



*Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012*

## CÓMO CONSERVAR LAS INTERACCIONES ENTRE POLINIZADORES Y PLANTAS EN ECOSISTEMAS DE ALTA MONTAÑA CON AYUDA DE LA TEORÍA DE REDES COMPLEJAS

SILVIA SANTAMARÍA<sup>1</sup> Y MARCOS MÉNDEZ<sup>1</sup>

### RESUMEN

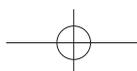
Este proyecto ha consistido en caracterizar las interacciones entre polinizadores y plantas en dos parques nacionales de alta montaña: Picos de Europa, en la zona atlántica, y Sierra Nevada, en la zona mediterránea. Para ello se ha utilizado el análisis de redes complejas, que ha permitido (1) evaluar la fragilidad de la red ante la pérdida de especies, (2) identificar las especies clave en la red de interacciones, (3) ponderar el papel de las plantas endémicas dentro de la red y (4) cuantificar el valor de la heterogeneidad espacial para la conservación de la riqueza de interacciones de polinización. Ambas redes presentaron una alta singularidad en sus componentes animales y vegetales. Es un buen indicio la baja importancia de *Apis mellifera*, ya que su presencia masiva desplazaría muy probablemente a otros polinizadores nativos. El análisis de robustez indicó que las dos redes estudiadas no son de las más vulnerables, pero existe incertidumbre sobre el orden de extinción de especies más probable. Por ello conviene poner en marcha programas de seguimiento para comprobar la estabilidad de estas redes. El análisis de la modularidad identificó seis especies clave en Picos de Europa y tres en Sierra Nevada. Este mismo análisis reveló una mayor vulnerabilidad de las especies de plantas endémicas en Picos de Europa. Por último, un porcentaje de interacciones únicas de determinados subhábitats mayor que el esperado por las diferencias en la composición de especies refuerza los argumentos para evitar usos del suelo que puedan mermar la heterogeneidad espacial, como la presión de acampada, el sobrepastoreo o la matorralización.

**Palabras clave:** especies clave, extinciones, heterogeneidad espacial, montaña, polinización.

### SUMMARY

This project has characterized the interactions between pollinators and plants in two high mountain national parks: Picos de Europa, in the Atlantic area, and Sierra Nevada, in the Mediterranean one. To achieve this, complex network analysis has been utilised, which allowed (1) to assess the network vulnerability to species loss, (2) to identify key species in the interaction network, (3) to weight the role of endemic plants in the network and (4) to quantify the value of spatial heterogeneity for the conservation of pollination interactions richness. Both networks showed high singularity of plant and animal components. A low importance of *Apis mellifera* is a good indication, as its massive presence most likely

<sup>1</sup> Área de Biodiversidad y Conservación, Depto. de Biología y Geología, Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n., 28933 Móstoles (Madrid) .silvia.santamaria@urjc.es, marcos.mendez@urjc.es



would displace other native pollinators. The robustness analysis indicated that both networks studied are not very vulnerable, but there is still uncertainty about the most likely order of species extinction. Therefore, it is advisable to implement monitoring programs to ensure the stability of these networks. Modularity analysis identified six key species in Picos de Europa and three species in Sierra Nevada. The same analysis revealed a higher vulnerability of endemic plant species in Picos de Europa. Finally, a percentage of interactions specific to certain subhabitats higher than that expected due to differences in species composition reinforces the convenience of avoiding land uses that may decrease the spatial heterogeneity, such as camping pressure, overgrazing or shrub encroachment.

**Key words:** extinctions, key species, mountain, pollination, spatial heterogeneity.

## INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de alta montaña son aquellos situados por encima del límite altitudinal superior del bosque (KÖRNER, 1999). Aunque sólo ocupan un 3% de la superficie terrestre (KÖRNER 1999), su conservación es fundamental por tres razones. En primer lugar, las montañas mantienen funciones ecológicas esenciales para los ecosistemas ubicados en tierras bajas como el suministro de agua dulce que consume la mitad de las personas del planeta (FAO 2002). En segundo lugar, la compleja historia de aislamiento de los ecosistemas de alta montaña ha dejado una singular marca en los organismos que los habitan. En las montañas se encuentran numerosos grupos relictos y endémicos (KESSLER 2000). De hecho, más de la mitad de los 25 centros de biodiversidad del mundo se encuentran en montañas (MYERS *et al.* 2000). En tercer lugar, se trata de ecosistemas frágiles debido a lo extremo de su componente abiótico: condiciones climáticas duras, fuertes pendientes y suelos poco desarrollados.

La diversidad biológica no sólo se refiere a la cantidad de especies; también incluye las interacciones entre dichas especies. Aunque la importancia de las interacciones en la estructura de los ecosistemas se conoce desde hace varias décadas (McINTOSH 1985), sólo en tiempos recientes ha comenzado a incorporarse como objetivo de conservación (KEARNS *et al.* 1998). De todas las interacciones, las de tipo mutualista, que benefician a ambos participantes, son de especial interés en ecosistemas de alta montaña. Los rigores

ambientales de la alta montaña reducen la cantidad y actividad de los insectos polinizadores (McCALL & PRIMACK, 1992; BERGMAN *et al.*, 1996). Por esta razón los principales limitantes de la polinización en alta montaña son la escasez y la impredecibilidad de visitantes florales (ARROYO *et al.*, 1982, 1985; KEARNS, 1992; KEARNS & INOUE, 1994; GÓMEZ & ZAMORA, 1999). A ello se une la baja calidad como polinizadores de los insectos disponibles, por tratarse principalmente de moscas pertenecientes a familias muy poco eficientes en el transporte de polen (ARROYO *et al.* 1982; McCALL & PRIMACK, 1992; ELBERLING & OLESEN, 1999; GÓMEZ & ZAMORA, 1999; DUPONT *et al.*, 2003).

A pesar de su aparente inaccesibilidad, la alta montaña es vulnerable a muchos impactos antropogénicos. La modificación de los usos del suelo (MACDONALD *et al.*, 2000), el cambio climático (FOSTER 2001) y la sobreexplotación (ESTELLER & DÍAZ-DELGADO, 2002) son las principales amenazas a la integridad funcional de las montañas. Recientemente, se ha añadido la preocupación por una creciente presencia de especies invasoras (PAUCHARD *et al.*, 2009). Estos impactos afectan no sólo a las especies, sino a sus interacciones de polinización. Por ejemplo, la introducción de polinizadores exóticos está afectando negativamente tanto a otros polinizadores como a la reproducción de algunas plantas (GOULSON 2003; DUPONT *et al.*, 2004; MORALES & TRAVESET, 2009; GIBSON *et al.*, 2013). Una presencia mayoritaria de la abeja melífera (*Apis mellifera*) en ecosistemas de alta montaña también afecta negativamente a plantas endémi-

*Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012*

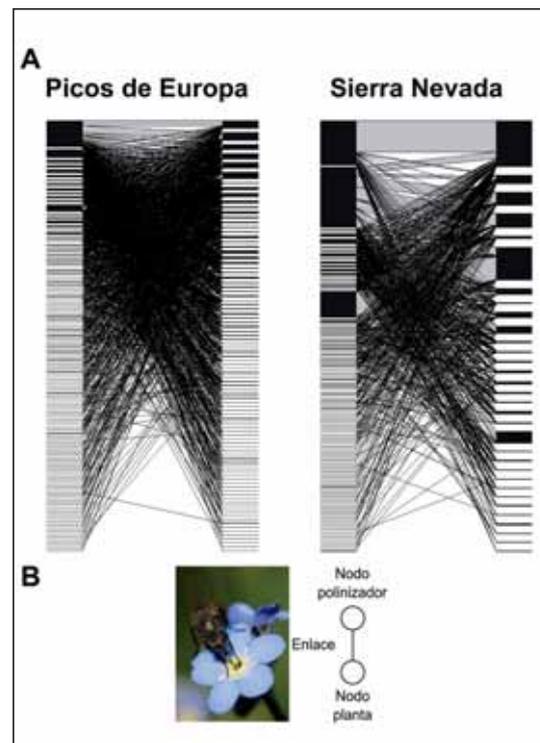
cas y a otros polinizadores (ROUBIK, 1978; KATO *et al.*, 1999; DUPONT *et al.*, 2004). El cambio climático está provocando desplazamientos altitudinales de polinizadores como las mariposas diurnas (WILSON *et al.*, 2005). Además, se prevé que puede cambiar la fenología tanto de plantas como de polinizadores y ello redundar en una reducción de recursos para entre el 17 y el 50% de los polinizadores (MEMMOTT *et al.*, 2007).

Este proyecto ha consistido en caracterizar las interacciones entre polinizadores y plantas en dos parques nacionales de alta montaña con características contrastadas: Picos de Europa, en la zona atlántica, y Sierra Nevada, en la zona mediterránea. Para ello se ha aprovechado un desarrollo reciente en la teoría ecológica: el análisis de redes complejas. Las interacciones entre polinizadores y plantas no ocurren como pares independientes de interacciones, sino que se asemejan más a una maraña o red de interacciones que comunican directa o indirectamente a las especies de plantas entomófilas y sus respectivos polinizadores (Figura 1 A). Por ello, el fortalecimiento, debilitamiento o desaparición de una interacción produce efectos en toda la red a través del efecto en cada una de las interacciones que la componen. Hasta hace relativamente poco, no existía una manera sencilla y sintética de estudiar las propiedades de esas redes de interacciones. El uso de conceptos tomados de la matemática de redes complejas ha cambiado eso (BASCOMPTE & JORDANO, 2007). Una red de interacciones puede ahora esquematizarse mediante dos elementos: los nodos, que son las especies de polinizadores o de plantas de la red, y los enlaces, que son las relaciones que existen entre nodos (Figura 1 B). Esta herramienta ha permitido abordar cuatro aspectos interesantes de la red de interacciones entre polinizadores y plantas, con aplicaciones para la gestión de estos ecosistemas de alta montaña: (1) evaluar la fragilidad de la red ante la pérdida de especies, (2) identificar las especies clave en la red de interacciones, (3) ponderar el papel de las plantas endémicas dentro de la red y (4) cuantificar el valor de la heterogeneidad espacial para la conservación de la riqueza de interacciones de polinización.

## MÉTODOS

### Zonas de estudio

Las zonas elegidas para este trabajo fueron el Jou de Los Cabrones, a 2050 m en el Parque Nacional de los Picos de Europa y la Cabecera del San



**Figura 1. A.** Red de interacciones polinizador-planta en el Jou de los Cabrones (Picos de Europa) y en la Cabecera del San Juan (Sierra Nevada). En cada red, los rectángulos de la izquierda indican las especies (y morfoespecies) de insectos y los de la derecha las especies de plantas. Las especies están ordenadas de mayor a menor número de interacciones. El grosor de cada rectángulo y el grosor de las líneas (en gris) es proporcional al número de visitas. Picos de Europa,  $n = 9679$  visitas. Sierra Nevada,  $n = 11754$  visitas.

**B.** Visita de una mosca a *Myosotis alpestris* y su conceptualización como un enlace entre dos nodos.

**Figure 1. A.** Pollinator-plant interaction networks at Jou de Los Cabrones (Picos de Europa) and Cabecera del San Juan (Sierra Nevada). In each network, rectangles on the left indicate the species (and morphospecies) of insects and rectangles on the right indicate plant species. Species are ordered from highest to lowest number of interactions. Thickness of each rectangle and line thickness (in gray) is proportional to the number of visits. Picos de Europa,  $n = 9679$  visits. Sierra Nevada,  $n = 11754$  visits.

**B.** A fly visit to *Myosotis alpestris* and its conceptualization as a link between two nodes.

Juan, a 2850 m en el Parque Nacional de Sierra Nevada. Estos dos enclaves son representativos de los ecosistemas a mayor altitud en cada parque nacional donde aún existe gran cobertura de vegetación. En el Jou de los Cabrones existe una tupida pradera alpina, además de vegetación densa que cubre las morrenas glaciares y vegetación dispersa rupícola y en las gleras. En la Cabcera del San Juan hay una densa pradera húmeda (borreguil) adyacente a una zona pedregosa y seca (cascajal) de vegetación más rala.

### Caracterización de las redes de interacciones entre polinizadores y plantas

Se registraron 146 especies de plantas en la comunidad de Picos de Europa y 52 en la de Sierra Nevada. En este proyecto se incluyeron sólo las plantas para las que se registraron visitas de polinizadores: 92 especies en Picos de Europa y 34 en Sierra Nevada. El trabajo de campo consistió en censos de visitantes florales realizados entre las 10:00 y las 18:00 h a lo largo de toda la estación de floración, entre comienzos de julio y mediados de agosto, siempre y cuando las condiciones climáticas fueran favorables. Sólo se consideró como visita aquella en la que el insecto entró en contacto con los estambres y/o estigma de la flor.

### Robustez de las redes de interacciones polinizador-planta

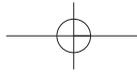
Se considera que una red de interacciones es robusta si resiste la pérdida de parte de los elementos que la componen sin experimentar cambios importantes en su composición y estructura. Aplicado a interacciones de polinización, ello implica en qué medida se pueden perder polinizadores sin que las plantas dejen de recibir visitas a sus flores, o se pueden perder plantas sin que sus polinizadores dejen de tener recursos florales de los cuales alimentarse.

Para valorar la robustez de las redes de polinización de las dos zonas estudiadas se utilizó la aproximación seguida por MEMMOTT *et al.*, (2004). En ella, se simula la extinción acumulada

de un número creciente de especies de polinizadores (y con ellas, sus interacciones) y se observa cómo aumenta el número de especies de plantas que se quedan sin interacciones de polinización, momento en el cual se considera que la planta se extinguirá. Siguiendo el trabajo con otros tipos de redes complejas (ALBERT *et al.*, 2000; SOLÉ & MONTOYA, 2001), MEMMOTT *et al.*, (2004) simuló tres «secuencias de extinción» como representativas de los escenarios posibles: (a) una secuencia «favorable», o extinción de especies de polinizadores de la menos a la más conectada, (b) una secuencia «desfavorable», con extinción de especies de polinizadores desde la más a la menos conectada y (c) una secuencia aleatoria de extinción de especies de polinizadores. En este trabajo se sometieron ambas redes de polinización a las secuencias de extinción favorable, desfavorable y aleatoria de polinizadores. Además, se realizó la simulación de estas secuencias pero extinguiendo las especies de plantas y observando el efecto sobre la extinción de polinizadores. La robustez de las redes se estimó mediante el índice  $R_{50}$ , que indica la proporción de polinizadores (o plantas) que deben extinguirse para que el número de especies de plantas (o polinizadores) se reduzca a la mitad.  $R_{50}$  varía entre 0 (mínima robustez) y 1 (máxima robustez). Además, la robustez de las dos redes estudiadas se comparó con la de otras diez redes de interacción entre polinizadores y plantas alpinas tomadas de la bibliografía.

### Modularidad y papel de las especies en la red

Muchas redes complejas tienen una estructura modular, es decir, se componen de grupos de especies, o módulos, que interaccionan significativamente más entre sí que con especies de otros grupos (OLESEN *et al.*, 2007). En función de la distribución de las interacciones dentro y fuera de su módulo, se pueden identificar cuatro papeles de las especies de la red: (a) especies importantes para mantener la cohesión de cada uno de los módulos (núcleos de módulo), (b) especies importantes para mantener conectados unos módulos con otros (conectores), (c) especies con pocas conexiones, tanto dentro como entre módulos (periféricos) y (d) es-



*Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012*

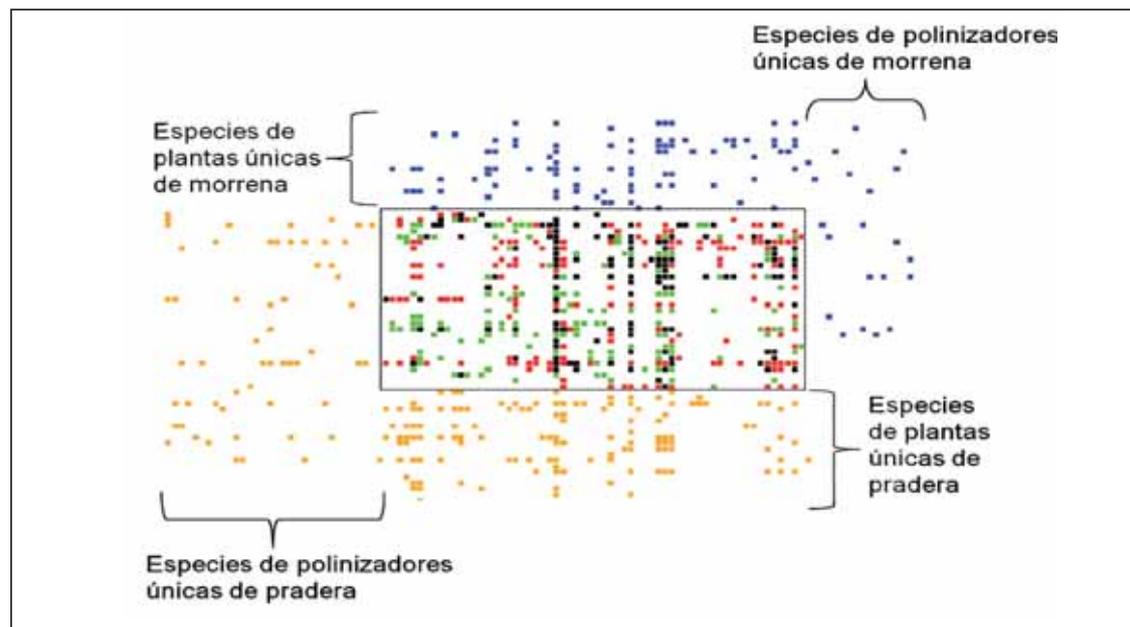
pecies importantes para mantener la integridad estructural de toda la red (núcleos de red).

Para las dos redes estudiadas se evaluó su modularidad, usando los procedimientos señalados por OLESEN *et al.*, (2007) y se identificaron los núcleos de red. Además, se evaluó si las especies endémicas tenían una distribución de papeles en la red diferente a las especies no endémicas.

### Heterogeneidad espacial y diversidad de interacciones

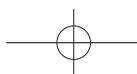
En los ecosistemas de alta montaña pueden encontrarse parches de vegetación contrastada, o

subhábitats, muy próximos o entremezclados. En cada uno de ellos puede definirse una subred de interacciones. POISOT *et al.* (2012) proponen un método para comparar la distribución de las interacciones entre diferentes subredes. Este método permite aplicar el concepto de diversidad beta, que es la diversidad de una zona heterogénea debida a que algunas subzonas difieren en la identidad de sus especies (WHITTAKER, 1960), también a las interacciones. Del mismo modo que dos subhábitats comparten algunas especies, mientras que otras son únicas de uno de los subhábitats, las interacciones pueden ser comunes o únicas entre subhábitats (Figura 2). La novedad que introducen POISOT *et al.*, (2012) con la adaptación de la diversidad



**Figura 2.** Distribución de interacciones en los subhábitats de pradera y de morrena del Jou de los Cabrones (Picos de Europa). Cada fila representa una especie de planta y cada columna una especie de polinizador. Las celdas coloreadas representan las interacciones polinizador-planta que se han registrado en el muestreo. En azul, se señalan las interacciones que únicamente ocurren en la morrena, debidas a especies de polinizadores o de plantas que sólo aparecen en ese subhábitat. En naranja, se hace lo propio para las interacciones que únicamente se dan en la pradera. El rectángulo central indica el solapamiento de especies de polinizadores y plantas entre ambos subhábitats. Dentro de dicho rectángulo, se indican en negro las interacciones compartidas por ambos subhábitats, en rojo las interacciones entre especies compartidas que sólo se dan en la pradera y en verde, las interacciones entre especies compartidas que sólo se dan en la morrena.

**Figure 2.** Distribution of interactions in pasture and moraine subhabitats at Jou de Los Cabrones (Picos de Europa). Each row represents a plant species and each column a pollinator species. The coloured cells represent plant-pollinator interactions recorded during sampling. In blue, interactions that only occur in the moraine, due to pollinator or plant species restricted to that subhabitat. In orange, the same for interactions that only occur in the pasture. The central rectangle indicates the overlap of pollinator and plant species between subhabitats. Within that rectangle, shared interactions between subhabitats are shown in black, interactions unique to pastures between shared species are shown in red and interactions unique to moraine between shared species are shown in green.

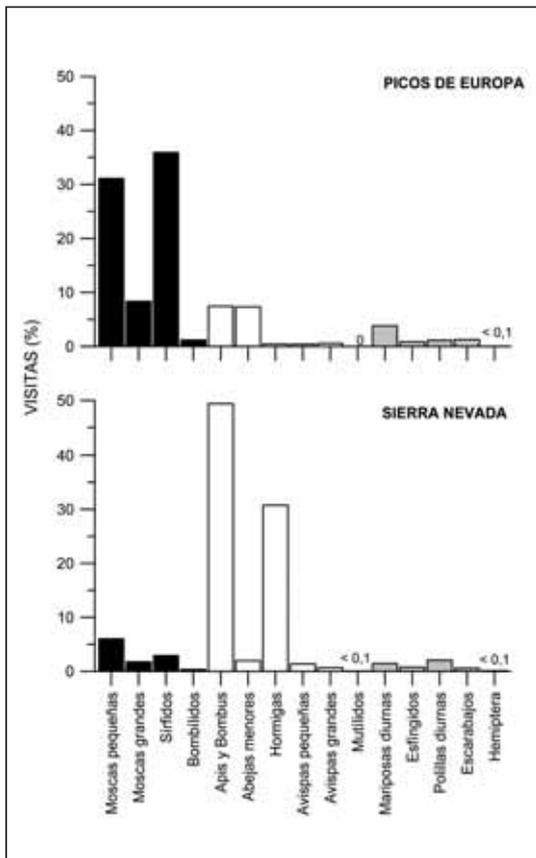


beta de especies a diversidad beta de interacciones es que en esta última es posible distinguir entre dos tipos de interacciones únicas. Esa distinción nos ha permitido identificar (a) interacciones compartidas entre subredes debido a que se comparten las especies interactuantes, (b) interacciones únicas *en sentido estricto*, es decir, aquellas únicas de una subred debido a la presencia única de alguna especie interactuante y (c) interacciones únicas *por recambio de interacciones*, es decir, aquellas únicas de una subred que se dan entre especies compartidas por las subredes (Figura 3).

## RESULTADOS

### Descripción de la red de interacciones entre polinizadores y plantas

En las dos zonas de estudio estuvieron presentes 14 ó 15 gremios de polinizadores (Figura 2). En Picos de Europa, las moscas cernícalo (sírfidos) y moscas de pequeño tamaño fueron los visitantes florales más frecuentes (Figura 2) y visitaron más del 70% de las especies de la red. En Sierra Nevada, los visitantes florales más frecuentes fueron abejas sociales (abejorros y *Apis mellifera*) y hormigas (Figura 2), que visitaron más del 75% de las especies de la red. En Picos de Europa, *Apis mellifera* realizó el 3% de las visitas y sólo fue el polinizador dominante de una especie, *Trifolium thali*. En Sierra Nevada, *Apis mellifera* realizó el 16% de las visitas y fue un polinizador importante en dos especies, *Sideritis glacialis*, con más del 70% de las visitas, y *Reseda complicata*, con el 39% de las visitas.



**Figura 3.** Porcentaje de visitas registrado para cada gremio de polinizadores. Barras negras: Diptera. Barras blancas: Hymenoptera. Barras grises: Lepidoptera. Barras listadas: Coleoptera.

**Figure 3.** Percentage of visits recorded for each pollinator guild. Black bars: Diptera. White bars: Hymenoptera. Grey bars: Lepidoptera. Stripped bars: Coleoptera.

De las especies de plantas presentes en la comunidad, 32 en Picos de Europa y 25 en Sierra Nevada fueron endémicas. No sólo las especies de plantas tuvieron un componente notable de especialización en hábitats de alta montaña. Las especies de polinizadores también estuvieron lejos de ser una muestra depauperada de los polinizadores presentes en zonas de menor altitud. Por ejemplo, entre los polinizadores de Picos de Europa, el 50% de las especies de abejorros fueron características de las montañas en el contexto ibérico (ORNOSA & ORTIZ-SÁNCHEZ, 2004) y el abejorro que más visitas realizó fue *Bombus mendax*, una especie restringida a zonas de montaña y catalogada "En peligro" para España (ORNOSA & TORRES, 2009). Entre las 25 especies de mariposas registradas en Picos de Europa se encontraron cinco especies exclusivas de alta montaña, un endemismo ibérico y dos especies raras en la Península Ibérica. Aún quedan por identificar algunas especies, sobre todo de dípteros, el orden más rico en familias (23), para el que se cuenta ya con especies interesantes como *Onichogonia cervini*, una especie de taquírido que se creía único de Alpes y Escandinavia (HANS-PETER TSCHORSNIG, comunicación personal) o una especie de dolicopódido

*Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012*

del género *Hercostomus* nueva para la ciencia (MARC POLLET, comunicación personal). Entre los polinizadores de Sierra Nevada, las dos únicas hormigas de la red fueron especies singulares: *Formica lemani*, una especie restringida a ecosistemas boreales y alpinos y *Proformica longiseta*, endémica de la alta montaña de Sierra Nevada. Entre los abejorros figuró el endemismo *Bombus reinigellus*, para el que se registró una tasa de visitas baja.

### Robustez de las redes de interacciones polinizador-planta

La robustez de ambas redes de interacciones polinizador-planta fue la máxima posible ante una secuencia favorable de extinciones, mayor que 0,8 ante una secuencia al azar de extinciones y menor que 0,5 en dos de los tres casos de la secuencia desfavorable de extinciones (Tabla 1). En comparación con la de otras redes alpinas, la robustez de las redes estudiadas fue alta, particularmente ante extinciones al azar o de las especies menos conectadas. No obstante, la red de Picos de Europa fue relativamente poco robusta ante la extinción de las plantas más conectadas (Tabla 1).

### Modularidad y papel de las especies en la red

Ambas redes presentaron una estructura modular, con cuatro módulos en Picos de Europa y

cinco en Sierra Nevada. En Picos de Europa, se identificaron seis especies como núcleos de red, las plantas *Armeria cantabrica*, *Seseli* sp.; *Silene acaulis*, *Sysimbrium austriacum* ssp. *chrysanthum* y *Thymus praecox* y el polinizador *Eristalis tenax* / *similis*. En Sierra Nevada se identificaron tres plantas como núcleos de red: *Arenaria tetraquetra*, *Leontodon microcephalus* y *Sideritis glacialis*.

En Picos de Europa, el 72% de las especies de plantas tuvieron un papel periférico (Figura 4). No obstante, este porcentaje ascendió al 86% en las especies endémicas cantabropirenaicas ( $p < 0,001$ ). En Sierra Nevada, la distribución de papeles entre las especies endémicas y las no endémicas no difirió significativamente ( $p = 0,61$ ), aunque las especies endémicas fueron los únicos núcleos de módulo y hubo una mayor frecuencia de especies no endémicas con papel periférico (Figura 4).

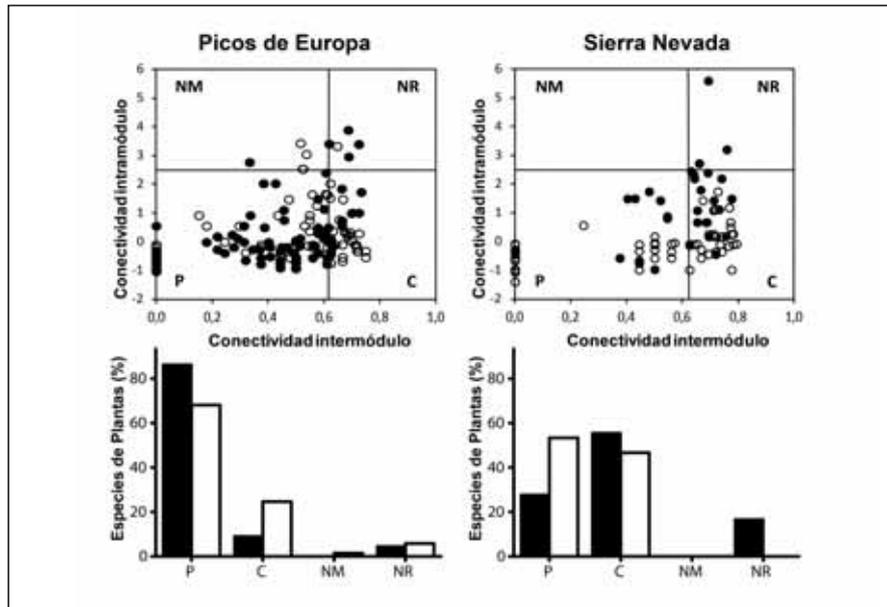
### Heterogeneidad espacial y diversidad de interacciones

En Picos de Europa, las interacciones compartidas entre hábitats supusieron un 26,11% del total registrado. Las interacciones únicas en sentido estricto fueron el 20,16% y las interacciones únicas por recambio de interacciones fueron el 53,73%. En todos los subhábitats, las interacciones únicas por recambio de interacciones supe-

Secuencia	Índice de robustez	Lugar		Ranking de robustez	
		Picos de Europa	Sierra Nevada	Picos de Europa	Sierra Nevada
Desfavorable	$R_{50}^P$	0,59	0,61	6 <sup>a</sup>	5 <sup>a</sup>
	$R_{50}^A$	0,45	0,40	4 <sup>a</sup>	5 <sup>a</sup>
Favorable	$R_{50}^P$	1,00	1,00	1 <sup>a</sup>	1 <sup>a</sup>
	$R_{50}^A$	0,99	1,00	2 <sup>a</sup>	4 <sup>a</sup>
Al azar	$R_{50}^P$	0,94	0,96	2 <sup>a</sup>	1 <sup>a</sup>
	$R_{50}^A$	0,88	0,81	2 <sup>a</sup>	4 <sup>a</sup>

**Tabla 1.** Valor del índice de robustez,  $R_{50}$ , para los polinizadores (A) y las plantas (P) de las redes polinizador-planta en las dos zonas de estudio. Se indica el ranking en robustez de cada una de las redes estudiadas en comparación con otras 10 redes polinizador-planta en zonas de alta montaña.

**Table 1.** Robustness index value,  $R_{50}$ , for pollinators (A) and plants (P) of plant-pollinator networks in the two study areas. The ranking of robustness for each of the networks studied in comparison with 10 other plant-pollinator networks in high mountain areas is indicated.

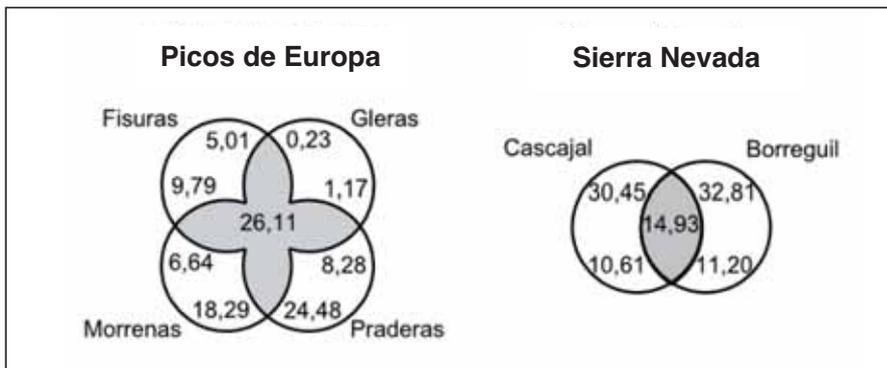


**Figura 4.** Distribución de las especies de plantas (negro) e insectos (blanco) (arriba) y de las especies de plantas endémicas (negro) y no endémicas (blanco) (abajo) en función de su papel en la red (C: conector; NR: núcleo de red; NM: núcleo de módulo; P: periférico) en cada zona de estudio.

**Figure 4.** Distribution of plant (black) and insects (white) species (upper panel) and endemic (black) and non-endemic (white) plant species (lower panel) based on their role in the network (C: connector, NR: network hub, NM: module hub, P: peripheral) in each study area.

raron en magnitud a las interacciones únicas en sentido estricto (Figura 5). Los subhábitats de morrena y de pradera aportaron mayor porcentaje de interacciones únicas, tanto en sentido estricto como por recambio de interacciones (Figura 5).

En Sierra Nevada, las interacciones compartidas entre hábitats supusieron un 14,93% del total registrado. Las interacciones únicas en sentido estricto fueron el 63,26% y las interacciones únicas por recambio de interacciones fueron el 21,81%. Al contrario que en Picos de Europa, en los dos



**Figura 5.** Porcentaje de interacciones compartidas (área en gris), únicas en sentido estricto (cifra superior en el área blanca) y únicas por recambio de interacciones (cifra inferior en el área blanca) en cada subhábitat de las dos zonas de estudio.

**Figure 5.** Percentage of shared interactions (gray area), unique sensu stricto (upper figure in the white area) and unique interactions by turnover (lower figure in the white area) in each subhabitat of the two studied areas.

*Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012*

hábitats de Sierra Nevada las interacciones únicas por recambio de interacciones tuvieron menor magnitud que las interacciones únicas en sentido estricto (Figura 5).

## DISCUSIÓN

En este apartado damos prioridad a las consecuencias para la gestión y la conservación de las interacciones entre polinizadores y plantas, más que a una discusión de resultados de tipo académico.

### Descripción de la red de interacciones entre polinizadores y plantas

Ambas redes de interacciones polinizador-planta presentaron una alta singularidad en sus componentes, tanto animales como vegetales. La comunidad de polinizadores de Picos de Europa se ajustó a la predicción de la predominancia de moscas frente a abejas en la alta montaña de latitudes templadas (ERHARDT, 1993; ZOLLER *et al.*, 2002). La comunidad de polinizadores de Sierra Nevada presentó una composición peculiar para los ecosistemas de montaña en general pero representativa de la montaña mediterránea en particular. La mayor proporción de abejas frente a moscas se ha documentado como singularidad propia de las montañas mediterráneas (DUPONT *et al.*, 2003; MAKRODIMOS *et al.*, 2008). Sin embargo, la polinización por medio de hormigas, muy importante en esta comunidad, ha sido documentada para un número de especies de plantas mucho más reducido y parece estar restringida a ambientes tan áridos que favorecen la abundancia de hormigas frente a la de abejas (BEATTIE, 1985; GÓMEZ & ZAMORA, 1992; GÓMEZ *et al.*, 1996; PUTERBAUGH, 1998).

Es notable y buen indicio la baja importancia de *Apis mellifera*, ya que se trata de una especie muy eficaz en la competencia por los recursos florales cuya introducción masiva desplazaría muy probablemente a los polinizadores nativos (ROUBIK, 1978; KATO *et al.*, 1999; DUPONT *et al.*, 2004). La escasa importancia de *Apis mellifera* en estos dos ecosistemas de alta montaña debería

utilizarse como indicador en los programas de gestión y seguimiento.

### Robustez de las redes de interacciones polinizador-planta

En general, las redes de interacción mutualistas se consideran robustas ante la extinción de algunos de sus componentes (BASCOMPTE & JORDANO, 2007; MEMMOTT *et al.*, 2004). Para las redes de interacción entre polinizadores y plantas se considera que una alta cantidad de polinizadores por planta proporciona redundancia y contribuye a la robustez (MEMMOTT *et al.*, 2004, DORMANN *et al.*, 2009). Esto añade interés al mantenimiento de la abeja melífera como componente poco abundante en los ecosistemas de alta montaña.

El análisis de robustez indicó que las dos redes estudiadas son de las más robustas, entre las conocidas en la alta montaña. No obstante, existe todavía incertidumbre sobre el orden en el cual se pueden producir extinciones en las redes mutualistas y algunos de los escenarios simulados durante el presente proyecto, y no presentados en este capítulo, indican una vulnerabilidad considerable. Por lo tanto, conviene poner en marcha programas de seguimiento a medio plazo (cada 5 a 10 años) para comprobar la estabilidad de estas redes.

### Modularidad y papel de las especies en la red

La identificación de papeles permite clasificar las especies en función de las consecuencias potenciales de su extinción y así los papeles pueden traducirse en unidades de gestión de la red de interacciones. Una visión de las interacciones entre polinizadores y plantas desde la óptica de las redes complejas ha permitido identificar esas especies clave de cada comunidad: los núcleos de red. Como complemento a los seguimientos más tradicionales encaminados a la conservación de especies singulares, raras, amenazadas o vulnerables, un seguimiento de los ecosistemas de alta montaña debería prestar especial atención a las especies de plantas y polinizadores clave de cada red.

El uso de herramientas derivadas de la teoría de redes complejas también permitió detectar una mayor vulnerabilidad de las especies de plantas endémicas ante una pérdida azarosa de interacciones en la red de Picos de Europa. Es alentador que en Sierra Nevada no se cumpla este patrón. Al contrario, las especies endémicas de la red de Sierra Nevada toman un valor añadido para su conservación debido a su papel vertebrador de las interacciones con polinizadores.

### Heterogeneidad espacial y diversidad de interacciones

Mediante la aproximación a nivel de red se ha detectado una elevada heterogeneidad espacial de las interacciones entre plantas y polinizadores en las dos redes analizadas. Esto significa que cada subhábitat, además de aportar especies de plantas y polinizadores únicas para ese subhábitat, aporta, por un lado, las interacciones únicas debidas a la diferente composición de especies y, no sólo éstas, sino también las interacciones únicas de cada subhábitat que se dan entre pares de especies presentes en más de un subhábitat. Dichas interacciones pueden verse como interacciones potenciales que sólo se dan en un contexto ambiental determinado.

El bajo porcentaje de interacciones compartidas (Figura 5) y el alto porcentaje de interacciones únicas por recambio de interacciones refuerza los argumentos a favor de conservar la heterogeneidad de subhábitats de las zonas estudiadas. Para conservar las interacciones de cada comunidad es necesario evitar cualquier uso del suelo que pueda mermar o hacer desaparecer la heterogeneidad de hábitats, como la presión de acampada sobre las praderas en Picos de Europa. Del mismo modo, estos resultados permiten intuir el efecto sobre la diversidad de interacciones de cambios en el uso del terreno como el sobrepastoreo o la matorralización, que supondrían una homogeneización de hábitat. En Picos de Europa, por ejemplo, la desaparición de las praderas por matorralización implicaría una pérdida de más del 30% de las interacciones de polinización. Finalmente, ofrecen una herramienta útil para simular las consecuencias del cambio climático. Por ejemplo, en Sierra Nevada una disminución

de la humedad implicaría un retroceso de los boqueguiles, mientras que un aumento de la precipitación podría suponer un aumento en su extensión. Cualquiera de los dos escenarios supondría una pérdida de más del 40% de las interacciones de polinización.

En conclusión, la composición de especies de plantas y polinizadores de ambos ecosistemas fue singular y digna de la máxima protección. A la espera de un desarrollo de métodos más realistas de simulación de extinciones, conviene poner en marcha programas de seguimiento a medio plazo para comprobar la estabilidad de estas redes. Dichos programas de seguimiento deberían prestar especial atención a (1) las especies de plantas y polinizadores identificadas en este estudio como núcleos de red, (2) el mantenimiento de una baja importancia en número de interacciones de *Apis mellifera* y (3) evitar usos del suelo que puedan mermar o hacer desaparecer la heterogeneidad de hábitats, como la presión de acampada, el sobrepastoreo o la matorralización.

### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al resto del equipo investigador, Raúl García-Camacho, Luis Giménez-Benavides, Rubén Milla, Alberto L. Teixido y Rubén Torices, así como a los voluntarios José Cerca de Oliveira, Marta Correia y Lucía deSoto, su participación en el trabajo de campo. Miguel Carles-Tolrá, Leopoldo Castro, Milô Cerny, Xavier Espalader, David Gibbs, David Gutiérrez, María Ángeles Marcos, Anabel Martínez, Verner Michelsen, Francisco Javier Ortiz, Adrian Pont, Alberto Tinnaut y Hans-Peter Tschorsnig identificaron los insectos y Juan Lorite realizó la identificación de algunas plantas de Sierra Nevada. Agradecemos a la administración de ambos parques nacionales los permisos de trabajo y acceso. Finalmente, agradecemos a los guardas del Refugio Jou de Los Cabrones, especialmente a Sergio González y Emilio Huerta, y al Albergue Universitario de Sierra Nevada, su amable trato durante el trabajo de campo.

Proyecto financiado por Organismo Autónomo Parques Nacionales del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. (Ref. 14/2009).

*Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012*

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBERT, R., JEONG, H. & BARABÁSI, A.-L. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature* 406: 378-382.
- ARROYO, M. T. K., ARMESTO, J. J. & PRIMACK, R. B. 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effects of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution* 149: 187-203.
- ARROYO, M. T. K., PRIMACK, R. & ARMESTO, J. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany* 69: 82-97.
- BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 567-593.
- BENISTON, M., DÍAZ, H. F. & BRADLEY, R. S. 1997. Climatic change at high elevation sites: An overview. *Climatic Change* 36: 233-251.
- BERGMAN, P., MOLAU, U. & HOLMGREN, B. 1996. Micrometeorological impacts on insect activity and plant reproductive success in an alpine environment, Swedish Lapland. *Arctic and Alpine Research* 28: 196-202.
- BEATTIE, A. J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge.
- DORMANN, C. F., FRÜND, J., BLÜTHGEN, N. & GRUBER, B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal* 2: 7-24.
- DUPONT, Y. L., HANSEN, D. M. & OLESEN, J. M. 2003. Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography* 26: 301-310.
- DUPONT, Y. L., HANSEN, D. M., VALIDO, A., & OLESEN, J. M. 2004. Impact of introduced honey bees on natural pollination interactions of the endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife, Canary Islands. *Biological Conservation* 118: 301-311.
- ERHARDT, A. 1993. Pollination of the edelweiss, *Leontopodium alpinum*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 111: 229-240.
- ESTELLER, M. V. & DÍAZ-DELGADO, C. 2002. Environmental Effects of Aquifer Overexploitation: A Case Study in the Highlands of Mexico. *Environmental Management* 29: 266-278.
- ELBERLING, H. & OLESEN, J. 1999. The structure of a high altitude plant-flower visitor system: the dominance of flies. *Ecography* 22: 314-323.
- FAO 2002. Año Internacional de las Montañas. Documento de Conceptos. Servicio de Publicaciones y Multimedia de la Dirección de Información de la FAO, Roma. (<http://www.alianzamountanas.org>)
- FOSTER, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews* 55: 73-106.
- GIBSON, M. R., PAUW, A. & RICHARDSON, D. M. 2013. Decreased insect visitation to a native species caused by an invasive tree in the Cape Floristic Region. *Biological Conservation* 157: 196-203.
- GÓMEZ, J. M. & ZAMORA, R. 1999. Generalization in the interaction between *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae) and its pollinators. *Ecology* 80: 796-805.
- GÓMEZ, J. M. & ZAMORA, R. 1992. Pollination by ants: consequences of the quantitative effects on a mutualistic system. *Oecologia* 91: 410-418.
- GÓMEZ, J. M., ZAMORA, R., HÓDAR, J. A. & GARCÍA, D. 1996. Experimental study of pollination by ants in Mediterranean high mountain and arid habitats. *Oecologia* 105: 236-242.
- GOULSON, D. 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 1-26.
- KATO, M., SHIBATA, A. & YASUI, T. 1999. Impact of introduced honeybees, *Apis mellifera*, upon native bee communities in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Researches on Population Ecology* 41: 217-228.
- KEARNS, C. A. 1992. Anthophilous fly distribution across an elevation gradient. *The American Midland Naturalist* 127: 172-182.



SANTAMARÍA, S. Y COLS. «Cómo conservar las interacciones entre polinizadores y plantas en ecosistemas de alta montaña»

- KEARNS, C. A. & INOUE, D. W. 1994. Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *American Journal of Botany* 81: 1091-1095.
- KEARNS, C. A., INOUE, D. W. & WASER, N. M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- KESSLER, M. 2000. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. *Plant Ecology* 149: 181-193.
- KÖRNER, C. 1999. *Alpine plant life*. Springer-Verlag, Berlín.
- MACDONALD, D., CRABTREE, J. R., WIESINGER, G., DAX, T., STAMOU, N., FLEURY, P., LAZPITA, J. G. & GIBON, A. 2000. Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management* 59: 47-69.
- MAKRODIMOS, N., BLIONIS, G. J., KRIGAS, N. & VOKOUBA, D. 2008. Flower morphology, phenology and visitor patterns in an alpine community on Mt Olympos, Greece. *Flora* 203: 449-468.
- McCALL, C. & PRIMACK, R. B. 1992. Influence of flower characteristics, weather, time of day, and season on insect visitation rates in three plant communities. *American Journal of Botany* 79: 434-442.
- McINTOSH, R. P. 1985. *The background of ecology: concept and theory*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MEMMOTT, J., WASER, M. N. & PRICE, M. P. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 2605-2611.
- MEMMOTT, J., CRAZE, P. G., WASER, N. M. & PRICE, M. V. 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters* 10: 710-717.
- MORALES, C. L. & TRAVESET, A. 2009. A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecology Letters* 12: 716-728.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., DA FONSECA, G. A.B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- OLESEN, J. M., BASCOMPTE, J., DUPONT, Y. L. & JORDANO, P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 19891-19896.
- ORNOSA, C. & ORTIZ-SÁNCHEZ, F. J. 2004. *Hymenoptera, Apoidea*, I (Fauna Ibérica, 23). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- ORNOSA, C. & TORRES, F. 2009. *Mendacibombus (Mendacibombus) mendax* (Gerstaecker 1869). En VERDÚ, J.R. & GALANTE (eds.) *Atlas de los invertebrados amenazados de España (especies En Peligro Crítico y En Peligro)*: pp. 160-164. Dirección General para la Biodiversidad, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- PAUCHARD, A., KUEFFER, C., DIETZ, H., DAEHLER, C. C., ALEXANDER, J., EDWARDS, P. J., ARÉVALO, J. R., CAVIERES, L. A., GUIGAN, A., HAIDER, S., JAKOBS, G., MCDOUGALL, K., MILLAR, C. I., NAYLOR, B. J., PARKS, C. G., REW, L. J. & SEIPEL, T. 2009. Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 479-486.
- POISOT, T., CANARD, E., MOUILLOT, D., MOUQUET, N. & GRAVEET, D. 2012. Dissimilarity of species interaction networks. *Ecology Letters* 15: 1353-1361.
- PUTERBAUGH, M. N. 1998. The roles of ants as flower visitors: experimental analysis in three alpine species. *Oikos* 83: 36-46.
- ROUBIK, D. W. 1978. Competitive interactions between neotropical pollinators and africanized honey bees. *Science* 201: 1030-1032.
- SOLÉ, R. V. & MONTOYA, J. M. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 2039-2045.
- WHITTAKER, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279-338.
- WILSON, R. J., GUTIÉRREZ, D., GUTIÉRREZ, J., MARTÍNEZ, D., AGUDO, R. & MONSERRAT, V. J. 2005. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters* 8: 1138-1146.
- ZOLLER, H., LENZIN, H. & ERHARDT, A. 2002. Pollination and breeding system of *Erichtrichium nanum* (Boraginaceae). *Plant Systematics and Evolution* 233: 1-14.

