

# Variación intraestacional en los visitantes florales de *Erysimum mediohispanicum* en Sierra Nevada

J. Valverde<sup>1,\*</sup>, J. Calatayud<sup>2,3,4</sup>, J.M. Gómez<sup>1,5</sup>, F. Perfectti<sup>2</sup>

(1) Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. 18071 Granada, España

(2) Departamento de Genética. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. 18071 Granada, España

(3) Departamento de Ciencias de la Vida. Universidad de Alcalá, 28871 Alcalá de Henares, Madrid, España

(4) Departamento de Biogeografía y Cambio global. Museo de Ciencias. CSIC, C/José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España

(5) Estación Experimental de Zonas Áridas. CSIC. Ctra. Sacramento s/n. La Cañada de San Urbano. 04120 Almería, España

\* Autor de correspondencia: F. Perfectti [[fperfect@ugr.es](mailto:fperfect@ugr.es)]

> Recibido el 10 de febrero de 2014 - Aceptado el 30 de junio de 2014

**Valverde, J., Calatayud, J., Gómez, J.M., Perfectti, F. 2014. Variación intraestacional en los visitantes florales de *Erysimum mediohispanicum* en Sierra Nevada. *Ecosistemas* 23(3): 83-92. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.11**

Las interacciones planta-polinizador han sido tradicionalmente un tema de gran interés en el área de la ecología y la biología evolutiva, tanto por los servicios ecosistémicos que ofrecen como por la complejidad que presentan como sistema. La comunidad de visitantes florales de una especie vegetal puede ser muy diversa en plantas generalistas pero muy reducida en plantas especialistas, siendo los sistemas generalistas una realidad más común de lo que tradicionalmente se ha pensado. Además, esta comunidad puede presentar importantes fluctuaciones espacio-temporales en composición y abundancia. Esta variabilidad está sujeta a factores intrínsecos y extrínsecos a la planta, y podría afectar notoriamente a diversos aspectos poblacionales. En el presente trabajo estudiamos la variación temporal de la comunidad de visitantes florales en composición, abundancia y diversidad en dos parcelas experimentales de *Erysimum mediohispanicum* Polatschek (Brassicaceae), una especie típicamente generalista. Para centrarnos en las variaciones temporales en la comunidad hemos homogeneizado la distribución espacial y las condiciones microambientales de las plantas. Durante el periodo de floración censamos diariamente los insectos a nivel de morfoespecie, agrupándolos en 16 grupos funcionales basándonos en características morfológicas y comportamentales. Nuestros resultados muestran una gran diversidad en la comunidad de visitantes florales para ambas parcelas así como importantes fluctuaciones temporales en composición y abundancia relativa tanto para morfoespecies como para grupos funcionales. Esta variación temporal en abundancia de los visitantes florales de *E. mediohispanicum* puede tener importantes implicaciones ecológicas y evolutivas.

**Palabras clave:** sistemas de polinización generalista; diversidad; dinámica temporal

**Valverde, J., Calatayud, J., Gómez, J.M., Perfectti, F. 2014. Intra-seasonal variation of *Erysimum mediohispanicum* flower visitors in Sierra Nevada (Spain). *Ecosistemas* 23(3): 83-92. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.11**

Plant-pollinator interactions have traditionally been a hot topic in ecology and evolutionary biology due to both the ecological services it offers and its complexity as a system. Plants generally show a high diversity of floral visitors, making generalism a more common condition than expected. Furthermore floral visitor community seems to have spatio-temporal fluctuations in diversity and composition. Those variations respond to plant intrinsic and extrinsic factors and can affect to evolutionary and ecological aspects of plant populations. Here we assess the temporal variation in the floral visitor assemblage of the generalist plant *Erysimum mediohispanicum* Polatschek (Brassicaceae). We set up two experimental plots homogenizing for spatial and microenvironmental conditions to ascertain only the temporal variations in the floral visitors assemblage. During the flowering season we did daily censuses of the floral visitors, determining them to morpho-species level and clumped them in 16 functional groups based on morphological and behavioral characteristics. We found a high diversity for the whole assemblage in both experimental plots with high temporal fluctuations during the flowering season. Our results suggest an important species turnover with high fluctuations in relative abundance for some functional groups, which may turn into important ecological and evolutionary consequences.

**Key words:** pollination generalization; diversity; temporal dynamics

## Introducción

Las interacciones entre las plantas y sus polinizadores han sido abundantemente estudiadas por ecólogos y biólogos evolutivos (Mitchell et al. 2009). El interés en estos sistemas no solo radica en el atractivo intelectual que despierta su estudio sino también en los importantes servicios ecosistémicos que proveen los polinizadores (Contanza et al. 1997, Kearns et al. 1998) y más recientemente en la creciente preocupación por la

actual "crisis de polinizadores" (Bartomeus et al. 2013; Potts et al. 2010) y sus efectos sobre la economía global (Archer et al. 2014). El papel como vectores de flujo genético que juegan muchos animales ha moldeado la diversificación de las angiospermas y la percepción del mundo como lo conocemos hoy en día (Willmer 2011). Por otro lado, la reciente adopción de herramientas matemáticas de la teoría de grafos (Bascompte y Jordano 2007) ha incrementado el interés científico y social de los estudios en este campo.

Los ecólogos tradicionalmente han analizado los sistemas de polinización considerando que las plantas consiguen atraer e interaccionar con un grupo reducido de polinizadores eficientes (Faegri y van der Pijl 1979; Proctor et al. 1996; Burkle y Alarcon 2011). Sin embargo, múltiples estudios han demostrado que la mayor parte de las plantas interaccionan con un gran número especies animales que actúan o pueden actuar como polinizadores con mayor o menor eficacia (Waser et al. 1996). Puesto que el papel de los polinizadores como agentes selectivos de muchos caracteres reproductivos de las plantas está en la actualidad universalmente aceptado por la comunidad científica (Schemske y Bradshaw 1999), es necesario caracterizar la comunidad de éstos para entender la evolución de las plantas. Y esto requiere la consideración no sólo de los polinizadores que se ajustan a los síndromes de polinización prefijados, sino de todos los visitantes florales que puedan afectar a la eficacia biológica de las plantas (Waser et al. 1996; Brody 1997; Cane et al. 2005).

Las poblaciones de una especie vegetal pueden estar sujetas a variaciones en la composición y abundancia del conjunto de visitantes florales con los que interacciona. Esta variación obedece tanto a características intrínsecas de la planta (tamaño poblacional, agregación, fenotipo, etc.) como extrínsecas a ella (abundancia local de polinizadores, dinámica temporal de los mismos, factores climáticos locales, plantas acompañantes, etc.) (Herrera 1995). Todos estos factores pueden también afectar a la diversidad de polinizadores, que a su vez puede tener un efecto importante en el éxito reproductivo de la planta (Klein et al. 2003; 2008; Kremen et al. 2002; Gómez et al. 2007; Perfectti et al. 2009). Así, el conocimiento de la composición, abundancia y diversidad de los visitantes florales es crucial para comprender la coevolución mutualística de las plantas y sus polinizadores (Thompson 1994; Cane et al. 2005).

Las interacciones entre las plantas y sus visitantes florales no son constantes ni en el espacio ni en el tiempo, pudiendo presentar variaciones notables (eg, Herrera 1988; Horvitz y Schemske 1990; Herrera 1995; Aizen y Feinsinger 2003; Price et al. 2005; Petanidou et al. 2008). La dimensión espacial ha sido ampliamente estudiada a diferentes escalas (eg, Herrera 1988; 1995; Traveset y Sáez 1997; Minckley et al. 1999; Gómez et al. 2007; 2014). La variación temporal, por otro lado, ha sido también estudiada a diversas escalas temporales, incluyendo la variación estacional y la pluriannual (eg, Herrera 1988; 1995; Wolfe y Barrett 1988; Schemske y Horvitz 1989; Horvitz y Schemske 1990; Ashman y Stanton 1991; Eckhart 1992; Vaughton 1992; Cane y Paine 1993; Traveset y Sáez 1997). Sin embargo, el conocimiento de la variación temporal a escala estacional en las interacciones planta-polinizador es aún limitada, especialmente en comunidades muy diversas donde ha sido difícil determinar la identidad y el grado de reemplazamiento temporal de los visitantes florales (Fang y Huang 2012).

En este trabajo exploramos la dinámica temporal de los visitantes florales de *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae) a lo largo del periodo de floración, analizando su abundancia, composición y diversidad, mediante censos intensivos. Para minimizar la variación espacial hemos establecido dos parcelas experimentales donde hemos homogeneizado la distribución espacial de las plantas y las condiciones ambientales. Los objetivos de este trabajo son (1) caracterizar la composición del conjunto de visitantes florales; (2) cuantificar la abundancia y diversidad de los mismos; y (3) analizar su dinámica temporal, para así obtener una visión más rigurosa de la dimensión temporal en la interacción entre *E. mediohispanicum* y sus visitantes florales.

## Material y Métodos

### Especie de estudio

*E. mediohispanicum* es una herbácea bienal o perenne, generalmente semélpara (monocárpica), con cepa simple y que se distribuye por todo el centro y sureste de la península ibérica (Nieto-Feliner 1993). Las semillas se dispersan por autocoria durante todo el otoño e invierno y las plántulas emergen a principio

de primavera. Durante el primer verano y a veces durante el segundo verano crecen como roseta, entrando en fase reproductiva el segundo o tercer verano. Durante la reproducción, cada individuo produce entre 1 y 9 escapos florales donde se desarrollan las flores en una inflorescencia corimbiforme que pasan a racimos en la fructificación. Las flores son amarillas, hermafroditas y ligeramente protándicas, con androceo tetradínamo. Cada flor posee dos nectarios laterales que rodean la base de los estambres laterales. El desarrollo de la inflorescencia es acropétalo, con una onda de desarrollo que viaja a lo largo del tallo florífero desde la parte basal a la apical, de tal forma que los primordios florales inferiores se desarrollan antes que los superiores. Tras el período de reproducción la mayoría de los individuos mueren. *E. mediohispanicum* es hipotetraploide ( $n=26$ ) en la mayoría de las poblaciones peninsulares, aunque las plantas de Sierra Nevada parecen ser diploides ( $n=14$ , Nieto-Feliner 1993). *E. mediohispanicum* presenta un sistema reproductor parcialmente autocompatible (Abdelaziz 2013), aunque necesita del concurso de polinizadores para maximizar la reproducción (Gómez 2005).

### Diseño experimental

En la primavera del 2012 instalamos dos parcelas experimentales (A y B) de 9 m<sup>2</sup> separadas 15 m entre sí en el Jardín Botánico de Hoya de Pedraza, situado a 1950 metros de altitud en Sierra Nevada (Granada, España). Justo antes del periodo de floración, trasplantamos 49 plantas a cada parcela experimental, distribuyéndolas en una cuadrícula de 7 x 7 plantas distanciadas entre sí 0.5 m. Las plantas utilizadas se obtuvieron a partir de semillas de 58 plantas de una población natural de Sierra Nevada, éstas crecieron durante los dos años previos al experimento en el mismo Jardín Botánico. Antes del trasplante, las parcelas y sus alrededores se roturaron para evitar interferencias con otras especies de plantas en la atracción de visitantes florales. Ambas parcelas estuvieron sometidas a similares condiciones lumínicas. En las parcelas instalamos un sistema de riego por goteo que aseguró las mismas condiciones hídricas para cada planta. Este diseño experimental nos permitió reducir la heterogeneidad espacial y microambiental. Las plantas se mantuvieron excluidas de visitantes florales mediante una estructura metálica con malla de 1.5 mm de luz, excepto durante los periodos de observación.

El periodo de observación de visitantes florales se extendió desde el 23 de mayo hasta el 20 de Junio de 2012, coincidiendo con la floración de *E. mediohispanicum* en las parcelas experimentales. Se efectuaron entre uno y cuatro censos por día de observación (con un total de 57 censos en la parcela A y 58 en la parcela B), en cada uno de los cuales se anotó el número e identidad de los insectos que visitaron las flores de cada planta durante cinco minutos. Debido a cierta asincronía floral entre los individuos, cada censo por parcela incluyó, dependiendo de los individuos en flor, de 115 a 245 minutos de observación, totalizando 24 700 minutos de observación. Los censos en ambas parcelas se realizaron aproximadamente a las mismas horas del día y los mismos días. Además, anotamos periódicamente el número de flores abiertas en cada parcela.

Los visitantes florales fueron determinados a nivel de morfoespecie visualmente *in situ* y por medio de fotografías, gracias a la experiencia previa del grupo y la colaboración de especialistas en los diferentes grupos de insectos. Los insectos se agruparon en 16 grupos funcionales en función del tamaño, longitud de la proboscide, ajuste morfológico con la flor y comportamiento (Tabla 1).

### Análisis de datos

La composición del conjunto de visitantes florales fue comparada entre parcelas mediante análisis de contingencia y el índice de disimilitud de Chao-Jaccard. Este índice, acotado entre 0 y 1, está basado en la probabilidad de encontrar una pareja de individuos (uno de cada comunidad) pertenecientes al grupo de especies compartidas. Se trata de un estimador basado en las abundancias relativas y es poco sensible a la presencia de especies raras (Chao et al. 2005). Para el total de censos efectuados durante la floración

**Tabla 1.** Descripción de las características principales de los grupos funcionales en los que se ha clasificado a los visitantes florales de *Erysimum mediohispanicum*.**Table 1.** Characteristics of the main functional groups of flower visitors of *Erysimum mediohispanicum*

Grupo funcional	Tamaño	Recurso	Rol*	Ordenes	Familias y géneros representativos
Abejas grandes de trompa larga	> 10 mm	Polen + Néctar	Polinizador	Hymenoptera	Hembras y machos de Apidae. Fundamentalmente Anthophora spp., Apis mellifera y varias especies de Bombus spp.
Abejas grandes de trompa corta	> 10 mm	Polen + Néctar	Polinizador	Hymenoptera	Hembras de Halictidae (Lasioglossum spp., Halictus spp.), Megachilidae (Osmia spp.), Colletidae (Colletes spp.) y Andrenidae (Andrena spp.).
Abejas medianas de trompa corta	5 - 10 mm	Polen + Néctar	Polinizador	Hymenoptera	Hembras de Halictidae (Lasioglossum spp., Halictus spp.) y Andrenidae (Andrena spp.).
Abejas pequeñas de trompa corta	< 5 mm	Polen + Néctar	Polinizador + Ladrón	Hymenoptera	Hembras de Halictidae (Lasioglossum spp.), Colletidae (Hyleaus spp.), Andrenidae (Andrena spp.), Apidae Xylocopinae (Ceratina spp.) y Apidae Nomidinae (Nomada spp.)
Hormigas	variable	Néctar	Polinizador + Ladrón	Hymenoptera	Formicidae (Formica, Camponotus, Proformica, Plagiolepis y Leptothorax)
Avispas grandes	>7 mm	Néctar	Polinizador	Hymenoptera	Superfamilias Vespoidea y Chrysidoidea
Avispas pequeñas	usualmente < 3 mm	Néctar	Polinizador + Ladrón	Hymenoptera	Avispas parasíticas de las superfamilias Chalcidoidea y Ichneumonoidea
Bombílidos	variable	Polen + Néctar	Polinizador	Diptera	Bombyliidae (Bombylius spp.) y Nemestrinidae
Sírfidos	variable	Polen + Néctar	Polinizador	Diptera	Sirfidae y Bombyliidae de trompa corta (Villa spp.)
Moscas grandes	> 5 mm	Polen + Néctar	Polinizador + Ladrón	Diptera	Muscidae, Calliphoridae, Tabanidae, Scatophagidae y Anthomyiidae
Moscas pequeñas	< 5 mm	Néctar	Polinizador + Ladrón	Diptera	Muscidae, Anthomyiidae, Micetophyllidae, Empididae, Bibionidae, Drosophilidae y Stratiomyidae
Escarabajos	variable	Polen + Néctar	Polinizador + Ladrón + Herb. floral	Coleoptera	Melyridae (Malachidae y Dasytidae), Cleridae, Oedemeridae, Nitidulidae, Elateridae, Bruchidae, Buprestidae, Phalacridae y Chrysomelidae
Mariposas	variable	Néctar	Polinizador	Lepidoptera	Rhopaloceros de las familias Nymphalidae, Pieridae. Y Sphingidae diurnos.
Polillas	Variable (usualmente < 7 mm)	Néctar	Polinizador + Ladrón	Lepidoptera	Adelidae y Incurvariidae
Chinches	variable	Néctar	Polinizador + Ladrón	Hemiptera	Lygaeidae y Pentatomidae
Otros	variable	Polen + Néctar	Polinizador + Ladrón + Herb. floral	Orthoptera, Raphioptera, Thysanoptera y Dermaptera	Orthoptera, Raphidioptera, Thysanoptera y Dermaptera

\* Polinizador cuando contacta las anteras y el estigma, Ladrón (de néctar) cuando accede a los nectarios por las aberturas de los sépalos sin contactar los órganos reproductores, Herbívoro floral (Herb. floral) cuando consume tejido vegetal floral

y para cada parcela experimental calculamos dos parámetros descriptores de la diversidad de visitantes florales: riqueza y probabilidad de encuentro interespecífico (Hurlbert 1971). La riqueza ( $S_{\text{obs}}$ , a partir de ahora) se midió como el número total de especies que visitaron las flores. La probabilidad de encuentro interespecífico (PIE, a partir de ahora) es un estimador de la equitatividad de la comunidad y se define como

$$PIE = \left[ \frac{N}{N-1} \right] \left[ 1 - \sum_{i=1}^s \left( \frac{n_i}{N} \right)^2 \right]$$

donde  $s$  es el número de especies,  $n_i$  el número de individuos de la especie  $i$  y  $N$  el número total de individuos. Este índice estima la probabilidad de que dos individuos muestreados pertenezcan a grupos diferentes, en nuestro caso morfoespecies. Estos índices ofrecen una información complementaria de la diversidad y tienen una interpretación biológica directa (Gotelli y Graves 1996). Ambos índices fueron calculados tanto para morfoespecies como para grupos funcionales. Debido a las diferencias en los tamaños muestrales, la diversidad se comparó entre parcelas mediante técnicas de rarefacción basada en individuos (Gotelli y Graves 1996). Tras 500 rarefacciones pudimos obtener la media y desviación estándar del estadístico rarefactado al menor de los números de individuos censados.

Exploramos la dinámica temporal de la diversidad de visitantes florales mediante gráficas de suavizado (Sheehy 2010), utilizando ventanas temporales solapantes de tres días. Con el objeto de minimizar los errores debido a diferencias diarias en esfuerzo de muestreo, la diversidad en cada ventana temporal se estimó mediante remuestreo. Para ello calculamos la media y el intervalo de confianza de los dos estimadores de diversidad considerando todas las combinaciones de dos censos realizados en dicha ventana.

Hemos cuantificado además la autocorrelación temporal de morfoespecies y grupos funcionales mediante correlogramas de Mantel, transformando la composición de la comunidad mediante la transformación de Hellinger (Legendre y Gallagher 2001; Rao 1995). Finalmente exploramos visualmente la dinámica temporal en abundancia de los diferentes grupos funcionales mediante diagramas de huso. Este tipo de visualización permite comparar de forma gráfica los patrones de recambio en la comunidad de visitantes florales.

Todos los análisis se realizaron mediante el programa estadístico R (R core Team 2012). Algunos análisis de diversidad se realizaron mediante el paquete *vegan* de esa plataforma (Oksanen et al. 2013) y otros mediante scripts desarrollados propios.

## Resultados

El número de flores abiertas disminuyó progresivamente en ambas parcelas experimentales. Así, la abundancia de flores abiertas en las parcelas experimentales fue máxima al inicio de la floración (683 flores, día 4 en la parcela A; 940 flores, día 6 en la parcela B), y mínima al final (79 flores, día 28 en la parcela A; 174 flores, día 28 en la parcela B), mostrando un patrón de floración explosivo posiblemente explicable por la homogenización ambiental que produjo el diseño experimental.

Durante todo el periodo de muestreo contabilizamos 3611 visitas (1670 en la parcela A, 1941 en la parcela B; **Tabla 2**) efectuadas por 88 morfoespecies (75 en la parcela A y 63 en la parcela B), pertenecientes a seis órdenes y 33 familias. El orden Hymenoptera fue el más abundante (70.0 %), seguido por Diptera (24.0 %) y Coleoptera (3.4 %) (**Fig. 1**). Las hormigas representaron la mayor parte del total de visitas (34.6 %), seguidos por abejas grandes de trompa larga (principalmente *Anthophora* spp.; 16.9 %; AGTL a partir de ahora), bombílidos (16.0 %), abejas medianas de trompa corta (8.3 %; AMTC) y abejas grandes de trompa corta (8.0 %; AGTC). El resto de grupos funcionales presentaron abundancias por debajo del 6% del total de visitas, destacando en orden descendente en porcentaje de contactos: sírfidos, escarabajos, moscas, abejas pequeñas de trompa corta (APTC) y mariposas (**Fig. 1**).

Las parcelas experimentales mostraron diferencias significativas en composición específica ( $\chi^2=496.71$ ; g.l.=85;  $p<0.001$ ). No obstante, el bajo valor del índice de disimilitud de Chao ( $0.10 \pm 0.001$ ) indicó una muy baja diferenciación entre parcelas. De hecho, las parcelas compartieron un 57.00 % de las morfoespecies y un 86.60 % de los grupos funcionales. Los mismos análisis para los grupos funcionales mostraron igualmente diferencias entre parcelas ( $\chi^2=106.62$ ; g.l.=14;  $p<0.001$ ) pero valores aún menores para la disimilitud entre parcelas (Chao= $0.002 \pm 0.0006$ ). Estos resultados reflejan que las diferencias encontradas entre parcelas se debieron fundamentalmente a especies de ocurrencia baja.

Los descriptores de diversidad estudiados ( $S_{\text{obs}}$  y PIE) mostraron valores muy elevados. La riqueza de morfoespecies fue significativamente diferente entre parcelas, pero no así para la riqueza de grupos funcionales (**Tabla 2**). Las diferencias entre parcelas para el índice PIE fueron menores a nivel de morfoespecie (PIE<sub>obs</sub>= 0.92 para la parcela A ; PIE<sub>raref.</sub>=  $0.93 \pm 0.001$  para la parcela B) que a nivel de grupos funcionales (PIE<sub>obs</sub>= 0.83 para la parcela A ; PIE<sub>raref.</sub>=  $0.78 \pm 0.001$  para la parcela B).

La dinámica temporal de la riqueza para ambas parcelas fue similar (**Fig. 2a**). La riqueza específica fluctuó alcanzando su máximo entre los días 5 y 10 en ambas parcelas (Parcela A  $S_{\text{obs}}$ = 18; Parcela B  $S_{\text{obs}}$ = 21). Sin embargo, la riqueza en grupos funcionales mostró mayor estabilidad temporal (**Fig. 2a**). La diversidad medida como PIE mostró el mismo patrón tanto para morfoespecies como para grupos funcionales en ambas parcelas, con un máximo entre los días 5 y 15 y una progresiva disminución durante los últimos días de la floración (**Fig 2b**).

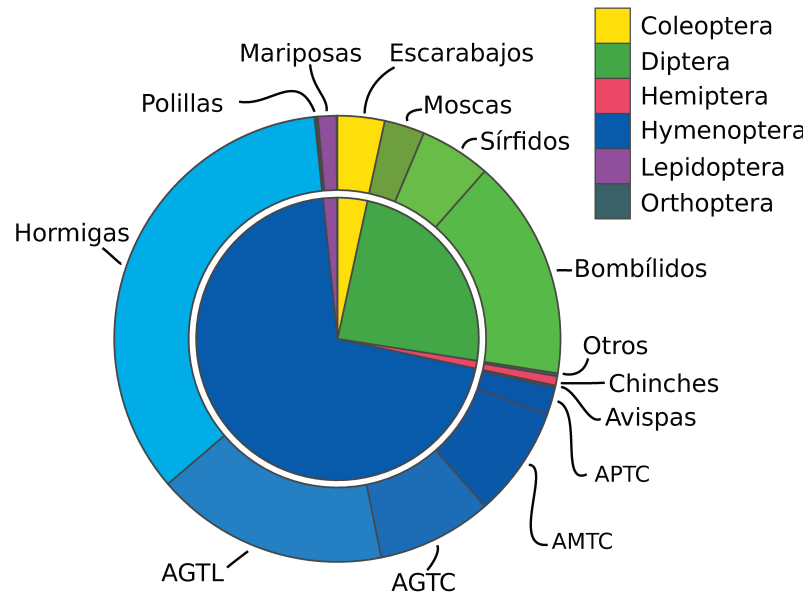
El correlograma de Mantel mostró la existencia de una marcada autocorrelación temporal en ambas parcelas, tanto para morfoespecies como para grupos funcionales. La correlación entre censos fue positiva a intervalos temporales pequeños y negativa a intervalos grandes (**Fig. 3**). Esta variación temporal queda puesta de manifiesto en los diagramas de huso (**Fig. 4**). Esta figura muestra como hubo diferencias entre grupos funcionales en el patrón temporal de abundancia. Así algunos grupos se mantuvieron abundantes durante toda la floración, como por ejemplo las hormigas, mientras que otros grupos, como AGTL o AGTC, presentaron marcadas fluctuaciones en su abundancia. Por último otros grupos, como mariposas o chinches, solo aparecieron durante ciertos momentos de la floración de las plantas.

**Tabla 2.** Parámetros descriptivos de la diversidad de visitantes florales en las parcelas estudiadas.  $S_{\text{obs}}$  = Riqueza; PIE = Probabilidad de encuentro interespecífico.

**Table 2.** Diversity of flower visitors at the experimental plots.  $S_{\text{obs}}$  = Richness; PIE = probability of interspecific encounter

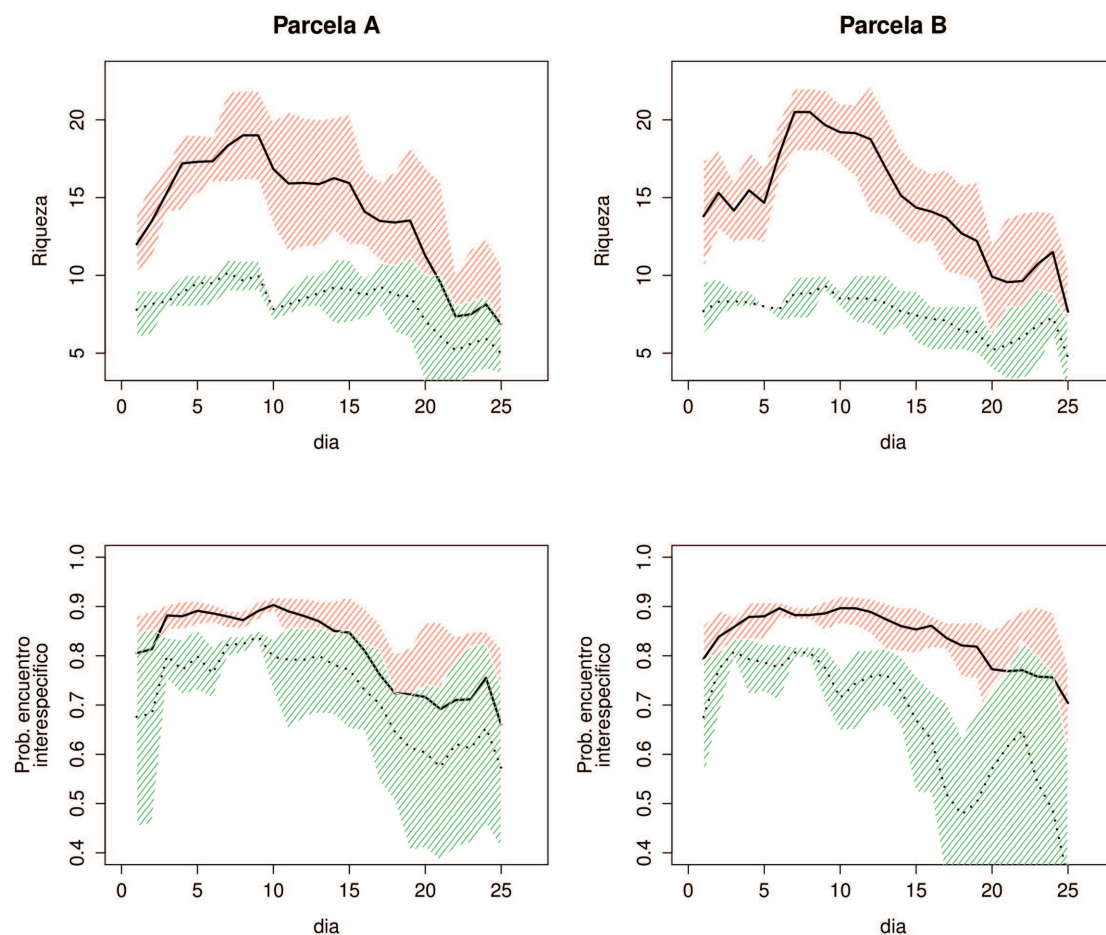
Parcelas	Num. censos	Num. contactos	Morfoespecies				Grupos funcionales			
			$S_{\text{obs}}$	$S_{\text{raref.}}$	PIE <sub>obs</sub>	PIE <sub>raref.</sub>	$S_{\text{obs}}$	$S_{\text{raref.}}$	PIE <sub>obs</sub>	PIE <sub>raref.</sub>
A	57	1671	73	-	0.91	-	14	-	0.83	-
B	58	1941	62	$60.17 \pm 1.25$	0.93	$0.93 \pm 0$	14	$13.97 \pm 0.15$	0.78	$0.78 \pm 0$
Total	112	3611	87	-	0.93	-	15	-	0.81	-





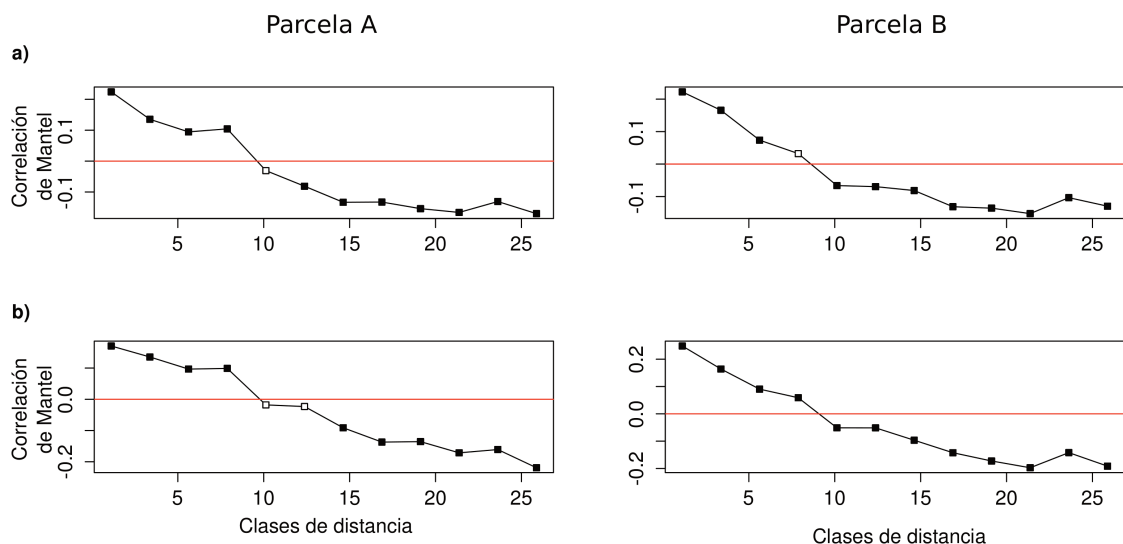
**Figura 1.** Abundancias relativas de los visitantes florales en ambas parcelas. El círculo interno muestra las abundancias a nivel de orden, el círculo externo muestra las abundancias a nivel de grupo funcional. APTC = abejas pequeñas de trompa corta; AMTC = abejas medianas de trompa corta; AGTC = abejas grandes de trompa corta; AGTL = abejas grandes de trompa larga.

**Figure 1.** Relative abundance of flower visitors in both plots. Inner circle shows the abundances at order level, the inner circle shows the abundances at the functional group level. APTC = short-tongued small bees; AMTC = short-tongued medium-sized bees; AGTC = short-tongued large bees; AGTL = long-tongued large bees.



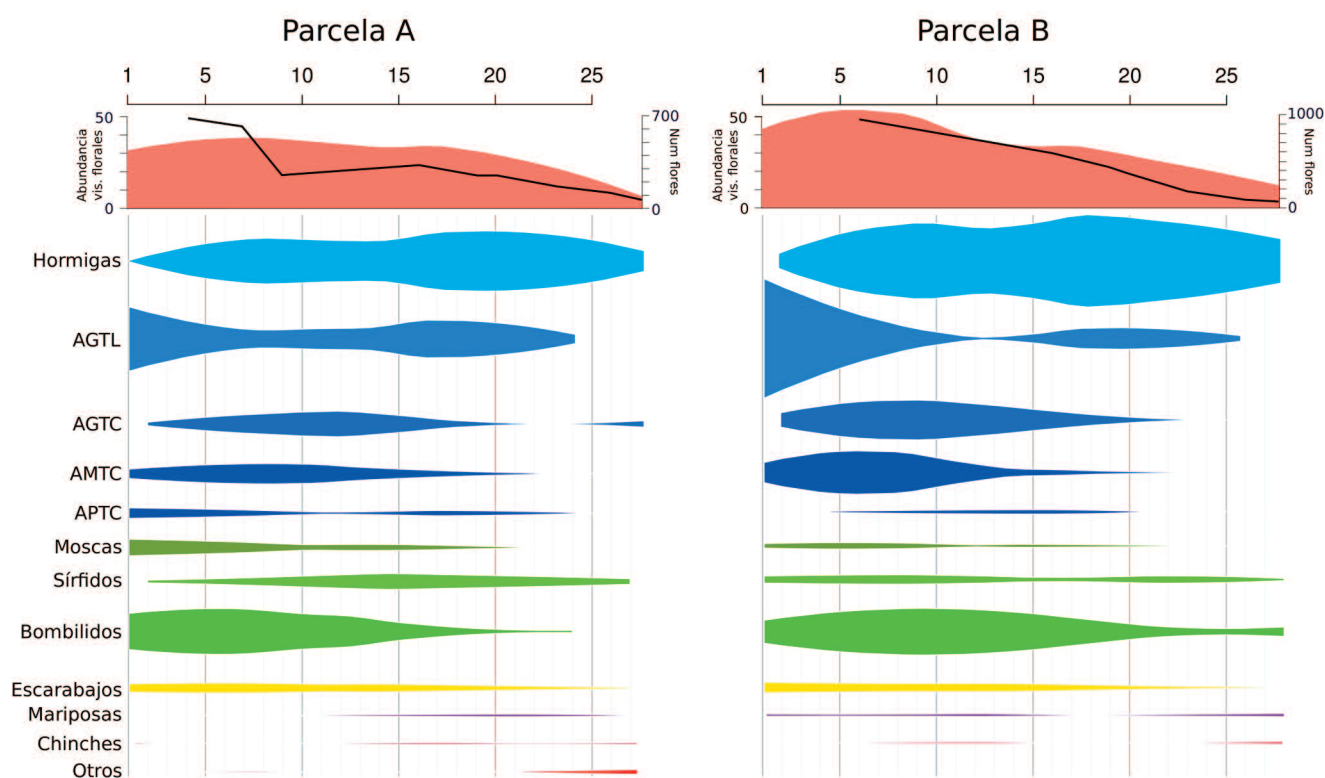
**Figura 2.** Dinámica temporal de la riqueza (a) y diversidad medida como PIE (b) obtenido con el método de ventana solapantes de dos días. El nivel de morfoespecie aparece en rojo y el nivel de grupo funcional en verde. Los sombreados representan los intervalos de confianza del 95 % obtenidos mediante remuestreo.

**Figure 2.** Temporal dynamics of flower visitor's richness (a) and diversity, measured as PIE, (b) obtained with a sliding window of two days. Values for morphospecies are depicted in red and for functional groups in green. 95 % confidence intervals obtained by resampling are shown as coloured shadows.



**Figura 3.** Correlogramas de Mantel mostrando la autocorrelación temporal diaria entre pares de censos para ambas parcelas (parcela A a la izquierda, B a la derecha). a) Correlograma de Mantel para las morfoespecies; b) Correlograma de Mantel para los grupos funcionales. En ambos casos, los puntos negros indican valores significativos.

**Figure 3.** Mantel correlograms showing the temporal autocorrelation between pair of censuses for the two plots (plot A, left; plot B, right). Mantel correlogram for morfoespecies (a) and for functional groups (b). Filled squares indicate significant values.



**Figura 4.** Diagrama de huso de la evolución temporal de las abundancias absolutas de cada grupo funcional. La amplitud del uso de cada grupo funcional es proporcional a su abundancia absoluta en cada momento. En la parte superior del diagrama se muestra, la abundancia total de visitas (área) así como el número total de flores (línea) APTC = abejas pequeñas de trompa corta; AMTC = abejas medianas de trompa corta; AGTC = abejas grandes de trompa corta; AGTL = abejas grandes de trompa larga.

**Figure 4.** Spindle diagrams showing the temporal dynamics of the absolute abundances of each functional group. Spindle amplitude is proportional to the absolute abundance at each temporal point. The upper part of the graph shows the total number of flower visitor contacts (area) and the number of open flowers (line). APTC = short-tongued small bees; AMTC = short-tongued medium-sized bees; AGTC = short-tongued large bees; AGTL = long-tongued large bees.

## Discusión

Nuestros resultados ponen de manifiesto importantes fluctuaciones temporales en la composición y abundancia relativa de los visitantes florales, tanto para morfoespecies como para grupos funcionales, en un sistema de polinización generalista. Además apreciamos una marcada autocorrelación temporal en diversidad y abundancia de visitantes florales.

La comunidad de visitantes florales en estas parcelas experimentales fue muy numerosa tanto a nivel de morfoespecies (88) como de grupos funcionales (15), como corresponde al sistema de polinización "megageneralista" propio de la especie objeto de estudio (Gómez et al. 2014). Tanto la identidad de morfoespecies como de grupos funcionales fue similar a la detectada en poblaciones naturales próximas (< 5 km) (Gómez et al. 2007; Gómez et al. 2014). Sin embargo, la abundancia relativa de visitantes florales mostró diferencias con las encontradas en poblaciones naturales. Así, el grupo funcional de las hormigas fue el visitante más abundante en las parcelas experimentales pero no así en las poblaciones naturales cercanas muestreadas en diferentes hábitats y años (Gómez et al. 2007). Esta singularidad puede deberse a la baja disponibilidad de recursos florales alternativos debido al tratamiento de roturación efectuado en las parcelas experimentales. No obstante, no es extraño que las hormigas sean visitantes florales frecuentes en otras especies del género *Erysimum* (Lay et al. 2013, observación personal de los autores) o en otras crucíferas que conviven en la zona de estudio (Gómez y Zamora 1992). Las hormigas actúan mayoritariamente como ladronas de néctar en *E. mediohispanicum*, al acceder al néctar a través de las aberturas existentes entre sépalos. Sin embargo, ocasionalmente pueden ser visitantes florales legítimos, como se ha observado en las parcelas de estudio y en poblaciones naturales (Gómez et al. 2007). Los siguientes grupos funcionales en abundancia fueron AGTL y los bombílidos, dos tipos de polinizadores muy frecuentes en la mayoría de las poblaciones naturales de Sierra Nevada (Gómez et al. 2009). Estos grupos funcionales suelen actuar como visitantes florales legítimos, contactando con los órganos reproductores de la flor durante casi todas las visitas y actuando como polinizadores eficientes de la planta (Gómez et al. 2011). El resto de grupos funcionales de visitantes florales representó menos del 33 % de las visitas. Excepcionalmente las chinches, principalmente robadores de néctar, y algunos visitantes florales que actuaron como herbívoros florales (véase Tabla 1 para más detalles), el resto de los visitantes florales presentaron comportamiento dual, actuando como visitantes legítimos y ladrones de néctar a tiempo parcial (Gómez et al. 2007; 2009). Por último, cabe destacar la baja abundancia de escarabajos censados en este estudio en comparación con las poblaciones naturales circundantes (Gómez et al. 2006; 2009). Nosotros pensamos que esta diferencia en abundancia puede deberse a las peculiaridades del sitio donde realizamos el experimento. Mientras que *E. mediohispanicum* crece de forma natural en pequeños claros de bosque y en zonas de matorral sobre sustrato rocoso, las plantas experimentales de este estudio estuvieron ubicadas en una parcela abierta, bien irrigada y con suelo profundo donde la vegetación dominante era herbácea.

La composición específica del conjunto de visitantes florales puede variar a escalas espaciales pequeñas (eg., Herrera 1988; Traveset y Sáez 1997; Moeller 2005; Price et al. 2005) y responder tanto a factores intrínsecos como extrínsecos a las plantas (Herrera 2005). Las dos parcelas experimentales mostraron diferencias significativas en la composición de visitantes florales a pesar de estar separadas tan solo 15 m, aunque estas diferencias fueron pequeñas tal y como refleja el valor del índice de Chao, tanto para morfoespecies (0.10) como para grupos funcionales (0.002). La selección de microhábitats (Beattie 1971), la filopatría (Yanega 1990) o la limitada área de movimiento de algunos polinizadores (Gathman y Tschardt 2002) pueden contribuir a estas diferencias. Por último, un gran número de especies fue detectado a muy baja frecuencia, introduciendo diferencias entre parcelas. El papel de

éstas en la biología reproductiva de *E. mediohispanicum* probablemente sea irrelevante, ya que la contribución de las especies infrecuentes al éxito reproductivo de las plantas es mínimo, independientemente de su efectividad polinizadora (Moeller 2005; Perfectti et al. 2009).

Hemos encontrado una muy elevada diversidad específica ( $S_{\text{obs}} = 88$ ,  $\text{PIE} = 0.93$ ) en el conjunto de las dos parcelas experimentales. La riqueza de visitantes florales encontrada en 56 poblaciones de *E. mediohispanicum* fue como promedio  $30 \pm 9$  especies (Muñoz-Pajares 2013), muy inferior a lo encontrado aquí. Esta diferencia puede ser debido a un menor esfuerzo de muestreo (en términos de censos y contactos entre flores e insectos) en esas otras poblaciones (Muñoz-Pajares 2013), ya que la riqueza específica es un parámetro muy sensible al esfuerzo de muestreo y a la duración de los mismos (Magurran 2004). Por otra parte, los valores de diversidad PIE fueron similares a los encontrados en las 56 poblaciones ( $\text{PIE} = 0.847 \pm 0.128$ ; Muñoz-Pajares 2013). Estos dos parámetros de diversidad mostraron diferencias cuando se comparó entre parcelas experimentales. Mientras que hubo diferencias en riqueza de especie entre parcelas, no las hubo para PIE. Las diferencias pueden achacarse a la presencia de especies raras que contribuyen a elevar la riqueza y la diferenciación entre parcelas pero no tienen apenas efecto sobre PIE. Cabe destacar que puesto que el índice PIE es un buen estimador del generalismo en la interacción entre plantas y polinizadores (Gómez y Perfectti 2010), las poblaciones naturales y las aquí analizadas muestran una alta homogeneidad en su grado de generalismo.

Los valores de diversidad han fluctuado a lo largo de la floración, poniendo de manifiesto la existencia de una dinámica temporal en la interacción con los visitantes florales. El momento de máxima diversidad coincidió con los primeros días de floración, aunque la riqueza máxima fue posterior al máximo de floración en ambas parcelas (Fig. 2). Diversos estudios han mostrado que en sistemas generalistas la abundancia de polinizadores, y por tanto la riqueza de especies, está asociada a la abundancia poblacional de flores abiertas (Heiathus et al. 1982; Elzinga et al. 2007). Sin embargo, no siempre hay una sincronización perfecta entre abundancia de polinizadores y momento del pico de floración, debido a que diferentes polinizadores muestran dinámicas temporales diferentes (Thompson 2001) y a que éstos pueden ser atraídos por otras plantas en flor que coinciden en el mismo sitio (Cane y Payne 1993; Filella et al. 2013). El índice PIE, sin embargo, mostró menores fluctuaciones y mantuvo valores altos durante los dos primeros tercios de la floración, implicando que el grado de equitatividad en la distribución de visitantes florales es poco sensible a las fluctuaciones en la riqueza de especies observada en este sistema. Tan solo al final de la floración, y coincidiendo con la disminución en el número de flores abiertas, se produjo un descenso en el valor del índice PIE. Por otro lado, al contrario que para morfoespecies, la riqueza en grupos funcionales fue más estable a pesar de la disminución en el número de visitas, manteniendo unos valores prácticamente constantes alrededor de 8 - 9 grupos funcionales. Este patrón de depauperación en abundancia y riqueza de visitantes florales a final de la floración ya se ha observado en otros sistemas (Herrera 1988) y cabe esperar que afecte a los servicios de polinización a medida que la floración avanza. No obstante, harán falta análisis más detallados que consideren tanto el número de visitantes florales por flor como la efectividad polinizadora de éstos para poder evaluar con precisión los efectos en el éxito reproductivo de la planta.

Hemos detectado la existencia de una dinámica temporal a nivel intra-estacional para la comunidad de visitantes florales. El gráfico de husos (Fig. 4) es muy ilustrativo para visualizar esta dinámica a nivel de grupos funcionales. Se puede destacar la sincronía en la variación en abundancias así como coincidencias en los patrones de aparición/desaparición de algunos grupos funcionales. Por ejemplo, la disminución en AGTL fue coincidente en ambas parcelas con el aumento de AGTC, AMTC y bombílidos. La desaparición sincrónica de las abejas de trompa corta, tanto pequeñas como me-



dianas y grandes, se produjo aproximadamente en la tercera semana de muestreo. Sin embargo, otros grupos como las hormigas o los sírfidos mantuvieron gran constancia temporal. Otros trabajos, aunque a niveles taxonómicos de especie, han encontrado al igual que nosotros variabilidad temporal en la abundancia e identidad de los polinizadores (Herrera 1988). Esta variabilidad en los visitantes florales explica que se pierda la autocorrelación entre censos separados entre sí más de diez días, tal y como ponen de manifiesto los correlogramas de Mantel (Fig. 3). Esto implica que para obtener una imagen representativa de la comunidad de visitantes florales sea necesario realizar censos durante toda la floración, puesto que, como se ha demostrado para otros sistemas, diseños de muestreo basados en unos pocos censos concentrados temporalmente podrían sesgar la caracterización de la comunidad (Schmidt 1985; Bried et al. 2012).

La variabilidad en las abundancias de los grupos funcionales pueden deberse a diversos aspectos de la historia natural del sistema de estudio (Herrera 1988). De este modo, podemos distinguir entre factores intrínsecos, como aquellos dependientes de la planta, y extrínsecos, todos aquellos dependientes del contexto, incluyendo factores tanto bióticos como abióticos (Thompson 1994; Freitas 2013). Así, factores intrínsecos a la planta como su propia fenología y sincronía floral a nivel de población pueden influir en la variación temporal de flores y la consecuente atracción diferencial de distintos polinizadores (Elzinga et al. 2007). Factores extrínsecos como las características microambientales pueden también afectar a la atracción de algunos grupos funcionales. Existen algunos estudios que demuestran que diferentes factores microambientales, como las condiciones lumínicas o la temperatura, condicionan la fauna local de polinizadores (Herrera 1995; Norgate et al. 2010). Por otro lado, el solapamiento temporal en la floración a nivel de comunidad (Potts 2003), en conjunción con el carácter polilético de la mayoría de polinizadores (Herrera 1996; Waser et al. 1996), pueden afectar a los patrones de abundancia temporal de los polinizadores (Handel 1985; Thomson 1988; Klinkhamer et al. 1989; Klinkhamer y de Jong 1990; Eckhart 1991; Feinsinger et al. 1991; Kunin 1993). Así, la presencia efímera en las parcelas experimentales de algunos grupos funcionales como por ejemplo las mariposas, puede explicarse por la variación en el mercado de la polinización (Filella et al. 2013), entendido como la disponibilidad de polinizadores. Por otro lado, otros factores inherentes a la biología de los polinizadores pueden influir en la dinámica espacio-temporal observada. En ecosistemas de alta montaña la fase reproductiva de muchos insectos comienza rápidamente tras el deshielo, por lo que es esperable un pico de actividad al principio de la floración (Price et al. 2005), tal y como hemos observado en nuestras parcelas experimentales. Conforme avanza la floración y disminuyen los recursos florales, los visitantes de mayor movilidad pueden desplazarse altitudinalmente en busca de nuevos recursos. De este modo, a medida que se pierden estos visitantes florales, la población focal se enriquece en insectos de menor movilidad como las hormigas. Además la diversidad puede variar tanto espacial como temporalmente debido a los diferentes patrones de pecoreo que muestran distintas especies de abejas (Gathmann y Tschamtkke 2002; Greenleaf et al. 2007).

La variabilidad temporal en la composición, abundancia y diversidad de la comunidad de visitantes florales puede tener importantes implicaciones en la biología reproductiva de las plantas. Puesto que los visitantes florales difieren en su importancia (efectividad total) como polinizadores, fruto de sus diferencias en frecuencia de interacción y efectividad por visita floral (Herrera 1987; Perfectti et al. 2009; Rodríguez-Rodríguez et al. 2013; Sahli y Comer 2007), su variación temporal puede afectar a diversos aspectos de la reproducción de la planta y condicionar el éxito reproductivo si la sincronía floral de las plantas individuales no es perfecta. De este modo, si algunas plantas florecen cuando los polinizadores más abundantes sean aquellos menos eficientes se pueden producir eventos de geitonogamia o limitación de polen (González-Varo et al. 2009). Nuestros datos muestran que, por ejemplo, un grupo de

visitantes florales poco eficiente como las hormigas fue relativamente más abundante al final de la estación, lo que puede afectar negativamente al éxito reproductivo de aquellas plantas que florecen principalmente al final de la estación. Además, la dinámica temporal de los visitantes florales y las diferencias fenológicas de las plantas también pueden incrementar la probabilidad de cruzamientos no aleatorios entre plantas (Herrera 1988; Weis y Kossler 2004; Weis 2005; Weis et al. 2005).

La diversidad, abundancia y persistencia de los visitantes florales puede tener profundas implicaciones en la coevolución entre plantas y polinizadores (Cane et al. 2005). Puesto que la comunidad de visitantes florales puede mostrar importantes variaciones espacio-temporales, tal y como se pone de manifiesto en el caso de la variación temporal intra-estacional en *E. mediohispanicum*, es necesario analizar estas variaciones en la comunidad de polinizadores para así poder entender la coevolución entre plantas y sus polinizadores.

## Agradecimientos

Agradecemos la inestimable ayuda de Modesto Berbel durante el trabajo de campo, así como al personal del Jardín Botánico Hoya de Pedraza, especialmente a Mario Ruíz Girela y Santiago Ferrón Moraleda por su ayuda en el mantenimiento de las infraestructuras del experimento. M. A. Alonso Zarazaga, M. Baena, M. Carles-Tolrá, R. Constantin, S. Fernández Gayubo, M. Goula, F. Gusenleitner, J. Háva, P. Leblanc, M. A. Marcos, J. C. Otero, A. Sánchez Ruiz, A. Sánchez Terrón, M. Schwarz, A. Tinaut, F. Vallhonrat y D. Ventura han ayudado en la determinación taxonómica de diversas especies. Y, como no, a Jordi Bosch por su imprescindible ayuda en la determinación de las abejas. Este estudio ha estado financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación (proyecto CGL2009-07015) y parcialmente por Fondos FEDER. Javier Valverde es beneficiario de una beca FPI del Ministerio de Economía e Innovación. La Consejería de Medio Ambiente y el Parque Nacional de Sierra Nevada han facilitado la realización de esta investigación.

## Referencias

- Abdelaziz, M. 2013. *How species are evolutionarily maintained? Pollinator-mediated divergence and hybridization in Erysimum mediohispanicum and E. nevadense*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada. Granada, España.
- Aizen, M.A., Feinsinger, P. 2003. Bees not to be? Responses of insect pollinator faunas and flower pollination to habitat fragmentation. En: Bradshaw, G.A., Marquet, P.A. (eds.), *How landscapes change. Human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas*, pp. 111-129. Springer-Verlag. Berlin, Alemania.
- Archer, C.R., Pirk, C.W.W., Carvalheiro, L.G., Nicolson, S.W. 2014 Economic and ecological implications of geographic bias in pollinator ecology in the light of pollinator declines. *Oikos* 123(4): 401-407
- Ashman, T.L., Stanton, M. 1991. Seasonal visitation in pollination dynamics of sexually dimorphic *Sidalcea oregana* ssp. *spicata* (Malvaceae). *Ecology* 72: 993-1003.
- Bascompte, J., Jordano, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38: 567-93.
- Bartomeus, I., Ascher, J.S., Gibbs, J., Danforth, B.N., Wagner, D.L., Hedtke, S.M., Winfree, R. 2013 Historical changes in northeastern US bee pollinators related to shared ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110(12): 4656-4660
- Beattie, A.J. 1971. Itinerant pollinators in a forest. *Madroño* 21: 120-124.
- Bried, J.T., Hager, B.J., Hunt, P.D., Fox, J.N., Jensen, H.J., Vowels, K.M. 2012. Bias of reduced-effort community surveys for adult Odonata of lentic waters. *Insect Conservation and Diversity* 5: 213-22.
- Brody, A.K. 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 78: 1624-31.
- Burke, L.A., Alarcon, R. 2011. The future of plant-pollinator diversity: Understanding interaction networks across time, space, and global change. *American Journal of Botany* 98(3): 528-538.



- Cane, J.H., Minckley, R., Kervin, L., Roulston, T. 2005. Temporally persistent patterns of incidence and abundance in a pollinator guild at annual and decadal scales: the bees of *Larrea tridentata*. *Biological Journal of the Linnean Society* 85(3): 319–329.
- Cane, J.H., Payne, J.A. 1993. Regional, annual and seasonal variation in pollinator guilds: intrinsic traits of bees (Hymenoptera: Apoidea) underlie their patterns of abundance at *Vaccinium ashei* (Ericaceae). *Annals of the Entomological Society of America* 86: 577–588.
- Chao, A., Chazdon, R.L., Shen, T.-J. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8(2): 148–159.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., et al. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253–260.
- Eckhart, V.M. 1991. The effects of floral display on pollinator visitation vary among populations of *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae). *Evolutionary Ecology* 5: 370–384.
- Eckhart, V.M. 1992. Spatio-temporal variation in abundance and variation in foraging behavior of the pollinators of gynodioecious *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae). *Oikos* 64: 573–586.
- Elzinga, J.A., Atlán, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A.E., Bernasconi, G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 22(8): 432–439.
- Faegri, K., van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Third edition, revised. Pergamon, New York, Estados Unidos.
- Fang, Q., Huang, S.-Q. 2012. Relative stability of core groups in pollination networks in a biodiversity hotspot over four years. *PLoS ONE* 7(3): e32663.
- Feinsinger, P., Tiebout, H.M.I., Young, B.E. 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology* 72:1953–1963.
- Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R., Thomson, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 375–403.
- Filella, I., Primante, C., Llusia, J., González, A.M.M., Seco, R., Farré-Armengol, G., Rodrigo, A., Bosch, J., Peñuelas, J. 2013. Floral advertisement scent in a changing plant-pollinators market. *Scientific reports* 3: 3434.
- Freitas, L. 2013. Concepts of pollinator performance: is a simple approach necessary to achieve a standardized terminology? *Brazilian Journal of Botany* 36(1): 1–6.
- Gathmann, A., Tschamtkke, T. 2002. Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* 71: 757–764.
- Gómez, J.M. 2005. Non-additive effects of herbivores and pollinators on *Erysimum mediohispanicum* (Cruciferae) fitness. *Oecologia* 143: 412–418.
- Gómez, J.M., Perfectti, F. 2010. Evolution of complex traits: The case of *Erysimum corolla* shape. *International Journal of Plant Sciences* 171(9): 987–98.
- Gómez, J.M., Perfectti, F., Camacho, J.P.M. 2006. Natural selection on *Erysimum mediohispanicum* flower shape: Insights into the evolution of zygomorphy. *The American Naturalist* 168(4): 531–45.
- Gómez, J.M., Bosch, J., Perfectti, F., Fernández, J., Abdelaziz, M. 2007. Pollinator diversity affects plant reproduction and recruitment: The trade-offs of generalization. *Oecologia* 153(3): 597–605.
- Gómez, J.M., Perfectti, F., Bosch, J., Camacho, J.P.M. 2009. A geographic selection mosaic in a generalized plant-pollinator-herbivore system *Ecological Monographs* 79(2): 245–263.
- Gómez, J.M., Perfectti, F., Jordano, P. 2011. The functional consequences of mutualistic network architecture. *PLoS ONE* 6: e16143.
- Gómez, J.M., Muñoz-Pajares, A.J., Abdelaziz, M., Lorite, J., Perfectti, P. 2014. Evolution of pollination niches and floral divergence in the generalist plant *Erysimum mediohispanicum*. *Annals of Botany* 113(2): 237–49.
- Gómez, J.M., Zamora, R. 1992. Pollination by ants: consequences of the quantitative effects on a mutualistic system. *Oecologia* 91(3): 410–418.
- González-Varo, J.P., Albaladejo, R.G., Aparicio, A. 2009. Mating patterns and spatial distribution of conspecific neighbours in the Mediterranean shrub *Myrtus communis* (Myrtaceae). *Plant Ecology* 203 (2):207–215
- Gotelli, N.A., Graves, G.R. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., Estados Unidos.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., Kremen, C. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153(3): 589–596.
- Handel, S.N. 1985. The intrusion of clonal growth patterns on plant breeding systems. *The American Naturalist* 125: 367–384.
- Heiathus, E.R., Stashko, E., Anderson, P.K. 1982. Cumulative effects of plant-animal interactions on seed production by *Bauhinia unguolata*, a neotropical legume. *Ecology* 63: 1294–1302.
- Herrera, C.M. 1987. Components of pollinator 'quality': comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, 50(1): 79–90.
- Herrera, C.M. 1988. Variation in mutualisms: the spatiotemporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* 35(2): 95–125.
- Herrera, C.M. 1995. Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 76: 1516–1524.
- Herrera, C.M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. En: Lloyd, D.G., Barret S.C.H. (eds.), *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*, pp 65–87. Chapman and Hall, New York, Estados Unidos.
- Herrera, C.M. 2005. Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *American Journal of the Botanical Society of America* 92(1): 13–20.
- Horvitz, C.C., Schemske, D.W. 1990. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology* 71: 1085–1097.
- Hurlbert, S.H. 1971. The Nonconcept of Species Diversity: A Critique and Alternative Parameters. *Ecology* 1971 52:4, 577–586
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83–112.
- Klein, A.M., Cunningham, S.A., Bos, M., Steffan-Dewenter, I. 2008. Advances in pollination ecology from tropical plantation crops. *Ecology* 89(4): 935–943.
- Klein, A.M., Steffan-Dewenter, I., Tschamtkke, T. 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270: 955–961.
- Klinkhamer, P.G.L., de Jong, T.J. 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 57: 399–405.
- Klinkhamer, P.G.L., de Jong, T.J., de Bruyn, G.J. 1989. Plant size and pollinator visitation in *Cynoglossum officinale*. *Oikos* 54: 201–204.
- Kremen, C., Williams, N.M., Thorp, R.W. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(26): 16812–16816.
- Kunin, W.E. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed-set *Ecology*, 74(7): 2145–2160.
- Lay, C.R., Linhart, Y.B., Diggle, P.K. 2013. Variation among four populations of *Erysimum capitatum* in phenotype, Z pollination and herbivory over an elevational gradient. *American Midland Naturalist* 169(2): 259–273.
- Legendre, P., Gallagher, E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordinations of species data. *Oecologia* 129(2): 271–280.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science. Oxford, Reino Unido.
- Minckley, R.L., Cane, J.H., Kervin, L., Roulston, T.H. 1999. Spatial predictability and resource specialization of bees (Hymenoptera: Apoidea) at a superabundant, widespread resource. *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 119–147.
- Mitchell, R.J., Flanagan, R.J., Brown, B.J., Waser, N.M., Karron, J.D. 2009. New frontiers in competition for pollination. *Annals of Botany* 103: 1403–1413.
- Moeller, D.A. 2005. Pollinator community structure and sources of spatial variation in plant–pollinator interactions in *Clarkia xantiana* ssp. *Xantiana*. *Oecologia* 142: 28–37.
- Muñoz-Pajares, A.J. 2013. *Erysimum mediohispanicum* at evolutionary crossroad: *Phylogeography, phenotype and pollinators*. Tesis de Doctorado. Universidad de Granada, Granada, España.
- Nieto-Feliner, G. 1993. *Erysimum* L. En: Castroviejo S. (ed.) *Flora ibérica. Vol. IV. Cruciferae-Monotropaceae*, pp. 48–76. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid, España.

- Norgate, M., Boyd-Gerny, S., Simonov, V., Rosa, M.G., Heard, T.A., Dyer, A.G. 2010. Ambient temperature influences Australian native stingless bee (*Trigona carbonaria*) preference for warm nectar. *PLoS ONE* 5(8): e12000.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Wagner, H. 2013. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Perfectti, F., Gómez, J.M., Bosch, J. 2009. The functional consequences of diversity in plant-pollinator interactions. *Oikos* 118: 1430-1440.
- Petanidou, T., Kallimanis, A.S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S.P., Pantis, J.D. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters* 11(6): 564-75.
- Price, M.V., Waser, N.M., Irwin, R.E., Campbell, D.R., Brody, A.K. 2005. Temporal and spatial variation in pollination of a montane herb: a seven-year study. *Ecology* 86(8): 2106-16.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., O'Toole, C., Roberts, S., Willmer, P. 2003. Response of plant-pollinator communities to fire: changes in diversity, abundance and floral reward structure. *Oikos* 101(1): 103-112.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E. 2010. Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 25(6): 345-353.
- Proctor, M., Yeo, P., Lack, A. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press, Portland, OR, USA.
- R Core Team 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. Disponible en: <http://www.R-project.org/>
- Rao, C.R. 1995. A review of canonical coordinates and an alternative to correspondence analysis using Hellinger distance. *Questiò: Quaderns d'Estadística, Sistemes, Informàtica i Investigació Operativa* 19(1): 23-63.
- Rodríguez-Rodríguez, M.C., Jordano, P., Valido, A. 2013. Quantity and quality components of effectiveness in insular pollinator assemblages. *Oecologia*, 173 (1), pp. 179-190.
- Sahli, H.F., Conner, J.K. 2007. Visitation, effectiveness, and efficiency of 15 genera of visitors to wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae) *American Journal of Botany*, 94 (2), pp. 203-209.
- Schemske, D.W., Bradshaw, H.D. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96(21): 11910-11915.
- Schemske, D.W., Horvitz, C.C. 1989. Temporal variation in selection on a floral character. *Evolution* 43: 461-465.
- Schmidt, E. 1985. Habitat inventarization, characterization and bioindication by a 'representative spectrum of Odonata species (RSO)'. *Odonatologica* 14: 127-133.
- Sheehy, J. 2010. Primer on Temporal Smoothing. En: Ackerman, J.D. (ed), *Spatial and Temporal Analysis in Ecology: A primer*, pp. 19-25, University of Guelph, Ontario, Canada.
- Traveset, A., Sáez, E. 1997. Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects: spatio-temporal variation in patterns of flower visitation. *Oecologia* 111: 241-248.
- Thomson, J.D. 1988. Effects of variation in inflorescence size and floral rewards on the visitation rates of traplining pollinators of *Aralia hispida*. *Evolutionary Ecology* 2: 65-76.
- Thompson, J.D. 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia* 126(3): 386-394.
- Thompson, J.N. 1994. *The coevolutionary process*. The University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Vaughton, G. 1992. Effectiveness of nectarivorous birds and honeybees as pollinators of *Banksia spinulosa* (Proteaceae). *Australian Journal of Ecology* 17: 43-50.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M., Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Weis, A.E. 2005. Direct and indirect assortative mating: A multivariate approach to plant flowering schedules. *Journal of Evolutionary Biology* 18(3): 536-546.
- Weis, A.E., Kossler, T.M. 2004. Genetic variation in flowering time induces phenological assortative mating: Quantitative genetic methods applied to *Brassica rapa*. *American Journal of Botany* 91(6): 825-836.
- Weis, A.E., Winterer, J., Vacher, C., Kossler, T.M., Young, C.A., LeBuhn, G.L. 2005. Phenological assortative mating in flowering plants: The nature and consequences of its frequency dependence. *Evolutionary Ecology Research* 7(2): 161-181.
- Willmer, P. 2011. *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press. Princeton, NJ, Estados Unidos.
- Wolfe, L.M., Barrett, S.C.H. 1988. Temporal changes in the pollinator fauna of tristylous *Pontederia cordata*, an aquatic plant. *Canadian Journal of Zoology* 66:1421-1424.
- Yanega D. 1990. Philopatry and nest founding in a primitively social bee, *Halictus rubicundus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 37-42.