



UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Efectes dels marges i de la gestió agrícola sobre els àfids i els seus enemics naturals en sistemes cerealistes de secà

Agnès Salat Moltó



Aquesta tesi doctoral està subjecta a la llicència **Reconeixement- NoComercial – SenseObraDerivada 4.0. Espanya de Creative Commons.**

Esta tesis doctoral está sujeta a la licencia **Reconocimiento - NoComercial – SinObraDerivada 4.0. España de Creative Commons.**

This doctoral thesis is licensed under the **Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivs 4.0. Spain License.**

Efectes dels marges i de la gestió agrícola
sobre els àfids i els seus enemics naturals
en sistemes cerealistes de secà

Agnès Salat Moltó

Barcelona, abril de 2019



UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Facultat de Biologia

Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals

Programa de doctorat de Biodiversitat

**Efectes dels marges i de la gestió agrícola sobre els
àfids i els seus enemics naturals en sistemes
cerealistes de secà**

Memòria presentada per Agnès Salat Moltó per optar al grau de
Doctora per la Universitat de Barcelona

Barcelona, abril de 2019

La doctoranda

Agnès Salat Moltó

La directora de la tesi

El director i tutor de la tesi

Dra. Berta Caballero López

Dr. José Manuel Blanco Moreno

AGRAÏMENTS

Aquesta tesi doctoral hagués estat del tot impossible sense el suport i la col·laboració de totes aquelles persones que m'han envoltat durant tot aquest temps, a les quals estic profundament agraïda.

Vull donar les gràcies al José, el meu director de tesi que em va introduir al món de la recerca amb el TFG i més endavant em va brindar l'oportunitat de realitzar aquesta tesi. José, moltes gràcies per descobrir-me el meravellós món d'R, per estar sempre disposat a seure i resoldre'm els dubtes, pels ànims en els moments complicats, ... en definitiva, per tota la teva ajuda!

També a la meva directora, la Berta, per la seva expertesa i el seu consell en la part entomològica. Moltes gràcies també pel teu bon humor, la teva comprensió, les teves ganes de fer coses, les propostes i sobretot moltes gràcies per dedicar-me el teu temps!

Aquesta tesi també hagués estat impossible sense la col·laboració de molts experts entomòlegs que m'han ajudat a identificar tot el que he anat trobant. Gràcies en particular al Nico, per la seva infinita paciència, no només de mirar-se tots i cada un dels àfids que li he enviat, sinó també de revisar les dades una i altra vegada per resoldre tots els meus dubtes. També a en Josep, a la Mar, a l'Emilio i a en Juli. Moltes gràcies per dedicar part del vostre temps a les meves mostres.

A tots els companys del grup de recerca d'Agroecologia: en David i l'Àlex, per introduir-me al món de l'agricultura, a la Lourdes per tenir sempre un somriure o una anècdota per alegrar el dia, a la Marian, la Paola i la Roser, per ajudar-me amb la feina de camp i per compartir l'experiència de fer una tesi. Al Xavier per gestionar i possibilitar aquest grup, i pel seu "ánimo". Un agraïment molt especial a la Laura Armengot per la seva amistat i el seu suport incondicional, malgrat la distància! Moltes gràcies per animar-me d'*skype* a *skype*, Laura!!

Als companys "del quart pis": l'Aaron, l'Albert, l'Arnau, l'Estela, l'Eulàlia, el Marc, l'Empar, el Pep... per les interessantíssimes i hilarants converses al COFFEA o fent una cervesa. En especial a l'Alba, per estar sempre disposada a ajudar amb un somriure i al Carlos, per compartir els moments exasperants de la burocràcia.

La vida durant el doctorat no es limita a la universitat, i per això també vull donar unes gràcies infinites a tots els meus amics, als que ja tenia i als que he conegut durant aquests anys: Laura, Guillem, Miquel, Alba, Aleix, Antonio, Lluís, Berta, Daniel, Judit, Ferran, Martí, Xavi, Elena, Marçal, Laura R., Quim, ... Moltes gràcies a tots pel vostre suport i els vostres ànims, per les bromes, pels jocs, per aguantar les meves explicacions infinites i, en definitiva, per estar sempre allà i posar-me de bon humor!

Moltes gràcies també als meus pares, al meu germà, a les meves àvies, i a tota la família pel vostre amor i els vostres ànims. Infinites gràcies al Xavier, per no fallar-me mai, pel seu amor, per la seva comprensió, pel seu suport, per deixar-me compartir la vida amb ell.

Moles gràcies a tots!

CONTINGUTS

1	Introducció	1
1.1	L'agricultura i la pèrdua de biodiversitat	3
1.2	La pèrdua de biodiversitat i la pèrdua de serveis ecosistèmics.....	5
1.3	El paper del paisatge en el control biològic	7
1.4	El control biològic dels àfids dels cultius de cereal de secà mediterranis.....	8
1.5	Justificació de l'estudi.....	13
2	Objectius.....	15
3	Materials i mètodes	19
3.1	Àrees d'estudi	21
3.2	Selecció i caracterització dels camps	23
3.3	Recollida i processat de les mostres	24
4	Capítol 1: Higher field-margin densities enhance aphid parasitism and parasitoid diversity on winter cereal crops under Mediterranean conditions.....	27
4.1	Introduction	31
4.2	Materials and methods	33
4.3	Results.....	38
4.4	Discussion	42
4.5	Conclusions.....	46
5	Capítol 2: Aggregation of organically managed fields promotes aphid parasitism in cereal crops under Mediterranean conditions.....	49
5.1	Introduction	53
5.2	Materials and methods	54

5.3	Results.....	59
5.4	Discussion	61
5.5	Conclusions.....	63
6	Capítol 3: Not all field margins are equally useful: effects of the vegetation structure of margins on cereal aphids and their natural enemies	65
6.1	Introduction	69
6.2	Methods.....	71
6.3	Results.....	77
6.4	Discussion	81
6.5	Conclusions.....	85
7	Discussió.....	87
7.1	Efectes dels marges i de la gestió sobre els àfids.....	89
7.2	Efectes dels marges i de la gestió sobre el parasitisme d'àfids de cereal	91
7.3	Interacció amb altres enemics naturals i altres nivells tròfics.....	94
7.4	Implicacions per a la gestió	95
8	Conclusions.....	99
9	Bibliografia.....	103
10	Apèndix.....	125

1 Introducció

1.1 L'agricultura i la pèrdua de biodiversitat

L'agricultura i la ramaderia han modificat radicalment el medi per orientar-lo a la producció d'aliment i de fibres naturals per a consum humà, de farratge per a consum animal o de biomassa per obtenir-ne energia. Aquest focus en la producció de biomassa d'una o unes poques espècies implica una simplificació de l'estructura dels ecosistemes, que sovint es considera que progressa en paral·lel amb una disminució de la biodiversitat (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Emperò, l'agricultura i la ramaderia han modelat el paisatge durant mil·lennis, creant un mosaic on s'intercalen diversos cultius, amb les seves pràctiques de gestió associades, i superfícies no cultivades. Aquesta diversitat d'hàbitats i microhàbitats ha permès mantenir una alta biodiversitat associada als agroecosistemes¹, adaptada als processos que hi tenen lloc (Tscharntke et al., 2005). La riquesa d'espècies d'alguns grups d'organismes en ecosistemes agrícoles pot ser fins i tot equivalent a l'associada a hàbitats no intervinguts per la gestió humana (Pimentel et al., 1992). Malauradament, des de mitjans del segle XX, a partir del que es coneix com a "Revolució Verda", l'agricultura ha patit un procés d'intensificació amb l'objectiu de maximitzar la producció agrícola (Tilman et al., 2002).

Aquesta orientació cap a la maximització de la producció agrícola ha tingut dos vessants, molt relacionats entre ells (Roschewitz et al., 2005b; Tscharntke et al., 2005). D'una banda, ha comportat una gran aportació de recursos i energia externs, en forma de productes de síntesi industrial, concretament herbicides, insecticides i fertilitzants (Tilman et al., 2002) i un increment de l'ús de maquinària agrícola (Robinson & Sutherland, 2002), possibilitats pel baix preu de l'energia fòssil i, en particular, del petroli. Això ha permès un augment de la producció (Fig. 1.1) però també ha provocat

¹ En aquesta tesi, el terme agroecosistema inclou no només el que succeeix dins dels cultius, sinó tot el mosaic de diferents (micro)hàbitats interrelacionats que s'entrellacen en els paisatges agrícoles.

greus problemes de contaminació dins i fora del propi ecosistema agrícola (Stoate et al., 2001).

D'altra banda, s'ha produït una homogeneïtzació dels paisatges agrícoles deguda principalment a dos processos: la focalització en la producció d'una o poques espècies en l'espai i en el temps, el que ha reduït la diversitat cultivada de manera simultània en el territori en un moment determinat; i l'eliminació, la degradació o la fragmentació de les àrees no cultivades, principalment dels marges, per tal de maximitzar l'àrea cultivada i facilitar-ne la gestió amb maquinària (Benton et al., 2003; Robinson and Sutherland, 2002).

Els hàbitats no cultivats, i en particular els marges en aquelles zones on domina l'ús agrícola, funcionen com a reservoris de biodiversitat i com a corredors biològics gràcies a la seva estructura interconnectada (Bassa et al., 2012a; Dainese et al., 2017), de manera que juguen un paper fonamental en el manteniment de la biodiversitat associada als sistemes agrícoles. La seva eliminació ha comportat una pèrdua de la capacitat de mantenir aquesta biodiversitat (Emmerson et al., 2016; Thies et al., 2011). En els casos en que aquestes àrees no cultivades es mantenen, han quedat reduïdes en extensió (marges més estrets i discontinus) i sovint amb una vegetació banalitzada, en detriment de la seva qualitat com a reservoris de biodiversitat (Bassa et al., 2012a; Boutin et al., 2002). És per això que,

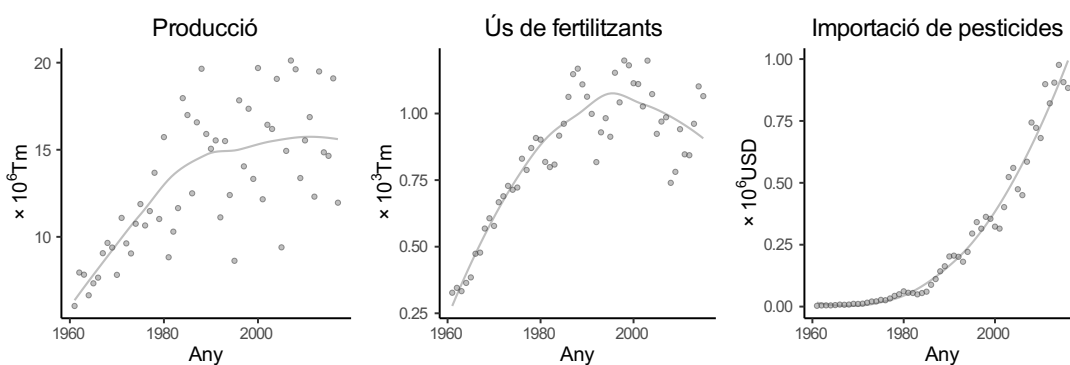


Figura 1.1: Tendències de l'agricultura a Espanya entre 1960 i 2015. Gràfics elaborats a partir de les dades de la FAO (2018).

juntament amb la intensificació de la gestió, aquesta homogeneïtzació del paisatge ha contribuït a accentuar globalment la davallada de la biodiversitat associada als agroecosistemes (Benton et al., 2003; Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Preston et al., 2002; Stoate et al., 2001).

1.2 La pèrdua de biodiversitat i la pèrdua de serveis ecosistèmics

La pèrdua de biodiversitat afecta el funcionament dels ecosistemes, en tant que redueix l'eficiència i l'estabilitat dels processos que hi tenen lloc (Cardinale et al., 2012). En el context dels agroecosistemes, la biodiversitat contribueix a mantenir la producció agrícola, a través de la regulació de processos tan indispensables per a l'agricultura com són la pol·linització, el control de plagues, el reciclatge de nutrients o el manteniment de la qualitat del sòl (Pimentel et al., 1992). Tots aquests processos s'engloben sota el que es coneix com a serveis ecosistèmics, que es defineixen com els beneficis que les persones obtenim dels ecosistemes (Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

Una part d'aquests serveis són proporcionats per organismes que conformen la biodiversitat salvatge (és a dir, diversitat no planificada en el sentit de Vandermeer et al., 1998) dels agroecosistemes. La intensificació de la gestió i els processos que l'acompanyen, inclosa l'homogeneïtzació del paisatge, han provocat una degradació de la qualitat de l'ecosistema agrícola com a hàbitat per a la biodiversitat beneficiosa. Si bé alguns dels serveis ecosistèmics es poden substituir per l'aplicació de productes de síntesi (per exemple, de pesticides) això pot resultar car, ineficient i, per sobre de tot, suposa un perill per la sostenibilitat dels sistemes agrícoles (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). En conseqüència, la pèrdua d'organismes beneficiosos amenaça la provisió de serveis ecosistèmics indispensables i, per tant, el sosteniment de la producció agrícola (Liere et al., 2017).

Entre els serveis ecosistèmics més rellevants per a la producció agrícola que ofereix la biodiversitat associada als agroecosistemes trobem el control biològic. El control biològic és el procés mitjançant el qual el creixement poblacional de patògens i plagues agrícoles és limitat per altres organismes presents de manera natural i se li estima un valor de 4,5 miliards de dòlars anuals (Losey & Vaughan, 2006).

Tot i ser un procés natural, el control biològic és també una estratègia de control de plagues per reduir o eliminar l'ús de pesticides, ja sigui en agricultura ecològica o sota el paradigma de la gestió integrada de plagues. Entès així, el control biològic fa referència a "l'ús d'organismes vius per suprimir la densitat de població o l'impacte d'una plaga específica, fent-la menys abundant o menys perjudicial del que seria altrament" (Eilenberg et al., 2001). Sota aquesta definició, Eilenberg et al. (2001) distingeixen quatre tipus d'estratègies de control biològic, de les quals tres ("clàssic", "inundatiu" i "inoculatiu") es caracteritzen per l'alliberament al sistema dels agents de control. La quarta estratègia recollida a la revisió s'anomena control biològic "de conservació" i consisteix en "modificar l'ambient o les pràctiques existents per a protegir o afavorir determinats enemics naturals o altres organismes per tal de reduir l'efecte de les plagues" (Eilenberg et al., 2001).

Així doncs, el control biològic de conservació es basa en els organismes que ja habiten els agroecosistemes i té per objectiu afavorir-ne l'efectivitat com a enemics naturals de les plagues agrícoles, és a dir, pretén potenciar un servei ecosistèmic ja existent al medi (Begg et al., 2017; Holland et al., 2016). Ja sigui sota el paraigua del control biològic com a estratègia de control de plagues o com a servei ecosistèmic que es dona espontàniament, en els últims anys ha augmentat l'estudi dels factors que afecten els enemics naturals de les plagues i el paper que pot jugar-hi la intensificació agrícola (Tscharntke et al., 2005).

1.3 El paper del paisatge en el control biològic

Un dels factors que afecta els enemics naturals de les plagues i que, per tant, pot incidir en el control biològic d'aquestes és l'estructura del paisatge agrícola. Diversos estudis demostren la importància de la complexitat del paisatge per a les poblacions d'enemics naturals (per exemple, els estudis recollits a la metaanàlisi de Chaplin-Kramer et al. (2011) i com la seva abundància disminueix en paisatges simplificats (per exemple, els estudis recollits a la revisió de Rusch et al., 2016).

S'addueixen diversos motius pels quals un paisatge complex manté poblacions més abundants i comunitats més diverses d'enemics naturals. Freqüentment, s'associa a la presència d'àrees no cultivades que, com a tals, poden aportar recursos diferents pels enemics naturals, i poden afavorir l'estabilitat temporal de les poblacions al llarg de l'any (Tscharrntke et al., 2008).

Ara bé, les evidències experimentals que demostrin una millora efectiva del control biològic en els camps de conreu són menys sòlides (Chaplin-Kramer et al., 2011). La predació entre diverses espècies de potencials enemics naturals, la presència de preses o hostes alternatius en els hàbitats no cultivats o el fet que aquests mateixos hàbitats puguin afavorir les plagues es proposen com a possibles raons de la falta de connexió entre l'increment de la població d'enemics naturals al medi i el control biològic als camps de cultiu (Tscharrntke et al., 2016).

D'altra banda, l'efecte del paisatge dependrà dels organismes en concret, tant de la plaga com dels seus enemics, i de les seves interrelacions. El paper del context geogràfic també és rellevant, ja que les diferències en el clima, la intensitat i productivitat regionals o els tipus d'hàbitats no cultivats presents repercutiran en l'efecte del paisatge tant sobre la plaga com sobre els seus enemics naturals (Karp et al., 2018; Thies et al., 2011). Però fins i tot en una determinada zona, el paisatge pot condicionar les relacions entre aquests organismes. En particular,

s'argumenta que l'escala espacial a la qual el paisatge és rellevant per cada grup d'organismes és diferent degut a les seves diferències en la capacitat de moure's entre les taques dels diversos hàbitats (Tscharntke et al., 2005). L'escala espacial a la qual és tractat el paisatge també és rellevant des del punt de vista de la gestió, donat que el poder de decisió dels agricultors sol limitar-se a les parcel·les que gestionen, i aquestes són sovint disperses i envoltades de parcel·les gestionades per altres agricultors (Bassa et al., 2012a).

Un altre factor que pot influir en el control biològic és la pròpia gestió dels camps i la seva intensitat. S'argumenta en aquest sentit que l'agricultura ecològica, pel fet de prescindir dels pesticides de síntesi industrial i afavorir les rotacions més diverses, pot augmentar la presència i la diversitat d'enemics naturals. La relació entre la gestió i el control biològic és poc clara, amb estudis que assenyalen efectes en sentits diversos: alguns autors troben un efecte beneficiós de la gestió ecològica (Birkhofer et al., 2016; Crowder et al., 2010; Östman et al., 2001; Puech et al., 2014) però altres obtenen uns resultats menys clars (Macfadyen et al., 2009; Purtauf et al., 2005; Winqvist et al., 2011). Els processos que afecten els enemics naturals i altres elements dels agroecosistemes, però, solen donar-se (tal com es diu més amunt) a nivell de paisatge. És per això que la gestió no només s'ha de considerar a nivell de camp, sinó aplicant-hi una visió de conjunt, considerant les unitats de gestió veïnes. La combinació de les intensitats de gestió de les diverses unitats determinaran la intensitat de gestió de la component agrícola del paisatge (Gabriel et al., 2010).

1.4 El control biològic dels àfids dels cultius de cereal de secà mediterranis

1.4.1 El cultiu de cereal a Catalunya

El cultiu extensiu de cereal de secà ocupa un 35% de la superfície agrícola a Catalunya, sent una de les principals orientacions productives del territori (Idescat, 2016). Principalment, es tracta de cereals d'hivern com el blat i

l'ordi, que se sembren a la tardor i es seguen a finals de primavera o durant la primera meitat de l'estiu, segons la varietat i la zona.

Si bé aquests són també cultius principals a Europa (32% de l'àrea agrícola utilitzada, Eurostat, 2016), el clima del nostre territori determina un seguit de diferències respecte als cultius de cereals d'hivern en zones més temperades. El principal limitant d'aquests cultius a Catalunya és la disponibilitat d'aigua: el règim de precipitacions propi del clima mediterrani fa que l'escassetat d'aigua comenci justament quan la temperatura és òptima per a la maduració del gra. Aquesta limitació en els recursos hídrics i les temperatures altes pròpies de l'estiu fan que el rendiment potencial del cereal sigui més baix que en altres regions d'Europa, més fresques i plujoses. No obstant, Schils et al. (2018) han trobat que a la península Ibèrica només s'arriba, de mitjana, a un 47,2% de la producció potencial (que ja té en compte les limitacions climàtiques), possiblement degut a problemes afegits de gestió. En qualsevol cas, les baixes produccions, juntament amb el baix preu del gra fa que, fins i tot sota una gestió convencional, els agricultors rarament utilitzin insecticides (Pons & Starý, 2003). Aquesta absència de tractaments químics que puguin afectar directament la supervivència dels diferents grups d'artròpodes converteix aquests cultius en un marc d'estudi especialment adequat per avaluar-ne les interaccions.

1.4.2 Els àfids

Els àfids (Hemiptera, Aphididae) són una plaga molt important en diversos sistemes agrícoles i constitueixen la principal plaga d'artròpodes dels cereals. Poden perjudicar els conreus per dany directe (desviant els nutrients de la planta cap a ells) però també per danys indirectes, com ara a causa de la transmissió de virosis com el virus del nanisme i esgrogueïment (BYDV, *Barley Yellow Dwarf Virus*) o a causa del recobriment de les fulles amb els sucres que excreten, que pot desembocar en una infestació per fongs formant un tel que dificulta la fotosíntesi (Dedryver et al., 2010). Com a plaga, són particularment rellevants en sistemes

temperats. Per exemple, s'ha considerat que a Gran Bretanya es poden causar pèrdues d'entre el 10 i el 13% de la collita de blat d'hivern (Tatchell, 1989 citat a Dedryver et al., 2010) i a França, d'un 20% de la collita d'ordi (Dedryver et al., 2010).

L'establiment de les poblacions d'àfids i el seu creixement fins a esdevenir una plaga depèn del seu cycle vital i de la relació amb les condicions ambientals. El cycle vital dels àfids pot ser variable fins i tot intraespecíficament, però de manera general hi distingim cycles holocíclics i anholocíclics. El cycle holocíclic inclou una alternança entre una generació sexuada que produeix ous i una o diverses generacions partenogenètiques (Fig. 1.2). Així mateix, el cycle es pot desenvolupar en un sol grup de plantes hostes (monoic) o requerir la migració entre dos hostes de famílies botàniques diferents (dioic). Una espècie holocíclica pot tenir paral·lelament una línia anholocíclica (només formes partenogenètiques) que en general es desenvoluparà sobre l'hoste secundari (Nieto Nafria et al., 2005). És el cas de moltes de les espècies rellevants com a plagues del cereal, que tenen com a hoste secundari les gramínies: en un clima amb hiverns suaus com el mediterrani litoral, les formes partenogenètiques poden sobreviure tot l'hivern i per tant les poblacions no depenen (almenys exclusivament) dels ous que puguin pondre les formes sexuades. Per tant,

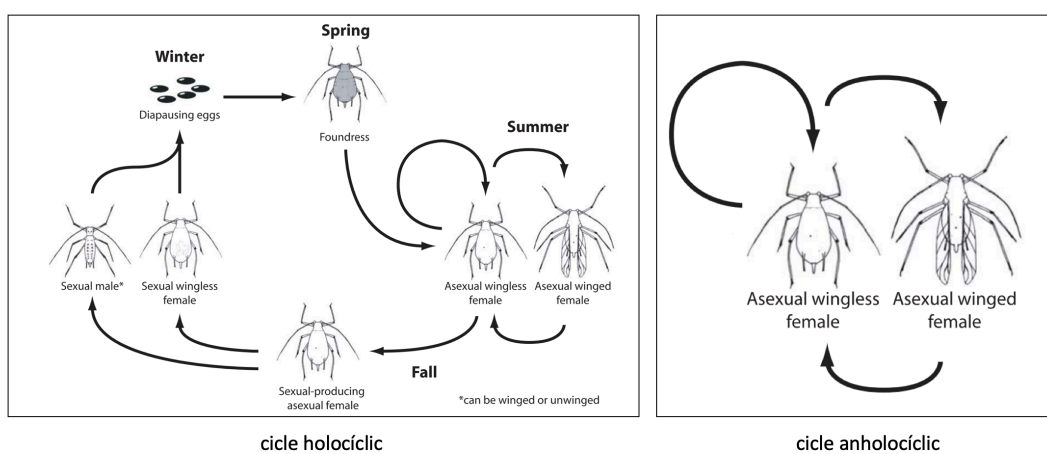


Figura 1.2: Diagrama dels dos possibles cycles vitals dels àfids, modificat de Shingleton, et al. (2003).

moltes espècies que en climes més rigorosos, amb hiverns més freds, presentarien un cicle holocíclic, a Catalunya solen ser anholocíclics (Pons et al., 1993).

Així doncs, el cereal pot ser colonitzat des del moment que es sembra per formes alades partenogenètiques, que donen lloc a colònies de femelles partenogenètiques, en general àpteres. Les taxes de reproducció per partenogènesi són dependents de la temperatura ambient, per això quan pugen les temperatures durant la primavera les poblacions creixen ràpidament i poden esdevenir una plaga. Per exemple, algunes espècies més rellevants pels cultius de cereal, com *Sitobion (Sitobion) avenae* (Fabricius), arriben a produir entre dos i tres individus nous per femella cada dia (Plantegenest et al., 1996). Quan les colònies són molt grans o quan la qualitat de la planta hoste disminueix, les nimfes es desenvolupen en adults alats i emprenen el vol buscant un nou hoste on formar una nova colònia. Al mateix temps, la fecunditat de les femelles àpteres restants disminueix i, sota l'actuació concurrent dels enemics naturals, la colònia acaba per desaparèixer (Pons et al., 1989).

Degut a les característiques climàtiques de Catalunya, també s'observen diferències en la temporalitat dels àfids respecte Europa central i septentrional. El cicle característic dels àfids en el cereal inclou una fase de creixement exponencial que culmina amb un pic que disminueix abruptament (Brabec et al., 2014). Lumbierres et al. (2007) han argumentat que el cicle del cereal temporalment més condensat que es dona en les contrades de clima mediterrani impedeix que es desenvolupi aquest pic, ja que, a mig creixement de les colònies, aquestes s'estabilitzen i decreixen ràpidament per la maduració accelerada del cereal, que fa disminuir la seva qualitat nutricional per als àfids.

1.4.3 Els enemics naturals

Hi ha diversos organismes que poden actuar com a enemics naturals dels àfids, ja sigui depredant-los o parasitant-los. Els predadors es poden

distingir segons si són enemics especialitzats (exclusivament afidòfags o quasi) o generalistes (predadors d'altres organismes a més a més dels àfids). Alguns organismes afidòfags ho són només en el seu estadi larval (sírfids, crisopes, parasitoides). La presència de larves d'aquests grups depèn principalment de que els adults arribin per a pondre els ous a prop de les colònies o sobre els mateixos àfids, donat que les larves tenen una mobilitat molt reduïda o, en el cas dels parasitoides, nul·la.

Tal com s'ha exposat anteriorment (vegeu punt 1.3), s'argumenta que a les zones que tinguin més recursos per millorar la supervivència i la reproducció d'aquests adults, aquests agents de control biològic poden ser més abundants (Ramsden et al., 2015a). En aquest sentit, alguns estudis apunten que, per bé que és interessant estudiar la comunitat d'enemics naturals present en zones de diversa complexitat paisatgística, caldria que això anés acompanyat per mesures dels efectes que poden tenir sobre el control efectiu dels àfids (Chaplin-Kramer et al., 2011).

L'estudi simultani de tots dos vessants (presència i caracterització de la comunitat d'enemics i nivell de control que aporten) requereix molts recursos i potser per això els estudis se solen centrar en un aspecte o l'altre (Chaplin-Kramer et al., 2011; Holland et al., 2017; Karp et al., 2018). Entre els diversos grups d'enemics naturals, però, els parasitoides (Hymenoptera: Parasitica) ofereixen un gran avantatge davant d'aquesta problemàtica. Els àfids parasitats canvien la seva morfologia a mesura que la larva del parasitoide es desenvolupa, adoptant una aparença globular i canviant de color. A més a més, fins i tot quan l'imago del parasitoide ja ha emergit, el cos de l'àfid queda fermament enganxat a la superfície de les plantes. D'aquesta manera, és fàcil obtenir per una banda la taxa de parasitisme (donat que en queda el testimoni) i, mantenint els àfids parasitats aïllats individualment fins a l'emergència de l'imago, la identitat dels seus organismes parasitants.

1.5 Justificació de l'estudi

El paper del paisatge en el control biològic d'àfids, i en concret el que efectuen els parasitoides, ha estat l'objectiu de nombrosos estudis efectuats en cultius de cereal (p. e. Alignier et al., 2014; Caballero-López et al., 2012b; Dainese et al., 2017; Gagic et al., 2011; Holland et al., 2008; Östman et al., 2001; Plečáš et al., 2014; Rand et al., 2012; Rusch et al., 2013; Thies et al., 2005; Winqvist et al., 2011), però gran part d'aquesta recerca s'ha fet en països de l'Europa central i septentrional.

A la península Ibèrica s'ha estudiat també el paper del paisatge sobre el control biològic, però sobretot en cultius no cerealístics, com ara en pomeres (Miñarro & Prida, 2013), en oliveres (Paredes et al., 2015) o en alfals (Pons et al., 2013). Així mateix, diversos estudis han caracteritzat la comunitat d'artròpodes relacionades amb el cereal, incloent els àfids i els seus enemics naturals (Lumbierres et al., 2007; Pons & Starý, 2003), i també els efectes de la gestió agrícola sobre tots dos grups d'organismes (Caballero-López et al., 2010; Caballero-López et al., 2012a), però manca un coneixement detallat de l'efecte del paisatge sobre els àfids dels cereals.

Així mateix, són especialment rars els estudis que tracten aquests aspectes considerant el paisatge a una escala petita, de detall, atorgant un protagonisme específic als marges. Molts estudis que relacionen les característiques del paisatge amb els àfids i els seus enemics naturals realitzats al centre i nord d'Europa es centren en la presència d'hàbitats naturals o seminaturals entre les àrees cultivades o en la superfície que aquests hàbitats ocupen (Chaplin-Kramer et al., 2011; Perović et al., 2010). A diferència d'aquestes zones més productives, les zones cerealistes de Catalunya es caracteritzen per mantenir encara una xarxa de marges més o menys ben constituïda al voltant dels camps (Bassa et al., 2012b). D'altra banda, malgrat els esforços per realitzar una concentració parcel·lària, molt sovint els pagesos gestionen parcel·les repartides pel territori (Bassa et al., 2012a), afegint un nivell d'heterogeneïtat addicional. Aquestes condicions concretes del territori fan que sigui d'interès estudiar no només la

superfície ocupada per hàbitats no cultivats, sinó també la seva configuració espacial i quina és la gestió que es fa en les parcel·les agrícoles veïnes (Cohen & Crowder, 2017; Gabriel et al., 2010).

També són escassos els estudis que analitzin concretament la diversitat d'hàbitats que s'engloben sota l'etiqueta de "seminatural" i que investiguin el seu valor per a espècies concretes que puguin ser d'interès (Fahrig et al., 2011). És per tant rellevant no limitar-se a utilitzar els marges com un hàbitat homogeni, sinó distingir quines comunitats vegetals els ocupen i si les diferències en la vegetació poden tenir algun impacte en els àfids i en els seus enemics naturals.

Entenent que les polítiques per promoure una agricultura més sostenible han de poder ser traslladades a la gestió, sembla especialment important comprendre el paper que juguen els marges i altres hàbitats no cultivats a les escales sobre les quals els pagesos poden incidir més directament. Per aquestes raons, aquesta tesi adreça l'estudi dels efectes del paisatge sobre els àfids dels cereals i els seus parasitoides a Catalunya, un àmbit geogràfic on aquest aspecte ha estat poc estudiat. Ens centrem, a més a més, en dos aspectes del paisatge, els marges i la gestió de les parcel·les veïnes, ampliant així la base de coneixement que en un futur pugui permetre desenvolupar eines útils per als agricultors mediterranis.

2 Objectius

L'objectiu general de la tesi és millorar la comprensió de l'efecte dels marges dels cultius i de la gestió d'aquests últims sobre els àfids i els seus enemics naturals, en particular, els parasitoides, en el context cerealístic de la Catalunya mediterrània.

A continuació es detallen els objectius concrets de cadascun dels capítols que conformen la tesi:

Capítol 1

- Estudiar l'efecte de la densitat de la xarxa de marges sobre l'abundància d'àfids i sobre la taxa de parasitisme.
- Estudiar l'efecte de la densitat de la xarxa de marges sobre la diversitat d'àfids i dels seus parasitoides.

Capítol 2

- Estudiar l'efecte de la intensificació de la gestió agrícola a nivell de camp, mitjançant la dicotomia entre gestió convencional i gestió ecològica sobre l'abundància d'àfids i la taxa de parasitisme.
- Estudiar l'efecte del paisatge, en termes del percentatge de terra agrícola i de la proporció de terra gestionada de manera ecològica sobre l'abundància d'àfids i la taxa de parasitisme.

Capítol 3

- Avaluar si l'estructura de la vegetació dels marges adjacents, determinada a partir dels recobriments relatius de les formes vitals de les espècies que la conformen, afecta l'abundància d'àfids i d'enemics naturals.
- Determinar si els diversos grups d'enemics naturals responen de la mateixa manera a l'estructura dels marges

3 Materials i mètodes

3.1 Àrees d'estudi

L'estudi de la relació entre les característiques dels marges i de la gestió agrícola i els àfids i els seus enemics naturals el vam portar a terme entre els anys 2014 i 2016 en cultius de cereals a Catalunya. L'estudi inclou dues xarxes de mostreig d'abast molt diferent en zones dominades pel cultiu cerealista de secà: d'una banda, vam executar un mostreig exhaustiu a l'Espai d'Interès Natural de Gallecs; i, d'altra banda, vam mostrejar quatre localitats més repartides per la Catalunya central (Fig. 3.1). Aquesta multiplicitat de localitats respon a l'interès de caracteritzar i analitzar la resposta d'aquests organismes a diferents nivells.

L'Espai d'Interès Natural de Gallecs ($41^{\circ} 33' N$, $2^{\circ} 11' E$) és una àrea rural de 698,91 ha, situada a 15 km al nord de Barcelona. L'espai és delimitat a l'est, el sud i l'oest majoritàriament per polígons industrials i

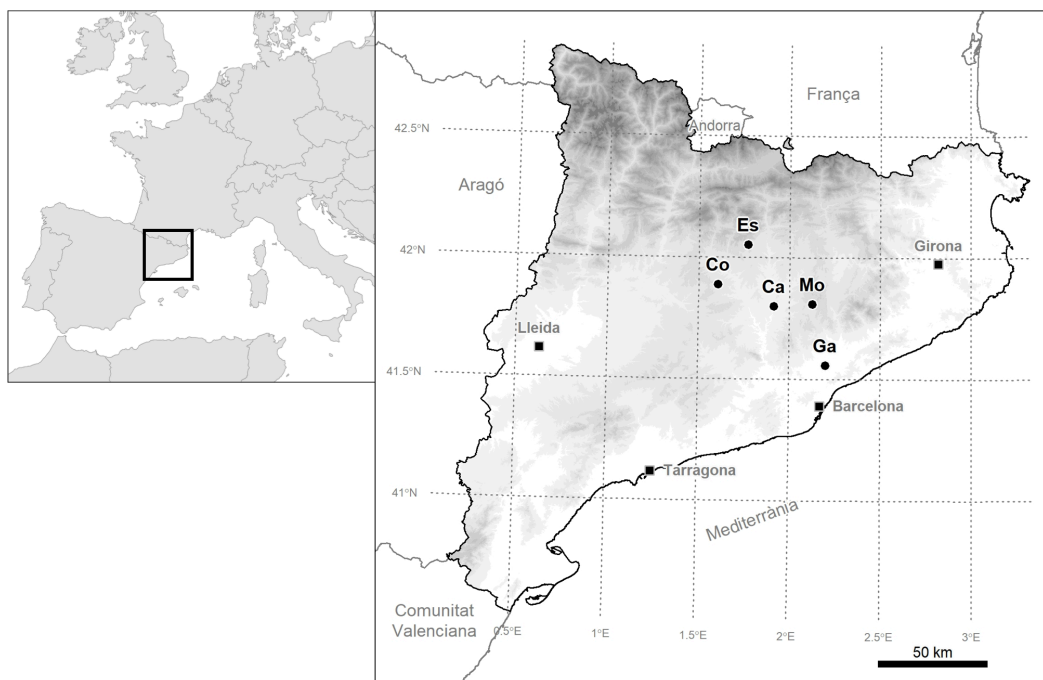


Figura 3.1: Distribució de les localitats estudiades (cercles): Cabrianes (Ca), Cardona (Co), l'Espunyola (Es), Gallecs (Ga) i Moià (Mo). S'hi representen les capitals de província (quadrats) i la hipsometria de Catalunya (els tons de gris indiquen l'elevació cada 500 m).

zones urbanes, i només connecta amb àrees no urbanitzades al nord; ocupa terrenys de sis municipis de les comarques del Vallès Occidental i Vallès Oriental, i constitueix una de les àrees agrícoles més extenses d'aquestes comarques. Gallecs es caracteritza per tenir camps relativament petits (1,57 ha), amb una xarxa de marges més o menys conservats i amb algunes clapes de bosc. El principal cultiu és el cereal, de diverses varietats, i recentment s'hi han introduït rotacions amb lleguminoses. Des de 2008, a rel de la fundació de l'Associació Agroecològica de Gallecs, s'hi ha promogut intensament la conversió a l'agricultura ecològica, fet que ha convertit Gallecs en una de les principals àrees de Catalunya amb producció ecològica, amb 210 ha de la superfície agrícola gestionades de manera ecològica. Aquest impuls de la gestió ecològica fa que hi coexisteixin una diversitat notable de cultius i de gestions. Totes aquestes característiques fan de Gallecs un paisatge heterogeni en una àrea relativament petita, fet que permet estudiar l'efecte del paisatge a una escala intermèdia, entre les escales típiques dels estudis a nivell de camp i les escales dels estudis regionals. Vam estendre el mostreig a Gallecs durant tres primaveres consecutives (2014 a 2016) per tal de capturar la variabilitat interanual pròpia de les poblacions d'àfids que estudis previs han posat de relleu (p. e. Brabec et al., 2014; Chaplin-Kramer et al., 2013; Leslie et al., 2009).

Així mateix, vam considerar que el paisatge a una escala d'anàlisi superior podia ser també rellevant. Es va analitzar l'efecte del paisatge en termes de percentatge de terra agrícola (PAL, per les inicials en anglès: *Percentage of Agricultural Land*) i proporció de terra agrícola gestionada en règim ecològic (POML, *Proportion of Organically Managed Land*) sobre l'abundància d'àfids i les taxes de parasitisme (capítol 2). Per realitzar aquesta anàlisi, la caracterització del paisatge s'havia d'executar en un radi més gran que l'emprat per a la caracterització de la densitat de marges, ja que la principal font de variació, especialment per al POML, és a nivell d'explotació (finca o granja). Per aquesta raó, la primavera del 2015 vam decidir incloure al nostre estudi quatre localitats addicionals de la Catalunya central: Cabrianes (41° 47' 55" N, 1° 54' 54" E), Cardona (41° 53' 15" N,

1° 36' 24" E), l'Espunyola (42° 3' 12" N, 1° 45' 46" E) i Moià (41° 48' 39" N, 2° 07' 30" E) (Fig. 3.1). Aquestes localitats són immerses en paisatges més rurals que Gallecs, i són més allunyades de zones densament urbanitzades i de la xarxa principal de carreteres. La selecció d'aquestes àrees va estar condicionada per la disponibilitat d'agricultors ecològics (molts d'ells participants en d'altres projectes del grup de recerca) i pel contrast que oferien entre elles i amb Gallecs en termes de PAL i de POML. De les quatre localitats, Cabrianes i Cardona representen zones fortament orientades a la producció agrícola (94% i 78% de PAL respectivament), i amb un predomini de l'agricultura convencional (5% i 12% de POML respectivament), mentre que l'Espunyola i Moià representen àrees amb una proporció més baixa de terra agrícola (69% i 63% de PAL respectivament), i una proporció de camps en règim ecològic més alt (35% i 28% de POML respectivament).

3.2 Selecció i caracterització dels camps

A Gallecs, tots tres anys vam seleccionar camps sembrats d'ordi o blat que representessin un gradient de densitat de la xarxa de marges del seu entorn (tal com s'explica detalladament al capítol 1). D'aquests camps es va recopilar també informació referent a la gestió (convencional o ecològica) i a la varietat cultivada de cereal. En total vam mostrejar 39 camps distribuïts per la superfície de Gallecs (Fig. 3.2).

El 2015, incloent totes cinc localitats, els camps es van seleccionar tenint en compte la gestió pròpia i la dels camps inclosos en un radi al voltant del camp mostrejat (POML), tal com s'explica amb detall en el capítol 2, així com el percentatge de terra agrícola de l'entorn (PAL). Així, vam seleccionar un total de 29 camps d'ordi o blat al llarg de dos gradients: el PAL (des de 51% a 100%) i el POML (des de 0.14% a 66%) (Fig. 3.2). D'aquests camps es va registrar també informació referent a la cobertura de males herbes, agrupades en tres grups funcionals rellevants pel sistema estudiat: gramínies, lleguminoses i altres dicotiledònies (Caballero-López et al., 2012a).

En tots els camps mostrejats es va caracteritzar florísticament la vegetació del marge adjacent i se'n va derivar l'estructura mitjançant una anàlisi de trets funcionals basat en la forma vital de les espècies vegetals trobades (capítol 3) (Fig. 3.2). Posteriorment, mitjançant mètodes no paramètrics, es va resumir la informació de la vegetació en dos eixos ortogonals que es van utilitzar com a variables explicatives.

3.3 Recollida i processat de les mostres

En totes les localitats es va mostrejar seguint el mateix protocol: vam traçar un transecte de 50 m a cada camp, paral·lel al marge i a 3 m de distància d'aquest cap a l'interior del camp. Cada transecte es va dividir en cinc segments de 10 m, dels quals vam mostrejar-ne tres: els dos segments de cada extrem i el segment central del transecte, excepte l'any 2014, que vam agafar mostres a tots cinc segments.

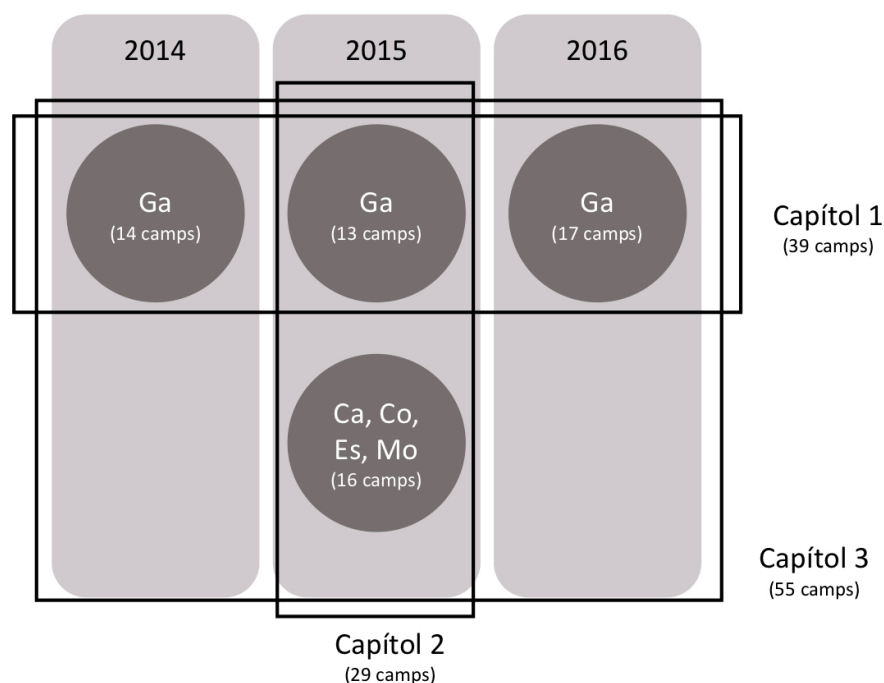


Figura 3.2: Distribució dels camps mostrejats, per localitats i any. Els rectangles negres indiquen quins conjunts de dades s'han utilitzat en cada capítol. Ca: Cabrianes, Co: Cardona, Es: l'Espunyola, Ga: Gallecs, Mo: Moià. Alguns camps de Gallecs es van mostrejar més d'un any.

Amb una freqüència setmanal entre abril i juny, al llarg de cada segment vam recol·lectar 10 tiges senceres de cereal; les tiges eren tallades des de la base, i posteriorment introduïdes en bosses de plàstic de tanca hermètica (de tipus *zip*). Tot el procediment es va portar a terme amb la màxima cura possible per evitar la pèrdua d'àfids que es poguessin deixar anar de la tija. Degut a les diferències en la fenologia entre les diferents varietats de cereals, el mostreig va acabar en moments diferents de la primavera segons cada camp.

Les mostres les vam processar al laboratori durant els dies consecutius a cada mostreig per a separar-ne tots els àfids i mòmies presents en les tiges. Les tiges van ser examinades minuciosament. Els àfids es van separar curosament amb pinzells suaus i conservar en alcohol de 70°. Les mòmies de les quals encara no havien emergit els imagos dels parasitoides les vam mantenir individualment en vials de vidre tapats amb cotó fluix fins a l'eventual emergència del parasitoide.

Els àfids recol·lectats, incloses les mòmies i els parasitoides i hiperparasitoides han estat identificats per col·laboradors especialitzats en cada grup: Nicolás Pérez (Hemiptera: Aphididae), Josep M. Michelena (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae), Mar Ferrer (Hymenoptera: Figitidae: Charipinae) i Emilio Guerrieri (Hymenoptera: Encyrtidae). Per a la determinació dels Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) vam utilitzar les claus de Graham (1969).

Addicionalment, l'any 2016 vam avaluar les abundàncies de coccinèl·lids i larves de sírfids (predadors afidòfags) mitjançant la realització de transectes visuals paral·lels als transectes de mostreig d'àfids. Aquesta avaluació d'altres enemics naturals es va fer en sis camps d'ordi amb marges que presentaven una vegetació amb una estructura contrastada (herbàcia i arbustiva). Vam realitzar dos transectes visuals a cada camp, paral·lels i simultanis, un a 3 m del marge i un a 20 m.

4 Capítol 1:
Higher field-margin densities enhance
aphid parasitism and parasitoid
diversity on winter cereal crops under
Mediterranean conditions

Higher field-margin densities enhance aphid parasitism and parasitoid diversity on winter cereal crops under Mediterranean conditions

Summary

Rural landscapes in many places in southern Europe are dominated by small farms interspersed to a varying degree with field margins composed of abundant remnants of natural and semi-natural vegetation. The density of this network of field margins is variable at relatively small scales and affects the ease with which insects switch between crop and non-crop habitats. The aim of this study was to analyse the effects of the density of the margin network on cereal aphids, a potential pest, and their parasitoids, potential agents of biological control. Cereal fields were sampled during the springs of 2014, 2015 and 2016. Using Generalized Linear Mixed Models, the effect of density of the margin network, year and crop variety on the abundance and diversity of both aphids and parasitoids were tested. Aphids showed great variability between years and crop varieties and, while higher margin densities affected aphid abundances negatively, this effect was only marginally significant. Higher density of the margin network was found to increase parasitism rates and parasitoid diversity significantly. Parasitoids were also significantly affected by the abundance and diversity of aphids. Despite the observed differences between years and crop varieties, our results suggest that a reduction in the network of field margins could disrupt the natural biological control of aphids exerted by parasitoids in Mediterranean cereal cropping systems.

4.1 Introduction

Aphids are commonly regarded as a major pest of cereal crops in central and northern Europe, and there is much interest in research into existing natural mechanisms such as natural enemies that control their populations (Bianchi et al., 2006; Holland et al., 2017 and references therein). Of all known biological control agents of aphids, parasitoids are particularly remarkable since, unlike general predators, each parasitoid species is usually specialised in parasitizing a narrow range of aphid species (Caballero-López et al., 2012a).

A number of studies have found that the surrounding landscape and, particularly, landscape complexity, modify arthropod communities in agricultural areas, thereby modulating potential biological (Rusch et al., 2016). Landscape heterogeneity has been found to enhance parasitism (e.g. Plečáš et al., 2014; Roschewitz et al., 2005a; Rusch et al., 2013; Thies et al., 2005) as well as parasitoid diversity (e.g. Plečáš et al., 2014; Sarthou et al., 2014). Different habitat patches may provide parasitoid with necessary resources, such as adult food or alternative hosts (Gillespie et al., 2016).

In addition to increasing the presence of natural enemies, landscape complexity is also often found to increase aphid abundance (Birkhofer et al., 2016; Plečáš et al., 2014; Roschewitz et al., 2005a; Thies et al., 2005). Presence of non-cropped habitats provides overwintering refuges, from which aphids can recolonize cereal fields in spring. Cold is indeed an important factor in the winter mortality of adult aphids (Legrand et al., 2004); yet, in the Mediterranean lowland area winters are mild and minimum winter temperatures only sporadically reach freezing point and mostly during short spells (see Fig. A.1 in Appendix). Given climatic conditions such as these, aphids can overwinter anholocyclically, reproducing by parthenogenesis, on autumn-sown cereals (Pons et al., 1993), and thus will not depend exclusively on field margins as overwintering sites.

Many of the experiments studying the effects of landscape on the aphid-parasitoid system have been conducted in central and northern Europe, where agricultural areas often dominate in vast homogeneous plains. However, in many areas of southern Europe agricultural landscapes are often characterised by small farms interspersed to a varying degree with field margins composed of abundant remnants of natural and semi-natural vegetation ranging from perennial grasslands to scrubland and small stands of woodland. This creates a heterogeneous landscape that promotes high levels of habitat and floristic diversity (Bassa et al., 2012a; José-María et al., 2010). Field margins constitute a more or less continuous network of alternative habitats that are usually more stable than nearby fields (Bassa et al., 2012a). They may act both as a reservoir and refuge for pests and their natural enemies, as well as corridors that help increase the connectivity of agricultural milieu and the colonization opportunities for organisms with poor mobility (Macfadyen & Muller, 2013).

To measure landscape complexity, the Percentage of Arable Land (PAL) is widely used (e.g. Caballero-López et al., 2012b; Chaplin-Kramer et al., 2011; Roschewitz et al., 2005a; Thies et al., 2005) given that, despite its simplicity, it correlates well with many other measures of landscape complexity (Persson et al., 2010). Other indices taking into account the percentage of land covered by different habitats have also been used (e.g. Alignier et al., 2014). Other studies have worked at much more local scales that take into account the characteristics of the standing within-field vegetation and that of adjacent field margins (e.g. Caballero-López et al., 2012a; Ramsden et al., 2015; Sarthou et al., 2014). Nevertheless, in areas with agricultural landscapes like those found in southern Europe, the density of the network of margins may in fact be more explanatory for determining the abundance of pests and/or natural enemies in and around agricultural (Dainese et al., 2017).

In this study, we aimed to analyse the effects of the spatial distribution of non-cropped habitat by means of the density of the margin

network. By monitoring aphids and parasitoids in fields selected along a gradient of densities of the margin network, our objective was to detect whether the density of the field-margin network affects the abundance and diversity of these two groups. We hypothesize that higher margin densities at the studied scale would enhance the possibility of biological control and that therefore (i) the abundance of aphids would decrease, (ii) the parasitism rate would increase and (iii) diversity would increase in both groups.

4.2 Materials and methods

4.2.1 Study site

Sampling was carried out in three consecutive years (2014, 2015, 2016) in Gallecs, a peri-urban agricultural area (753 ha) situated 15 km north of Barcelona (41°33'N 2°11'E, Catalonia, NE Spain). The land is dominated by herbaceous annual crops, mainly cereal and legumes, but has margins of semi-natural vegetation surrounding its fields. The mean annual temperature and precipitation are 14.9°C and 647 mm, respectively. The area was declared of natural interest in 2009, a low status of environmental protection that allows existing agricultural practices but forbids further urbanization.

4.2.2 Density of the margin network

Our main interest was to define an indicator that measured the ease with which aphids and parasitoids can move between the cropped and the non-cropped habitats, and at the same time the ease of reaching neighbouring patches of non-cropped habitats. In order to obtain such indicator, we used a detailed habitat map (Caballero-López & Sans, 2010) to create a raster with a cell size of 3 × 3 m. Each cell was assigned a value (either 'margin' or 'non-margin') according to the information provided by the habitat map. With this information, we generated a new raster (with the same 3 × 3-m resolution) of distances to the nearest 'margin' cell and then averaged the

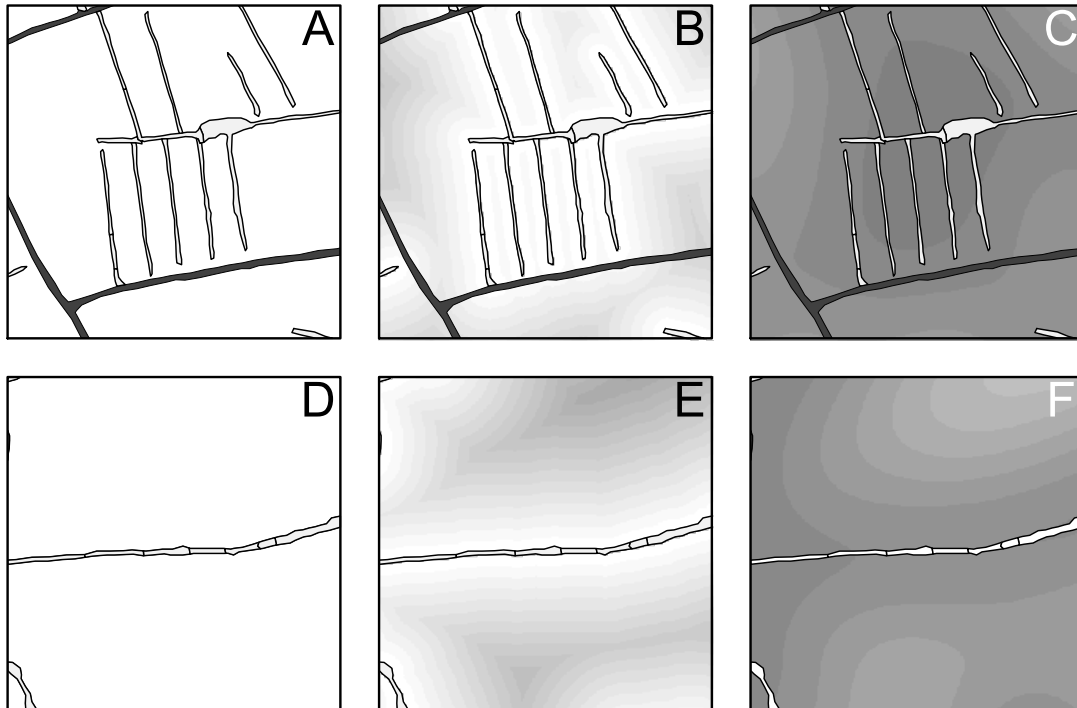


Figure 4.1: Graphic examples of calculations of the density of the margin network: in a high-density area (above) and a low-density area (below). A, D: Information on field margins (light grey) and non-margin habitats (fields in white, roads in black). B, E: Distance to the nearest margin is indicated on a grey scale. C, F: Additive inverse of the average distance is represented on a grey scale as an indicator of the average density of the margin network for every point in the space.

distances around each cell in a 150-m diameter buffer (Fig. 4.1). We used a weighted average – so that central cells in each circle had more weight than peripheral ones – and a Gaussian kernel with a scale parameter equal to 10 cells (30 m). Finally, we calculated the additive inverse of the average distances ($-1 \times distance$) to obtain an indicator that was positively related to the density of the margin network (interface between crop and non-crop habitats) but was not affected by the extent of non-cropped habitats. We used R 3.0.2 (R Core Team, 2013), *rgdal* package version 0.8-14 (Bivand et al., 2013), and *raster* package version 2.2-12 (Hijmans, 2014) for map processing.

4.2.3 Experimental design and sampling

Based on the density of the margin network, we selected each year areas that were 3 m inside winter-sown cereal fields. In each of these selected areas, we sampled a 50-m transect parallel to the field margin. The total number of sampled fields was 14 in 2014, 13 in 2015 and 17 in 2016. Due to crop rotation, chosen fields varied from one year to the next (Fig. 4.2). Density of the margin network differed by up to 6.5 times in the selected areas, ranging from -43.27 to -6.48.

Each transect was subdivided into five segments of 10 m, each of which was taken as a sample unit. In 2014, we sampled all five segments of each transect but were forced to reduce the sampling effort in 2015 and 2016. In order to maintain the length of the transects, in 2015 and 2016 we sampled only the two end and central segments.

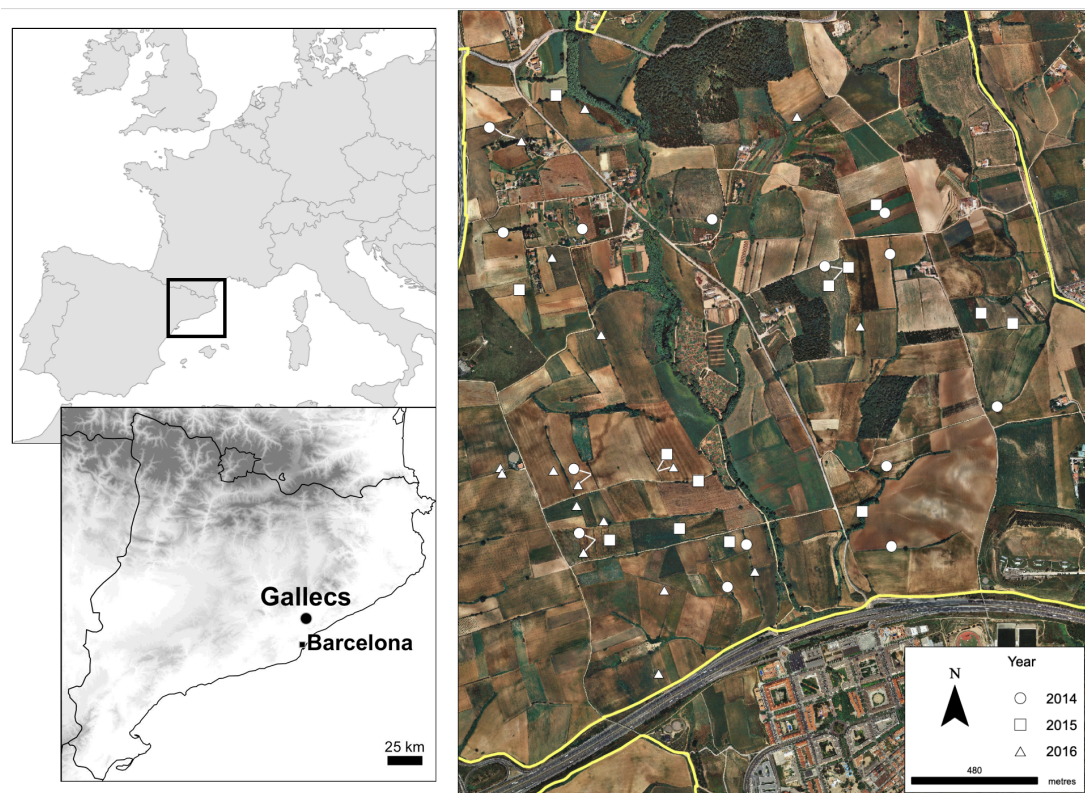


Figure 4.2: Map with indication of the study area and aerial photograph showing the location of sampled fields, with indication of the year when they were sampled.

In each year, from late April until harvest or mid-June (depending on what happened first), we collected as regularly as possible 10 cereal tillers along the 10-m segments in each of the selected fields, once a week. Collected tillers were carefully placed inside sealable plastic bags and kept in a portable fridge in the field. Afterwards the bags were kept at 4°C for at most four days until processed to ensure that activity of accidentally captured predators was low, to avoid the loss of aphids. The same week we removed all aphids from the collected tillers using wet brushes and preserved them in 70° alcohol. Mummies from which parasitoids had not yet emerged were kept separately in individual vials covered with hydrophilic cotton at room temperature (20–24°C, with no control over humidity) until the parasitoid emerged; both the parasitoid imagoes and the aphid mummies were then preserved in 70° alcohol. All aphids (including mummies) and hatched parasitoids and most hyperparasitoids were identified to species level if possible or otherwise to genus level. The aphids were identified by Nicolás Pérez Hidalgo, the parasitoids (Braconidae: Aphidiinae) by José M. Michelena Saval, and the hymenopteran hyperparasitoids by Mar Ferrer Suay (Cynipoidea: Figitidae: Charipinae), by Emilio Guerrieri (Chalcidoidea: Encyrtidae) and by Agnès Salat Moltó (Chalcidoidea: Pteromalidae, Aphelinidae; Ceraphronoidea: Megaspilidae).

4.2.4 Data analysis

We summed the number of aphids, mummified aphids, hoverflies and ladybugs across the whole sampling period for each year to obtain our response variables. To analyse aphid abundance and parasitism data, we used Generalized Linear Mixed Effects Models (GLMM), with ‘field’ as a random effect factor given that samples from the same field cannot be considered spatially independent.

For the aphid abundance models, we used ‘density of the margin network’, ‘crop variety’ and ‘sampling year’ as fixed effect variables; we employed a negative binomial distribution for the error term due to the

overdispersion observed during visual exploration of data. For the parasitism rates, we used ‘density of the margin network’, ‘aphid abundance’ and ‘sampling year’ as fixed effect variables; crop variety was not included in the model as this variable is closely correlated to aphid abundance; in this case, we used a logit-link function and a binomial distribution, appropriate for proportional data (Zuur et al., 2009).

To avoid numerical problems, we scaled the continuous explanatory variables ‘density of the margin network’ and ‘aphid abundance’. After checking for the absence of collinearity between our explanatory variables, we fitted models with all the explanatory variables and their interactions, the exception being the interaction between year and crop variety and the three-way interaction given that not all crop varieties were sampled every year. Separate fitted models for the most abundant species did not meet all necessary assumptions on error distribution or had convergence issues and so are not reported here.

We evaluated the diversity of aphids and of primary parasitoids using Shannon’s index. Shannon's index was used instead of richness as a measure of diversity because it also takes into account whether there is a dominant species or not. We fitted the obtained values in linear mixed models, with ‘field’ and ‘year’ as random effect factors. We tested for the effect of the density of the margin network and of crop variety on aphid diversity and the effects of aphid diversity and margin densities on parasitoid diversity. In many samples, no parasitoids were reared (37% of the samples). These were considered as missing observations for diversity and thus were not used in the analyses.

Residuals from all the models were plotted against fitted values and each explanatory variable to check visually for patterns. Normality in model residuals was also checked visually (Zuur et al., 2009).

All statistical analyses were carried out using R 3.3.2 (R Core Team, 2016) with packages *nlme* version 3.1-125 (Pinheiro et al., 2016),

glmmADMB version 0.8.3.3 (Fournier et al., 2012; Skaug et al., 2016) and *vegan* version 2.4.1 (Oksanen et al., 2016).

4.3 Results

Overall, we obtained a total of 79,562 aphids (Hemiptera: Aphididae) belonging to 18 species (Table A.1 in Appendix). The most abundant species was *Sitobion (Sitobion) avenae* (Fabricius).

We collected a total of 6,736 parasitized aphids and reared 2,498 of them in the laboratory. The remaining 4,238 mummies were already hatched when collected from the field but were still used in the calculation of the parasitism rates. Of the reared mummies, 1,328 (53%) successfully hatched. A total of 508 primary parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) were identified to species level when possible or otherwise to genus level (0.78 % of the total). The most abundant species (62.9 % of the total) was *Aphidius uzbekistanicus* Luzhetzhi. A total of 820 hyperparasitoids emerged from the remaining mummies. See Tables A.2 and A.3 in Appendix for more details about parasitoids and hyperparasitoids found.

4.3.1 Aphid abundance

Density of the margin network had a marginal negative effect on aphid abundance (mean predicted aphid abundance at the highest density was 7.15 times lower than at the lowest densities; $p < 0.1$) (Table 4.1A). Nevertheless, the effect varied with the year and was significantly lower in 2015 (the mean predicted aphid abundances in 2015 for the highest densities was up to 1.96 times lower than for the lowest densities; p (interaction) < 0.05).

There were significant differences in the infestation level found in the cereal varieties. Aphid abundances did not differ significantly between winter wheat (mean predicted: 291 aphids/10 tillers) and triticale (mean predicted: 190 aphids/10 tillers) but were significantly higher on spelt (mean predicted: 1029 aphids/10 tillers, $p < 0.01$) and significantly lower on

barley (mean predicted: 118 aphids/10 tillers, $p < 0.01$). Abundances were higher in 2014 (mean predicted: 859 aphids/10 tillers) than in 2015 (mean predicted: 184 aphids/10 tillers, $p < 0.001$) and in 2016 (mean predicted: 178 aphids/10 tillers, $p < 0.001$).

Table 4.1: Coefficients and standard errors of the GLMM for aphid abundance (A) and parasitism rates (B). Significance levels: "." $p < 0.1$, "*" $p < 0.05$, "***" $p < 0.01$, "****" $p < 0.001$

Variable	(A) Abundance of aphids		(B) Parasitism rate	
	coefficient \pm SE		coefficient \pm SE	
(Intercept)	6.237 \pm 0.268	***	-3.233 \pm 0.200	***
aphid abundance	–		0.086 \pm 0.030	**
density	-0.505 \pm 0.258	.	0.591 \pm 0.159	***
spelt ¹	0.958 \pm 0.304	**	–	
barley ¹	-0.798 \pm 0.263	**	–	
triticale ¹	-0.330 \pm 0.444		–	
year 2015	-1.290 \pm 0.237	***	0.124 \pm 0.223	
year 2016	-1.482 \pm 0.185	***	1.586 \pm 0.224	***
aphid abundance \times density	–		0.112 \pm 0.022	***
density \times spelt	-0.423 \pm 0.303		–	
density \times barley	0.387 \pm 0.222	.	–	
density \times triticale	0.300 \pm 0.442		–	
density \times year 2015	0.463 \pm 0.228	*	-0.108 \pm 0.192	
density \times year 2016	0.128 \pm 0.185		-0.610 \pm 0.150	***

1 – wheat is used as the reference level for differences between crop varieties

4.3.2 Parasitism rates

Density of the margin network had a significant positive effect on parasitism rates (mean predicted aphid parasitism at the highest density was 7.95 times higher than at the lowest density; $p < 0.05$) (Table 4.1B). The total abundance of aphids also had a significant positive effect (mean predicted parasitism at the highest aphid abundance was 2.72 times higher than at the lowest aphid abundance; $p < 0.01$). There was significant interaction between both variables, which implies that a greater abundance of aphids will lead to an increase in parasitism rates when margin densities are high (Fig. 4.3). The strength of such a response may be slightly skewed as the model prediction uses the whole range of aphid abundances, although for the highest quartile of margin network density we had no data with high

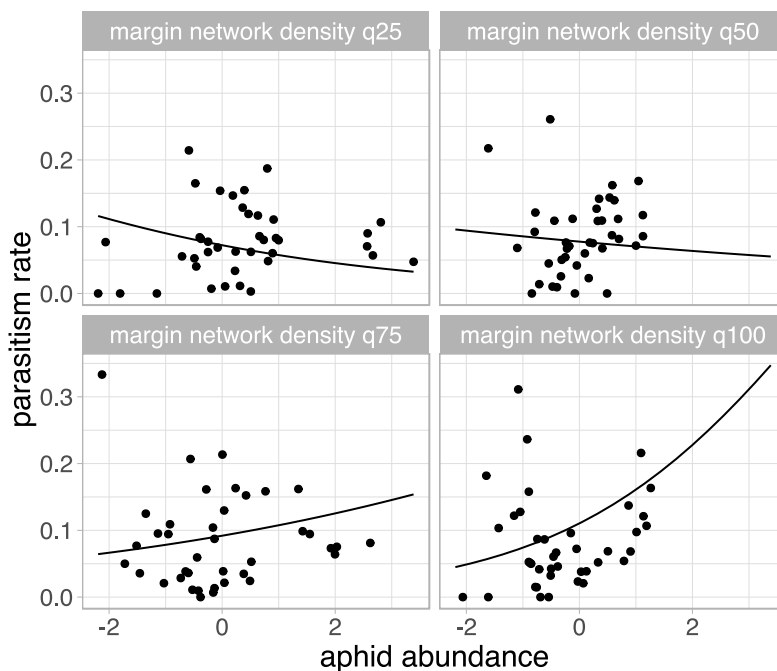


Figure Cap 4.3: Predicted response for the parasitism rate in relation to scaled aphid abundance at different levels of density of the margin network. According to our model (line), the significant interaction between these explanatory variables implies that, at low densities of the margin network (lowest quartile), aphid abundance does not exert any effect on parasitism rate; by contrast, parasitism rate responds positively and to aphid abundance when the density of the margin network is high. Points depict the real observations used to build the model.

aphid abundances. On the other hand, when margin densities are low, the parasitism rate remains stable, regardless of aphid abundance.

4.3.3 Diversity

The diversity of aphids was not affected by density of the margin network (0.103 ± 0.107 , $p > 0.1$, Table 4.2); differences between crops were not significant except for triticale, which had a significantly lower diversity (-0.623 ± 0.252 , $p < 0.05$).

The diversity of parasitoids increased both with greater aphid diversity (0.321 ± 0.124 , $p < 0.05$, Table 4.2) and with higher density of the margin network (0.448 ± 0.197 , $p < 0.05$). We also found a significant interaction between these two terms (-0.311 ± 0.133 , $p < 0.05$), which

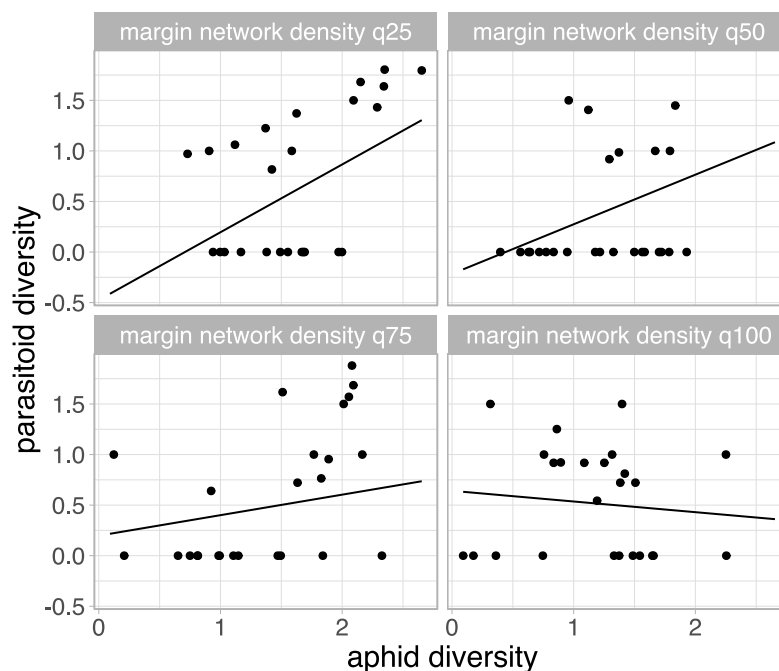


Figure 4.4: Predicted response for parasitoid diversity in relation to aphid diversity at different levels of density of the margin network. According to our model (line), the significant interaction between these explanatory variables implies that parasitoid diversity responds positively to aphid diversity when the density of the margin network is low; by contrast, the effect of aphid diversity decreases at higher margin densities. Points depict the real observations used to build the model. All points where no parasitoid was successfully reared were excluded prior to modelization.

indicates that the effect of aphid diversity on parasitoid diversity is less at higher margin densities (Fig. 4.4).

4.4 Discussion

In agreement with previous studies (Dainese et al., 2017; Plečaš et al., 2014; Roschewitz et al., 2005a; Thies et al., 2005), our data support the notion that increasing landscape heterogeneity affects parasitoids in cereal fields. In the studied dryland cereal agroecosystem, we found a positive effect of the density of the margin network on parasitism rates and parasitoid

Table 4.2: Coefficients and their standard errors of the LMM for the diversity of aphids (A) and parasitoids (B). Significance levels: "." $p < 0.1$, "*" $p < 0.05$, "***" $p < 0.01$, "****" $p < 0.001$

Variable	A) Diversity of aphids		B) Diversity of parasitoids ¹	
	coefficient ± SE		coefficient ± SE	
(Intercept)	1.438 ± 0.141	***	0.027 ± 0.188	
aphid diversity	–		0.321 ± 0.124	*
density	0.103 ± 0.107		0.448 ± 0.197	*
spelt ¹	0.187 ± 0.169		–	
barley ¹	-0.115 ± 0.152		–	
triticale ¹	-0.623 ± 0.252	*	–	
aphid diversity × density	–		-0.311 ± 0.133	*
density × spelt	-0.327 ± 0.505	.	–	
density × barley	-0.149 ± 0.135		–	
density × triticale	-0.585 ± 0.237	*	–	

1 – only samples with at least one parasitoid were taken into account to build the model

2 – wheat is used as the reference level for differences between crop varieties

diversity. Conversely, the density of the margin network had no significant effect either on aphid abundance or on aphid diversity.

4.4.1 Aphids

Despite the number of aphids and their specific richness not differing significantly between samples (regardless of the density of the margin network), a tendency for aphids to decrease at higher margin densities was detected. Thus, our results may reveal the ability – albeit limited – of margins to promote natural enemies rather than to act as refuges for aphids.

It is also worth noting that previous studies have operated at larger scales (0.5–6 km), assumed to match aphid dispersal ranges, which are larger than those of parasitoids (Thies et al., 2005). The smaller scale we used, therefore, may not be appropriate to detect the role margins play as sources of colonization.

We found great differences in aphid abundances between types of cereal varieties. To our knowledge, few studies have ever sampled several cereal varieties at the same time (but see Sigsgaard, 2002). Different crop varieties vary in parameters such as crop density and height, factors that have been observed to affect the distribution of herbivorous insects (Randlkofer et al., 2009). Differences in abundances of aphids between varieties could also be the product of the particular phenology of each crop variety. Pons and Starý (2003) suggest that aphid populations never peak in barley and winter wheat crops in Catalonia because their vegetative period is short and is followed by extreme heat. In our study, we found a mean of 7.6 aphids per tiller, only slightly above the economical threshold established by Larsson (2005). However, mean aphid abundances in spelt variety triplicate (21.7 aphids per tiller) with a maximum of 8,375 aphids in a single sample (10 tillers).

Spelt matures later than barley and winter wheat, and by mid-June, once we had finished sampling, the barley and wheat had already been

harvested while the spelt was still ripening. This lag in the maturing of the spelt means not only that its aphid colonies have more time to grow bigger but that it may also attract migrant aphids from nearby cereal crops that are withering whilst the spelt is still maturing. Therefore, characteristics of the cereal variety such as the time of harvesting may determine the capacity of a crop to host aphids, and the spatial distribution of different varieties may – like the presence of natural enemies – play an important role in local aphid abundances.

The population dynamics of aphids is often affected by great interannual variability. As in many previous studies (Alignier et al., 2014; Chaplin-Kramer et al., 2013; Thies et al., 2005), we found great variability in aphid abundances between years. Annual changes in aphid abundances are often related to temperature and precipitation (Leslie et al., 2009; Sampaio et al., 2017; Thies et al., 2005; Vialatte et al., 2007), with lower abundances found in years with extreme weather events such as heavy rainfall or extreme heat, and peaks in average years. In our case, spring 2015 was extremely hot and dry, while early spring 2016 was characterised by episodes of heavy rain (see Fig. A.1 in Appendix). In both years, aphid abundances were lower than in 2014, when no such extreme events occurred.

Although margins may be unnecessary for overwintering of aphids and parasitoids, they may be of vital importance in hot summers, after harvesting and prior to sowing (approx. July–October), when no cereals are available in the fields. If this is the case, margins could act as summer refuges from where aphids can colonise fields just after sowing takes place. Thus, it is possible that the effects of margins as a source of aphids were diluted during the months that elapsed between this hypothetical start of colonization and our sampling.

4.4.2 Parasitoids

Our results indicate that a greater density of margins enhances aphid parasitism, and back previous studies that have found that increasing landscape complexity increases parasitism rates (Dainese et al., 2017; Plečaš et al., 2014; Roschewitz et al., 2005a; Thies et al., 2005). However, this response occurs at the margin network scale. Landscape at this scale may be easier to modify by farmers than higher scales, making it possible for individual farmers to benefit from keeping or increasing the network of margins around their fields.

Another of the most important variable explaining variation in parasitism rates was aphid abundance. This suggests density-dependent behaviour in parasitoids, an aggregation effect that other studies have reported (Caballero-López et al., 2012a; Colfer & Rosenheim, 2001; Pareja et al., 2008).

Furthermore, a closer look at our results suggests that parasitoid response to host density is stronger in a context of high density of the margin network. Thus, margins may enhance the ability of parasitoids to exploit a patch with high host density. The role of margins in enhancing parasitoid responses to high aphid densities could be related to a greater availability of alternative feeding resources for adult parasitoids such as floral nectar, a more profitable resource than honeydew (Wäckers et al., 2008). Ramsden et al. (2015), for example, found that parasitoids were more abundant in plots with high aphid densities when more floral resources were available.

Parasitoid diversity also responds to both density of the margin network and aphid diversity. The latter seems to be the main driver of parasitoid diversity at low margin densities. However, this effect decreases at greater margin densities, which reveals that in this context parasitoid diversity remains constant regardless of cereal aphid diversity. We did not assess aphid populations in margins and therefore could not take into

account their diversity in our analyses. Since some of the parasitoid species have a wide range of hosts (including aphids specialized in feeding on wild forbs and grasses) (Kavallieratos et al., 2005; Tizado et al., 1992). This pattern may reflect a response of parasitoids to the availability of a potentially broader range of hosts in margins (Caballero-López et al., 2012a; Gillespie et al., 2016).

4.5 Conclusions

Our results suggest that high margin densities at intermediate spatial scales play a significant role by favouring parasitoid populations in spring, thereby directly promoting biological control of aphids when it is most needed. Higher margin densities also seem to be important in regulating the density-dependent response of parasitoids to high aphid abundances. Furthermore, at higher margin densities the parasitoid community becomes more diverse and its diversity is less related to the diversity of aphids found in the field. A more diverse community of parasitoids may provide greater stability for biological control mechanisms (Jonsson et al., 2017). Any further research on the way in which margins increase parasitism and parasitoid diversity should include a thorough study of the plant and aphid communities present in margins.

We also observed great variability in aphid abundances between years and crop varieties whose implications for the effects of field margins require further study. The spatial configuration of different crop varieties with different ripening times defines the capacity of a landscape to support cereal aphid populations and therefore it might be of interest to include such spatial variability as part of the heterogeneity of agricultural landscapes, along with the study of natural and semi-natural vegetated areas.

Despite the observed differences between years and crop varieties, our results suggest that the density of the margin network has an overall positive effect on parasitism and parasitoid diversity. Thus, any reduction

in the network of field margins could disrupt the natural biological control of aphids exerted by parasitoids.

Acknowledgements

We would like to thank both the farmers and the Consortium of the Parc de l'Espai d'Interès Natural de Gallecs for their cooperation and for providing access to fields. We also thank Juli Pujade for his help with the identification of Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). This research was partially supported by the FERTILCROP project (www.fertilcrop.net) funded by CORE Organic Plus Funding Bodies, partners of the ERA-Net (www.coreorganic2.org), and the project AGRIBIOPOL (CGL2012-39442) of the Spanish Ministry of Economy, Industry and Competitiveness. AS-M was supported by an APIF fellowship by the University of Barcelona. English language edition was supported by the Consorci del Museu de Ciències Naturals de Barcelona.

5 Capítol 2:
Aggregation of organically managed
fields promotes aphid parasitism in
cereal crops under Mediterranean
conditions

Aggregation of organically managed fields promotes aphid parasitism in cereal crops under Mediterranean conditions.

Summary

Semi-natural habitats have received a lot of attention in recent years as possible sources of biological control agents in agricultural systems. However, maintaining a balance between semi-natural habitats and arable land is not always feasible for farmers. The promotion of biological control agents can be addressed through management at farm or field level, deploying lower intensity and biodiversity-friendly practices. We studied the effects on cereal aphids and their parasitoids of agricultural management at field and landscape levels. In spring 2015, we sampled aphid populations in 30 cereal fields in five agricultural areas in Catalonia (Spain) with contrasting levels of organic farming aggregation. In each field, we also assessed weed and crop coverage. As landscape variables, we assessed the Percentage of Agricultural Land (PAL) and the Proportion of Organically Managed Land (POML) in a 500-m buffer around each field. We sampled cereal stems 3 m from the field edges and collected all aphids detected. We reared mummies (parasitized aphids) until they hatched. Our results show that management has significant effects at landscape level on parasitism rates: a higher proportion of surrounding fields under organic management increased the amount of parasitism, as did less agricultural land cover. On the other hand, aphid populations were mainly affected by two in-field factors, namely, sowing density and crop variety. Surprisingly, differences in weed communities did not have any effects on either aphids or parasitoids. Our findings show that coordinated farming strategies involving a conversion to organic management could actively promote biological control at landscape level.

5.1 Introduction

Farmers often plan agricultural management at a field scale in a highly individualistic way. However, many studies have shown that the ecological processes that sustain agriculture operate at higher landscape levels (Bianchi et al., 2013 and references therein). One of these processes is biological control, which involves managing pests and their natural enemies.

Winter cereals are extensively sown in Europe (Holland et al., 2017) and cover approximately 32% of the European Utilised Agricultural Area (Eurostat, 2016). Aphids are the main arthropod pest in cereal crops (Vickerman & Wratten, 1979). They live on the stems of cereal plants, where adults feed and reproduce, and complete their life cycles in fields during the cropping season. The characteristics of the crop, which determine feeding and habitat quality, influence the growth of aphid populations.

Hymenopteran parasitoids are among the most specialized natural enemies of aphids. However, their habitat requirements differ from those of aphids: parasitoids need aphids on which to lay their eggs but may also rely on several other resources such as nectar for adult feeding during their life cycles (Bianchi & Wäckers, 2008). Such resources can be provided by flowering weeds, if present, or by semi-natural vegetation present beyond cereal fields. Likewise, other aphidophagous natural enemies also need non-cropped habitats during at least a part of their life cycle (Ramsden et al., 2015).

Therefore, non-cropped habitats have received much attention in recent years as they can provide necessary alternative habitats for the natural enemies of aphids such as hymenopteran parasitoids (Chaplin-Kramer et al., 2011) and thus can potentially boost the effectiveness of natural biological control.

However, too much emphasis has been placed upon the beneficial role of non-crop habitats for the natural enemies of pests, as these habitats are the hardest part of the agricultural landscapes to manage. On the contrary, the implementation of certain management strategies at field level are potentially much more interesting: low-intensity practices, such as organic farming, have benefits for biological diversity and are a more realistic option for implementation at landscape level (Cohen & Crowder, 2017). Gabriel et al. (2010) found that the aggregation of organic farming can increase the diversity of certain groups of organisms, which suggests that differences in field management – if implemented at landscape level – and the role of surrounding non-crop habitats could also affect the provision of ecosystem services. Furthermore, the effects of different variables at landscape level may interact and reduce the overall activity of different groups of organisms (Redlich et al., 2018).

Our aim was thus to test the effects of agricultural management on aphids and their parasitoids at field and landscape levels. Specifically, we hypothesized that (i) aphids will respond mainly to field characteristics given that they can complete their whole life cycles on cereal crops, but that (ii) parasitism rates will be affected by both field and landscape levels given that parasitoids require resources that are present both within and outside fields to complete their life cycles.

5.2 Materials and methods

5.2.1 Study site

Sampling was carried out in 30 fields in five areas in Catalonia (NE Spain): Cabrianes (Ca), Cardona (Co), l'Espunyola (Es), Moià (Mo) and Gallecs (Ga) (Fig. 3.1). Arable farming (mainly cereal and legumes crops) is the main land-use in these areas. Semi-natural field margins ranging from perennial grasslands to scrubland and small stands of trees were present in all areas at various levels of complexity. In each of the first four areas (Ca, Co, Es, Mo) we selected four cereal (wheat or barley) fields, two organically

managed and two conventionally managed. In Ga, however, we selected 14 fields, of which only three were organically managed. We selected more fields in Ga since this and the sampling described in chapter 1 were taking place simultaneously.

In each selected field, we defined a 50-m transect parallel to and 3 m in from the field edge. This transect was subdivided into three segments, each measuring 10 m: two were placed at either end of the transect and one in the middle so that each of the three segments was separated from the next by 10 m (Fig. 5.1).

5.2.2 Aphid and parasitoid data

From late April until mid-June, we collected once a week 10 equidistant cereal tillers along the 10-m segments in each of the selected fields. We placed the collected stems carefully inside sealable plastic bags and stored them in a portable fridge in the field. The bags were kept at 4°C for at most four days until processed to ensure that captured predator activity was low and to avoid the loss of aphids.

In the days following each sampling, we removed all aphids from the plant stems using wet brushes and preserved them in 70% ethanol. Mummies from which parasitoids had not yet emerged were kept

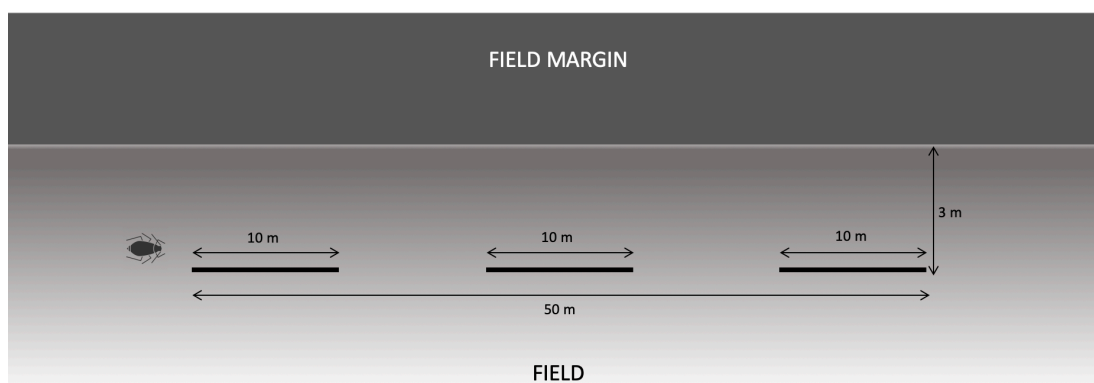


Figure 5.1: Scheme of the sampling layout used in each field.

separately in individual vials, covered with a cotton plug, at room temperature (20–24°C, with no control over humidity) until the parasitoid emerged; both the parasitoid imagoes and the aphid mummies were then preserved in 70% ethanol. All aphids (including mummies) and hatched parasitoids and most hyperparasitoids were identified to species level if possible or otherwise to genus level. The aphids were identified by Nicolás Pérez Hidalgo, the parasitoids (Braconidae: Aphidiinae) by José M. Michelena Saval, and the hymenopteran hyperparasitoids by Mar Ferrer Suay (Cynipoidea: Figitidae: Charipinae), Emilio Guerrieri (Chalcidoidea: Encyrtidae) and Agnès Salat Moltó (Chalcidoidea: Pteromalidae, Aphelinidae; Ceraphronoidea: Megaspilidae).

5.2.3 Management characterization

To assess field level characteristics, we determined crop and weed coverage and whether management was organic or conventional. The percentage cereal and weed coverage was estimated visually along each sampling segment. We classified weeds into three functional groups following Caballero-López et al. (2012a): grasses excluding crops, forbs and legumes. Grasses can act as alternative hosts for aphids, while forbs and legumes can provide nectar resources within fields for adult parasitoids. The higher nitrogen content of legumes can attract alternative aphid hosts for parasitoids.

Landscape level variables were assessed in a 500-m buffer around the sampling transect. We derived two landscape-level indicators of agricultural management: Percentage of Agricultural Land (PAL) and Proportion of Organically Managed Land (POML). Land-cover information was derived from the Catalan Habitats Cartography (Carreras & Diego, 2004) and on-site surveys, as well as from the existing cartography of (Caballero-López & Sans, 2010). ArcGIS (version 10.1) was used to calculate both parameters.

5.2.4 Data analysis

We summed the number of aphids, mummified aphids, hoverflies and ladybugs over the whole sampling period to obtain the response variables. We used Generalized Linear Mixed Effects Models (GLMM) to analyse the data, with 'field' nested within 'area' as a random effect given that samples from the same field and from the same area could be spatially dependent.

For the aphid abundance models, we employed a negative binomial distribution for the error term due to the overdispersion observed during data exploration. For the parasitism rates, we used a logit-link function and a binomial distribution, appropriate for proportional data (Zuur et al., 2009).

All continuous explanatory variables were standardized before data analysis to avoid numerical issues, and to facilitate the interpretation of the effects based on regression coefficients. Explanatory variables displaying increasing dispersion with increasing mean values were log-transformed prior to standardization.

We checked for collinearity between continuous explanatory variables and considered them to be correlated when Spearman's correlation coefficient was over 0.5. We used the Student t-test to detect significant associations between our categorical and continuous explanatory variables. We found cereal and forb cover to be correlated the one with the other, and with management and crop type. Thus, we used a procedure like that described in Zuur et al. (2009) to avoid these issues: first, we subtracted the group means for each combination of management and crop type (four groups in total) and then divided by the overall standard deviation to maintain the relative spread of the observations between groups. While this procedure guaranteed that our continuous variables did not vary in accordance with our categorical variables, a correlation test proved that both cereal and forb cover were still correlated. We therefore subtracted cereal cover from forb cover so that both terms could be used

in a linear model (Zuur et al., 2009). Furthermore, measures of legume cover were greater than zero mostly under organic management. We did not transform these measures since any standardization would have rendered the minimum levels of cover under conventional management and average levels of cover under organic management as equivalent.

We used multi-model inference to determine which variables were most important for each group (aphids and parasitoids) and to obtain an average estimate of their effects. We compared 505 models for aphid abundances and 1,024 for parasitism rates using the Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc) (Burnham & Anderson, 2002). Model averaging uses Akaike weights – assigned to each model in terms of the difference in their AICc relative to the best (lowest AICc) model – to compute a conditional weighted average of model coefficients; we considered only models in which the variable was present (Burnham & Anderson, 2002). Of the 512 possible models for aphid abundance, seven presented convergence problems and were thus excluded from the analysis after checking that the convergence issues did not depend on a single explanatory variable, and that such exclusion did not lead to an unbalanced representation of any variable in the model set.

We checked for the normality of residuals in our global models using graphical exploration (Zuur et al., 2009). In our global model for parasitism rates, the distribution of residuals departed slightly from normality owing to the presence of outliers. We repeated the analyses excluding those observations and obtained normally distributed residuals; however, we found no differences in the estimated effects (direction and precision of estimates) between the models based on complete and on subset data. Therefore, we decided to retain the models based on the complete data set.

All analyses were performed using R 3.3.2 (R Core Team, 2016), with packages *glmmADMB* version 0.8.3.3 (Fournier et al., 2012; Skaug et al.,

2016) for model fitting and *MuMIn* version 1.15.6 (Bartoń, 2016) for multi-model inference.

5.3 Results

5.3.1 Aphids

We collected 12,136 aphids belonging to 18 species, the most abundant being *Sitobion (Sitobion) avenae* (Fabricius), which represented 46% of the total aphid abundance. See Table A.1 in Appendix for a complete list of all aphid species found.

Overall, aphids were mainly influenced by two characteristics, namely, crop type and cereal cover, both at field level. The abundance of aphids was lower in barley fields and in fields with greater cereal cover. Neither management, landscape nor weed communities had strong or significant effects (Table 5.1A). Based on the estimated regression coefficients, the magnitudes of landscape and management effects were larger – albeit non-significantly – than those of weeds.

5.3.2 Parasitism

Of the 1,058 parasitized aphids, 572 were reared in the laboratory. The remaining mummies were already open when collected in the field but were still used in the calculation of parasitism rates. Of the reared mummies, 267 (46% of reared) hatched successfully. A total of 109 primary parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) emerged, of which the most abundant species (47.7% of the total) was *Aphidius uzbekistanicus* (Luzhetzhi). We also found 133 hyperparasitoids, the most abundant species (38% of the total) being the pteromalid *Pachyneuron aphidis* (Bouché). Twenty-five of the hatched specimens were unidentifiable owing to sample deterioration. See Tables A.2 and A.3 in Appendix for a complete list of all parasitoids and hyperparasitoids found.

Table 5.1: Results after model averaging for aphid abundances and parasitism rates. Also shown are the averaged estimates for all predictor variables and their Unconditional SE for all models containing the variable (Burnham & Anderson, 2004).

Variable	(A) Abundance of aphids		(B) Parasitism rates	
	averaged estimate \pm UnSE			
aphid abundance	–		-0.354 \pm 0.107	*
crop characteristics				
crop variety ¹	-1.287 \pm 0.284	*	-0.493 \pm 0.208	*
cereal cover ²	-0.318 \pm 0.116	*	-0.123 \pm 0.073	
landscape management				
PAL	-0.125 \pm 0.155		-0.395 \pm 0.141	*
POML	0.063 \pm 0.152		0.295 \pm 0.114	*
PAL \times POML	0.107 \pm 0.310		-0.284 \pm 0.155	
management³	-0.186 \pm 0.409		0.123 \pm 0.292	
weed community				
forb cover ⁴	0.097 \pm 0.118		0.053 \pm 0.053	
legume cover	-0.003 \pm 0.116		-0.057 \pm 0.070	
grass cover	-0.048 \pm 0.076		-0.010 \pm 0.056	

1 – wheat is used as the reference level for differences between crop varieties

2 – partial effect of cereal cover once corrected for crop type and management.

3 – conventional management is used as the reference level for differences between management types.

4 – partial effect of forb cover after correction for crop type and management, and after subtracting cereal cover.

Parasitism rates were mainly influenced by landscape, crop characteristics and aphid abundance (Table 5.1B). At landscape level, parasitism was negatively affected by PAL and positively affected by POML.

The effect size of the interaction between PAL and POML was large but non-significant. In terms of crop characteristics, crop variety but not cereal cover was also important in determining the rates of parasitism, which were higher on wheat than on barley. Neither field management nor the presence of weeds altered parasitism rates, which were higher when aphid abundances decreased.

5.4 Discussion

5.4.1 Field-level factors

Field-level factors were relevant for predicting aphid abundances but not for parasitism rates. However, parasitism rates responded to aphid abundance, which suggests that field-level factors do in fact influence parasitism rates via a bottom-up mechanism given their effect on aphid abundances. This result highlights the importance of analysing both the populations of natural enemies and the effects of landscape and management on host aphid abundances.

Aside from crop variety, the main factor affecting aphid abundances was cereal cover: greater cereal cover resulted in less aphid abundance, even though aphids would have more resources. Winder et al. (2005) attributes similar results to the dispersal of the aphid population between more numerous shoots. This behaviour leads to the formation of smaller colonies or colonies that persist for less time (Winder et al., 2014) that would be less detectable by our sampling method. Furthermore, greater cereal cover also implies less weed cover, thereby increasing the efficiency of host/prey searching by natural enemies and thus enhancing biological control (Gols et al., 2005).

The fact that field management did not affect aphid abundances or parasitism rates suggests that the dichotomy organic vs. conventional management is not necessarily relevant to aphid-parasitoid systems (Puech et al., 2014), particularly if insecticides are not applied. The great variability in the intensity of agricultural practices such as ploughing, sowing density

and nitrogen inputs that form part of both types of management (Armengot et al., 2011) contributes to diluting the differences between farming systems and thus the relevance of such differences to the aphid-parasitoid system.

The negative density dependence of parasitism on aphid abundance was unexpected, but similar to the observations made by Pareja et al. (2008). These authors suggest that inverse density dependence may appear when parasitoids only attack the periphery of colonies: the result is that the bigger the colony is, the lower the parasitism rates.

In contrast to the findings by Caballero-López et al. (2012a), aphid abundances and parasitism rates failed to respond to differences in the weed community and the size of the effect of all weed groups was one or two orders of magnitude less than that of other variables. However, Caballero-López et al. (2012a) sampled in the centre of fields (55 m from edges), while we sampled at 3 m from field edges. Just as semi-natural vegetation patches or floral strips are more relevant for natural aphid enemies in intensive landscapes where there is a massive lack of alternative resources (Haenke et al., 2009; Jonsson et al., 2015), weeds may be more important for parasitoids further inside the field, where, compared to the edges, there are fewer available resources. Furthermore, adult parasitoids can also rely on aphid honeydew for sugar provision, although it is nutritionally inferior to floral nectar (Wäckers et al., 2008), thus making floral resources inside fields less relevant to parasitoids.

5.4.2 Landscape

Our results show the relevance of landscape for parasitoids and how it affects parasitism rates. In particular, we detected significantly higher parasitism rates when POML values were high, in line with the findings of Gabriel et al. (2010) on other groups of organisms. Even accounting for the great variation in their management intensity, organic farms are on average less intensive than conventional ones (Armengot et al., 2011). Thus, a

landscape with a higher POML value will tend to be less intensive, which may increase the availability of resources for parasitoids. Irrespective of the type of field management, Rundlöf et al. (2010) reported higher forb richness on field edges in landscapes with more organic management, which may ensure more floral resources for parasitoids. Organic farming also tends to involve crop rotation, which potentially increases crop diversity at landscape level. As Redlich et al. (2018) found, crop diversity can increase biological control and parasitoid abundances.

As in many previous studies, parasitism rates decreased as the cropped surface increased (Roschewitz et al., 2005a; Thies et al., 2005). More generally, it has often been found that parasitoids respond positively to landscape complexity (Chaplin-Kramer et al., 2011; Dainese et al., 2017; Plečáš et al., 2014; Rusch et al., 2016), a response that has been related to the greater availability of alternative resources and habitats for them in landscapes with more non-cropped habitat (Gillespie et al., 2016 and references therein).

Our hypothesis that aphid abundances would not respond to surrounding landscape characteristics was confirmed. The life style of aphids during the crop-growing season means they have little need to disperse until crop senescence, which thus reduces the effect of landscape on their abundances.

5.5 Conclusions

At field level, a bottom-up mechanism in which characteristics such as crop variety and cover influence the growth of aphid populations (the main factor affecting parasitism rates) seems to be operating. Weeds, on the other hand, play no role in either aphid or parasitoid abundances.

In terms of management, field-level organic management may not be enough to alter how aphids are biologically controlled by their natural enemies. Rather than concentrating on the individual management of fields, a coordinated implementation of organic farming at landscape level

seems a much more useful strategy for increasing the biological control of aphids. Any such coordinated landscape management should also include the conservation of existing non-crop habitat patches.

Acknowledgements

We would like to thank both the farmers and the Consortium of the Parc de l'Espai d'Interès Natural de Gallecs for their cooperation and for providing access to fields. We also thank Juli Pujade for his help with the identification of Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). This research was partially supported by the FERTILCROP project (www.fertilcrop.net) funded by CORE Organic Plus Funding Bodies, partners of the ERA-Net (www.coreorganic2.org), and the project AGRIBIOPOL (CGL2012-39442) of the Spanish Ministry of Economy, Industry and Competitiveness. AS-M was supported by an APIF fellowship by the University of Barcelona. English language edition was supported by the Consorci del Museu de Ciències Naturals de Barcelona.

6 Capítol 3:
Not all field margins are equally
useful: effects of the vegetation
structure of margins on cereal aphids
and their natural enemies

Not all field margins are equally useful: effects of the vegetation structure of margins on cereal aphids and their natural enemies

Summary

In any study of the effects of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies, and on biological control in general, it may be relevant to consider how differences in vegetation affect them and the biological control services they provide. Vegetation functional trait analysis has been shown to have good explanatory power in relation to insect biology. Among these traits, life forms reflect different aspects of plant structure and functioning and help describe the value of margin vegetation for arthropods in agricultural systems. The aim of this study was to clarify the effect of the structure of margin vegetation on cereal aphids and certain guilds of their natural enemies, namely, parasitoids, hoverflies and ladybugs. We characterized margin vegetation using the relative cover of each life form and sampled insects inside crops along transects parallel to margins. Our results show that in the studied areas the abundance of natural enemies was greater near margins dominated by annual plants than in margins dominated by perennial plants, where aphid abundances decreased. On the other hand, the abundances of aphids and parasitism rates were greater near margins dominated by perennial woody forms than margins dominated by perennial herbaceous forms. Our findings highlight how margin vegetation structure affects arthropod populations in cereal fields. By managing the vegetation and promoting specific life forms in already existing margins, farmers can enhance the abundance of the natural enemies of aphids and decrease pest pressure on their fields.

6.1 Introduction

In recent years, research on biological control has devoted increasing attention to how semi-natural vegetation in the agricultural matrix maintains the diversity and abundance of natural enemies of arthropod pests (García-Feced et al., 2015; Holland et al., 2017), thereby enhancing their potential as control mechanisms (Pollier et al., 2018; Rusch et al., 2016).

Research on the effects of semi-natural habitats on natural enemies and biological control has focused to date mainly on the correlation between natural enemies and the area occupied by this type of habitats (Rusch et al., 2016). However, these habitats comprise a few different plant communities that provide both natural enemies and pests with a variety of resources. Therefore, differences in vegetation need to be studied when attempting to promote biological control services in agricultural ecosystems.

Some studies have explored the effects of different classes of semi-natural vegetation on natural enemies and pests. These effects are related to the proportion of the area occupied by each habitat type in buffers ranging from 250 m to several kilometres in width (e.g. Alignier et al., 2014). However, the focus is seldom on the immediately adjacent field margin and the vegetation that grows there, even though it is the nearest source of alternative resources for organisms colonizing the crop. Furthermore, it is easier for farmers to have an impact on habitats adjacent to their crops than on habitat patches at larger landscape scales.

In recent years, functional traits have increasingly been recognized in vegetation analyses as having good explanatory power in relation to insect biology (Lundin et al., 2018). The analysis of functional traits allows for comparisons of vegetation samples to be made even if their specific compositions differ (Bruelheide et al., 2018; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Furthermore, instead of relying simply on vegetation species

richness, which is often a poor surrogate for the breadth of niche opportunities offered by vegetation, the use of functional traits allows us to infer the resources provided by plants. There are many plant traits, both qualitative and quantitative, that can be linked to resource provision for natural enemies. Of these traits, life form integrates different aspects of plant structure and functioning: it is a good indicator of the height and the structure of vegetation, and whether the margin is permanently vegetated throughout the year. Therefore, this information can help determine the value of margin vegetation for arthropods in agricultural systems. This value will depend on the biological control agents and the pest species of interest since each group of organisms has its own life-cycle requirements and degrees of mobility that depend on traits such as body size and trophic level (Thies et al., 2005; Tschardtke and Brandl, 2004).

The aim of this study was thus to clarify the effects of the structure of margin vegetation on pests and their natural enemies in cereal crops, one of the most important land uses in Europe. In all, cereal crops cover 32% of the continent's total agricultural area (57 out of 179 million ha; Eurostat, 2016) and so their management has a huge impact on the environment. The main arthropod pests in cereal crops are aphids, which are responsible for a 10–13% loss in wheat yields in the UK (Tatchell, 1989; quoted in Dedryver et al., 2010) and a 20% loss in barley yield in France (Dedryver et al., 2010). Our study focuses on cereal aphids and three of their most important natural enemies: parasitoids (Hymenoptera: Parasitica), hoverflies (Diptera: Syrphidae) and ladybugs (Coleoptera: Coccinellidae).

In this study, we address the following questions: (a) Does vegetation structure in field margins, measured by the proportions of plant life forms, correlate with the abundance of natural enemies of aphids? (b) Do different natural enemies of aphids respond differently to the structure of margin vegetation? (c) Do aphids and their natural enemies respond in opposite ways? Our hypothesis is that margins with simpler vertical structure

(predominantly herbaceous) or with a discontinuous presence of standing vegetation throughout the year (mainly annual plants) give rise to lower abundances of natural enemies in the adjacent crops. More specifically, we hypothesize that the presence of ladybugs in cereal crops during the cereal season will not depend on the margin vegetation since they are able to feed on aphids in the crops themselves in both their larval and adult forms. However, since the adults of parasitoids and hoverflies need sugars (and, in particular, floral nectar, which is scarce in cereal crops), we expect these groups of insects to be affected by the composition of margin vegetation as they may have to switch from crops to adjacent semi-natural habitats.

6.2 Methods

6.2.1 Sampling site and field selection

Sampling was carried out in five areas in Catalonia (NE Spain) where cereals and legumes are the main crops. Field margins with semi-natural vegetation are present in all areas. The margin vegetation of these agricultural landscapes exhibits various degrees of complexity, ranging from annual ruderal vegetation and perennial grasslands, to scrubland and small copses. Field margins in these areas are not generally managed and, if they are, management is never intensive. The selected margins were not managed directly during our study since we found no evidence of direct herbicide application or any controlled burning.

We used data from two partially overlapping datasets to test our hypotheses: one dataset consisted of data collected in an area (Gallecs, Ga) in 2014–2016; the other contains data collected in 2015 in Gallecs and in four other areas in central Catalonia (see Fig. 3.1 for their codes and their locations). The sampling effort differed depending on the area and the year due to the different size of the study areas. In Ga, we sampled 39 cereal (wheat or barley) fields in the springs of 2014, 2015 and 2016. In each of the four remaining areas (Ca, Co, Es, Mo), we sampled four cereal fields (wheat or barley) in spring 2015.

This data sets enabled us to analyse the consistency of the response to margin vegetation over time in one location (Ga; henceforth ‘time’ dataset) and spatially over one year (henceforth ‘space’ dataset).

6.2.2 Aphid sampling

In each of the selected fields, we sampled aphids along a 50-m transect parallel to the field margin. Each of these ‘aphid transects’ was subdivided into five segments of 10 m each. In 2014, we sampled all five segments of each transect but had to reduce the sampling effort in 2015 and 2016 to ensure a manageable number of samples. To guarantee a constant transect length, in 2015 and 2016 we sampled only the two end segments plus the central segment (Fig. 6.1).

Each year from late April until harvest time or mid-June (depending which came first), we collected once a week as regularly as possible ten cereal tillers along the 10-m segments in each of the selected fields. Collected stems were carefully placed inside sealable plastic bags and kept in a portable fridge in the field. Afterwards the bags were kept at 4°C for at most four days until examination to ensure that captured predator activity was low and to avoid the loss of aphids.

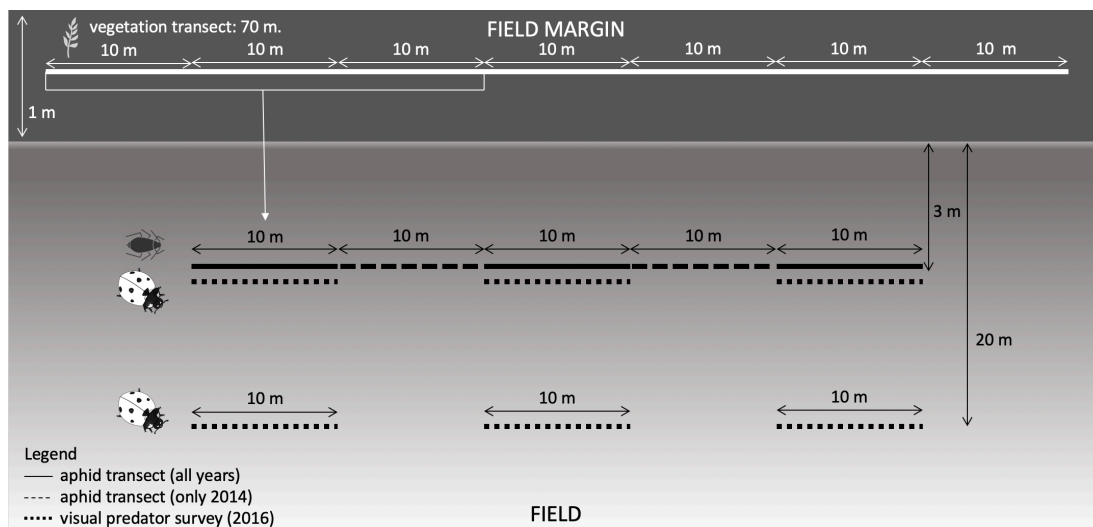


Figure 6.1: Sampling layout of each of the variables used in the study.

During the subsequent days, we removed all aphids from the plant stems using wet brushes and preserved them in 70 % ethanol. Mummies from which parasitoids had not yet emerged were kept separately in individual vials covered with hydrophilic cotton at room temperature (20–24°C, with no control over humidity) until the parasitoid emerged; both the parasitoid imagoes and the aphid mummies were then preserved in 70 % ethanol. All aphids (including mummies) and hatched parasitoids and most hyperparasitoids were identified to species level if possible, or to genus level otherwise. The aphids were identified by Nicolás Pérez Hidalgo, the parasitoids (Braconidae: Aphidiinae) by José M. Michelena Saval, and the hyperparasitoids (Hymenoptera), by Mar Ferrer Suay (Cynipoidea: Figitidae: Charipinae), Emilio Guerrieri (Chalcidoidea: Encyrtidae) and Agnès Salat Moltó (Chalcidoidea: Pteromalidae, Aphelinidae; Ceraphronoidea: Megaspilidae).

6.2.3 Predator survey

In spring of 2016, we included a survey of hoverflies and ladybugs in six of the fields in which we had already sampled aphids. At the same site as the aphid-sampling transects, we conducted concurrent natural enemy visual transects at 3 m and 20 m from the field margin (Fig. 6.1). We counted adult, larvae and chrysalides of ladybugs and larvae and chrysalides of hoverflies. We did not count adult hoverflies since their presence does not imply predation on aphids.

6.2.4 Vegetation survey and characterization

We established a 70-m transect centred on the aphid-sampling transect along the margin adjacent to the field edge. This ‘vegetation transect’ was divided into 10-m segments, in which we assessed visually total vegetation cover and the relative cover per species using the Braun-Blanquet scale. To ensure standardized vegetation surveys, we only considered the vegetation in the 1-m-wide strip nearest to the field edge.

6.2.5 Vegetation data analysis

Cover data were transformed into numeric percentages as per the Braun-Blanquet equivalences (van der Maarel, 1979). Since it makes little sense to associate directly the information from vegetation transects with insect transects at segment level, we derived composite vegetation samples using a moving average of species-specific cover. Each composite sample represented the average of the vegetation cover in a block of the three segments closest to each segment of the insect surveys, with each block partially overlapping with the next one. As a result, each segment in the insect transect could be associated with one of the vegetation-averaged blocks (Fig. 6.1).

We compiled the Raunkiær life form for all recorded plant species (therophytes: annual plants; geophytes: plants that have bulbs or rhizomes; hemicryptophytes: plants with buds at soil level; chamaephytes: plants with perennial shoots and resting buds near soil level (< 25 cm); phanerophytes: shrubs and trees). We also compiled information on flowering attributes – specifically on entomophily (the need for interaction with pollinators) and time of flowering (to check whether the species should have been flowering during our sampling) – as these traits affect the activity of natural enemies (Pollier et al., 2018). We used publicly available on-line databases (Fitter & Peat, 1994; Julve, 1998; Klotz et al., 2002) and a local flora (Bolòs et al., 2005), and crosschecked for inconsistencies between sources. Whenever the references did not agree, we prioritized data collected in Mediterranean areas. We used package *TR8* version 0.9.18 (Bocci, 2015) to access online databases.

We used the community weighted mean (CWM) of the different life forms to characterize the margin vegetation. The CWM is the proportional cover attributable to each of the life forms present in each sample, and was computed using R 3.4.4 (R Core Team, 2018) with package *FD* version 1.0-12 (Laliberté et al., 2014; Laliberté & Legendre, 2010). To avoid collinearity between measures, we characterized the vegetation in each block using

non-linear multi-dimensional scaling techniques, retaining only two axes that represented margin vegetation structure with a minimal deformation in reduced space (stress = 0.088). We used package *vegan* version 2.5.2 (Oksanen et al., 2018) for multi-dimensional analyses.

Even though we initially intended to include entomophily in our models, we detected significant correlation with the first component of the vegetation NMDS (Spearman's correlation coefficient: -0.374, $p < 0.001$; see Results). Entomophily was therefore excluded from linear models and only used to explain our results.

6.2.6 Insect data analysis

We summed the number of aphids, mummified aphids, hoverflies and ladybugs over the whole sampling period to obtain the response variables. We then used both components of the NMDS as fixed-effect covariates in generalised linear mixed effect models to test their effects on the response variables. After a visual inspection of the data, we detected a certain lack of linearity in the relationship between our response variables and NMDS axes. Therefore, we included both linear and quadratic terms of the explanatory variables as covariates.

We fitted different models for each dataset for both aphid abundances and parasitism (Table 6.1). We used year as a covariate in models with the 'time' dataset and area in models with the 'space' dataset to exclude any variation due to differences between years or areas. All models included the identity of the field as a random effect since observations from the same field cannot be considered independent.

For the aphid abundance models, we also included crop variety as a fixed factor. We employed a negative binomial distribution due to the overdispersion detected during data exploration. For the parasitism rates we included aphid abundances as an additional covariate since parasitism rates can be density-dependent (Pareja et al., 2008). We used a logit-link function and a binomial distribution, appropriate for proportional data

Table 6.1: Outline of the models fitted to each response variable, with an indication of the fixed-effect and random-effect variables included, and the distribution considered.

Dataset	Response	Fixed effects			Random effects	Distribution
"Time" dataset	Aphid abundance	vegetation NMDS axis 1 + axis 1 ² + axis 2 + axis 2 ²	+ crop	+ year	+ (intercept field)	Negative binomial
"Space" dataset				+ area		
"Time" dataset	Parasitism		+ log(aphid abundance)	+ year		Binomial
"Space" dataset			+ area			
2016 visual transects	Ladybug abundance		+ log(aphid abundance)			negative binomial
	Hoverfly abundance		+ distance to margin			Poisson

(Zuur et al., 2009). We used a Poisson distribution for the hoverfly model, and a negative binomial for the ladybug model to account for the overdispersion of data. Details of each model are summarised in Table 1.

We checked residuals graphically to ensure statistical assumptions were met (Zuur et al., 2009). We detected five outlier observations belonging to the same field and year, where aphid abundances were unusually high (up to ten-times greater than the mean of all other fields). These points seriously conditioned our results even after modelling for overdispersion and therefore this field was removed from the analyses. All analyses were performed using R 3.4.4 (R Core Team, 2018), with packages *glmmADMB* version 0.8.3.3 (Fournier et al., 2012; Skaug et al., 2016) and *lme4* version 1.1-17 (Bates et al. (2015) for model fitting.

6.3 Results

Margin vegetation can be characterized along two axes in terms of the predominant life forms present. The first axis distinguishes margins dominated by annual or perennial vegetation (Fig. 6.2). The therophytes dominating annual margins are mainly ruderal, short-lived plant species such as common poppy (*Papaver rhoeas*), common fumitory (*Fumaria officinalis*), common sowthistle (*Sonchus oleraceus*) and white rocket (*Diplotaxis eruroides*), most of which dry up in summer; on the other hand, margins dominated by perennial life forms are vegetated throughout the year. Furthermore, as stated before (see Vegetation analysis), we found that margins with low values on the first axis had more entomophilous plants in bloom during sampling (Fig. 6.3). The second axis distinguishes between predominantly woody and herbaceous vegetation in margins

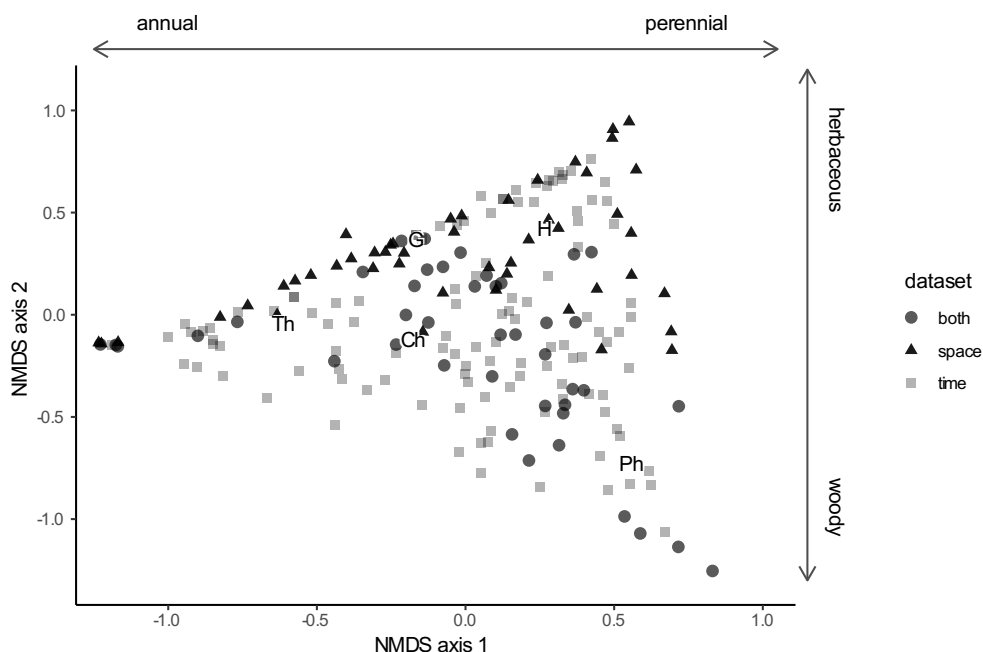


Figure 6.2: Graphical display of the NMDS of field margin vegetation; the overlaid labels indicate the centroid of each life form: Th: therophytes; G: geophytes; H: hemicryptophytes; Ch: chamaephytes; Ph: phanerophytes.

dominated by perennial vegetation, which determines the vertical structure available during the year: in margins dominated by phanerophytes (mostly woody plants), a well-developed vertical structure stands throughout the year, while in margins dominated by hemicryptophytes only a thin layer of vegetation remains. Values around the centre correspond to a greater diversity of life forms. Unlike hemicryptophytes, phanerophytes and therophytes, whose percentages of cover vary considerably from 0% to almost 100%, chamaephytes and geophytes have little discriminant power since these forms have little range of plant cover in the sampled margins.

We captured 51,623 aphids (excluding the ones from the outlier field), of which 4,556 were parasitized. We found 14 aphid species, the most abundant being *Sitobion (Sitobion) avenae* (Fabricius). See Table A.1

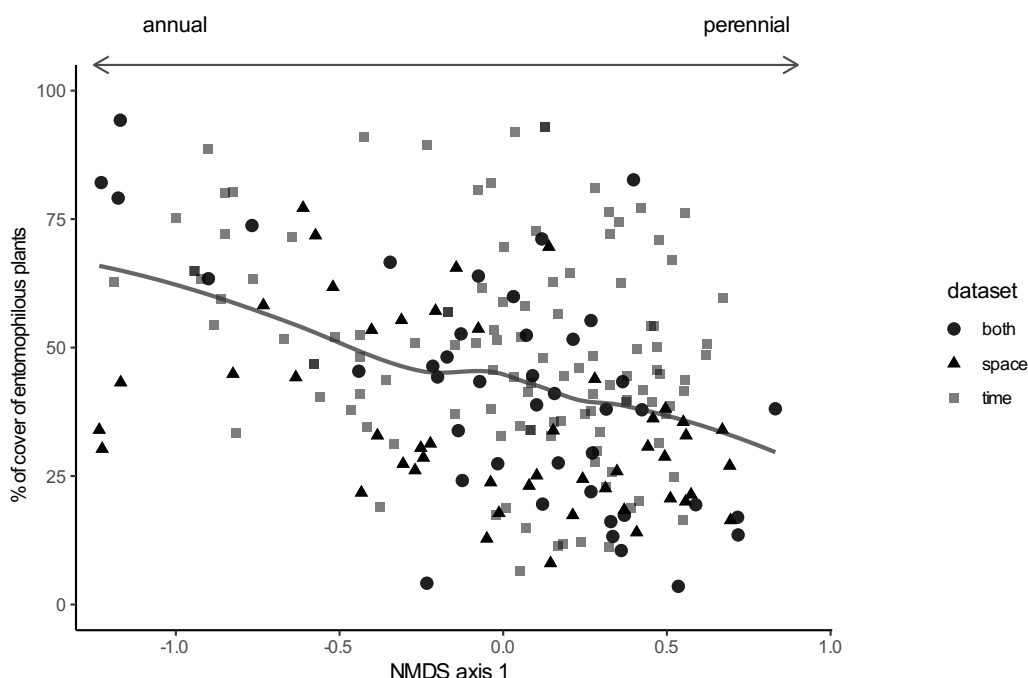


Figure 6.2: Correlation between the first axis of the margin vegetation NMDS and the entomophilous plant cover. The line indicates the locally estimated smoothing (LOESS) trend for illustrative purposes.

in Appendix for a complete list of all aphid species found. We found 2,897 un-hatched mummies that were reared in the laboratory, obtaining 1,020 primary and secondary parasitoids from 23 species. The most abundant species of primary parasitoid was *Aphidius uzbekistanicus* Luzhetskii (Braconidae: Aphidiinae), while that of hyperparasitoids was *Pachyneuron aphidis* (Bouché) (Pteromalidae). See Tables A.2 and A.3 in Appendix for more details about parasitoids and hyperparasitoids found.

Although the response to most variables is similar in both datasets, their significance does change in some cases (Table 6.2). The abundance of aphids was affected by the margin vegetation structure, being higher where the margin vegetation was predominantly perennial (axis 1) but lower wherever perennial herbaceous species dominated cover in field margins (axis 2). The effect of vegetation is consistent in both datasets.

Aphids were significantly less abundant in barley than in wheat fields, with predicted means of 103 aphids/10 tillers vs 333 aphids/10 tillers ('time' dataset) and 47 aphids/10 tillers vs 161 aphids/10 tillers ('space' dataset), respectively. By contrast, aphid abundances were significantly higher in 2014 (predicted mean: 378 aphids/10 tillers) than in both 2015 (predicted mean: 130 aphids/10 tillers) and 2016 (predicted mean: 147 aphids/10 tillers). However, we did not detect any differences between areas.

Parasitism rates were also affected by margin vegetation structure (Table 6.2) and displayed a significant positive correlation with a dominance of annual vegetation (axis 1) and a negative one with a dominance of perennial herbaceous forms (axis 2). However, the effect of margin vegetation was only significant in the 'time' dataset. We detected no significant non-linear relationship. Parasitism rates had only a marginally negative correlation to aphid abundances; we detected no differences between years. However, we found significant differences between areas that are not attributable to the studied variables.

Table 6.2: Statistical significance of explanatory variables for aphid abundances and parasitism rates in the 'time' and 'space' datasets. Model estimates and their significance are shown for NMDS axis, cereal variety and aphid abundance, whereas only their overall significance is shown for year and area. Levels of significance: ***: p-value < 0.001; **: p-value < 0.01; *: p-value < 0.05; m: p-value < 0.1; n.s.: not significant

Variable	Aphid abundances ("time" dataset)	Aphid abundances ("space" dataset)	Parasitism ("time" dataset)	Parasitism ("space" dataset)
axis 1 (linear)	0.477 ± 0.252 *	0.854 ± 0.231 ***	-0.334 ± 0.146 *	-0.306 ± 0.254
axis 1 (quadratic)	0.494 ± 0.312	0.335 ± 0.287	-0.052 ± 0.175	-0.566 ± 0.315 m
axis 2 (linear)	-0.450 ± 0.235 *	-0.535 ± 0.199 **	-0.303 ± 0.125 *	-0.269 ± 0.167
axis 2 (quadratic)	-0.239 ± 0.371	-0.475 ± 0.319	0.369 ± 0.237	0.233 ± 0.377
log(aphid abundance)			0.027 ± 0.045	-0.201 ± 0.107 m
barley vs wheat	-1.173 ± 0.274 ***	-1.232 ± 0.267 ***		
year	**		n.s.	
area		n.s.		*

In general, the abundance of ladybugs was significantly related to the abundance of aphids but negatively affected by distance to the margin (Table 6.3). Margin quality also affected the abundance of ladybugs. The abundance of ladybugs was negatively correlated to the dominance of perennial plants in the margins (axis 1). However, the abundance of ladybugs did not respond linearly to the structure of the margin vegetation

Hoverflies were significantly correlated with the structure of the margin vegetation (Table 6.3) as they were significantly more abundant where margins were covered by annual vegetation (axis 1). Margins dominated by woody vegetation (axis 2) were also related to greater hoverfly abundance, although such an effect was only marginally significant. As in the case of ladybugs, hoverfly abundances were higher in transects near field margins.

6.4 Discussion

Our results show that margin vegetation can be described using the easily obtainable trait of life form, which not only describes the structure and presence of margin vegetation throughout the year but, as in our case, is also related to resource-provisioning (i.e. floral nectar) that is relevant to natural enemies. Life form has the advantage of being very easily determined and can be used therefore as an assessment tool by farmers for margin management.

Our results also indicate that the vegetation of field margins can affect the abundances of pests and their natural enemies, which supports previously found evidence that field margins have a role in the regulation of both pests and biocontrol agents and their interactions (Bischoff et al., 2016; Pollier et al., 2018; Ramsden et al., 2015). Thus, our hypotheses are partially confirmed. While vertical structure (margins dominated by woody life forms) correlated with greater abundance of some natural enemies in adjacent areas, this response differed depending on the group of natural

enemies. However, contrary to our expectations, margins dominated by annual species favoured the presence of all studied natural enemies and led to lower aphid abundances in adjacent areas, thereby suggesting that a joint effect of these enemies on aphid biological control is taking place.

The preference of natural enemies for margins dominated by annual species may be related to a greater availability of sugars and of alternative prey items and hosts for adult natural enemies to feed or oviposit on. According to our results, these margins tend to have greater cover of entomophilous flowers, a particularly important feeding resource for hoverfly adults (e.g. Pollier et al., 2018; Ramsden et al., 2015). In other studies, planted flower strips are used in intensive or simplified cereal cropping landscapes to increase the abundance of hoverflies and enhance the biological control of cereal aphids (Haenke et al., 2009).

Table 6.3: Model estimates and their significance for ladybug and hoverfly abundances. Levels of significance: ***: p-value < 0.001; **: p-value < 0.01; *: p-value < 0.05

Variable	Ladybug abundance		Hoverfly abundance	
axis 1 (linear)	-3.514 ± 0.793	***	-1.429 ± 0.449	**
axis 1 (quadratic)	-2.472 ± 1.228	*	0.282 ± 0.228	
axis 2 (linear)	0.404 ± 0.339		-1.626 ± 0.886	
axis 2 (quadratic)	4.246 ± 1.006	***	0.669 ± 0.595	
20 m vs 3 m from margin	-0.560 ± 0.280	*	-1.910 ± 0.268	***
log(aphid abundance)	1.297 ± 0.359	***	0.233 ± 0.206	

Parasitism also responds positively to annual vegetation cover in margins, even though adult parasitoids also use aphid honeydew as a feeding resource. Although honeydew is inferior in terms of nutrition and nectar may thus be preferred (Wäckers et al., 2008), honeydew feeding must be considered when evaluating the benefits of greater floral resource availability on the increase parasitism rates (Tena et al., 2016) as it can hamper the relationship between nectar presence and parasitism abundance.

Another surprising result was that ladybugs also responded to margin vegetation structure and were present in greater abundances close to margins covered by annual plants. An analysis of the gut content of ladybugs by Ricci et al. (2005) showed a consumption of Gramineae pollen but also pollen from other plant families such as Compositae, Umbelliferae and Gentianaceae found in field margins. Even though pollen is usually only considered to be an alternative feeding resource for ladybugs during the aphid season (Ricci et al., 2005; Triltsch, 1999), an aphid-based diet may have to be complemented with pollen (Schuldiner-Harpaz & Coll, 2017). Although all plants produce pollen at some point, possibly only relatively early-flowering habitats such as annual-dominated ruderal field margins provide a significant source of pollen in late spring and so ladybugs may respond positively to this type of field margins. Whether they use margins for resource provisioning or simply as corridors through which to colonize fields, the importance of margins for ladybugs is stressed by the fact that ladybug abundances are significantly lower further into fields.

The positive effect of margins dominated by annual life forms on ladybugs and parasitoids may also be the result of less pressure from other natural enemies such as Carabidae and spiders, which are more sensitive to agricultural management and thus more dependent on persistent semi-natural (non-managed) habitats (Öberg et al., 2007; Pywell et al., 2005). Margins dominated by annual vegetation may also provide a greater availability of alternative prey items or hosts early in the season if other

natural enemies are less abundant, thereby stabilizing populations of ladybugs and parasitoids before cereal aphids increase in the crops and thus potentially enhancing biological control when most necessary.

The response of natural enemies to the woodiness of margin vegetation (axis 2 of the NMDS) is more ambiguous: while parasitism rates and hoverfly abundances are higher in areas adjacent to woody margins (although not significantly so in the latter case), the abundance of ladybugs is lower. This response of ladybugs can be interpreted in terms of negative interactions with other levels of the trophic network may be taking place. Woody vegetation in margins encourages birds to nest (Heath et al., 2017) and adults of insectivorous species predate on groups such as ladybugs and hoverflies – particularly on their larvae – and so disrupt the efficiency of the biological control (Grass et al., 2017). The presence of birds in woody margins could explain the negative effect of such margins on ladybug abundances and the lack of significance in the response of both ladybugs and hoverflies to woodiness (axis 2 of the NMDS). Coincidentally, in our results, areas near woody margins hosted higher aphid abundances which is in agreement with the results of Grass et al. (2017), who found that a significant disruption in biological control increases aphid abundances.

Perennially vegetated herbaceous margins are known for their quality as sites for the overwintering and reproduction of ground beetles (Fusser et al., 2016; Pfiffner & Luka, 2000). Some selective-exclusion experiments have found a negative interaction between flying and ground-dwelling natural enemies of aphids such as ground beetles (Caballero-López et al., 2012b), which revealed that there was no improvement in biological control where an additive effect of these two guilds was anticipated. An example of this negative interaction is the predation by carabid beetles such as *Pterostichus (Morphnosoma) melanarius* (Illiger) on aphid mummies, which reduces parasitism rates and thus limits the efficiency of biological control (Snyder & Ives, 2001). Negative interactions between flying and ground-dwelling natural enemies could be the cause of the lack

of significance in the response of ladybugs and hoverflies to margin woodiness (neither woody margins with birds nor herbaceous margins with other enemies are optimal), as well as the observed higher parasitism rates in areas adjacent to woody margins (where there is no competition from other enemies and, instead, there are higher abundances of aphids).

6.5 Conclusions

According to our results, two types of margin benefit aerial natural enemies: margins with a dominance of annual species and perennial margins dominated by woody vegetation, which highlights the importance of margin vegetation structure for arthropod populations in cereal fields. By managing the vegetation and promoting specific life forms in already existing margins, farmers can enhance the abundance of natural enemies and decrease the pest pressure on their fields. However, in order to advise farmers properly, the effectiveness of biological control and its effects on yield improvement should also be assessed.

Further research should explore temporal trends across the growing season and attempt to understand the role that margin vegetation plays at different times of the year as a means of clarifying the ambiguous responses found in our results.

Acknowledgements

We would like to thank both the farmers and the Consortium of the Parc de l'Espai d'Interès Natural de Gallecs for their cooperation and for providing access to fields. We also thank Juli Pujade for his help with the identification of Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). This research was partially supported by the FERTILCROP project (www.fertilcrop.net) funded by CORE Organic Plus Funding Bodies, partners of the ERA-Net (www.coreorganic2.org), and the project AGRIBIOPOL (CGL2012-39442) of the Spanish Ministry of Economy, Industry and Competitiveness. AS-M was supported by an APIF fellowship by the University of Barcelona. English

language edition was supported by the Consorci del Museu de Ciències
Naturals de Barcelona.

7 Discussió

Aquesta tesi s'emmarca dins del marc d'estudi de l'ecologia del paisatge en relació amb els serveis ecosistèmics, i en concret pretén avaluar com el paisatge afecta la provisió de serveis de control biològic. Com a sistema d'estudi hem triat els cultius de cereal, els àfids com a plaga i, dins dels molts enemics naturals dels àfids, ens hem centrat principalment en l'anàlisi dels parasitoides.

Els resultats recollits en aquesta tesi mostren que, més enllà de la superfície que ocupen, la configuració espacial dels hàbitats seminatural i la seva composició concreta tenen també influència sobre els organismes d'interès. Aquests resultats posen de manifest la rellevància de caracteritzar els elements agrícoles des de diversos punts de vista enlloc de limitar-se a la distinció clàssica d'entre "hàbitat cultivat" i "hàbitat no cultivat" (Fahrig et al., 2011). La investigació de les relacions entre els organismes plaga, els seus agents de control i les característiques concretes dels hàbitats seminatural i del paisatge agrícola a diferents escales facilita la identificació dels elements sobre els quals és més pertinent incidir tant per part dels agricultors com dels gestors del desenvolupament territorial. A continuació es detallen els principals resultats obtinguts i les implicacions que poden tenir en relació amb la planificació de la gestió agrícola.

7.1 Efectes dels marges i de la gestió sobre els àfids

La infestació per àfids en cultius de cereals no respon a l'estructura del paisatge, ni a nivell de localitat en relació amb l'abundància d'hàbitats seminatural (capítol 2) ni a nivell local en relació amb la densitat de la xarxa de marges (capítol 1). Les condicions de l'hivern mediterrani permeten la hivernació dels àfids en els camps de cultiu (Chaplin-Kramer et al., 2013; Pons et al., 1993), i per tant no esperàvem que els marges poguessin representar una font d'àfids que els recolonitzessin durant la primavera després d'haver-hi hivernat, com sí que observen per exemple Thies et al. (2005) a Alemanya o Plečaš et al. (2014) a Sèrbia, on els hiverns són més rigorosos i causen la mort dels llinatges partenogenètics que podrien

hivernar als camps (Vialatte et al., 2007). En canvi, una disminució de la seva abundància en incrementar la superfície d'hàbitats seminatural o la densitat de la xarxa de marges hagués pogut suggerir que aquests hàbitats afavorien la pressió exercida pels enemics naturals i que podrien reduir efectivament les poblacions d'àfids als camps de cultiu. Però aquesta resposta negativa només l'observem, i encara de manera marginalment significativa, en el cas de la densitat de la xarxa de marges (capítol 1), els que ens indica que aquests efectes, si són presents, són d'una magnitud poc important o molt variable entre camps. Tot i així, la manca de resposta observada en els àfids també podria estar emmascarant un efecte positiu dels marges tant sobre els àfids com sobre els seus enemics, l'acció dels quals permetria compensar el creixement superior dels àfids en aquestes àrees i mantenir unes poblacions relativament homogènies (Martin et al., 2015).

En canvi, els àfids responen clarament a l'estructura de la vegetació del marge adjacent. L'abundància d'àfids és més baixa en les zones dels cultius adjacents a marges dominats per plantes anuals, on al mateix temps augmenta l'abundància de predadors afidòfags així com les taxes de parasitisme. Podem inferir, doncs, un possible efecte indirecte de la vegetació del marge sobre les abundàncies d'àfids al camp, via la promoció dels seus enemics naturals (Pollier et al., 2018).

Les abundàncies d'àfids també responen a les característiques del conreu: la densitat de sembra influeix en l'abundància d'àfids, que disminueix en camps on el cereal és molt dens (capítol 2) i s'observen també diferències molt marcades entre cereals, amb una clara preferència pel blat (per sobre de l'ordi). Dins dels blats, l'espelta és la varietat que presenta abundàncies més elevades. A banda de la susceptibilitat inherent que puguin tenir les diverses varietats (de Zutter et al., 2012), aquesta preferència observada per l'espelta podria ser deguda a un desfasament entre l'època de maduració respecte d'altres varietats de blat i de l'ordi. L'espelta és un blat amb un cicle més llarg i per tant, en un clima mediterrani

com el del territori estudiat, comença a madurar quan les altres varietats de blat i l'ordi estan ja senescents. Així, pot suposar un recurs pels adults alats que emigren dels camps de cereal senescents, oferint-los en abundància plantes encara verdes. Aquest fet posaria de manifest la necessitat d'investigar l'efecte de la diversitat de cultius i de la seva disposició espacial a nivell de paisatge des d'una perspectiva temporal rellevant pel cycle vital dels organismes d'interès, com proposen Schellhorn et al. (2015) o Vasseur et al. (2013). Una anàlisi que inclogui l'efecte de la component agrícola del paisatge sobre les plagues i els enemics naturals proporcionaria informació útil per a una gestió que pogués afavorir el control biològic (Hokkanen & Menzler-Hokkanen, 2018).

7.2 Efectes dels marges i de la gestió sobre el parasitisme d'àfids de cereal

Els resultats d'aquesta tesi recolzen les conclusions d'estudis previs portats a terme al centre i nord d'Europa en els quals es considera que els hàbitats seminaturalment promouen el parasitisme i poden, potencialment, afavorir el control biològic (Alignier et al., 2014; Holland et al., 2017; Plečaš et al., 2014). Malgrat que s'assumeix que els parasitoides presenten una capacitat de dispersió relativament baixa (Thies et al., 2005), els nostres resultats mostren que la seva activitat (mesurada a través de la taxa de parasitisme) és sensible a característiques del paisatge agrícola, tant de l'entorn immediat als camps de conreu com de característiques mesurades a escales més àmplies, que inclouen els camps i els hàbitats de l'entorn. Així, és rellevant la composició de la vegetació del marge adjacent (capítol 3), però també la densitat de la xarxa de marges al voltant del camp (capítol 1) i la proporció d'hàbitats no cultivats o la intensitat de la gestió agrícola en el paisatge circumdant (capítol 2). Més encara, quan es contraposen aspectes propis del camp, com poden ser la gestió o les característiques del cultiu, amb característiques del seu entorn, aquestes últimes solen tenir més importància per explicar les diferències en les taxes de parasitisme observades.

Si bé és important la presència d'hàbitats seminatural, també ho és la seva configuració espacial, en particular la densitat de la xarxa que formen els marges. Segons els nostres resultats, les taxes de parasitisme són més altes en camps amb una xarxa densa de marges al voltant (capítol 1). Els nostres resultats concorden amb els obtinguts en estudis efectuats en altres regions d'Europa, en els quals també es posa en relleu la importància dels marges per la conservació del servei de control biològic (Balzan & Moonen, 2014; Dainese et al., 2017; Thies & Tschardtke, 1999). Una xarxa densa de marges també afavoreix la diversitat de parasitoids, sense que augmenti la diversitat d'àfids. Diversitats de parasitoids més altes poden reduir la variabilitat del parasitisme (Macfadyen et al., 2011) i per tant afavorir l'estabilitat en la provisió de control biològic als cultius (Bianchi et al., 2006; Jonsson et al., 2017).

Malgrat la importància que s'atribueix als marges per al manteniment d'aquest i d'altres serveis ecosistèmics, no tots els marges són igualment efectius en la seva promoció del parasitisme d'àfids (capítol 3). Els nostres resultats indiquen que tant els marges coberts d'una vegetació predominantment anual com els marges amb vegetació perenne llenyosa promouen el parasitisme. El fet que dues menes de marges tan diferents tinguin efectes semblants concorda amb els resultats presentats a la revisió de Bianchi et al. (2006), i pot ser degut a una major disponibilitat de recursos florals per als parasitoides adults, a la presència d'hostes alternatius o per tenir menys competència d'altres predadors d'àfids (Caballero-López et al., 2012b, Gillespie et al., 2016). L'efecte de l'estructura de la vegetació de marge immediatament adjacent posa de relleu la importància dels hàbitats més propers als cultius on actuen els organismes beneficiosos, tal com assenyalen Ramsden et al. (2015). Aquest fet dona suport a la idea que les característiques concretes dels elements que conformen el paisatge agrícola de l'entorn immediat, i que afecten el cicle vital dels agents de control biològic, són rellevants independentment del paper que pugui jugar el paisatge a una escala més àmplia.

D'altra banda, el paisatge agrícola no està caracteritzat només pels hàbitats seminaturalment que hi romanen, sinó en major mesura pels cultius i per la gestió que se'n faci. La taxa de parasitisme que afecta els àfids és més elevada en paisatges amb major proporció de terra gestionada sota un règim ecològic (capítol 2). Malgrat això, les nostres anàlisis mostren que la gestió del propi camp és irrellevant per al nivell de parasitisme. És possible que les diferències en la intensitat amb què es realitzen les tasques agrícoles dins l'agricultura ecològica (Armengot et al., 2011) i el fet que rarament s'apliquin insecticides en cereals a Catalunya (fins i tot sota gestió convencional) puguin emascarar les diferències entre els models gestió ecològic i convencional, com suggereixen Puech et al. (2014). En qualsevol cas, per tal que els parasitoides responguin de manera positiva a l'agregació de la gestió ecològica a nivell de paisatge, d'acord amb els nostres resultats interpretem que són necessàries dues condicions. D'una banda, cal que la gestió ecològica sigui de mitjana menys intensiva que la convencional; i, d'altra banda, és necessari que els parasitoides puguin beneficiar-se del que succeeix en camps veïns, el que implica una mobilitat més enllà de l'entorn més immediat, el que contradiu l'assumpció d'una limitació en l'habilitat de dispersió d'aquests organismes. Estudis recents demostren que els parasitoides poden utilitzar el vent per dispersar-se a escales més grans, juntament amb una hipotètica habilitat d'aterrar activament en hàbitats favorables (Strickland et al., 2017).

Els nostres resultats mostren també que la relació entre les taxes de parasitisme i l'abundància d'àfids és variable, des de ser directament proporcional (capítol 1), a no tenir cap efecte (capítol 3), o a ser inversament proporcional (capítol 2). Aquestes observacions coincideixen amb la magnitud de les abundàncies mitjanes d'àfids detectades: màximes al capítol 1 i mínimes al capítol 3. Aquesta doble variabilitat entre les abundàncies d'àfids i la seva relació amb la taxa de parasitisme suggereix que la densodependència del parasitisme no segueix una relació monòtona (a més abundància d'àfids, més parasitisme) sinó que la relació entre el parasitisme i l'abundància d'àfids varia segons la magnitud de l'abundància

d'áfids. Altres autors troben resultats similars que suggereixen una resposta composta, amb una densodependència negativa a densitats baixes i positiva a densitats més altes, tant en situacions experimentals (Byeon et al., 2010) com en mesures de camp (Pareja et al., 2008). Pareja et al. (2008) proposen que la densodependència de les taxes de parasitisme està regulada pels components volàtils alliberats per les plantes atacades. Una planta atacada per més àfids allibera més components volàtils, de manera que augmenta la probabilitat de ser trobada pels parasitoides. Per altra banda, la ràtio d'áfids parasitats (calculada com a àfids parasitats/áfids totals) és més probable que augmenti quan la colònia sigui més petita. El balanç d'aquest doble fenomen (la probabilitat que el parasitoide trobi una colònia i la probabilitat d'una taxa de parasitisme alta) podria ser responsable de la complexitat de la resposta observada.

La resposta densodependent del parasitisme a l'abundància d'áfids és modulada també per la densitat de la xarxa de marges (capítol 1: a més densitat, el parasitisme augmenta amb l'abundància d'áfids, a menys densitat, el parasitisme és constant). Una xarxa més densa de marges pot oferir més nèctar floral per als parasitoides adults, augmentant la seva longevitat i la seva capacitat de cerca i per tant, la seva capacitat d'aprofitar de manera més efectiva altes abundàncies d'hostes (Bianchi & Wäckers, 2008). Aquests resultats suggereixen que el paisatge pot jugar un paper important no només en mantenir les poblacions d'enemics naturals sinó també en regular la seva resposta a les abundàncies de les seves preses o hostes.

7.3 Interacció amb altres enemics naturals i altres nivells tròfics

Igual que els parasitoides, coccinèl·lids i sírfids mostren una preferència per àrees properes a marges amb vegetació anual (capítol 3). El fet que en aquestes mateixes àrees l'abundància d'áfids disminueixi suggereix un

efecte conjunt d'aquests enemics naturals pel que fa al control biològic (Martin et al., 2015).

En àrees properes a marges amb vegetació perenne, però, els diversos grups d'enemics avaluats responen de manera oposada a l'estructura de la vegetació, fet que es pot interpretar com una possible interacció negativa amb altres organismes. Degut a les dificultats que suposa mesurar les abundàncies, l'efectivitat o l'activitat de tots els diferents grups d'enemics potencials dels àfids simultàniament, no ens ha estat possible analitzar el paper que poden jugar altres actors potencialment importants per la predació d'àfids com són els caràbids o les aranyes (Symondson et al., 2002). Tot i això, els nostres resultats suggereixen que podria haver-hi una interacció negativa entre els caràbids i els parasitoides, que explicaria en part perquè les taxes de parasitisme són més baixes en marges herbacis perennes, un potencial focus d'hivernació i cria de caràbids i un hàbitat que afavoreix tant les aranyes com els caràbids (Mansion-Vaquié et al., 2017, capítol 3). Així mateix, els àfids podrien ser més abundants en marges llenyosos degut a la disrupció que provoquen els ocells insectívors que nien a aquests marges i que podrien alimentar-se en gran mesura de coccinèl·lids i sírfids (Grass et al., 2017; Fig. 7.1) i d'altres potencials enemics no avaluats com ara les aranyes, un recurs alimentari important en època de cria per algunes espècies a la Mediterrània (Pagani-Núñez et al., 2014).

7.4 Implicacions per a la gestió

La investigació duta a terme durant aquest projecte de tesi pretén proveir informació útil per orientar futures mesures de gestió de les àrees agrícoles, per tal de caminar envers una agricultura més sostenible, optimitzant el control biològic pel benefici dels cultius de cereal. En aquest sentit, la nostra recerca reforça la idea que aquestes mesures haurien d'anar encaminades a conservar els hàbitats seminaturalment existents i en particular els marges, mantenint-ne la xarxa existent i densificant-la allà on sigui possible. Una

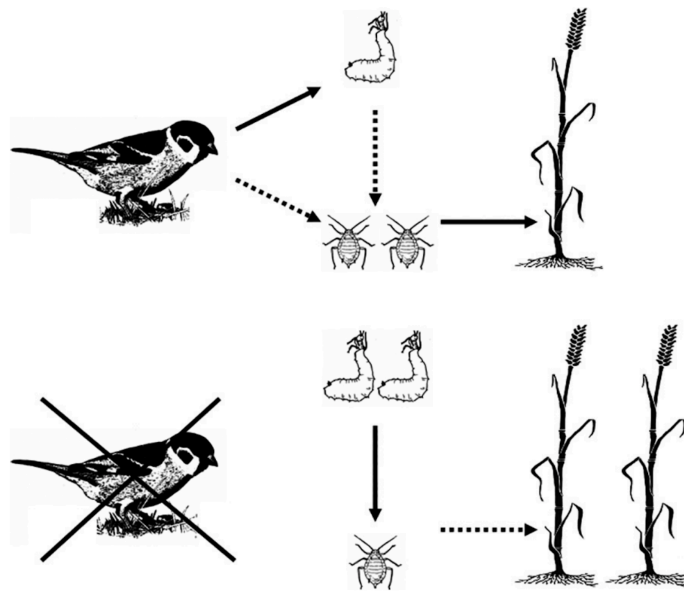


Figura 7.1: Diagrama de les relacions entre el cultiu, els àfids, els enemics naturals d'aquests i ocells insectívors: l'efecte disruptiu dels ocells insectívors afecta el control de les poblacions d'àfids. Fletxes sòlides i figures doblades: efectes forts; fletxes discontinües: efectes dèbils. Extret de Grass et al. (2017).

xarxa de marges densa pot afavorir el parasitisme, tal com mostren els resultats obtinguts, però també podrien afavorir altres enemics naturals que responen positivament a un augment de l'heterogeneïtat del paisatge (Chaplin-Kramer et al., 2011).

D'acord amb els resultats obtinguts, el caràcter anual de la vegetació dels marges pot afavorir el control biològic durant el creixement del cereal. Al mateix temps, i malgrat que la resposta dels enemics naturals és poc clara, els àfids es veuen afavorits per marges amb una estructura vertical ben desenvolupada, que podria fer aquest tipus de marges poc adequats per al control biològic d'aquesta plaga. Ara bé, cal tenir en compte que la vegetació dels marges pot afavorir la conservació de la biodiversitat o la provisió d'altres serveis com la pol·linització i que, per tant, una gestió estrictament orientada al control biològic d'àfids pot oposar-se als esforços de conservació de marges amb altres objectius (Heath et al., 2017; Olson & Wäckers, 2007) o a la promoció d'altres serveis que requereixen una vegetació perenne o llenyosa (per exemple, Boutin et al., 2002; Garratt et al., 2017).

A banda de les mesures més directament relacionades amb la gestió dels hàbitats seminatural, els resultats d'aquesta tesi també ofereixen una base per desenvolupar mesures per la gestió de la terra cultivada en benefici del control biològic. Aquestes mesures, encaminades a contrarestar o disminuir els efectes negatius de la intensificació agrícola, s'haurien de prendre a nivell de paisatge, tal com proposen González-Díaz et al. (2012) per la gestió de les males herbes. En aquest sentit, l'acció coordinada de diversos agricultors d'una mateixa regió per aconseguir una reducció d'intensitat a nivell de paisatge seria més efectiu que a nivell de parcel·les individuals de cara a mantenir la provisió de serveis ecosistèmics (Gabriel et al., 2010).

Així mateix, l'acció coordinada dels agricultors podria permetre augmentar la biodiversitat planificada dels sistemes agrícoles. Un augment de la diversitat de cultius trencaria en part l'homogeneïtat del paisatge producte de la intensificació agrícola, oferint un mosaic divers que pot limitar l'expansió de les plagues o afavorir enemics naturals (Bertrand et al., 2016; Bosem Baillod et al., 2017; Cohen & Crowder, 2017). D'altra banda, les varietats més susceptibles, com l'espelta, es poden situar en zones especialment adequades per al control biològic (zones amb una xarxa molt densa de marges coberts d'una vegetació poc dominada per espècies llenyoses). Mantenir o establir una xarxa densa de marges també pot reforçar-se a través de l'establiment de bandes florals per afavorir el control biològic, ja sigui mitjançant parasitoides o predadors com les larves de sírfids (Altieri & Letourneau, 1982; Balzan & Moonen, 2014; Bianchi & Wäckers, 2008; Tschumi et al., 2016). La planificació de cultius al llarg de l'any també pot determinar la disponibilitat de recursos rellevants pels diferents grups d'enemics naturals, com ara preses alternatives, podent reduir així possibles situacions de coll d'ampolla en les poblacions d'enemics naturals a través del cicle dels propis cultius (Schellhorn et al., 2015).

8 Conclusions

En aquesta tesi s'ha estudiat la infestació d'àfids en cultius cerealistes de secà de Catalunya en diferents localitats i a diferents nivells, i se n'ha avaluat quines són les taxes de parasitisme exercit per himenòpters parasitoides. Addicionalment s'ha estudiat l'abundància d'altres enemics naturals dels àfids, els coccinèl·lids i els sírfids. S'ha avaluat com ambdós processos (infestació i parasitisme), així com l'abundància d'altres enemics naturals, depenen de les característiques del paisatge que envolta els camps, de la gestió d'aquests i de l'entorn immediat que constitueixen els marges dels cultius. Aquests estudis han permès determinar alguns aspectes del paisatge i de la gestió agrícola que s'han de considerar, i a quin nivell s'han d'avaluar, per tal de potenciar els serveis ecosistèmics de control biològic oferts per aquests organismes.

A continuació s'enumeren les principals conclusions dels treballs recollits en aquesta tesi doctoral:

1. Una xarxa densa de marges en l'entorn dels camps de cereals afavoreix el parasitisme dels àfids del cereal dins dels cultius sense afavorir al mateix temps una major abundància de la plaga, fent d'aquesta xarxa una eina útil per a afavorir el control biològic.
2. Una xarxa densa de marges en l'entorn dels camps de cereals pot contribuir a augmentar la diversitat de parasitoides que actuen als cultius i així proporcionar estabilitat al servei de control biològic.
3. El parasitisme no respon a les característiques del cultiu (gestió ecològica o convencional, densitat del cereal, cobertura de males herbes) però sí a característiques de l'entorn (PAL, POML) a diversos nivells, posant de manifest la importància dels hàbitats seminatural i de la gestió de les parcel·les que envolten els camps per a l'activitat dels parasitoides i per tant per a la provisió del servei ecosistèmic de control biològic.

-
4. dels hàbitats immediatament adjacents sobre les abundàncies d'àfids seria convenient planificar la sembra de varietats susceptibles als àfids en aquelles zones amb marges herbacis i anuals, que puguin afavorir el control biològic dels àfids.
 5. La coordinació dels agricultors d'una mateixa zona es revela més important que la gestió individual a nivell de camp com a eina per optimitzar els efectes beneficiosos de la gestió ecològica sobre el servei ecosistèmic de control biològic, donat que és l'agregació de cultius sota un règim de gestió ecològica i no la gestió del propi camp el que afavoreix el parasitisme.
 6. La coordinació entre diversos agricultors d'una mateixa zona també permetria optimitzar la planificació espacio-temporal de cultius per disminuir l'impacte dels àfids sobre varietats més susceptibles.
 7. La gestió de l'estructura de la vegetació dels marges pot constituir una estratègia adequada per gestionar tant les poblacions d'àfids com les dels seus enemics naturals.
 8. És necessari tenir en compte la multifuncionalitat dels marges i no focalitzar en un únic servei o un únic grup d'organismes proveïdors del servei ecosistèmic avaluat.

9 Bibliografia

- Alignier, A., Raymond, L., Deconchat, M., Menozzi, P., Monteil, C., Sarthou, J.-P., Vialatte, A., Ouin, A., 2014. The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biol. Control* 77, 76–82. doi:10.1016/j.biocontrol.2014.06.006
- Altieri, M.A., Letourneau, D.K., 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Prot.* 1, 405–430. doi:10.1016/0261-2194(82)90023-0
- Armengot, L., José-María, L., Blanco-Moreno, J.M., Bassa, M., Chamorro, L., Sans, F.X., 2011. A novel index of land use intensity for organic and conventional farming of Mediterranean cereal fields. *Agron. Sustain. Dev.* 31, 699–707. doi:10.1007/s13593-011-0042-0
- Balzan, M. V., Moonen, A.C., 2014. Field margin vegetation enhances biological control and crop damage suppression from multiple pests in organic tomato fields. *Entomol. Exp. Appl.* 150, 45–65. doi:10.1111/eea.12142
- Bartoń, K., 2016. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bassa, M., Chamorro, L., José-María, L., Blanco-Moreno, J.M., Sans, F.X., 2012a. Factors affecting plant species richness in field boundaries in the Mediterranean region. *Biodivers. Conserv.* 21, 1101–1114. doi:10.1007/s10531-012-0245-y
- Bassa, M., Chamorro, L., Sans, F.X., 2012b. Vegetation patchiness of field boundaries in the Mediterranean region: The effect of farming management and the surrounding landscape analysed at multiple spatial scales. *Landsc. Urban Plan.* 106, 35–43. doi:10.1016/j.landurbplan.2012.02.005
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Begg, G.S., Cook, S.M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., Lövei, G.L., Mansion-Vaquie, A., Pell, J.K., Petit, S., Quesada, N., Ricci, B., Wratten, S.D., Birch, A.N.E., 2017. A functional overview of conservation biological control. *Crop Prot.* 97, 145–158. doi:10.1016/j.cropro.2016.11.008
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is

-
- habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* 18, 182–188. doi:10.1016/S0169-5347(03)00011-9
- Bertrand, C., Burel, F., Baudry, J., 2016. Spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes. *Landsc. Ecol.* 31, 451–466. doi:10.1007/s10980-015-0259-4
- 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. *Proc. Biol. Sci.* 273, 1715–1727. doi:10.1098/rspb.2006.3530
- Bianchi, F.J.J.A., Mikos, V., Brussaard, L., Delbaere, B., Pulleman, M.M., 2013. Opportunities and limitations for functional agrobiodiversity in the European context. *Environ. Sci. Policy* 27, 223–231. doi:10.1016/j.envsci.2012.12.014
- Bianchi, F.J.J.A., Wäckers, F.L., 2008. Effects of flower attractiveness and nectar availability in field margins on biological control by parasitoids. *Biol. Control* 46, 400–408. doi:10.1016/j.biocontrol.2008.04.010
- Birkhofer, K., Arvidsson, F., Ehlers, D., Mader, V.L., Bengtsson, J., Smith, H.G., 2016. Organic farming affects the biological control of hemipteran pests and yields in spring barley independent of landscape complexity. *Landsc. Ecol.* 31, 567–579. doi:10.1007/s10980-015-0263-8
- Bischoff, A., Pollier, A., Lamarre, E., Salvadori, O., Cortesero, A.-M.M., Le Ralec, A., Tricault, Y., Jaloux, B., 2016. Effects of spontaneous field margin vegetation and surrounding landscape on *Brassica oleracea* crop herbivory. *Agric. Ecosyst. Environ.* 223, 135–143. doi:10.1016/j.agee.2016.02.029
- Bivand, R., Keitt, T., Rowlingson, B., 2013. rgdal: Bindings for the Geospatial Data Abstraction Library. R package version 0.8-14. <https://CRAN.R-project.org/package=rgdal>
- Bocci, G., 2015. TR8: an R package for easily retrieving plant species traits. *Methods Ecol. Evol.* 6, 347–350.
- Bolòs, O., Vigo, J., Masalles, R.M., Ninot, J.M., 2005. Flora manual dels Països Catalans, 3rd ed. Pòrtic, Barcelona.
- Bosem Baillod, A., Tscharntke, T., Clough, Y., Batáry, P., 2017. Landscape-scale interactions of spatial and temporal cropland heterogeneity drive

- biological control of cereal aphids. *J. Appl. Ecol.* 54, 1804–1813. doi:10.1111/1365-2664.12910
- Boutin, C., Benoît, J., Bélanger, L., Choinière, L., 2002. Plant diversity in three types of hedgerow adjacent to cropfields. *Biodivers. Conserv.* 11, 1–25. doi:10.1023/A:1014023326658
- Brabec, M., Honěk, A., Pekár, S., Martinková, Z., 2014. Population dynamics of aphids on cereals: Digging in the time-series data to reveal population regulation caused by temperature. *PLoS One* 9, e106228. doi:10.1371/journal.pone.0106228
- Bruehlheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S.M., Botta-Dukát, Z., Chytrý, M., Field, R., Jansen, F., Kattge, J., Pillar, V.D., Schrodte, F., Mahecha, M.D., Peet, R.K., Sandel, B., van Bodegom, P., Altman, J., Alvarez-Dávila, E., Arfin Khan, M.A.S., Attorre, F., Aubin, I., Baraloto, C., Barroso, J.G., Bauters, M., Bergmeier, E., Biurrun, I., Bjorkman, A.D., Blonder, B., Čarni, A., Cayuela, L., Černý, T., Cornelissen, J.H.C., Craven, D., Dainese, M., Derroire, G., De Sanctis, M., Díaz, S., Doležal, J., Farfan-Rios, W., Feldpausch, T.R., Fenton, N.J., Garnier, E., Guerin, G.R., Gutiérrez, A.G., Haider, S., Hattab, T., Henry, G., Hérault, B., Higuchi, P., Hölzel, N., Homeier, J., Jentsch, A., Jürgens, N., Kącki, Z., Karger, D.N., Kessler, M., Kleyer, M., Knollová, I., Korolyuk, A.Y., Kühn, I., Laughlin, D.C., Lens, F., Loos, J., Louault, F., Lyubenova, M.I., Malhi, Y., Marcenò, C., Mencuccini, M., Müller, J. V., Munzinger, J., Myers-Smith, I.H., Neill, D.A., Niinemets, Ü., Orwin, K.H., Ozinga, W.A., Penuelas, J., Pérez-Haase, A., Petřík, P., Phillips, O.L., Pärtel, M., Reich, P.B., Römermann, C., Rodrigues, A. V., Sabatini, F.M., Sardans, J., Schmidt, M., Seidler, G., Silva Espejo, J.E., Silveira, M., Smyth, A., Sporbert, M., Svenning, J.-C., Tang, Z., Thomas, R., Tsiripidis, I., Vassilev, K., Violle, C., Virtanen, R., Weiher, E., Welk, E., Wesche, K., Winter, M., Wirth, C., Jandt, U., 2018. Global trait–environment relationships of plant communities. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 1906–1917. doi:10.1038/s41559-018-0699-8
- Burnham KP (2004) Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociol Methods Res* 33:261–304. doi: 10.1177/0049124104268644
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.

-
- Byeon, Y.W., Tuda, M., Kim, J.H., Choi, M.Y., 2010. Functional responses of aphid parasitoids, *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae) and *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Biocontrol Sci. Technol.* 21, 57–70. doi:10.1080/09583157.2010.521236
- Caballero-López, B., Blanco-Moreno, J.M., Pérez-Hidalgo, N., Michelena-Saval, J.M., Pujade-Villar, J., Guerrieri, E., Sánchez-Espigares, J.A., Sans, F.X., 2012a. Weeds, aphids, and specialist parasitoids and predators benefit differently from organic and conventional cropping of winter cereals. *J. Pest Sci.* 85, 81–88. doi:10.1007/s10340-011-0409-7
- Caballero-López, B., Blanco-Moreno, J.M., Pérez, N., Pujade-Villar, J., Ventura, D., Oliva, F., Sans, F.X., 2010. A functional approach to assessing plant-arthropod interaction in winter wheat. *Agric. Ecosyst. Environ.* 137, 288–293. doi:10.1016/j.agee.2010.02.014
- Caballero-López, B., Bommarco, R., Blanco-Moreno, J.M., Sans, F.X., Pujade-Villar, J., Rundlöf, M., Smith, H.G., 2012b. Aphids and their natural enemies are differently affected by habitat features at local and landscape scales. *Biol. Control* 63, 222–229. doi:10.1016/j.biocontrol.2012.03.012
- Caballero-López, B., Sans, F.X., 2010. *Cartografia d'hàbitats i d'arbres aïllats del Parc de l'Espai d'Interès Natural de Gallecs (Mapa i memòria)*. Universitat de Barcelona, Barcelona, Spain.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. doi:10.1038/nature11148
- Carreras, J., Diego, F., 2004. *Cartografia dels hàbitats a Catalunya, 1:50,000*. Departament de Medi Ambient i Habitatge, Generalitat de Catalunya.
- Chaplin-Kramer, R., de Valpine, P., Mills, N.J., Kremen, C., 2013. Detecting pest control services across spatial and temporal scales. *Agric. Ecosyst. Environ.* 181, 206–212. doi:10.1016/j.agee.2013.10.007
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C., 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecol. Lett.* 14, 922–932. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x

- Cohen, A.L., Crowder, D.W., 2017. The impacts of spatial and temporal complexity across landscapes on biological control: a review. *Curr. Opin. Insect Sci.* 20, 13–18. doi:10.1016/j.cois.2017.02.004
- Colfer, R.G., Rosenheim, J.A., 2001. Predation on immature parasitoids and its impact on aphid suppression. *Oecologia* 126, 292–304. doi:10.1007/s004420000510
- Crowder, D.W., Northfield, T.D., Strand, M.R., Snyder, W.E., 2010. Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. *Nature* 466, 109–113. doi:10.1038/nature09183
- Dainese, M., Montecchiari, S., Sitzia, T., Sigura, M., Marini, L., 2017. High cover of hedgerows in the landscape supports multiple ecosystem services in Mediterranean cereal fields. *J. Appl. Ecol.* 54, 380–388. doi:10.1111/1365-2664.12747
- de Zutter, N., Audenaert, K., Haesaert, G., Smagghe, G., 2012. Preference of cereal aphids for different varieties of winter wheat. *Arthropod. Plant. Interact.* 6, 345–350. doi:10.1007/s11829-012-9184-5
- Dedryver, C.-A., Le Ralec, A., Fabre, R., 2010. The conflicting relationships between aphids and men: A review of aphid damage and control strategies. *C. R. Biol.* 333, 539–553. doi:10.1016/j.crv.2010.03.009
- Eilenberg, J., Hajek, A., Lomer, C., 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* 46, 387–400.
- Emmerson, M., Morales, M.B., Oñate, J.J., Batáry, P., Berendse, F., Liira, J., Aavik, T., Guerrero, I., Bommarco, R., Eggers, S., Pärt, T., Tscharrntke, T., Weisser, W., Clement, L., Bengtsson, J., 2016. How agricultural intensification affects biodiversity and ecosystem services. *Adv. Ecol. Res.* 55, 43–97. doi:10.1016/bs.aecr.2016.08.005
- European Statistics (Eurostat). (2016) <https://ec.europa.eu/eurostat/tgm/table.do?tab=table&init=1&language=en&pcode=tag00027&plugin=1>
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101–112. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2018)

<http://www.fao.org/faostat/en/#data>

- Fitter, A. H., Peat, H.J., 1994. The Ecological Flora Database. *J. Ecol.* 82, 415–425. doi:10.2307/2261309
- Fournier, D., Skaug, H., Ancheta, J., Ianelli, J., Magnusson, A., Maunder, M., Nielsen, A., Sibert, J., 2012. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optim. Methods Softw.* 27, 233–249. doi:10.1080/10556788.2011.597854
- Fusser, M.S., Pfister, S.C., Entling, M.H., Schirmel, J., 2016. Effects of landscape composition on carabids and slugs in herbaceous and woody field margins. *Agric. Ecos. Environ.* 226, 79–87. doi:10.1016/j.agee.2016.04.007
- Gabriel, D., Sait, S.M., Hodgson, J.A., Schmutz, U., Kunin, W.E., Benton, T.G., 2010. Scale matters: The impact of organic farming on biodiversity at different spatial scales. *Ecol. Lett.* 13, 858–869. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01481.x
- Gagic, V., Tschardtke, T., Dormann, C.F., Gruber, B., Wilstermann, A., Thies, C., 2011. Food web structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient. *Proc. Biol. Sci.* 278, 2946–53. doi:10.1098/rspb.2010.2645
- García-Feced, C., Weissteiner, C.J., Baraldi, A., Paracchini, M.L., Maes, J., Zulian, G., Kempen, M., Elbersen, B., Pérez-Soba, M., 2015. Semi-natural vegetation in agricultural land: European map and links to ecosystem service supply. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 273–283. doi:10.1007/s13593-014-0238-1
- Garratt, M.P.D., Senapathi, D., Coston, D.J., Mortimer, S.R., Potts, S.G., 2017. The benefits of hedgerows for pollinators and natural enemies depends on hedge quality and landscape context. *Agric. Ecos. Environ.* 247, 363–370. doi:10.1016/j.agee.2017.06.048
- Gillespie, M.A.K., Gurr, G.M., Wratten, S.D., 2016. Beyond nectar provision: the other resource requirements of parasitoid biological control agents. *Entomol. Exp. Appl.* 159, 207–221. doi:10.1111/eea.12424
- Gols, R., Bukovinszky, T., Hemerik, L., Harvey, J.A., Lenteren, J.C., Vet, L.E.M., 2005. Reduced foraging efficiency of a parasitoid under habitat complexity: implications for population stability and species

- coexistence. *J. Anim. Ecol.* 74, 1059–1068. doi:10.1111/j.1365-2656.2005.01003.x
- González-Díaz, L., Van Den Berg, F., Van Den Bosch, F., González-Andújar, J.L., Pidal, M., 2012. Controlling annual weeds in cereals by deploying crop rotation at the landscape scale: *Avena sterilis* as an example. *Ecol. Appl.*, 22, 982–992. doi:10.1890/11-1079.1
- Graham, M., 1969. The Pteromalidae of North-Western Europe (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Bull. Br. Museum (Natural Hist.) Entomology Supplement* 16. London.
- Grass, I., Lehmann, K., Thies, C., Tschardtke, T., 2017. Insectivorous birds disrupt biological control of cereal aphids. *Ecology* 98, 1583–1590. doi:10.1002/ecy.1814
- Haenke, S., Scheid, B., Schaefer, M., Tschardtke, T., Thies, C., 2009. Increasing syrphid fly diversity and density in sown flower strips within simple vs. complex landscapes. *J. Appl. Ecol.* 46, 1106–1114.
- Heath, S.K., Soykan, C.U., Velas, K.L., Kelsey, R., Kross, S.M., 2017. A bustle in the hedgerow: Woody field margins boost on farm avian diversity and abundance in an intensive agricultural landscape. doi:10.1016/j.biocon.2017.05.031
- Hijmans, R.J., 2014. raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.2-12. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Hokkanen, H.M.T., Menzler-Hokkanen, I., 2018. Urgent need to develop ecostacking techniques to enhance ecosystem services in cropping systems. *Arthropod. Plant. Interact.* 12, 477–482. doi:10.1007/s11829-018-9620-2
- Holland, J.M., Bianchi, F.J.J.A., Entling, M.H., Moonen, A.-C., Smith, B.M., Jeanneret, P., 2016. Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control: a review of European studies. *Pest Manag. Sci.* 72, 1638–1651. doi:10.1002/ps.4318
- Holland, J.M., Douma, J.C., Crowley, L., James, L., Kor, L., Stevenson, D.R.W., Smith, B.M., 2017. Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37. doi:10.1007/s13593-017-0434-x

-
- Holland, J.M., Oaten, H., Southway, S., Moreby, S., 2008. The effectiveness of field margin enhancement for cereal aphid control by different natural enemy guilds. *Biol. Control* 47, 71–76. doi:j.biocontrol.2008.06.010
- Institut d'Estadística de Catalunya (Idescat). 2016. <https://www.idescat.cat/pub/?id=aec&n=445>
- Jonsson, M., Kaartinen, R., Straub, C.S., 2017. Relationships between natural enemy diversity and biological control. *Curr. Opin. Insect Sci.* 20, 1–6. doi:10.1016/j.cois.2017.01.001
- Jonsson, M., Straub, C.S., Didham, R.K., Buckley, H.L., Case, B.S., Hale, R.J., Gratton, C., Wratten, S.D., 2015. Experimental evidence that the effectiveness of conservation biological control depends on landscape complexity. *J. Appl. Ecol.* 52, 1274–1282. doi:10.1111/1365-2664.12489
- José-María, L., Armengot, L., Blanco-Moreno, J.M., Bassa, M., Sans, F.X., 2010. Effects of agricultural intensification on plant diversity in Mediterranean dryland cereal fields. *J. Appl. Ecol.* 47, 832–840. doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01822.x
- Julve, P., 1998. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. [WWW Document]. URL <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>
- Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T.D., Martin, E.A., DeClerck, F., Grab, H., Gratton, C., Hunt, L., Larsen, A.E., Martínez-Salinas, A., O'Rourke, M.E., Rusch, A., Poveda, K., Jonsson, M., Rosenheim, J.A., Schellhorn, N.A., Tschardt, T., Wratten, S.D., Zhang, W., Iverson, A.L., Adler, L.S., Albrecht, M., Alignier, A., Angelella, G.M., Zubair Anjum, M., Avelino, J., Batáry, P., Baveco, J.M., Bianchi, F.J.J.A., Birkhofer, K., Bohnenblust, E.W., Bommarco, R., Brewer, M.J., Caballero-López, B., Carrière, Y., Carvalheiro, L.G., Cayuela, L., Centrella, M., Četković, A., Henri, D.C., Chabert, A., Costamagna, A.C., De la Mora, A., de Kraker, J., Desneux, N., Diehl, E., Diekötter, T., Dormann, C.F., Eckberg, J.O., Entling, M.H., Fiedler, D., Franck, P., Frank van Veen, F.J., Frank, T., Gagic, V., Garratt, M.P.D., Getachew, A., Gonthier, D.J., Goodell, P.B., Graziosi, I., Groves, R.L., Gurr, G.M., Hajian-Forooshani, Z., Heimpel, G.E., Herrmann, J.D., Huseeth, A.S., Inclán, D.J., Ingrao, A.J., Iv, P., Jacot, K., Johnson, G.A., Jones, L., Kaiser, M., Kaser, J.M., Keasar, T., Kim, T.N.,

- Kishinevsky, M., Landis, D.A., Lavandero, B., Lavigne, C., Le Ralec, A., Lemessa, D., Letourneau, D.K., Liere, H., Lu, Y., Lubin, Y., Luttermoser, T., Maas, B., Mace, K., Madeira, F., Mader, V., Cortesero, A.M., Marini, L., Martinez, E., Martinson, H.M., Menozzi, P., Mitchell, M.G.E., Miyashita, T., Molina, G.A.R., Molina-Montenegro, M.A., O'Neal, M.E., Opatovsky, I., Ortiz-Martinez, S., Nash, M., Östman, Ö., Ouin, A., Pak, D., Paredes, D., Parsa, S., Parry, H., Perez-Alvarez, R., Perović, D.J., Peterson, J.A., Petit, S., Philpott, S.M., Plantegenest, M., Plećaš, M., Pluess, T., Pons, X., Potts, S.G., Pywell, R.F., Ragsdale, D.W., Rand, T.A., Raymond, L., Ricci, B., Sargent, C., Sarthou, J.-P., Saulais, J., Schäckermann, J., Schmidt, N.P., Schneider, G., Schüepp, C., Sivakoff, F.S., Smith, H.G., Stack Whitney, K., Stutz, S., Szendrei, Z., Takada, M.B., Taki, H., Tamburini, G., Thomson, L.J., Tricault, Y., Tsafack, N., Tschumi, M., Valantin-Morison, M., Van Trinh, M., van der Werf, W., Vierling, K.T., Werling, B.P., Wickens, J.B., Wickens, V.J., Woodcock, B.A., Wyckhuys, K., Xiao, H., Yasuda, M., Yoshioka, A., Zou, Y., 2018. Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, E7863–E7870. doi:10.1073/pnas.1800042115
- Kavallieratos, N.G., Tomanović, Ž., Athanassiou, C.G., Starý, P., Žikić, V., Sarlis, G.P., Fasseas, C., 2005. Aphid parasitoids infesting cotton, citrus, tobacco, and cereal crops in southeastern Europe: aphid-plant associations and keys. *Can. Entomol.* 137, 516–531. doi:10.4039/n05-020
- Klotz, S., Kühn, I., Durka, W., 2002. BIOLFLOR—Eine Datenbank zu biologischökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. *Schriftenr. Veg.* 38, 1–334.
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305. doi:10.1890/08-2244.1
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12. <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/index.html>
- Larsson, H., 2005. A crop loss model and economic thresholds for the grain aphid, *Sitobion avenae* (F.), in winter wheat in southern Sweden. *Crop Prot.* 24, 397–405. doi:10.1016/j.cropro.2004.08.011

-
- Legrand, M.A., Colinet, H., Vernon, P., Hance, T., 2004. Autumn, winter and spring dynamics of aphid *Sitobion avenae* and parasitoid *Aphidius rhopalosiphi* interactions. *Ann. Appl. Biol.* 145, 139–144. doi:10.1111/j.1744-7348.2004.tb00369.x
- Leslie, T.W., van der Werf, W., Bianchi, F.J.J.A., Honek, A., 2009. Population dynamics of cereal aphids: influence of a shared predator and weather. *Agric. For. Entomol.* 11, 73–82. doi:10.1111/j.1461-9563.2008.00405.x
- Liere, H., Jha, S., Philpott, S.M., 2017. Intersection between biodiversity conservation, agroecology, and ecosystem services. *Agroecol. Sustain. Food Syst.* 41, 723–760. doi:10.1080/21683565.2017.1330796
- Losey, J.E., Vaughan, M., 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience* 56, 311–323. doi: 10.1641/0006-3568(2006)56[311:TEVOES]2.0.CO;2
- Lumbierres, B., Starý, P., Pons, X., 2007. Seasonal parasitism of cereal aphids in a Mediterranean arable crop system. *J. Pest Sci.* 80, 125–130. doi:10.1007/s10340-006-0159-0
- Lundin, O., Ward, K.L., Williams, N.M., 2018. Identifying native plants for coordinated habitat management of arthropod pollinators, herbivores and natural enemies. *J. Appl. Ecol.* 1–12. doi:10.1111/1365-2664.13304
- Macfadyen, S., Gibson, R., Raso, L., Sint, D., Traugott, M., Memmott, J., 2009. Parasitoid control of aphids in organic and conventional farming systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 133, 14–18. doi:10.1016/j.agee.2009.04.012
- Macfadyen, S., Craze, P.G., Polaszek, A., Van Achterberg, K., Memmott, J., 2011. Parasitoid diversity reduces the variability in pest control services across time on farms. *Proc. R. Soc. B-Biological Sci.* 278, 3387–3394. doi:10.1098/rspb.2010.2673
- Macfadyen, S., Muller, W., 2013. Edges in agricultural landscapes: species interactions and movement of natural enemies. *PLoS One* 8, e59659. doi:10.1371/journal.pone.0059659
- Mansion-Vaquié, A., Ferrante, M., Cook, S.M., Pell, J.K., Lövei, G.L., 2017. Manipulating field margins to increase predation intensity in fields of winter wheat (*Triticum aestivum*). *J. Appl. Entomol.* 141, 600–611. doi:10.1111/jen.12385

- Martin, E.A., Reineking, B., Seo, B., Steffan-Dewenter, I., 2015. Pest control of aphids depends on landscape complexity and natural enemy interactions. *PeerJ* 3. doi:10.7717/peerj.1095
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Cultivated Systems. World Resources Institute, Washington, DC.
- Miñarro, M., Prida, E., 2013. Hedgerows surrounding organic apple orchards in north-west Spain: Potential to conserve beneficial insects. *Agric. For. Entomol.* 15, 382–390. doi:10.1111/afe.12025
- Nieto Nafría, J.M., Mier Durante, M., Binazzi, A., Pérez-Hidalgo, N., García Prieto, F., 2005. Hemiptera, Aphididae I, II, III, in: *Fauna Ibérica*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid.
- Öberg, S., Ekbom, B., Bommarco, R., 2007. Influence of habitat type and surrounding landscape on spider diversity in Swedish agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 122, 211–219. doi:10.1016/j.agee.2006.12.034
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2016. *vegan: Community Ecology Package*.
- Olson, D.M., Wäckers, F.L., 2007. Management of field margins to maximize multiple ecological services. *J. Appl. Ecol.* 44, 13–21. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01241.x
- Östman, Ö., Ekbom, B., Bengtsson, J., Weibull, A., Applications, E., Apr, N., 2001. Landscape complexity and farming practice influence the condition of polyphagous carabid beetles. *Ecol. App.* 11, 480–488. doi:10.1890/1051-0761(2001)011[0480:LCAFPI]2.0.CO;2
- Pagani-Núñez, E., Hernández-Gómez, S., Riyahi, S., Senar, J.-C., 2014. Year-round preference for spiders by Mediterranean Great Tits *Parus major*. *Ardeola* 61, 257–267. doi:10.13157/arla.61.2.2014.257
- Paredes, D., Cayuela, L., Gurr, G.M., Campos, M., 2015. Is ground cover vegetation an effective biological control enhancement strategy against olive pests? *PLoS One* 10, 1–14. doi:10.1371/journal.pone.0117265
- Pareja, M., Brown, V.K., Powell, W., 2008. Aggregation of parasitism risk in an aphid-parasitoid system: Effects of plant patch size and aphid

-
- density. *Basic Appl. Ecol.* 9, 701–708. doi:10.1016/j.baae.2007.10.008
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61, 167. doi:10.1071/BT12225
- Perović, D.J., Gurr, G.M., Raman, A., Nicol, H.I., 2010. Effect of landscape composition and arrangement on biological control agents in a simplified agricultural system: A cost-distance approach. *Biol. Control* 52, 263–270. doi:10.1016/j.biocontrol.2009.09.014
- Persson, A.S., Olsson, O., Rundlöf, M., Smith, H.G., 2010. Land use intensity and landscape complexity—Analysis of landscape characteristics in an agricultural region in Southern Sweden. *Agric. Ecosyst. Environ.* 136, 169–176. doi:10.1016/j.agee.2009.12.018
- Pfiffner, L., Luka, H., 2000. Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* 78, 215–222. doi:10.1016/S0167-8809(99)00130-9
- Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D.A., Brubaker, H.W., Dumas, A.R., Meaney, J.J., O'Neil, J.A.S., Onsi, D.E., Corzilius, D.B., 1992. Conserving Biological Diversity in Agricultural / Forestry Systems. *Bioscience* 42, 354–362. doi:10.2307/1311782
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Development Core Team, 2016. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-125, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Plantegenest, M., Pierre, J.-S., Cailla, C.M., Simon, J.-C., Dedryver, C.A., Cluzea, S., 1996. A model to describe the reproductive rate in the aphid *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae): A case study. *Eur. J. Entomol.* 93, 545–553.
- Plečaš, M., Gagić, V., Janković, M., Petrović-Obradović, O., Kavallieratos, N.G., Tomanović, Ž., Thies, C., Tschardtke, T., Četković, A., 2014. Landscape composition and configuration influence cereal aphid–

- parasitoid–hyperparasitoid interactions and biological control differentially across years. *Agric. Ecosyst. Environ.* 183, 1–10. doi:10.1016/j.agee.2013.10.016
- Pollier, A., Guillomo, L., Tricault, Y., Plantegenest, M., Bischoff, A., 2018. Effects of spontaneous field margin vegetation on the regulation of herbivores in two winter crops. *Basic Appl. Ecol.* 27, 71–82. doi:10.1016/j.baae.2018.02.004
- Pons, X., Albajes, R., Sarasúa, M.J., Artigues, M., Eizaguirre, M., 1989. Spring population development of cereal aphids on durum wheat in Lleida, NE of Spain. *J. Appl. Entomol.* 107, 203–210.
- Pons, X., Comas, J., Albajes, R., 1993. Overwintering of cereal aphids (Homoptera: Aphididae) on durum wheat in a Mediterranean climate. *Environ. Entomol.* 22, 381–387.
- Pons, X., Lumbierres, B., Comas, J., Madeira, F., Starý, P., 2013. Effects of surrounding landscape on parasitism of alfalfa aphids in an IPM crop system in northern Catalonia. *BioControl* 58, 733–744. doi:10.1007/s10526-013-9534-y
- Pons, X., Starý, P., 2003. Spring aphid-parasitoid (Hom., Aphididae, Hym., Braconidae) associations and interactions in a Mediterranean arable crop ecosystem, including Bt maize. *J. Pest Sci.* 76, 133–138.
- Preston, C., Telfer, M., Arnold, H., Carey, P., Cooper, J., Dines, T., Hill, M., Pearman, D., Roy, D., Smart, S., 2002. The changing flora of the UK.
- Puech, C., Baudry, J., Joannon, A., Poggi, S., Aviron, S.S., 2014. Organic vs. conventional farming dichotomy: Does it make sense for natural enemies? *Agric. Ecosyst. Environ.* 194, 48–57. doi:10.1016/j.agee.2014.05.002
- Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J., Thies, C., Tscharntke, T., Wolters, V., 2005. Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 108, 165–174. doi:doi:10.1016/j.agee.2005.01.005
- Pywell, R.F., James, K.L., Herbert, I., Meek, W.R., Carvell, C., Bell, D., Sparks, T.H., 2005. Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biol. Conserv.* 123, 79–90.
- R Core Team, 2013. R: A Language and Environment for Statistical

-
- Computing; version 3.0.2.
- R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing; version 3.3.2.
- R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing; version 3.4.4.
- Ramsden, M.W., Menéndez, R., Leather, S.R., Wäckers, F., 2015. Optimizing field margins for biocontrol services: the relative role of aphid abundance, annual floral resources, and overwinter habitat in enhancing aphid natural enemies. *Agric. Ecosyst. Environ.* 199, 94–104. doi:10.1016/j.agee.2014.08.024
- Rand, T.A., van Veen, F.J.F., Tschardtke, T., 2012. Landscape complexity differentially benefits generalized fourth, over specialized third, trophic level natural enemies. *Ecography* 35, 97–104. doi:10.1111/j.1600-0587.2011.07016.x
- Randlkofer, B., Jordan, F., Mitesser, O., Meiners, T., Obermaier, E., 2009. Effect of vegetation density, height, and connectivity on the oviposition pattern of the leaf beetle *Galeruca tanacetii*. *Entomol. Exp. Appl.* 132, 134–146. doi:10.1111/j.1570-7458.2009.00872.x
- Redlich, S., Martin, E.A., Steffan-Dewenter, I., 2018. Landscape-level crop diversity benefits biological pest control. *J. Appl. Ecol.* 55, 2419–2428. doi:10.1111/1365-2664.13126
- Ricci, C., Ponti, L., Pires, A., 2005. Migratory flight and pre-diapause feeding of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera) adults in agricultural and mountain ecosystems of Central Italy. *Eur. J. Entomol.* 102, 531–538. doi:10.14411/eje.2005.076
- Robinson, R. a., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J. Appl. Ecol.* 39, 157–176. doi:10.1046/j.1365-2664.2002.00695.x
- Roschewitz, I., Hücker, M., Tschardtke, T., Thies, C., 2005a. The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agric. Ecosyst. Environ.* 108, 218–227. doi:10.1016/j.agee.2005.02.005
- Roschewitz, I., Thies, C., Tschardtke, T., 2005b. Are landscape complexity and farm specialisation related to land-use intensity of annual crop fields? *Agric. Ecosyst. Environ.* 105, 87–99.

- Rundlöf, M., Edlund, M., Smith, H.G., 2010. Organic farming at local and landscape scales benefits plant diversity. *Ecography* 33, 514–522. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05938.x
- Rusch, A., Bommarco, R., Jonsson, M., Smith, H.G., Ekbom, B., 2013. Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *J. Appl. Ecol.* 50, 345–354. doi:10.1111/1365-2664.12055
- Rusch, A., Chaplin-Kramer, R., Gardiner, M.M., Hawro, V., Holland, J., Landis, D., Thies, C., Tschardtke, T., Weisser, W.W., Winqvist, C., Woltz, M., Bommarco, R., 2016. Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: A quantitative synthesis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 221, 198–204. doi:10.1016/j.agee.2016.01.039
- Sampaio, M.V., Korndörfer, A.P., Pujade-Villar, J., Hubaide, J.E.A., Ferreira, S.E., Arantes, S.O., Bortoletto, D.M., Guimarães, C.M., Sánchez-Espigares, J.A., Caballero-López, B., 2017. Brassica aphid (Hemiptera: Aphididae) populations are conditioned by climatic variables and parasitism level: a study case of Triângulo Mineiro, Brazil. *Bull. Entomol. Res.* 107, 410–418. doi:10.1017/S0007485317000220
- Sarthou, J.-P., Badoz, A., Vaissière, B., Chevallier, A., Rusch, A., 2014. Local more than landscape parameters structure natural enemy communities during their overwintering in semi-natural habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* 194, 17–28. doi:10.1016/j.agee.2014.04.018
- Schellhorn, N.A., Gagic, V., Bommarco, R., 2015. Time will tell: Resource continuity bolsters ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.* 30. doi:10.1016/j.tree.2015.06.007
- Schils, R., Olesen, J.E., Kersebaum, K.-C., Rijk, B., Oberforster, M., Kalyada, V., Khitrykau, M., Gobin, A., Kirchev, H., Manolova, V., Manolov, I., Trnka, M., Hlavinka, P., Palosuo, T., Peltonen-Sainio, P., Jauhiainen, L., Lorgeou, J., Marrou, H., Danalatos, N., Archontoulis, S., Fodor, N., Spink, J., Roggero, P.P., Bassu, S., Pulina, A., Seehusen, T., Uhlen, A.K., Żyłowska, K., Nieróbca, A., Kozyra, J., Silva, J.V., Maças, B.M., Coutinho, J., Ion, V., Takáč, J., Mínguez, M.I., Eckersten, H., Levy, L., Herrera, J.M., Hiltbrunner, J., Kryvobok, O., Kryvoshein, O., Sylvester-Bradley, R., Kindred, D., Topp, C.F.E., Boogaard, H., de Groot, H., Lesschen, J.P., van Bussel, L., Wolf, J., Zijlstra, M., van Loon, M.P., van Ittersum, M.K., 2018. Cereal yield gaps across Europe. *Eur. J. Agron.* 101, 109–120.

doi:10.1016/j.eja.2018.09.003

- Schuldiner-Harpaz, T., Coll, M., 2017. Effect of diet history on prey and pollen food choice by two lady beetle species. *J. Insect Behav.* 30, 432–438. doi:10.1007/s10905-017-9630-4
- Shingleton, A. W., Sisk, G. C., & Stern, D. L. (2003). Diapause in the pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) is a slowing but not a cessation of development. *BMC Developmental Biology* 3, 1–12. doi:10.1186/1471-213X-3-7
- Sigsgaard, L., 2002. A survey of aphids and aphid parasitoids in cereal fields in Denmark, and the parasitoids' role in biological control. *J. Appl. Entomol.* 126, 101–107. doi:10.1046/j.1439-0418.2002.00611.x
- Skaug, H., Fournier, D., Bolker, B., Magnusson, A., Nielsen, A., 2016. glmmADMB: Generalized Linear Mixed Models using “AD Model Builder.” R package version 0.8.3.3. <http://glmmadmb.r-forge.r-project.org>
- Snyder, W.E., Ives, A.R., 2001. Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology* 82, 705–716. doi:10.1890/0012-9658(2001)082[0705:GPDBC]2.0.CO;2
- Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Carvalho, C.R., de Snoo, G.R., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J. Environ. Manage.* 63, 337–365. doi:10.1006/jema.2001.0473
- Strickland, C., Kristensen, N.P., Miller, L., 2017. Inferring stratified parasitoid dispersal mechanisms and parameters from coarse data using mathematical and Bayesian methods. *J. R. Soc. Interface* 14. doi:10.1098/rsif.2017.0005
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., Greenstone, M.H., 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annu. Rev. Entomol.* 47, 561–594. doi:10.1146/annurev.ento.47.091201.145240
- Tatchell, G.M., 1989. An estimate of the potential economic losses to some crops due to aphids in Britain. *Crop Prot.* 8, 25–29.
- Tena, A., Wäckers, F.L., Heimpel, G.E., Urbaneja, A., Pekas, A., 2016. Parasitoid nutritional ecology in a community context: The importance of honeydew and implications for biological control. *Curr. Opin. Insect Sci.* 14, 100–104. doi:10.1016/j.cois.2016.02.008
- Thies, C., Haenke, S., Scherber, C., Bengtsson, J., Bommarco, R., Clement,

- L.W., Ceryngier, P., Dennis, C., Emmerson, M., Gagic, V., Hawro, V., Liira, J., Weisser, W.W., Winqvist, C., Tscharntke, T., 2011. The relationship between agricultural intensification and biological control: experimental tests across Europe. *Ecol. Appl.* 21, 2187–2196. doi:10.1890/10-0929.1
- Thies, C., Roschewitz, I., Tscharntke, T., 2005. The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proc. Biol. Sci.* 272, 203–10. doi:10.1098/rspb.2004.2902
- Thies, C., Tscharntke, T., 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285, 893–895. doi:10.1126/science.285.5429.893
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S., 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671–677.
- Tizado, E.J., Nuñez, E., Nieto, J.M., 1992. Reservorios silvestres de parasitoides de pulgones del género *Aphis* con interés agrícola en la provincia de León (Hym., Braconidae: Aphidiinae; Hom., Aphididae). *Bol. San. Veg. Plagas* 18, 309–313.
- Triltsch, H., 1999. Food remains in the guts of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) adults and larvae. *Eur. J. Entomol.* 96, 355–364. doi:10.1016/0016-7037(83)90202-8
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., Tylianakis, J.M., Nouhuys, S. van, Vidal, S., 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biol. Control.* 43, 294–309 doi:10.1016/j.biocontrol.2007.08.006
- Tscharntke, T., Brandl, R., 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annu. Rev. Entomol.* 49, 405–435. doi:10.1146/annurev.ento.49.061802.123339
- Tscharntke, T., Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., Declerck, F., Gratton, C., Hunt, L., Ives, A., Jonsson, M., Larsen, A., Martin, E.A., Martínez-Salinas, A., Meehan, T.D., O’rourke, M., Poveda, K., Rosenheim, J.A., Rusch, A., Schellhorn, N., Wanger, T.C., Wratten, S., Zhang, W., 2016. When natural habitat fails to enhance biological pest control - Five hypotheses. *Biol. Conserv.* 204, 449–458. doi:10.1016/j.biocon.2016.10.001

-
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecol. Lett.* 8, 857–874. doi:doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00782
- Tschumi, M., Albrecht, M., Bärtschi, C., Collatz, J., Entling, M.H., Jacot, K., 2016. Perennial, species-rich wildflower strips enhance pest control and crop yield. *Agric. Ecosyst. Environ.* 220, 97–103. doi:10.1016/j.agee.2016.01.001
- van der Maarel, E., 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39, 97–114. doi:10.1007/BF00052021
- Vandermeer, J., Van Noordwijk, M., Anderson, J., Ong, C., Perfecto, I., 1998. Global change and multi-species agroecosystems: Concepts and issues. *Agric. Ecosyst. Environ.* doi:10.1016/S0167-8809(97)00150-3
- Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.M., Baudry, J., 2013. The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agric. Ecosyst. Environ.* 166, 3–14. doi:10.1016/j.agee.2011.10.012
- Vialatte, A., Plantegenest, M., Simon, J.-C., Dedryver, C.-A., 2007. Farm-scale assessment of movement patterns and colonization dynamics of the grain aphid in arable crops and hedgerows. *Agric. For. Entomol.* 9, 337–346. doi:10.1111/j.1461-9563.2007.00347.x
- Vickerman, G.P., Wratten, S.D., 1979. The biology and pest status of cereal aphids (Hemiptera: Aphididae) in Europe: a review. *Bull. Entomol. Res.* 69, 1. doi:10.1017/S0007485300017855
- Wäckers, F.L., van Rijn, P.C.J., Heimpel, G.E., 2008. Honeydew as a food source for natural enemies: Making the best of a bad meal? *Biol. Control* 45, 176–184. doi:10.1016/j.biocontrol.2008.01.007
- Winder, L., Alexander, C.J., Woolley, C., Perry, J.N., Holland, J.M., 2014. Cereal aphid colony turnover and persistence in winter wheat. *PLoS One* 9, e106822. doi:10.1371/journal.pone.0106822
- Winder, L., Griffiths, G.J.K., Perry, J.N., Alexander, C.J., Holland, J.M., Kennedy, P.J., Birt, A., 2005. The role of large-scale spatially explicit and small-scale localized processes on the population dynamics of cereal aphids. *Bull. Entomol. Res.* 95, 579–587. doi:10.1079/BER2005387

- Winqvist, C., Bengtsson, J., Aavik, T., Berendse, F., Clement, L.W., Eggers, S., Fischer, C., Flohre, A., Geiger, F., Liira, J., Pärt, T., Thies, C., Tschardtke, T., Weisser, W.W., Bommarco, R., 2011. Mixed effects of organic farming and landscape complexity on farmland biodiversity and biological control potential across Europe. *J. Appl. Ecol.* 48, 570–579. doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01950.x
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York, USA.

10 Apèndix

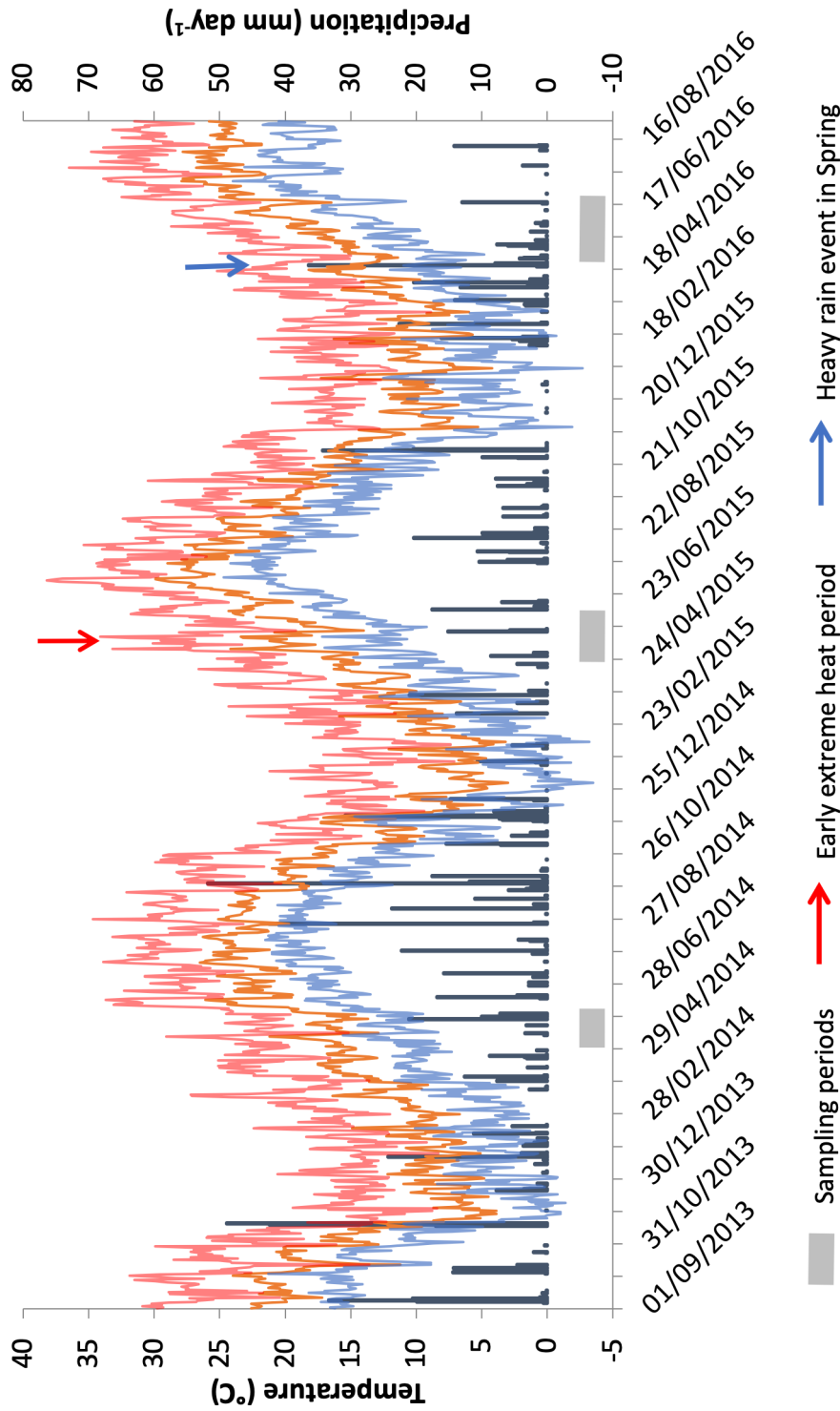


Figure A.1: Daily maximum (red line), minimum (blue line) and mean temperature (orange line) and precipitation (bars) in the weather station nearest to Gallecs (Parets del Vallès, 41° 34'02"N 2°13'34"E, 2 km East of the sampling site). Source: Xarxa d'Estacions Meteorològiques Automàtiques. Servei Meteorològic de Catalunya. Generalitat de Catalunya.

Table A.1: Absolute frequencies of Hemiptera: Aphididae (identified by Nicolás Pérez Hidalgo), by sampling area and year. In parentheses, total number of tillers examined.

Hemiptera: Aphididae	Gallecs				Cabrianes (360 t.)	Cardona (520 t.)	L'Espunyola (700 t.)	Mojà (680 t.)
	2014 (3290 t.)	2015 (2340 t.)	2016 (3750 t.)					
<i>Anoecia (Anoecia) corni</i> (Fabricius, 1775)	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diuraphis (Diuraphis) noxia</i> (Kurdjumov, 1913)	740	137	2	11	22	92	327	
<i>Metopolophium (Metopolophium) festucae-cerealium</i> Stroyan, 1982	14	23	1	0	0	2	0	
<i>Metopolophium (Metopolophium) dirhodum</i> (Walker, 1849)	8,358	478	1,797	18	129	792	230	
<i>Rhopalosiphum maidis</i> (Fitch, 1856)	1	70	14	0	0	2	0	
<i>Rhopalosiphum padi</i> (Linnaeus, 1758)	5,091	674	3,839	10	2	219	142	
<i>Sipha (Sipha) flava</i> (Forbes, 1884)	0	51	0	0	0	0	0	
<i>Sitobion (Sitobion) fragariae</i> (Walker, 1848)	0	77	0	0	0	0	29	
<i>Schizaphis (Schizaphis) graminum</i> (Rondani, 1852)	8,153	1,553	155	25	16	64	47	
<i>Sipha (Rungisia) elegans</i> del Guercio, 1905	10,454	1,239	829	22	1	15	2	
<i>Sipha (Rungisia) maydis</i> Passerini, 1860	1,079	186	25	0	0	1	1	
<i>Sitobion (Sitobion) avenae</i> (Fabricius 1775)	28,399	3,258	2,656	209	532	806	1,061	

We also detected some aphid species not related to cereal: *Aploneura lentisci* (Passerini, 1856), *Acyrtosiphon (Acyrtosiphon) pisum* (Harris, 1776), *Aphis* sp., *Brachycaudus* sp., *Phorodon (Phorodon) humuli* (Schrank, 1801) and *Protaphis* sp.. Since we only found a few individuals, we considered them accidental catches and decided to not include them in subsequent analyses.

Table A.2: Absolute frequencies of Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae (identified by José M. Michelena-Saval) by sampling area and year. In parentheses, total number of tillers examined.

Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae	Gallecs				Cabrianes (360 t.)	Cardona (520 t.)	L'Espunyola (700 t.)	Mojà (680 t.)
	2014 (3290 t.)	2015 (2340 t.)	2016 (3750 t.)					
<i>Adialytus ambiguus</i> (Haliday, 1834)	23	3	2	0	0	0	0	0
<i>Aphidius envi</i> Haliday, 1834	47	11	29	1	1	4	1	1
<i>Aphidius matricariae</i> Haliday, 1834	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Aphidius rhopalosiphi</i> de Stefani-Pérez, 1902	25	3	10	1	0	1	3	3
<i>Aphidius</i> sp.	2	1	0	0	0	1	0	0
<i>Aphidius uzbekistanicus</i> Luzhetzki, 1960	280	40	10	4	1	4	3	3
<i>Diaeretiella rapae</i> (M'Intosh, 1855)	1	2	0	0	0	0	0	0
<i>Euaphidius cingulatus</i> (Ruthe, 1859)	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lysiphlebus testaceipes</i> (Cresson 1880)	20	0	0	0	0	0	0	0
<i>Praon volucre</i> (Haliday, 1833)	8	6	5	0	1	9	7	7
<i>Trioxys</i> sp.	1	0	0	0	0	0	0	0

Table A.3: Absolute frequencies of hyperparasitoids by sampling area and year. In parentheses, total number of tillers examined.

	Gallecs					Moia (680 t.)
	2014 (3290 t.)	2015 (2340 t.)	2016 (3750 t.)	Cabrianes (360 t.)	Cardona (520 t.)	
Hymenoptera: Chalcidoidea: Encyrtidae (identified by Emilio Guerrieri)						
<i>Syrphophagus aphidivorus</i> (Mayr, 1876)	31	9	7	0	0	4
Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae: Charipinae (identified by Mar Ferrer Suay)						
<i>Alloxysta arcuata</i> (Kieffer, 1902)	0	1	0	0	0	0
<i>Alloxysta brevis</i> (Thomson, 1862).	3	0	0	0	0	0
<i>Alloxysta fracticornis</i> (Thomson, 1862)	0	0	0	0	0	1
<i>Alloxysta glebaria</i> Hellen, 1963	0	2	0	0	0	0
<i>Alloxysta victrix</i> (Westwood, 1833)	17	7	18	0	0	15
<i>Phaenoglyphis villosa</i> (Hartig 1841)	1	0	1	0	0	0

Table A.3 cont.: Absolute frequencies of hyperparasitoids by sampling area and year. In parentheses, total number of tillers examined.

	Gallecs				Cardona (520 t.)	L'Espunyola (700 t.)	Moià (680 t.)
	2014 (3290 t.)	2015 (2340 t.)	2016 (3750 t.)	Cabrianes (360 t.)			
Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae							
(identified by Agnès Salat Moltó)							
<i>Asaphes suspensus</i> (Nees, 1834)	9	2	0	0	0	12	2
<i>Asaphes vulgaris</i> Walker, 1834	2	0	0	0	0	0	0
<i>Pachyneuron aphidis</i> (Bouché, 1834)	570	51	0	0	0	0	0
<i>Pachyneuron muscarum</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	0	0	0	0	0
<i>Pachyneuron solitarium</i> (Hartig, 1838)	7	1	0	0	0	0	0
<i>Pachyneuron</i> sp. Walker, 1833	3	32	0	0	0	0	0
unknown	0	0	34	0	0	0	0