. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.009>
- Philpott, S. M., Bichier, P., Rice, R., & Greenberg, R. (2007). Field-testing ecological and economic benefits of coffee certification programs. *Conservation Biology*, 21(4), 975–985. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00728.x>
- Potts, S. G., Petanidou, T., Roberts, S., O'Toole, C., Hulbert, A., & Willmer, P. (2006). Plant-pollinator biodiversity and pollination services in a complex Mediterranean landscape. *Biological Conservation*, 129(4), 519–529. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2005.11.019>
- Prado, M. M., García, D. G., & Sastre, R. M. (2018). Los insectos polinizadores en la agricultura: importancia y gestión de su biodiversidad. *Revista Ecosistemas*, 27(2), 81–90. <https://doi.org/10.7818/RE.2014.27-2.00>
- Princé, K., Moussus, J.-P., & Jiguet, F. (2012). Mixed effectiveness of French agri-environment schemes for nationwide farmland bird conservation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 149, 74–79. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.11.021>
- Rasmussen, L. V., Coolsaet, B., Martin, A., Mertz, O., Pascual, U., Corbera, E., ... Ryan, C. M. (2018, June). Social-ecological outcomes of agricultural intensification. *Nature Sustainability*. Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/s41893-018-0070-8>
- Renner, A., Cadillo-Benalcazar, J. J., Benini, L., & Giampietro, M. (2020). Environmental pressure of the European agricultural system: Anticipating the biophysical consequences of internalization. *Ecosystem Services*, 46, 101195. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101195>

Rey, P. J. (2011). Preserving frugivorous birds in agro-ecosystems: lessons from Spanish olive orchards. *Journal of Applied Ecology*, 48(1), 228–237. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01902.x>

Rey, P. J., Manzaneda, A. J., Valera, F., Alcántara, J. M., Tarifa, R., Isla, J., ... Ruiz, C. (2019). Landscape-moderated biodiversity effects of ground herb cover in olive groves: Implications for regional biodiversity conservation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 277, 61–73. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2019.03.007>

Rundlöf, M., Bengtsson, J., & Smith, H. G. (2007). Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 813–820. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01448.x>

Rundlöf, M., Bengtsson, J., & Smith, H. G. (2008). Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 813–820. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01448.x>

Rusch, A., Delbac, L., Thiéry, D., & Thiéry, D. (2017). Grape moth density in Bordeaux vineyards depends on local habitat management despite effects of landscape heterogeneity on their biological control. *Journal of Applied Ecology*, 54, 1794–1803. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12858>

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. <https://doi.org/10.1111/ele.12128>

Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005, August). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - Ecosystem service management. *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>

Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., ... Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3), 661–685. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>

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>

van der Windt, H. J., & Swart, J. A. A. (2018). Aligning nature conservation and agriculture: the search for new regimes. *Restoration Ecology*, 26, S54–S62. <https://doi.org/10.1111/rec.12570>

Winter, S., Bauer, T., Strauss, P., Kratschmer, S., Paredes, D., Popescu, D., ... Batáry, P. (2018). Effects of vegetation management intensity on biodiversity and ecosystem services in vineyards: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13124>

CAPÍTULO 1

LOW-INTENSITY MANAGEMENT BENEFITS SOLITARY BEES IN OLIVE GROVES

*



Martínez-Núñez, C., Manzaneda, A. J., Isla, J., Tarifa, R., Calvo, G., Molina, J. L., ... Rey, P. J. (2020). *Journal of Applied Ecology*, 57(1), 111–120. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13511>

Abstract

1) One of the current challenges for applied ecologists is to understand how to manage/restore agroecosystems in a sustainable and cost-effective way. The Intermediate Landscape Complexity Hypothesis (ILCH) predicts that the effectiveness of agri-environmental measures (AES) on biodiversity and ecosystem services recovery is often largest in landscapes of intermediate complexity. This hypothesis has rarely been tested in savannah-like permanent agroecosystems.

2) Focusing on pollinators, we test the ILCH at the regional scale in Mediterranean olive orchards, one of the most important permanent agroecosystems in the world. We inferred abundance of cavity-nesting pollinators in 40 paired olive orchards (extensively versus intensively managed herbaceous cover) in 20 localities selected across a landscape complexity gradient. We also studied how different magnitudes in local management switches may affect pollinators by considering organic and intensive fields as management extremes in olive orchards. We used 208 solitary bee-nest boxes to measure colonization rates. Additionally, we conducted pollinator surveys to ascertain that colonization rate was a representative proxy for pollinator activity.

3) Our results showed that (1) changes in colonization rates due to local herb cover management peaked at intermediate landscape complexity, with extensively managed fields rendering higher

colonization rates. (2) Organic fields had higher colonization rates than their control farms regardless of landscape complexity. (3) There was a highly significant correlation between bee-nest colonization rates and density of pollinators foraging on flowers, which suggests that colonization rate is a good estimator of pollinator activity.

4) Policy implications: The maintenance of ground herb cover (main agri-environmental measure in olive orchards) is a cost-effective investment allowing recuperation of pollinators when targeting olive farms located in landscapes of intermediate complexity. Additionally, fostering organic farming (still minority in olive groves) for the conservation of solitary bees should be a priority for policy makers since its effects are beneficial in any landscape.

CAPÍTULO 2

INTERACTING EFFECTS OF LANDSCAPE AND MANAGEMENT ON PLANT-SOLITARY BEE NETWORKS IN OLIVE ORCHARDS

* *



Martínez-Núñez, C., Manzaneda, A. J., Lendínez, S., Pérez, A. J., Ruiz-Valenzuela, L., & Rey, P. J. (2019). *Functional Ecology*, 1365-2435. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13465>

Abstract

1) Understanding how multi-scale environmental heterogeneity shapes the structure and functions of animal and plant communities is pivotal in agroecology. Our capacity to ensure the provision of ecosystem services (ES), the sustainability of agroecosystems, and the efficiency of agri-environmental schemes (AES) relies on this knowledge.

2) There is growing interest in how biodiversity and ES are affected by the interplay between landscape characteristics and agricultural management (e.g. Intermediate Landscape Complexity Hypothesis; ILCH). However, studies have typically focused on classical measures of community structure (e.g. species abundance, richness, and biodiversity), tending to neglect the effects on the structure and stability of ecological networks and the increased risk of biotic homogenization (i.e. loss of β -diversity).

3) In this work, we use bee trap nests to sample pollen-solitary bee mutualistic networks in 9 pairs of olive groves under different management regimes (conventional vs. organic) in a landscape complexity gradient in southern Spain. We analyse the mutualistic networks at farm level to test the ILCH and study how agricultural practices and landscape complexity interact to affect the properties of these networks. We also explore the effects on spatial biotic homogenization by performing multivariate

4) analyses of the composition and abundance of bee-plant communities and their pairwise interactions.

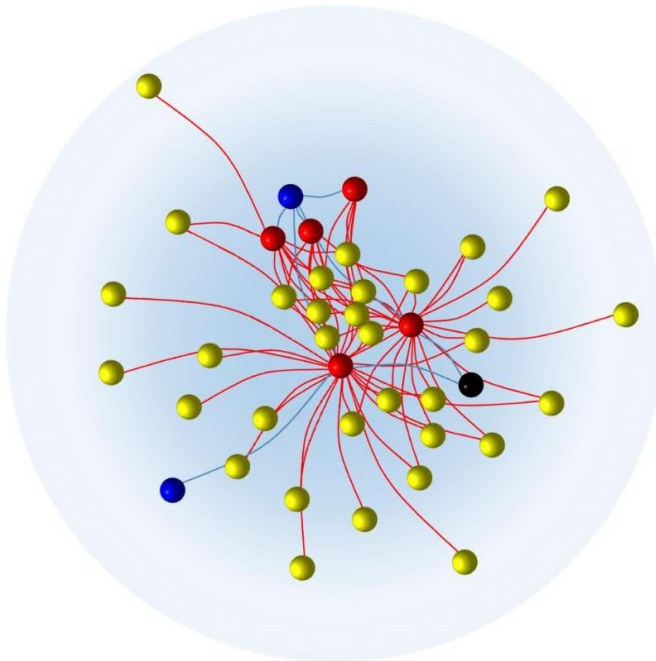
5) The results show that solitary bee-plant networks have greater complexity and stability on organic olive farms embedded in relatively heterogeneous landscapes. Differences from conventional management were higher in landscapes of intermediate complexity but were non-significant on olive farms located in simpler landscapes. β -diversity of bees, plants and their pairwise interactions was also greater on organic olive farms.

6) In conclusion, human-induced environmental heterogeneity interacts at different scales to shape plant-solitary bee networks in olive groves, which may have important implications for ES provision and the effectiveness of agri-environmental measures.

CAPÍTULO 3

HYBRID NETWORKS REVEAL CONTRASTING EFFECTS OF AGRICULTURAL INTENSIFICATION ON ANTAGONISTIC AND MUTUALISTIC MOTIFS

* * *



Martínez-Núñez C, Rey PJ. Hybrid networks reveal contrasting effects of agricultural intensification on antagonistic and mutualistic motifs. *Funct Ecol.* 2021; 35: 1341–1352. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13800>

Abstract

1) Anthropogenic-driven perturbations such as agricultural intensification can affect simultaneously and distinctly several species groups and ecosystem functions. Unveiling these concurrent effects on interdependent species groups connected by different types of ecological interactions is a key challenge for ecologists.

2) In this study, we used bee trap nests to sample hybrid networks that combined mutualistic and antagonistic interactions to explore agricultural intensification effects on the representation of network motifs (i.e., subnetworks showing different interaction types between a small number of species). Also, we assessed the variability of network motif's frequencies on farms with similar management regimes and the dissimilarity between farms with different ones. For this, we implemented a novel approach, calculating network functional spaces based on probability density estimates of network motif's frequencies, using network motifs as traits.

3) Results showed that organic practices maximize the representation of mutualistic (cavity nesting bees-plants) and predation (wasps-prey and bees/wasp-antagonists) motifs. In contrast, intensive agriculture favored generalist and intraguild predation interactions. Lastly, the frequency of motifs representing antagonistic interactions was more inconsistent and unpredictable across sites than the mutualistic motifs, especially on intensified farms.

4) Our novel approach, dissecting hybrid networks into their motifs and analyzing the functional space defined by these, reported detailed and contrasting effects of agricultural intensification on network motifs that represent the mutualistic and antagonistic interactions in this system.

CAPÍTULO 4

DIRECT AND INDIRECT EFFECTS OF AGRICULTURAL PRACTICES, LANDSCAPE COMPLEXITY AND CLIMATE ON INSECTIVOROUS BIRDS, PEST ABUNDANCE AND DAMAGE IN OLIVE GROVES

* * * *



Martínez-Núñez C., Rey P.J., Manzaneda A.J., Tarifa R., Salido T., Isla J., Pérez A.J., Camacho F.M., & Molina J.L. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 304 (2020), 107-145,
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107145>.

Abstract

1) Pesticides used in agriculture to prevent yield and economic loss are a threat for the natural heritage worldwide. Finding win-win solutions for pest control management in sustainable and profitable agriculture is a current yet elusive challenge for human societies. The main alternative to reduce pest damage in a sustainable manner consists in fostering natural enemies through the extensification of agricultural practices or the promotion of heterogeneous landscapes. However, very few studies have analyzed the combined effects of these components on natural enemies and pests simultaneously.

2) In this work, we fit meta-models (using Piecewise Structural Equation Models) aiming to understand the direct and indirect effects of agricultural management, landscape heterogeneity and climatic variables on insectivorous birds, pest abundance and crop damage. For this, we focus on olive groves, one of the most important woody agroecosystems worldwide, and its two main pest species.

3) We found that management extensification and landscape heterogeneity benefited pest control and supported more insectivorous birds. Compared to landscape effects, abundance/richness of insectivorous birds were poor predictors of pest abundance and damage, suggesting that other natural enemies might be currently more important for pest control in olive groves. Lastly, we found a decoupled response of pest abundance and pest damage that may be attributed to insecticide use. This suggests that predation pressure by birds might

predict better pest abundance than pest damage in our system. Current predation pressure by birds against pests in olive groves seems very low. Fostering extensive management and landscape heterogeneity increases the abundance of insectivorous birds in this system, potentially enhancing the pest control service.

CAPÍTULO 5

ANT COMMUNITY POTENTIAL FOR PEST CONTROL IN OLIVE GROVES: MANAGEMENT AND LANDSCAPE EFFECTS

* * * * *



Martínez-Núñez, C., Rey, P. J., Salido, T., Manzaneda, A. J., Camacho, F. M., & Isla, J. (2021). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 305, 107-181. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107185>.

Abstract

1) Ants are important pest control agents in many agroecosystems worldwide. However, little is known about how management, landscape complexity, their interaction, and the ecological contrast generated by different agricultural practices affect their communities and the potential pest control they can provide.

2) Here, we surveyed ant communities in 40 paired olive groves with different agricultural management across 20 localities spanning a wide range of landscape complexity at the regional scale. We also conducted field experiments with dummy plasticine models and fresh prey to explore the ant potential to control the two main pests of the olive tree (olive moth and olive fly). In addition, we calculated an index, the Ant-community Predation Function (APF), which informs about the predation pressure exerted by ant communities over these pests.

3) Results show that: a) the maintenance of herb cover at intermediate landscape complexity sites maximizes the abundance and potential for pest control by ants; b) the ecological contrast affects ant abundance and ant richness but does not impact the predation function; c) APF is a good measure of pest control potential at the community level; and, d) *Tapinoma nigerrimum* is an important ant species for pest control in our system, which seems little affected by local or landscape heterogeneity.

4) The maintenance of herb cover, organic farming and a certain landscape complexity is beneficial for ant communities and increase their contribution to pest control in olive groves.

RESULTADOS GENERALES

Los principales resultados obtenidos en esta tesis doctoral se pueden separar en dos grandes bloques, atendiendo a las funciones ecosistémicas de polinización y de depredación de plagas por enemigos naturales. En cuanto a los resultados que conciernen al apartado de polinización, se mostró que la complejidad del paisaje modera los efectos del manejo local sobre la conservación de abejas solitarias. Las diferencias provocadas por el manejo fueron máximas en paisajes de complejidad intermedia. Sin embargo, el contraste ecológico puede jugar un papel clave, ya que olivares ecológicos más respetuosos ambientalmente y con la biodiversidad (cubierta herbácea y manejo ecológico), presentaron beneficios no dependientes del paisaje para las abejas y las plantas de las que se alimentan. Esto se vio principalmente reflejado en las tasas de colonización. También se observó que el manejo agrícola afecta a las redes de interacción que relaciona a las abejas con las plantas de la cubierta vegetal. Una de las amenazas de la intensificación del manejo agrícola fue la homogeneización de las especies y de las interacciones entre estas, perdiéndose especies raras que suelen situarse, estructuralmente hablando, en la periferia de las redes.

En el tercer capítulo se mostró cómo la intensificación agrícola no afectó negativamente a todas las especies, ni a todas las funciones

ecosistémicas, ya que, aunque sí homogeneiza y perjudica las interacciones mutualistas, los depredadores generalistas se vieron favorecidos por la simplificación del hábitat. Se observó que la frecuencia de las interacciones generalistas de depredación en los nidales artificiales se vio incrementada en olivares con manejo intensivo, aunque, estas interacciones fueron bastante estocásticas y dependientes de sitio.

En lo que concierne a la función de depredación y su traslado al servicio de control de plagas del olivo, se observó que, la complejidad del paisaje y el manejo extensivo de la cubierta herbácea incrementó la abundancia y riqueza de aves insectívoras. Sin embargo, su abundancia o riqueza no tuvo una repercusión clara en la disminución de plagas o reducción del daño causado por estas. Estas especies se mantienen en los parches de área seminatural, y hacen un uso muy limitado de la matriz del olivar. Además, su accesibilidad y/o apetencia por las dos principales plagas del olivar (mosca y polilla del olivo) es bastante reducida, por aspectos que tienen que ver con la historia natural de estas especies. Estos resultados fueron respaldados por estudios experimentales posteriores, no incluidos en esta tesis doctoral (citado en discusión). Mientras que las aves insectívoras no se mostraron eficaces como controladoras de plagas del olivar, las hormigas sí revelaron un gran potencial. El potencial depredador de la comunidad de hormigas, tanto por su composición como por su abundancia se vio maximizado en olivares con manejo extensivo de la cubierta y paisajes

intermedios, siendo este otro caso que apoya la hipótesis de la complejidad intermedia del paisaje. No obstante, los resultados sugirieron que el servicio ecosistémico de control de plagas por hormigas podría estar bastante asegurado independientemente del manejo agrícola o el paisaje, gracias a la abundancia y ubicuidad de especies tolerantes como *Tapinoma nigerrimum*, que aparecen en todos los olivares y tienen una gran apetencia por estas plagas.

DISCUSION GENERAL

Uno de los mayores retos para la sociedad humana en la actualidad consiste en mejorar la sostenibilidad de los sistemas de producción agrícola y aumentar la biodiversidad, maximizando los servicios ecosistémicos que esta nos ofrece. En este sentido, existe la necesidad acuciante de generar conocimiento científico que permita comprender cómo la degradación del hábitat mediada por acciones antrópicas a distintas escalas (tanto a escala de manejo local, como a escala de paisaje) empobrece la biodiversidad, así como sus funciones y servicios ecosistémicos en paisajes agrícolas. La adquisición de este conocimiento facilitaría la propuesta de soluciones que aúnen sostenimiento productivo y conservación de biodiversidad en estos agroecosistemas. El proyecto en el que se enmarca esta tesis doctoral es el primero en mostrar de manera empírica y a gran escala la importancia del manejo agrícola, del contexto paisajístico, y su efecto combinado sobre varios grupos taxonómicos y los servicios ecosistémicos que estos pueden proveer en el olivar. Los resultados derivados de esta tesis doctoral pretenden contribuir a comprender en mayor profundidad los patrones ecológicos en sistemas agrícolas permanentes. Además, estos resultados son relevantes desde el punto de vista aplicado, y podrían suponer un soporte empírico que asista a políticos y gestores en la toma de decisiones para asegurar la sostenibilidad en la producción del olivar

a la vez que se favorece una buena conservación de la biodiversidad en este cultivo.

El olivar ha caracterizado el paisaje de los países ligados al Mar Mediterráneo durante siglos e incluso milenios (Zohary & Spiegel-Roy, 1975). Su importancia, no sólo a nivel socioeconómico, sino también como refugio para miles de especies han hecho de este agroecosistema un lugar considerado tradicionalmente clave para la conservación de la flora y fauna mediterráneas (Carpio, Oteros, Tortosa, & Guerrero-Casado, 2016; Potts et al., 2006; Rey, 1993, 2011; Rey et al., 2019). Su potencial para la conservación continúa siendo evidente, ya que recientemente se han encontrado en olivares de Andalucía más del 10% de las especies de herbáceas de la Península Ibérica, 1/5 de las especies de abejas solitarias, 1/3 de las especies de aves y 1/5 de las especies de hormigas (Rey et al., 2019; Cano, Rey, Martínez-Núñez et al., inédito) e incluso se continúan describiendo nuevas especies asociadas a estos sistemas (Blanca, Cueto, Fuentes, Sáez, & Tarifa, 2018). Su importancia estratégica para la conservación y el desarrollo de la sociedad humana en regiones Mediterráneas ha llevado a considerar otorgar al “bosque de olivos” la categoría de Patrimonio Mundial de la Humanidad por la UNESCO (ver Ojeda-Rivera, Andreu-Lara, & Infante-Amate, 2018 para un análisis de los pros y contras para recibir este nombramiento). Sin embargo, la creciente intensificación agrícola que ha sufrido el olivar en las últimas décadas (Infante-Amate et al., 2016), y cuya tendencia parece agravarse con la aparición del olivar

super intensivo o de seto, amenaza el potencial que este cultivo ha tenido tradicionalmente para retener y conservar biodiversidad (Morgado et al., 2020). Además, la creciente área dedicada al cultivo del olivo ha generado una gran simplificación del paisaje en grandes extensiones de terreno, con posibles consecuencias negativas para la diversidad y función de muchos grupos (Gámez-Virués et al., 2015; Grab, Danforth, Poveda, & Loeb, 2018; Kennedy et al., 2013). Sorprendentemente, pese a que el olivar es un cultivo de gran importancia estratégica (Moreira, Herrera, & Beja, 2019) y pese al potencial peligro que supone la intensificación agrícola y la homogeneización del paisaje para la biodiversidad y la provisión de servicios ecosistémicos en el olivar (Herrera, Costa, Medinas, Marques, & Mira, 2015; Martínez-Núñez et al., 2020a; Rey et al., 2019), existe poca literatura disponible que aborde estas cuestiones más allá de pequeños estudios con un número limitado de réplicas y/o una extensión geográfica local. Por ello, resulta de gran importancia dar respuestas a estos aspectos inexplorados hasta ahora en el olivar. En especial atender a los efectos sinérgicos de manejo y paisaje sobre varios grupos y sus funciones, así como la importancia del contraste ecológico, sitúa el estudio de la biodiversidad del olivar y sus funciones en el mismo contexto conceptual que se está usando en la moderna teoría agroecológica aplicada a otros cultivos, especialmente en los anuales (Tschardt et al. 2012, Scheper et al. 2013), lo que permite establecer generalizaciones entre tipos de cultivo y particularidades

para cada uno. Por todo ello, en esta tesis doctoral, se muestran resultados sobre los efectos independientes y sinérgicos del manejo agrícola y la complejidad del paisaje en la biodiversidad y servicios ecosistémicos de distintos grupos de fauna vertebrada e invertebrada en el olivar.

En general, los resultados obtenidos muestran un efecto importante del manejo agrícola sobre la biodiversidad. La remoción sistemática de la cubierta herbácea tiende a ejercer un efecto negativo sobre las comunidades de abejas solitarias que anidan en cavidades sobre el suelo (Martínez-Núñez et al., 2020a), aves insectívoras (Martínez-Núñez et al., 2020b; Martínez-Núñez et al., 2020c) y hormigas (Martínez-Núñez et al., 2021). Además, este perjuicio se traslada a la simplificación y homogeneización biótica de las interacciones planta-abejas solitarias y de las comunidades que las componen (Martínez-Núñez et al., 2019) debido principalmente a la pérdida de especies raras, situadas en la periferia de estas redes de interacción (Martínez-Núñez, Manzaneda, & Rey, 2020d). Se hace así patente la gran importancia que efectos de abajo hacia arriba (*bottom-up*) tienen en las comunidades animales, algunas de las cuales no están directamente ligadas a plantas herbáceas, como es el caso de muchas aves y hormigas. Posiblemente, este efecto desde abajo hacia arriba en la red trófica se debe a que una mayor riqueza y abundancia de especies en niveles tróficos basales (plantas) proveen más oportunidades de nicho y mayor disponibilidad de alimento (Joern & Laws, 2013; Schuldt

et al., 2019). La presencia de cubierta herbácea y los recursos que ofrecen es un factor clave de los ecosistemas, una piedra angular de la que dependen gran parte de los procesos y funciones ecosistémicos. Otros estudios también han descrito efectos “*bottom-up*” similares para la diversidad de hormigas y aves en monocultivos (Rivera-Pedroza et al., 2019) y para otras funciones como la dispersión de semillas (Vollstädt et al., 2018). Estos resultados apoyan el papel clave de la cubierta herbácea como base fundamental para múltiples grupos y funciones en agroecosistemas (revisado por Isbell et al., 2017). Por todo ello, mantener una cubierta herbácea rica y abundante en el olivar parece un aspecto importante para conservar la diversidad y abundancia de especies, lo cual añade valor a los ya conocidos beneficios de la cubierta herbácea en el olivar, como: reducción de la erosión (García-Ruiz, 2010; Gómez, Sobrinho, Giráldez, & Fereres, 2009), aumento de la fertilización del suelo (Kavvadias & Koubouris, 2019) o retención e infiltración de agua (Gómez et al., 2009 y revisado en Kavvadias & Koubouris, 2019). Además, la intensificación agrícola tiende a disminuir la diversidad de especies, en todos los grupos estudiados, a excepción de los antagonistas generalistas en los nidales (Martínez-Núñez & Rey, inédito). Además de nuestros estudios, varios autores han mostrado efectos negativos de la intensificación del olivar a varias escalas sobre artrópodos (Álvarez et al., 2019; D. Paredes et al., 2019) siendo estos efectos muy patentes en olivares super intensivos, que tienen un grado de intensificación exacerbado (Morgado et al., 2020).

Sin embargo, nosotros aportamos dos matices muy importantes. El primero es que el grado de intensificación ecológica puede ser clave o no dependiendo del grupo que se estudie. Mientras que, por ejemplo, el beneficio en abejas solitarias y hormigas aumenta notablemente al pasar de un manejo intensivo a otro extensivo y además ecológico (no uso de agroquímicos), confirmándose la relevancia de la intensidad del contraste ecológico generado por las prácticas agroambientales para estos grupos (Martínez-Núñez et al., 2021; Martínez-Núñez et al., 2020a) no es así para aves insectívoras. Esto se debe seguramente al hecho de que los herbicidas y pesticidas pueden tener un efecto muy directo sobre las abejas solitarias y hormigas que forrajean en flores y viven en el suelo, mientras que el grupo de las aves está menos expuesto y/o es más tolerante a las dosis de agroquímicos a las que están sometidos. La mayoría de los estudios en cultivos permanentes, muestran resultados similares. Por ejemplo, un meta-análisis en viñedos reportó efectos positivos de la extensificación agrícola (mantenimiento de cubierta herbácea) en múltiples grupos y servicios ecosistémicos, siendo estos beneficios aún más fuertes en viñedos ecológicos (Winter et al., 2018). Sin embargo, también es frecuente encontrar en la literatura efectos mixtos sobre distintos grupos. Por ejemplo, algunos autores han reportado en viñedos que aunque el cultivo ecológico favorece a algunos grupos, como arañas, son otros elementos del paisaje como proximidad a ríos o setos, los que favorecen la abundancia y diversidad de murciélagos (Froidevaux et al., 2017). De manera similar,

nosotros también encontramos que la intensificación agrícola puede beneficiar a los antagonistas de abejas y avispa que anidan en cavidades sobre el suelo, posiblemente porque hábitats simples favorecen la abundancia de generalistas y la detectabilidad de los nidos (Martínez-Núñez & Rey, inédito). Esto sugiere que, aunque hay medidas que tienden a favorecer múltiples grupos y funciones, existe una gran dependencia del contexto y no es fácil generalizar resultados ni medidas que sirvan para todos los cultivos, lugares y grupos taxonómicos. El segundo matiz que aporta nuestros estudios estriba en cómo las diferencias de manejo en un cultivo altamente estable como el olivar, no son en algunos casos determinantes, sino que dependen de efectos de paisaje. Esto se traduce en la necesidad de considerar el contexto paisajístico a la hora de valorar la eficacia de un cambio de manejo (ver más adelante).

A diferencia del manejo agrícola, la complejidad del paisaje no fue, en general, una característica que explicase de manera directa (aunque sí moderó los efectos del manejo agrícola) las diferencias de biodiversidad de los grupos estudiados en los olivares, con la notable excepción de las aves insectívoras. Este resultado parece lógico, ya que las aves tienen una mayor dependencia del paisaje por su mayor rango de uso de hábitat y movilidad. Sin embargo, abejas solitarias y hormigas dependen en mayor medida de las condiciones locales y podrían no ser tan dependientes de efectos a escala de paisaje, aunque estos han sido ampliamente reportados, sobre todo para gradientes paisajísticos

extremos y tipos de uso de suelo muy intensivos (revisado por Winfree, Bartomeus, & Cariveau, 2011). Es interesante remarcar que la mayoría de los estudios que analizan los efectos de paisaje se han realizado en cultivos anuales, donde además existe una fuerte correlación entre la complejidad de paisaje y el grado de intensificación agrícola (sitios con paisajes simples son además normalmente, manejados de manera más intensiva) en los que la gran inestabilidad y temporalidad del cultivo implica una gran dependencia de los polinizadores por los elementos de paisaje ajenos al cultivo. Además, pocos estudios utilizan un enfoque funcional de la complejidad del paisaje (Fahrig et al., 2011) lo cual podría explicar parte de las diferencias observadas en la literatura.

Pese a que el efecto directo del paisaje fue una variable débil en general, a menudo se observó un efecto mediado a través del manejo agrícola. Es decir, las diferencias debidas al manejo agrícola dependieron del contexto paisajístico. Este efecto, ya predicho por Tscharrntke et al., (2012) y mostrado en una síntesis cuantitativa por Kennedy et al., (2013) para polinizadores, fue corroborado por varios de los estudios aquí expuestos. El patrón más observado respalda la hipótesis de la complejidad intermedia del paisaje (explicada en introducción), y ha sido reportado en varios agroecosistemas y para diferentes grupos (Concepción et al., 2012; Jonsson et al., 2015) y particularmente a nivel multitaxonómico en el olivar (Rey et al. 2019). Es interesante mencionar que el papel del paisaje también depende del grado de contraste ecológico que genere el manejo agrícola. Es decir,

cuando las diferencias promovidas por el manejo agrícola son lo suficientemente fuertes, el efecto del paisaje pasa, en ocasiones, a ser secundario. A raíz de esta observación se propuso la hipótesis de la concentración de la biodiversidad, que muestra cómo olivares con un manejo muy enfocado a la conservación podrían tener una mayor diversidad independientemente del paisaje, generando islas de elevada biodiversidad.

Una de las reflexiones más llamativas e inesperadas derivada de la tesis doctoral y basada en el conjunto de resultados radica en cómo el mantenimiento de la biodiversidad no siempre conlleva una mejora de los servicios ecosistémicos, y en ningún caso una ganancia lineal o proporcional. Por ejemplo, una mayor riqueza de abejas no conlleva un aumento de la “*seed set*” (Cano, Rey, Martínez-Núñez et al., inédito), un aumento en la riqueza y abundancia de aves insectívoras no repercute en un mayor control de plagas, una comunidad más rica de hormigas no tiene por qué mejorar el control de plagas. Esto significa, que la provisión de servicios ecosistémicos es un argumento insuficiente para justificar la conservación de comunidades muy diversas en paisajes agrícolas. Estos resultados ya se han mostrado en diversos estudios que tratan con polinizadores (Kleijn et al., 2015) y forma parte del recurrente debate sobre diversidad-función en ecología (Crowder & Jabbour, 2014; Hooper et al., 2005). Aunque se han argumentado beneficios a largo plazo derivados de la biodiversidad, como, por ejemplo, la estabilidad (y aseguramiento) de las funciones

tras cambios ambientales o fluctuaciones poblacionales fuertes (Yachi & Loreau, 1999), también es cierto que hay especies muy generalistas y tolerantes a perturbaciones, como la hormiga *Tapinoma nigerrimum*, que, en el caso del olivar, es de las especies más importantes para el control de plagas (Redolfi, Tinaut, Pascual, & Campos, 1999 y resultados en esta Tesis). Desde nuestra perspectiva, esto no quiere decir que no debemos centrar nuestros esfuerzos en conservar la biodiversidad en los olivares, sino que, por el contrario, su importancia no debe quedar supeditada a la provisión de un o unos pocos servicios ecosistémicos que se consideran importantes para la economía o bienestar humano. Múltiples funciones ecosistémicas y beneficios rara vez medidos, como el valor estético o un mejor ciclo de nutrientes se ven mejorados gracias a una mayor diversidad. Estos resultados, también apuntan a que la función puede no depender tanto de la diversidad taxonómica, sino de la diversidad funcional, como varios autores han mostrado que sucede con el servicio de polinización (Martins, Gonzalez, & Lechowicz, 2015). Quizá por ello, cada vez es más frecuente analizar efectos de gradientes ambientales sobre rasgos funcionales o espacios multifuncionales (Coutinho, Garibaldi, & Viana, 2018; Hass et al., 2018). Estudios posteriores deberán, además, abordar cómo distintos gradientes ambientales afectan comparativamente a la diversidad funcional y la taxonómica, y qué umbral de empobrecimiento taxonómico provoca pérdida de diversidad funcional

y función/servicio (Tarifa et al., en revisión, para un ejemplo con plantas herbáceas en el olivar).

Comparación con patrones arrojados en otros cultivos permanentes y en cultivos anuales

Los resultados obtenidos son coherentes con la literatura disponible para cultivos anuales. En general, parece que las tres hipótesis ensayadas responden de manera similar en cultivos anuales y arbóreos permanentes. Sin embargo, se aprecian algunas diferencias a nivel general o regional que pueden ser notables. En primer lugar, en agroecosistemas permanentes parece haber una menor dependencia de la complejidad del paisaje o de elementos externos al cultivo. Algunas de estas causas pueden deberse a que en algunas regiones (como Andalucía) los cultivos arbóreos cubren normalmente mayores extensiones (por ejemplo, las fincas estudiadas variaron normalmente desde decenas a centenas de hectáreas) que los cultivos anuales, y, por lo tanto, la escala de paisaje incluye normalmente mucha área del propio cultivo. Es por esto que el manejo local a escala de finca puede tener mayor importancia en cultivos arbóreos, pues existe una menor influencia o probabilidad de intercambio de especies (“*spillover*”) con otros hábitats adyacentes. También quizá por este motivo, parece más importante incluir elementos de diversificación de paisaje (v.g., mantener o recuperar parches improductivos de vegetación

seminatural) dentro de la finca. Además, los cultivos permanentes pueden suponer en sí mismos hábitats de calidad, y constituir fuentes de diversidad. Por ejemplo, Potts et al., 2006, encontraron más especies de polinizadores en olivares que en áreas seminaturales cercanas. Sin embargo, los cultivos anuales, por su elevada temporalidad y perturbación durante el cosechado, son eminentemente sumideros de diversidad, que deben tomar prestadas las especies de zonas cercanas o adyacentes. Esto les convierte en sistemas más dependientes del paisaje, y de fuentes de diversidad cercanas, como márgenes florales, o tierras en barbecho, que aportan polinizadores y enemigos naturales al cultivo (Woodcock et al., 2016).

Cabe destacar, como consideración muy importante en este tipo de estudios, un concepto que ha sido objeto de debate recurrente durante nuestros muestreos de campo y en la fase de interpretación de los resultados. Y es que, los sistemas agrícolas están sometidos a fuertes/frecuentes perturbaciones exógenas que diluyen o anulan los procesos denso-dependientes de retroalimentación (“*feedback*”) que pueden determinar dinámicas más estables y cobrar más importancia en los ecosistemas naturales o menos perturbados. Por ello, se espera que las fluctuaciones de las comunidades respondan a dinámicas muy alejadas del equilibrio. Sin embargo, a menudo se asume que la abundancia y diversidad de especies observadas responden estrechamente a una capacidad de carga determinada por el hábitat (v.g., las abundancias de depredadores y presas son interdependientes, o la

abundancia de polinizadores responde a la de flores). Es decir, que las comunidades observadas están en equilibrio con el ambiente en el que se encuentran (en este caso una determinada finca y/o paisaje) (ver tres ejemplos en la Figura 1). En nuestro caso, asumimos que el término de error absorbe todas estas variaciones no explicadas por los factores controlados, pero merece la pena estudiar en profundidad el alcance de esta potencial fuente de sesgo en los muestreos. En el futuro, cabe esperar el desarrollo de modelos que tengan en cuenta, no sólo la no linealidad de las relaciones, sino también las dinámicas de no equilibrio en un determinado sistema. Afortunadamente, el agroecosistema estudiado, por su naturaleza arbórea y permanente es relativamente estable en comparación con otros sistemas, como los cultivos anuales. En estos últimos, la fuerte temporalidad del sistema implica una dinámica más alejada del equilibrio y una mayor dependencia de hábitats complementarios al cultivo. Por ello, se prevé que el contexto paisajístico adquiera una mayor importancia en estos casos (y nuestros resultados así lo sugieren). Recientemente se ha puesto en evidencia el hándicap que supone esta gran inestabilidad, y se están proponiendo alternativas, como, por ejemplo: mantener áreas de barbecho de ciclo largo (Qing & Hualin, 2017; Kuussaari et al. 2011; Robleño et al. 2018) , aumentar la diversidad y asincronía de cultivos en los paisajes agrícolas (Redlich, Martin, & Steffan-Dewenter, 2018; Tiemann, Grandy, Atkinson, Marin-Spiotta, & McDaniel, 2015) o aumentar la proporción de áreas seminaturales que confieren estabilidad temporal y

son la fuente principal de polinizadores en los paisajes agrícolas (Martínez-Núñez, Kleijn, Fijen et al., inédito).

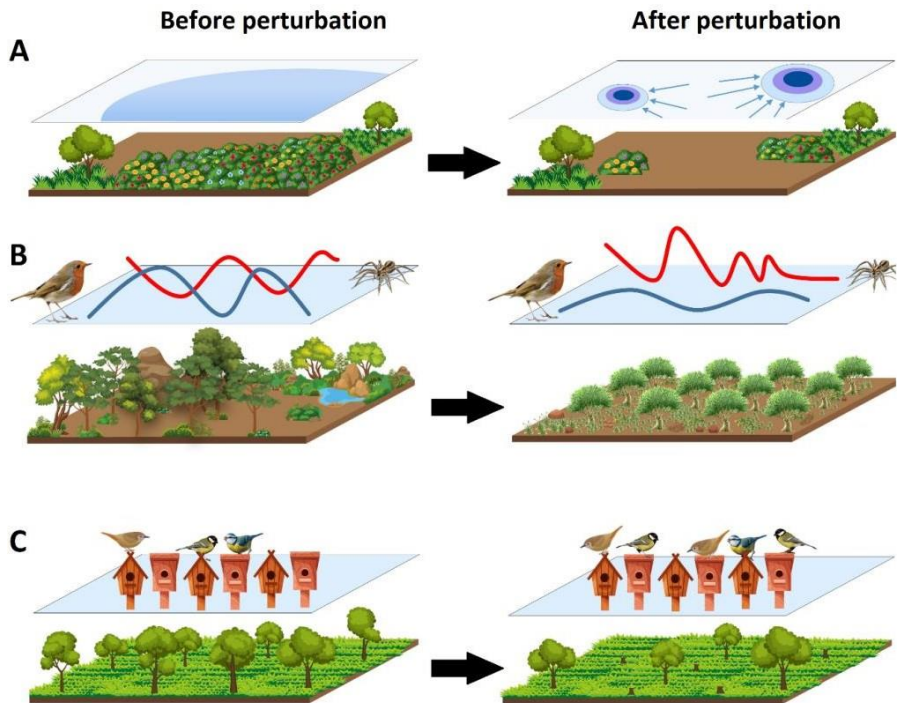


Figura 1. Tres casos en los que las dinámicas alejadas del equilibrio pueden implicar desacoples importantes en la relación entre idoneidad de hábitat o disponibilidad de recursos y la señal observada (v.g., riqueza o abundancia de especies) mediante muestreos. (A) Concentración o dilución de individuos/especies: tras la reducción de hábitat disponible, individuos/especies podrían concentrarse en las escasas zonas con recursos, aumentando la densidad por unidad de área con recurso. (B) La dinámica de abundancia o diversidad de enemigos

naturales y sus presas puede no ser interdependiente en ambientes altamente alterados, sino que responden con mayor intensidad a otras variables ambientales (como clima o uso de pesticidas). (C) En hábitats con gradientes de perturbación diferentes, el uso de los recursos aportados de manera antrópica (como cajas nido) podría no ser proporcional, siendo mayor en hábitats menos idóneos. Vectores para componer la figura se descargaron de www.freepik.com y www.oceanpng.org.

Enseñanzas de los resultados más importantes

Debido al carácter altamente aplicado de esta tesis doctoral, se discuten algunas de las implicaciones prácticas más importantes concernientes a cada uno de los tres grupos principales estudiados.

El grupo de las abejas solitarias que anidan en cavidades por encima del nivel del suelo se vio especialmente beneficiado por un manejo extensivo de la cubierta y ecológico. Estos insectos parecen ser especialmente sensibles al uso de herbicidas y pesticidas y, por tanto, un manejo extensivo de la cubierta puede no beneficiarles si la finca no se encuentra en un paisaje con cierta complejidad, que aporte sitios de nidificación. Es por ello clave, que, junto a la extensificación del manejo agrícola, se lleven a cabo simultáneamente medidas que enriquezcan el paisaje, como aumentar el número de parches de vegetación seminatural. Interesantemente, las tasas de colonización de abejas solitarias que anidan en cavidades sobre el suelo mostraron una correlación positiva con tasas de visitas florales, tanto a escala de

vecindario (parches florales cercanos a los nidales artificiales) como a escala de finca (Martínez-Núñez et al., 2020a). Por lo tanto, las tasas de colonización parecen ser un buen bioindicador del estado de estas comunidades y de su actividad de polinización (o de visitas florales) que puede medirse de forma sencilla y relativamente rápida. Así, esta herramienta podría utilizarse para evaluar el estado de conservación/recuperación de los olivares, además de ser una herramienta de restauración al proveer lugares de nidificación a un gremio que puede ver muy mermado este recurso en los paisajes homogéneos con escasa presencia de zonas improductivas seminaturales.

En paisajes de olivar, las aves insectívoras se ven beneficiadas por paisajes complejos y aparecen en mayor medida en parches de hábitat seminatural (en especial las especies forestales). El uso que hacen estas aves del olivar propiamente dicho es sorprendentemente escaso. Principalmente, las aves genuinamente forestales rara vez entran a la matriz del olivar (datos tanto de censos como obtenidos usando muestreos con redes, Camacho, Tarifa, Rey et al. Inédito, Martínez-Núñez et al. 2020b). El difícil acceso al alimento, así como la disminución de la complejidad estructural a escala de finca (v.g., la escasez de olivos con troncos viejos y patrones heterogéneos), restringen el hábitat útil para estas aves a los parches de hábitat seminatural. La falta de complejidad estructural también afecta a otros grupos como murciélagos, con potencial para controlar plagas en el

olivar (Costa et al., 2020). El nulo control de plagas llevado a cabo por aves insectívoras en el olivar parece responder más a una falta de accesibilidad o apetencia que a escasez de aves insectívoras (Martínez-Núñez et al., en revisión), sin embargo, si se desea promover la conservación de estas especies, es clave mantener una buena proporción de parches de hábitat seminatural en el paisaje y aumentar la complejidad estructural del propio cultivo. Actualmente, se están analizando restos fecales de aves insectívoras capturadas con redes en estos mismos olivares, para detectar restos de plagas mediante marcadores moleculares altamente específicos y mediante metabarcoding. Estos resultados confirmarán (o desmentirán) los hallazgos observacionales y experimentales aquí mostrados. Afortunadamente, existen grupos como las hormigas, otros artrópodos como las crisopas, la especie *Anthocoris nemoralis* (Paredes et al., 2019) o los murciélagos (Costa et al., 2020; Herrera et al., 2015) que parecen mostrar un potencial mayor para el control de algunas plagas del olivar y en los que sería interesante depositar más atención en el futuro.

Por último, las hormigas sí mostraron gran eficacia como controladoras de plagas del olivo (Martínez-Núñez et al., 2021). Muchas especies tienen una alta apetencia tanto por la larva de la mosca del olivo, como por la oruga de la polilla del olivo. Además, la presencia de algunas especies ubicuas asegura altas tasas de ataque incluso en olivares intensivos situados en paisajes simples (Martínez-Núñez et

al.,2021; Redolfi et al., 1999). Por ello, el servicio ecosistémico de control de plagas puede mejorarse simplemente favoreciendo la abundancia de hormigas (v.g. manteniendo suelos profundos y poco alterados). Sin embargo, maximizar la diversidad de hormigas es algo más complicado, y requiere del mantenimiento de la cubierta herbácea, un manejo ecológico, y cierta complejidad a escala de paisaje.

REFERENCIAS

- Álvarez, H. A., Morente, M., Oi, F. S., Rodríguez, E., Campos, M., & Ruano, F. (2019). Semi-natural habitat complexity affects abundance and movement of natural enemies in organic olive orchards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 285, 106618. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2019.106618>
- Blanca, G., Cueto, M., Fuentes, J., Sáez, L., & Tarifa, R. (2018). *Linaria qartobensis* sp. nov. (Plantaginaceae) from the southern Iberian Peninsula. *Nordic Journal of Botany*, 36(8), e01914. <https://doi.org/10.1111/njb.01914>
- Carpio, A. J., Oteros, J., Tortosa, F. S., & Guerrero-Casado, J. (2016). Land use and biodiversity patterns of the herpetofauna: The role of olive groves. *Acta Oecologica*, 70, 103–111. <https://doi.org/10.1016/J.ACTAO.2015.12.007>
- Concepción, E. D., Díaz, M., Kleijn, D., Báldi, A., Batáry, P., Clough, Y., ... Verhulst, J. (2012). Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *Journal of Applied Ecology*, 49(3), no-no. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02131.x>
- Costa, A., Silva, B., Jiménez-Navarro, G., Barreiro, S., Melguizo-Ruiz, N., Rodríguez-Pérez, J., ... Herrera, J. M. (2020). Structural simplification compromises the potential of common insectivorous bats to provide biocontrol services against the major olive pest *Prays oleae*. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 287. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106708>
- Coutinho, J. G. da E., Garibaldi, L. A., & Viana, B. F. (2018). The influence of local and landscape scale on single response traits in bees: A meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 256, 61–73.
- Crowder, D. W., & Jabbour, R. (2014). Relationships between biodiversity and biological control in agroecosystems: Current status and future challenges. *Biological Control*, 75, 8–17. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.10.010>

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., ... Martin, J. L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2), 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>

Froidevaux, J. S. P., Louboutin, B., & Jones, G. (2017). Does organic farming enhance biodiversity in Mediterranean vineyards? A case study with bats and arachnids. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 249, 112–122. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2017.08.012>

Gámez-Virués, S., Perović, D. J., Gossner, M. M., Börschig, C., Blüthgen, N., De Jong, H., ... Westphal, C. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature Communications*, 6(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/ncomms9568>

García-Ruiz, J. M. (2010). The effects of land uses on soil erosion in Spain: A review. *catena*, 81(1), 1–11. <https://doi.org/10.1016/J.CATENA.2010.01.001>

Gómez, J. A., Sobrinho, T. A., Giráldez, J. V., & Fereres, E. (2009). Soil management effects on runoff, erosion and soil properties in an olive grove of Southern Spain. *Soil and Tillage Research*, 102(1), 5–13. <https://doi.org/10.1016/J.STILL.2008.05.005>

Grab, H., Danforth, B., Poveda, K., & Loeb, G. (2018). Landscape simplification reduces classical biological control and crop yield. *Ecological Applications*, 28(2), 348–355. <https://doi.org/10.1002/eap.1651>

Hass, A. L., Liese, B., Heong, K. L., Settele, J., Tschardtke, T., & Westphal, C. (2018). Plant-pollinator interactions and bee functional diversity are driven by agroforests in rice-dominated landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 253, 140–147. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2017.10.019>

Herrera, J. M., Costa, P., Medinas, D., Marques, J. T., & Mira, A. (2015). Community composition and activity of insectivorous bats in Mediterranean olive farms. *Animal Conservation*, 18(6), 557–566. <https://doi.org/10.1111/acv.12209>

Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a

consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>

Infante-Amate, J., Villa, I., Aguilera, E., Torremocha, E., Guzmán, G., Cid, A., & González de Molina, M. (2016). The Making of Olive Landscapes in the South of Spain. A History of Continuous Expansion and Intensification (pp. 157–179). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-26315-1_8

Isbell, F., Adler, P. R., Eisenhauer, N., Fornara, D., Kimmel, K., Kremen, C., ... Scherer-Lorenzen, M. (2017). Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems. *Journal of Ecology*, 105(4), 871–879. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12789>

Joern, A., & Laws, A. N. (2013). Ecological Mechanisms Underlying Arthropod Species Diversity in Grasslands. *Annual Review of Entomology*, 58(1), 19–36. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120811-153540>

Jonsson, M., Straub, C. S., Didham, R. K., Buckley, H. L., Case, B. S., Hale, R. J., ... Wratten, S. D. (2015). Experimental evidence that the effectiveness of conservation biological control depends on landscape complexity. *Journal of Applied Ecology*, 52(5), 1274–1282. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12489>

Kavvadias, V., & Koubouris, G. (2019). Sustainable soil management practices in olive groves. In *Soil Fertility Management for Sustainable Development* (pp. 167–188). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-5904-0_8

Kennedy, C. M., Lonsdorf, E., Neel, M. C., Williams, N. M., Ricketts, T. H., Winfree, R., ... Kremen, C. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, 16(5), 584–599. <https://doi.org/10.1111/ele.12082>

Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L. G., Henry, M., Isaacs, R., ... Potts, S. G. (2015). Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nature Communications*, 6(1), 36. <https://doi.org/10.1038/ncomms8414>.

Kuussaari M., Hyvönen T., Härmä O. 2011. Pollinator insects benefit from rotational fallows. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 143: 28-36.

Martínez-Núñez, C., Manzaneda, A. J., Isla, J., Tarifa, R., Calvo, G., Molina, J. L., ... Rey, P. J. (2020a). Low-intensity management benefits solitary bees in olive groves. *Journal of Applied Ecology*, 57(1). <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. (2019). Interacting effects of landscape and management on plant–solitary bee networks in olive orchards. *Functional Ecology*, 33(12). <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13465>

Martínez-Núñez, C., Manzaneda, A. J., & Rey, P. J. (2020d). Plant-solitary bee networks have stable cores but variable peripheries under differing agricultural management: Bioindicator nodes unveiled. *Ecological Indicators*, 115. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106422>

Martínez-Núñez, Carlos, Rey, P. J., Manzaneda, A. J., García, D., Tarifa, R., Molina, J. L., & Salido, T. (2020b). Landscape drivers and effectiveness of pest control by insectivorous birds in a landscape-dominant woody crop. *BioRxiv*, 2020.03.07.981845. <https://doi.org/10.1101/2020.03.07.981845>

Martínez-Núñez, Carlos, Rey, P. J., Manzaneda, A. J., Tarifa, R., Salido, T., Isla, J., ... Molina, J. L. (2020c). Direct and indirect effects of agricultural practices, landscape complexity and climate on insectivorous birds, pest abundance and damage in olive groves. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 304, 107145. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107145>

Martínez-Núñez, Carlos, Rey, P. J., Salido, T., Manzaneda, A. J., Camacho, F. M., & Isla, J. (2021). Ant community potential for pest control in olive groves: Management and landscape effects. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 305, 107185. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107185>

Martins, K. T., Gonzalez, A., & Lechowicz, M. J. (2015). Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200, 12–20. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2014.10.018>

Moreira, F., Herrera, J. M., & Beja, P. (2019, August). Making olive oil sustainable. *Science. American Association for the Advancement of Science*. <https://doi.org/10.1126/science.aay7899>

Morgado, R., Santana, J., Porto, M., Sánchez-Oliver, J. S., Reino, L., Herrera, J. M., ... Moreira, F. (2020). A Mediterranean silent spring? The effects of olive farming intensification on breeding bird communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 288, 106694. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106694>

Ojeda-Rivera, J. F., Andreu-Lara, C., & Infante-Amate, J. (2018, December). Reasons and misgivings of a heritage recognition: The olive grove landscapes of Andalusia. *Boletín de La Asociación de Geógrafos Españoles. Asociación Española de Geografía*. <https://doi.org/10.21138/bage.2471>

Paredes, D., Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Benítez, E., & Campos, M. (2019). Natural habitat increases natural pest control in olive groves: economic implications. *Journal of Pest Science*, 92(3), 1111–1121. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01104-w>

Potts, S. G., Petanidou, T., Roberts, S., O’Toole, C., Hulbert, A., & Willmer, P. (2006). Plant-pollinator biodiversity and pollination services in a complex Mediterranean landscape. *Biological Conservation*, 129(4), 519–529. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2005.11.019>

Qing, W., & Hualin, X. (2017). A Review and Implication of Land Fallow System Research. *Journal of Resources and Ecology*, 8(3), 223–231. <https://doi.org/10.5814/j.issn.1674-764x.2017.03.002>

Redlich, S., Martin, E. A., & Steffan-Dewenter, I. (2018). Landscape-level crop diversity benefits biological pest control. *Journal of Applied Ecology*, 55(5), 2419–2428. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13126>

Redolfi, I., Tinaut, A., Pascual, F., & Campos, M. (1999). Qualitative aspects of myrmecocenosis (Hym., Formicidae) in olive orchards with different agricultural management in Spain. *Journal of Applied Entomology*, 123(10), 621–627. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.1999.00411.x>

Rey, P.J. (1993) The role of olive orchards in the wintering of frugivorous birds in Spain. *Ardea*, 81, 151– 160.

Rey, P. J. (2011). Preserving frugivorous birds in agro-ecosystems: lessons from Spanish olive orchards. *Journal of Applied Ecology*, 48(1), 228–237. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01902.x>

Rey, P. J., Manzaneda, A. J., Valera, F., Alcántara, J. M., Tarifa, R., Isla, J., ... Ruiz, C. (2019). Landscape-moderated biodiversity effects of ground herb cover in olive groves: Implications for regional biodiversity conservation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 277, 61–73. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2019.03.007>.

Rivera-Pedroza, L. F., Escobar, F., Philpott, S. M., & Armbrrecht, I. (2019). The role of natural vegetation strips in sugarcane monocultures: Ant and bird functional diversity responses. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 284, 106603. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106603>.

Robleño I., Storkey J., Solé-Senan X. et al. 2018. Using the response-effect trait framework to quantify the value of fallow patches in agricultural landscapes to pollinators. *Applied Vegetation Science* 21: 267-277.

Schuldt, A., Ebeling, A., Kunz, M., Staab, M., Guimarães-Steinicke, C., Bachmann, D., ... Eisenhauer, N. (2019). Multiple plant diversity components drive consumer communities across ecosystems. *Nature Communications*, 10(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09448-8>.

Tiemann, L. K., Grandy, A. S., Atkinson, E. E., Marin-Spiotta, E., & McDaniel, M. D. (2015). Crop rotational diversity enhances belowground communities and functions in an agroecosystem. *Ecology Letters*, 18(8), 761–771. <https://doi.org/10.1111/ele.12453>.

Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., ... Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3), 661–685. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>

Vollstädt, M. G. R., Ferger, S. W., Hemp, A., Howell, K. M., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2018). Seed-dispersal networks respond differently to resource effects in open and forest habitats. *Oikos*, 127(6), 847–854. <https://doi.org/10.1111/oik.04703>.

Winfree, R., Bartomeus, I., & Cariveau, D. P. (2011). Native Pollinators in Anthropogenic Habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(1), 1–22. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145042>.

Winter, S., Bauer, T., Strauss, P., Kratschmer, S., Paredes, D., Popescu, D., ... Batáry, P. (2018). Effects of vegetation management intensity on biodiversity and ecosystem services in vineyards: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13124>.

Woodcock, B. A., Bullock, J. M., McCracken, M., Chapman, R. E., Ball, S. L., Edwards, M. E., ... Pywell, R. F. (2016). Spill-over of pest control and pollination services into arable crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 231. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.023>

Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(4), 1463–1468. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1463>

Zohary, D., & Spiegel-Roy, P. (1975). Beginnings of fruit growing in the Old World. *Science*, 187(4174), 319–327. <https://doi.org/10.1126/science.187.4174.319>

CONCLUSIONS

- 1) The maintenance of the herb cover in olive groves increases colonization rates in bee trap nests, but these benefits driven by herb cover often depend also on landscape context and are maximized in intermediate landscapes. However, organic management increases colonization rates in all landscapes.
- 2) Intensive farming in olive groves modifies the structure of plant-solitary bee interaction networks, making them more unstable and homogeneous.
- 3) Intensive farming diminishes the representation of mutualistic and direct predation interactions occurring in bee trap nests but maximizes intra-guild predation and generalist predation interactions.
- 4) Extensive herb cover management and landscape complexity increase the abundance of insectivorous birds in olive orchards, but these have very little impact on pest abundance and pest damage, which are more strongly affected by climatic and landscape variables.
- 5) Ants are good pest control agents in olive groves, which abundance and pest control potential are maximized with an extensive herb cover management, and an intermediate degree of landscape complexity. However, to increase their diversity, an organic management is needed.
- 6) Organic farming with ground herb covers, proved to be the best management regime for conserving biodiversity in olive groves, being these benefits less (or not) dependent on landscape

complexity. Still, the maintenance and promotion of patches of semi-natural habitat is key to foster the diversity of some groups like insectivorous birds.

- 7) The diversity or abundance of species is not always related to the provision of the studied ecosystem services, remarking the need for a more functional approach and for decoupling the importance of biodiversity from single (or few) ecosystem services based on economic values.

El olivar, corazón y alma del mediterráneo, cultivo madre que caracteriza el paisaje de extensos territorios, da trabajo a sus gentes y las alimenta, está en peligro.

La intensificación agrícola y la simplificación del paisaje amenazan la diversidad animal que, durante milenios, ha encontrado refugio en este cultivo, pudiendo afectar también negativamente a los servicios ecosistémicos que esta provee al ser humano.

En esta tesis doctoral, se estudia por primera vez, a escala regional, cómo la intensificación agrícola y la complejidad del paisaje afectan de manera independiente y conjunta a la diversidad en el olivar, y a sus servicios ecosistémicos.

A través de sus capítulos estudiaremos los efectos de manejo agrícola y paisaje sobre abejas solitarias, aves y hormigas, con el objeto de generar conocimiento empírico y contribuir así a una producción sostenible en este cultivo estratégico para la economía, la sociedad y la conservación.