

**Revisión sobre los efectos del cambio climático en las interacciones
planta-polinizador: ¿Qué sabemos y qué nos queda por saber?**

**Review about climate change's effects on plant-pollinator interactions:
What do we know and what is remaining to know?**



Imagen: Banco de imágenes de Microsoft Office

Trabajo de Fin de Grado
CHAXIRAXI C. SALAZAR GONZÁLEZ

Tutorizado por Aarón González Castro.
Grado en Biología. Julio 2022.

Índice

Resumen.....	3
Summary.....	3
Introducción.....	4
Objetivos.....	7
Métodos.....	7
Resultados.....	10
Discusión.....	13
Limitaciones a la cantidad de estudios empíricos sobre efectos del cambio climático.	13
Aspectos de la polinización afectados por el cambio climático.....	16
Conclusiones.....	20
Conclusions.....	21
Referencias.....	21

Resumen.

El cambio climático, la fragmentación de hábitats y los cambios en el uso del suelo, entre otros, son algunos de los factores que, en conjunto, se consideran como los motores del cambio global. Se sabe que estos motores (o *drivers*) de manera independiente provocan profundos cambios en la biodiversidad, pero algunos estudios sugieren que aquellos pueden interactuar entre sí. Asimismo, el cambio climático es el motor que más atención ha recibido por parte de la comunidad científica. Con esta revisión bibliográfica se pretende averiguar qué sabemos sobre los efectos del cambio climático en la polinización mediada por animales, hasta qué punto ese conocimiento se sustenta en datos empíricos, con qué frecuencia el impacto del cambio climático sobre la polinización se ha evaluado en solitario o en conjunto con otros *drivers*, y conocer los diferentes aspectos de la polinización a través de los que se aborda este impacto. En general, predominan los estudios de carácter teórico, evaluando solamente los efectos del cambio climático, ignorando otros *drivers* de cambio global. Asimismo, los aspectos ecológicos más utilizados para estudiar estos efectos sobre la polinización han sido la sincronización fenológica planta-polinizador, su solapamiento espacial y la calidad de recursos tróficos.

Palabras clave: cambio global, fenología, mutualismos, polinización, solapamiento espacial.

Summary.

Climate change, habitat fragmentation and changes in land use are some of the factors considered to be drivers of the global change. It is known that these drivers by themselves cause deep changes in biodiversity, but some studies suggest that they can interact with each other. Although not more important than the others, climate change is the driver that has received the most of attention by the scientific community. This review aims to go in deep into what we know about the effects of climate change on animal-mediated pollination, to know to what extent this knowledge is supported by empirical data, to elucidate how often the impact of climate change on pollination has been assessed alone or along with another global change driver, as well as to know the

aspects of pollination through which this impact is addressed. In general, most of studies are theoretical, just assessing the effects of climate change, thus ignoring other global change drivers. Besides, the ecological aspects of pollination more often used to study those effects on pollination have been the plant-pollinator phenological synchronization, their spatial overlap and the quality of trophic resources.

Key words: global change, mutualisms, phenology, pollination, spatial overlap.

Introducción.

El término “biodiversidad” viene definido por la RAE como “variedad de especies animales y vegetales en su medio ambiente”. Esta acepción puede hacernos concebir la biodiversidad como algo meramente ligado al número de especies representando a unos pocos grupos de seres vivos en un lugar. Sin embargo, según Edward O. Wilson, quien popularizó el término “biodiversidad”, dicho concepto debe ser más inclusivo y, por lo tanto, debería abarcar toda la variedad de seres vivos sobre la Tierra y la variabilidad natural existente entre los mismos, desde la variedad de genes en una población, pasando por las diferentes especies, hasta el conjunto de ecosistemas existentes en el planeta. Además, hay autores que proponen que el término “biodiversidad” debería incluir las diversas maneras en la que los organismos interactúan entre sí y con el entorno que les rodea (Redford & Richter, 1999).

Dentro de las diferentes interacciones interespecíficas, una de las más íntimamente relacionadas con la biodiversidad son las interacciones mutualistas; aquellas en las que la relación entre dos especies resulta en un beneficio mutuo para ambas. Esta relación entre biodiversidad e interacciones mutualistas radica en el importante papel que los mutualismos han jugado en la aparición y el mantenimiento de la biodiversidad (Bascompte, 2019; Bascompte & Jordano, 2007; Ehrlich & Raven, 1964). Dentro del conjunto de las interacciones mutualistas, la polinización mediada por animales ha sido una de las más importantes para la diversificación de las especies vegetales, especialmente de las angiospermas (Dodd *et al.*, 1999; Herrera & Pellmyr, 2002; Ollerton *et al.*, 2011).

Por otra parte, la existencia de biodiversidad supone un seguro de vida para los ecosistemas, al mitigar ésta las consecuencias de la pérdida de especies (Bartomeus *et*

al., 2013; Naeem & Li, 1997). Si bien las extinciones forman parte de la dinámica ecosistémica global, la incesable presión antrópica ha propiciado un aumento notable en el ritmo de extinción de las especies en comparación a los últimos millones de años (Johnson *et al.*, 2017), llevando al planeta al borde de otra crisis natural que ya se interpreta como la sexta extinción masiva (Novacek, 2008).

Esta pérdida de especies tiene una serie de consecuencias a nivel ecosistémico, como la pérdida de interacciones interespecíficas (Johnson *et al.*, 2017). Por lo tanto, cuando una especie se extingue, las diferentes especies que interactuaban con ella se verán afectadas y podrían acabar desapareciendo, aunque en un principio no estén directamente amenazadas. Es lo que ha dado en llamarse co-extinción (Colwell *et al.*, 2012). Así pues, especialmente en el caso de interacciones muy especializadas, la desaparición de polinizadores podría resultar problemática para la biología reproductiva de las plantas y viceversa (Kevan & Viana, 2003; Pires *et al.*, 2020).

A diferencia de las cinco extinciones masivas anteriores, esta sexta extinción está siendo especialmente promovida por el cambio global. Se conoce como cambio global al conjunto de cambios ambientales causados, directa o indirectamente, por el ser humano y que amenazan con modificar el balance y el correcto funcionamiento de la Tierra como sistema (Vitousek, 1994). Esta serie de cambios a los que la Tierra se está viendo sometida están inducidos por un grupo de *drivers* o motores entre los que destacan la introducción de especies invasoras, la fragmentación de los hábitats, el cambio en el uso del suelo y el cambio climático. Así pues, estos *drivers* están originando profundos cambios en la distribución espacial de las especies, la composición de las comunidades y las relaciones interespecíficas dentro de los ecosistemas.

Los diferentes trabajos que han estudiado los efectos de los distintos motores de cambio global sobre la biodiversidad lo han hecho centrándose, mayoritariamente, en cada uno de estos *drivers* individualmente. Sin embargo, estos raramente actúan de manera aislada (Schweiger *et al.*, 2010), ya que los efectos de un *driver* se pueden ver amortiguados o incrementados por los efectos de otros y, por consiguiente, verse mutuamente contrarrestados o amplificados de forma sinérgica (Didham *et al.*, 2007; González-Varo *et al.*, 2013). Ya sea de manera sinérgica (Giejsztowt *et al.*, 2020) o de manera independiente (Woods *et al.*, 2022), los efectos de los distintos motores sobre

la biodiversidad pueden llegar a ser muy complejos. Esto supone un problema de conservación debido a que las medidas tomadas de cara a solventar los daños en un ecosistema debido a un *driver* podrían ser ineficientes si otro de los motores de cambio global está también perturbando el sistema (González-Varo *et al.*, 2013).

Entre los diferentes motores de cambio global, el cambio climático es, junto a las especies invasoras, uno de los que más atención ha recibido por parte de la comunidad científica en cuanto a sus efectos sobre la biodiversidad (p. ej. Feeley *et al.*, 2013; Giejsztowt *et al.*, 2020; Lambrecht *et al.*, 2007; Pompe *et al.*, 2008; Root *et al.*, 2003; Woods *et al.*, 2022). En lo que respecta a la polinización, el cambio climático podría tener consecuencias sobre distintos aspectos biológicos y ecológicos de este mutualismo, como la coincidencia espacial y temporal entre plantas y sus polinizadores (p. ej. Bartomeus *et al.*, 2011; Gorostiague *et al.*, 2018; Richman *et al.*, 2020), los recursos tróficos ofrecidos por las plantas a sus polinizadores (p. ej. Hoover *et al.*, 2012; Takkis *et al.*, 2015, 2018) o el ajuste morfológico entre flores y sus potenciales polinizadores (Hoover *et al.*, 2012).

Ciertamente, existen diversas revisiones bibliográficas de tipo narrativo o de síntesis que teorizan sobre los distintos efectos del cambio climático en las interacciones biológicas (p. ej. Gérard *et al.*, 2020; Hegland *et al.*, 2009; Memmott *et al.*, 2007; Settele *et al.*, 2016; Willmer, 2012), así como estudios basados en simulaciones y modelos predictivos para prever cambios en las interacciones de polinización bajo diferentes escenarios de cambio climático (p. ej. Abrha, 2018; Devoto *et al.*, 2007; Gorostiague *et al.*, 2018; Sales *et al.*, 2021). Sin embargo, resulta complicado saber qué proporción de la literatura científica existente trata de forma empírica, ya sea con estudios observacionales o experimentales, los efectos del cambio climático en la polinización. De la misma manera, es importante conocer cuántos estudios han abordado los efectos del cambio climático sobre la polinización de forma aislada y cuántos lo han hecho considerando la interacción del mismo con otros *drivers* de cambio global como pueden ser las especies exóticas invasoras, los cambios en el uso del suelo, la fragmentación de hábitats, etc.

Objetivos.

Con esta revisión bibliográfica se pretende reunir información acerca del conocimiento científico que se tiene sobre el impacto del cambio climático en la polinización mediada por animales, la cual constituye uno de los procesos ecosistémicos más importantes para el sustento de la biodiversidad. En este trabajo se abordarán únicamente los sistemas de polinización silvestres, omitiendo cultivos y agrosistemas. Concretamente, los objetivos específicos de este Trabajo de Fin de Grado son:

1. Conocer qué proporción de las publicaciones sobre los efectos del cambio climático en la polinización son de carácter empírico y qué proporción son de tipo teórico.
2. Evaluar la representación relativa que tienen aquellos trabajos que estudian los efectos del cambio climático de una manera aislada y los que se centran en la combinación de sus efectos con los de otros motores del cambio global.
3. Conocer la frecuencia con la que los efectos del cambio climático han sido tratados desde una perspectiva de afección a distintos aspectos relacionados con la polinización como, por ejemplo, la distribución de plantas y polinizadores, su sincronización fenológica o la calidad de los recursos tróficos ofrecidos por las plantas.
4. Sintetizar cuáles son las principales conclusiones que se pueden obtener a partir de los diferentes trabajos publicados e identificar vacíos de conocimiento que supongan una oportunidad para desarrollar futuras líneas de investigación sobre los efectos del cambio climático en las interacciones planta-polinizador.

Métodos.

Para la realización de esta revisión se trató de recopilar artículos publicados en revistas de impacto internacional. Para ello se hizo una búsqueda bibliográfica utilizando dos motores de búsqueda diferentes: *Web of Science (WoS)* y *Google Scholar*. Ambos portales permiten el acceso a una amplia base de datos en la que se incluyen artículos científicos y libros de carácter académico. Para dicha búsqueda se emplearon los siguientes términos: "climate change AND pollinat* OR flower visits". Seguidamente se

filtraron los distintos trabajos, seleccionando los que abordaban las consecuencias del cambio climático sobre las diferentes relaciones biológicas. Posteriormente, se acotó el criterio de selección a las interacciones mutualistas planta-polinizador.

Tras la lectura de los distintos trabajos que mencionaban los efectos del cambio climático, de forma aislada o conjuntamente con otros motores de cambio global, sobre la polinización, se procedió a su clasificación en dos categorías: trabajos empíricos y trabajos teóricos. Solo fueron considerados como empíricos aquellos estudios experimentales u observacionales que, de alguna manera, medían directamente el impacto del cambio climático sobre algún aspecto de la polinización mediada por animales; es decir, frecuencia de visitas florales, eficacia de la polinización, solapamiento espacial de la distribución de las especies y la sincronicidad de su fenología, o los recursos ofrecidos por las flores a sus potenciales polinizadores. Por otro lado, fueron clasificados como teóricos aquellos estudios que, aunque incluían datos cuantitativos sobre los efectos del cambio climático en la distribución de especies, en su fenología, su morfología floral o la calidad de los recursos tróficos ofrecidos, únicamente abordaban efectos en la polinización de manera especulativa en la discusión de sus resultados. Asimismo, los trabajos de proyección futura en los que se preveían cambios en las interacciones planta-polinizador bajo escenarios hipotéticos de cambio climático fueron considerados como de carácter teórico. En el caso de las revisiones bibliográficas de tipo narrativo o de síntesis que versaban sobre los efectos del cambio climático en las interacciones de polinización, éstas no fueron utilizadas, sino que se buscó entre sus referencias aquellos trabajos de investigación original que pudieran ser claramente asignados a alguna de las dos categorías.

Con el fin de saber si los trabajos empíricos y teóricos sobre efectos del cambio climático en la polinización estaban equitativamente representados se procedió a un análisis estadístico basado en simulación. Para ello, el carácter de los trabajos científicos fue considerado como una variable de distribución binomial en la que los dos resultados posibles fueron empírico (éxito) o teórico (fracaso), ambos con la misma probabilidad de ocurrencia (es decir, del 50%), tal y como se muestra a continuación:

$$\text{Ecuación 1. } X \sim B(n, p)$$

Así, X es el número de estudios con carácter empírico obtenidos a partir de un total de n publicaciones científicas encontradas en la búsqueda bibliográfica y donde p es igual a 0,5. Para saber si la proporción de artículos empíricos publicados difería significativamente de lo que cabría esperar si el esfuerzo dedicado a ambos tipos de estudios (empíricos y teóricos) estuviese equitativamente distribuido, se procedió a simular 9999 veces el resultado de una distribución binomial con los parámetros expresados en la ecuación (1). Así, se obtuvo una distribución nula de frecuencias de estudios empíricos obtenidos en cada una de las 9999 simulaciones. El p -valor asociado al número de publicaciones empíricas obtenido en la búsqueda bibliográfica se calculó aplicando la siguiente corrección de Monte Carlo:

$$\text{Ecuación 2. } p = \frac{r+1}{k+1},$$

donde r es el número de simulaciones en las que el número de estudios empíricos simulados fue menor o igual que el número de estudios empíricos encontrados en la búsqueda bibliográfica y k es el número de simulaciones empleadas (9999). Para este análisis se usó la función 'rbinom' del paquete "base" para R (R Development Core Team., 2021).

Posteriormente, para evaluar si el carácter empírico o teórico influía en la proporción de trabajos centrados solamente en los efectos del cambio climático y de aquellos centrados en su interacción con otros motores de cambio global se utilizó un test de razón de verosimilitudes (prueba de la G, Sokal & Rohlf, 1995). Para ello se utilizó la función 'G.test' del paquete "RVAideMemoire" (Hervé, 2022) para R (R Development Core Team., 2021). De la misma manera, el test de razón de verosimilitudes fue usado para evaluar si el carácter empírico o teórico influía en la frecuencia con la que eran tratados distintos aspectos ecológicos o biológicos de la polinización, como la coincidencia espaciotemporal de plantas y potenciales polinizadores, o los recursos tróficos proporcionados por las plantas.

Resultados.

La búsqueda bibliográfica devolvió un total de 57 publicaciones, de las cuales 13 (22,8%) se correspondían con trabajos de revisión de tipo narrativo o de síntesis en los que se trataba el efecto del cambio climático sobre interacciones biológicas en general. Se obtuvieron 44 artículos científicos en los que la evaluación del efecto del cambio climático sobre la polinización fue el objetivo central del estudio o bien donde efecto del cambio climático sobre las interacciones planta-polinizador se trataba de forma tangencial en la discusión de los mismos. De esos 44 artículos, 16 (36,4%) fueron de carácter empírico, mientras que los 28 restantes (63,6%) fueron de tipo teórico (Fig. 1).

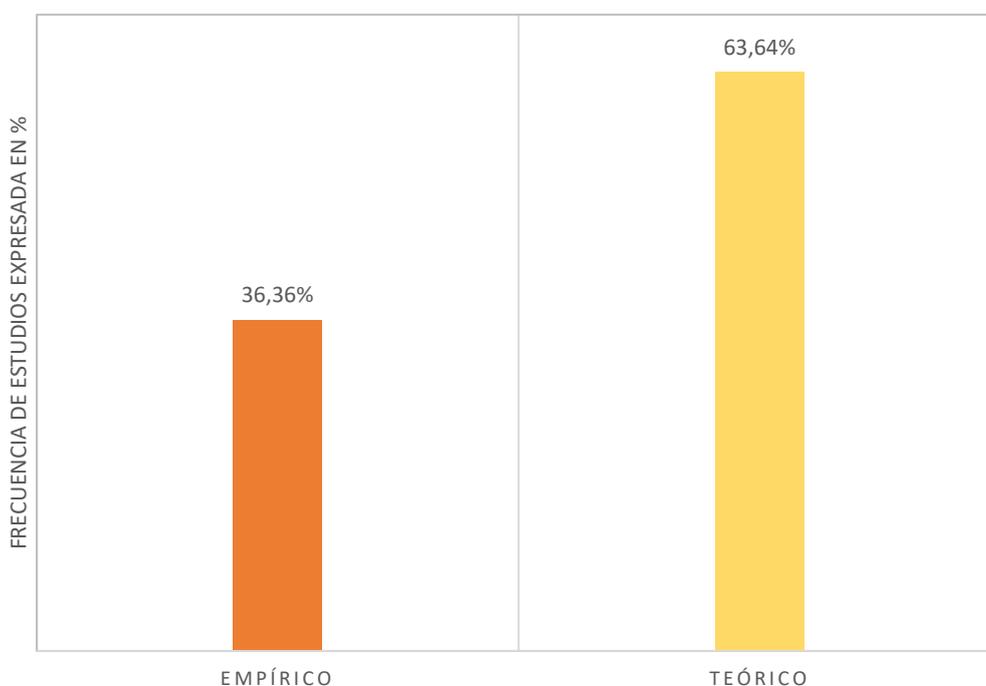


Figura 1. Diferencias entre los trabajos científicos que tratan los efectos del cambio climático sobre las interacciones planta-polinizador de una forma empírica (naranja) y los que lo hacen de una manera teórica (amarillo).

Además, esas diferencias entre trabajos empíricos y teóricos resultaron ser significativas con respecto al modelo nulo en el que se asumía equitatividad en los esfuerzos destinados a ambos tipos de estudios, ya que de las 9999 simulaciones solamente 479 devolvieron un número de estudios empíricos igual o menor a 16 ($P= 0,04$; Fig. 2).

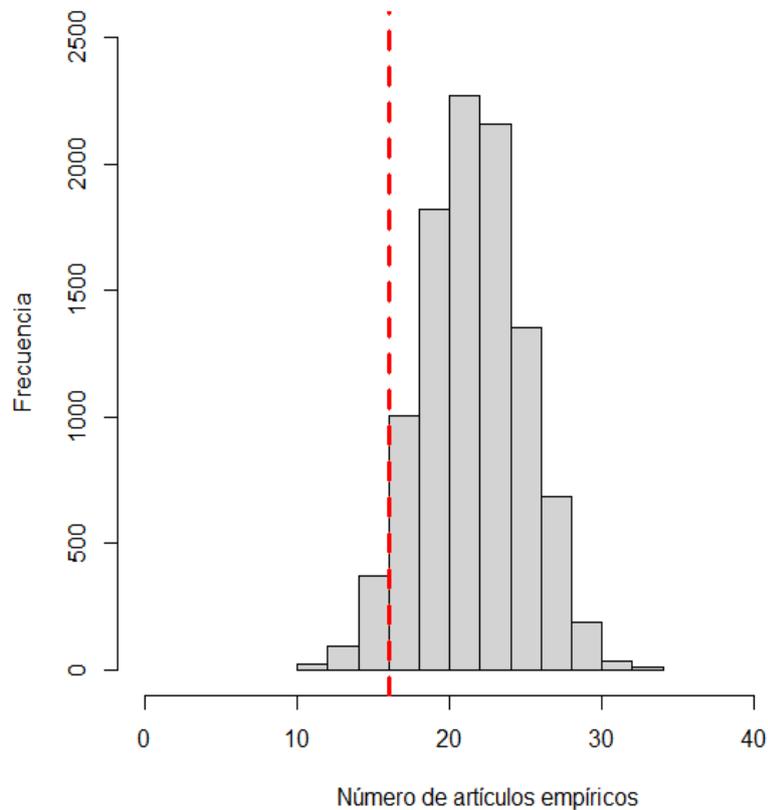


Figura 2. Distribución de frecuencias del número de estudios de carácter empírico sobre efectos del cambio climático en las interacciones de polinización obtenidos a partir de las 9999 simulaciones. La línea vertical roja marca el número de artículos científicos de carácter empírico realmente obtenidos en la búsqueda bibliográfica.

En lo que respecta a la consideración de los efectos del cambio climático de forma aislada o en combinación con otros motores de cambio global, se observó que tanto en el caso de publicaciones empíricas, como en aquellas de naturaleza teórica predominaron las que valoraban el efecto del cambio climático de forma aislada ($G= 1,89$; $g.l.= 1$; $P= 0,16$; Fig. 3).

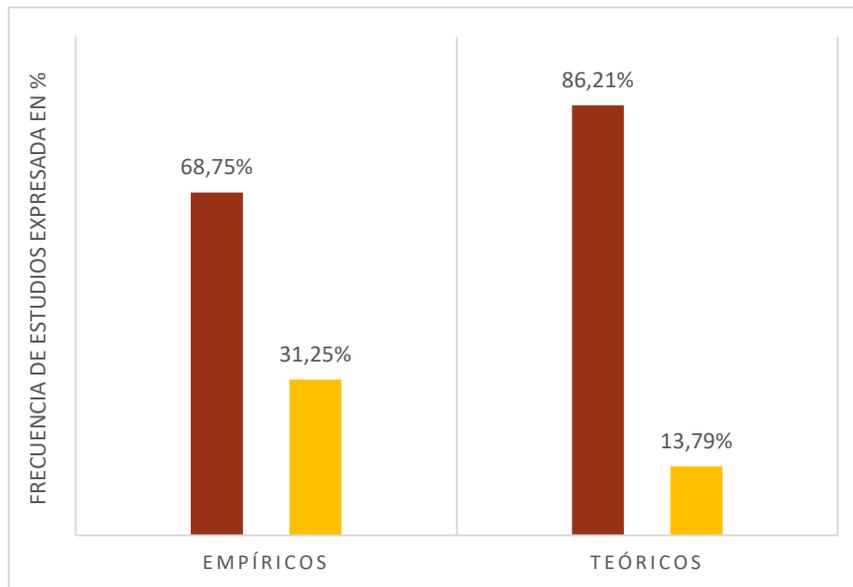


Figura 3. Comparación gráfica entre el porcentaje de publicaciones científicas que abordan los efectos del cambio climático sobre la polinización de forma aislada (marrón) y aquellas que evalúan los efectos combinados de varios *drivers* del cambio global sobre estos mutualismos (amarillo).

En relación con los diferentes aspectos ecológicos y biológicos de las interacciones planta-polinizador que podrían verse afectados por el cambio climático, solamente dos publicaciones versaron sobre los efectos que el cambio climático podría tener en desajustes morfológicos entre flores y polinizadores. Por el contrario, los aspectos de las interacciones de polinización más estudiados fueron la sincronización entre la fenología de floración y la presencia de visitantes florales (en torno a un 61% de los estudios), la coincidencia espacial de plantas y sus potenciales polinizadores (cerca del 25% de las publicaciones) y la producción de néctar por parte de las flores (aproximadamente el 12% de las publicaciones). Al comparar la distribución entre trabajos de tipo empírico y de tipo teórico en cada uno de estos aspectos por separado se mantuvo la tendencia de una mayor proporción de publicaciones de tipo teórico que de tipo empírico, independientemente del aspecto tratado ($G= 2,49$; $g.l.= 2$; $P= 0,28$; Fig. 4).

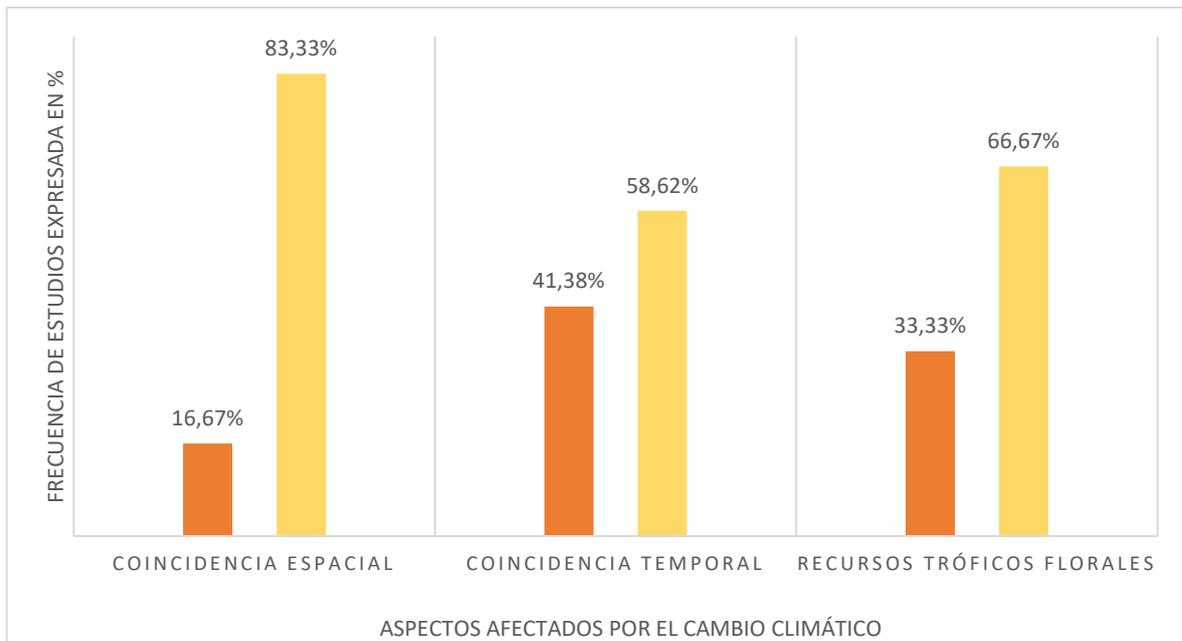


Figura 4. Distribución de las publicaciones científicas entre empíricas (naranja) y teóricas (amarillo) a través de los diferentes aspectos de la polinización que han sido tratados más frecuentemente (coincidencia espacial, coincidencia temporal y recursos tróficos ofrecidos por las flores).

Discusión.

Limitaciones a la cantidad de estudios empíricos sobre efectos del cambio climático.

La información bibliográfica consultada muestra que, a pesar de que existe un gran número de publicaciones sobre el efecto del cambio climático en las comunidades animales o vegetales, en general, y en las interacciones biológicas en particular (p. ej. Devictor *et al.*, 2012; Fisogni *et al.*, 2022; Gérard *et al.*, 2020; González-Varo *et al.*, 2013; Hegland *et al.*, 2009; HilleRisLambers *et al.*, 2013; Memmott *et al.*, 2007; Schweiger *et al.*, 2008; Settele *et al.*, 2016), son pocos los trabajos que tratan de forma directa los efectos del cambio climático sobre las interacciones planta-polinizador (p. ej. Bartomeus *et al.*, 2011; Kudo & Cooper, 2019; Maluf *et al.*, 2022; Razanajatovo *et al.*, 2018; Schmidt *et al.*, 2016). Además, llama la atención el hecho de que de las 44 publicaciones encontradas que sí tratan explícitamente los efectos del cambio climático sobre la polinización, la mayoría de ellos (más del 63%) son de tipo teórico (Fig. 1). Es decir, son revisiones a modo de síntesis sobre el conocimiento actual sobre el tema (p. ej. Hegland

et al., 2009; Rafferty, 2017; Scaven & Rafferty, 2013), trabajos que especulan sobre los efectos del cambio climático a partir de datos obtenidos solamente en plantas (p. ej. Anderson *et al.*, 2012; Lenoir *et al.*, 2008; Pompe *et al.*, 2008; Primack *et al.*, 2004) o en animales (p. ej. Forister & Shapiro, 2003; Warren *et al.*, 2001), o bien son estudios basados modelos predictivos bajo escenarios de cambio climático previstos para el futuro (p. ej. Beaumont & Hughes, 2002; Devoto *et al.*, 2007; Gorostiague *et al.*, 2018).

Probablemente, la falta de trabajos en los que se evalúe de forma empírica el efecto del cambio climático sobre las interacciones de polinización se deba a la dificultad de realizar estudios observacionales y/o experimentales. Hay que considerar que, aunque el cambio climático se ha visto acelerado por la acción antrópica, éste es un proceso relativamente lento (Rasmussen *et al.*, 2011), y pueden ser necesarias varias décadas para adquirir información suficiente sobre cómo el clima puede haber cambiado en una región determinada. De hecho, algunos de los estudios que versan sobre el efecto del cambio climático en la polinización utilizan series de datos históricas o se basan en especímenes de museo (Bartomeus *et al.*, 2011; Burkle *et al.*, 2013; Primack *et al.*, 2004) y, aun así, no suelen ser capaces de analizar directamente los efectos sobre las interacciones de polinización (pero véase Bartomeus *et al.*, 2011; Burkle *et al.*, 2013).

Como se verá más adelante en esta discusión, otra de las formas en las que el cambio climático puede afectar a las interacciones entre plantas y sus polinizadores es alterando su rango espacial de distribución. Estos cambios espaciales pueden ser latitudinales o altitudinales. En el caso de los cambios latitudinales, estos suelen abarcar distancias kilométricas (Chen *et al.*, 2011), no siempre abordables en estudios observacionales. Cabe mencionar que los animales, al tener una mayor capacidad de migración, pueden responder a los cambios climáticos más rápidamente que las plantas, las cuales tienen menor capacidad de migración (Parmesan 2007; Thomas *et al.*, 2001). Posiblemente, esa diferencia entre animales y plantas en cuanto a la capacidad de cambiar su rango de distribución latitudinal, limite la existencia de estudios empíricos que evalúen el efecto de estos cambios en la polinización. Así, es comprensible que existan trabajos que, centrándose en los cambios de distribución de las especies animales, traten los efectos sobre su interacción con las plantas únicamente de manera hipotética (Abrha, 2018).

Por otra parte, aquellos estudios centrados en cambios de la distribución de las plantas y/o animales (Cordier *et al.*, 2020; Domisch *et al.*, 2011; Marshall *et al.*, 2020; Poloni *et al.*, 2022) y, de manera más concreta, en el efecto de estos sobre las interacciones planta-polinizador (Minachilis *et al.*, 2021) como respuesta al cambio climático, se centran en cambios altitudinales del rango de distribución. Tal vez, la razón de esa diferencia con respecto a las publicaciones centradas en los cambios latitudinales de distribución se deba a que el movimiento altitudinal requerido para compensar un cambio de temperatura de una magnitud determinada sea de unas decenas de metros por década, mientras que en el caso de cambio latitudinal, para compensar el mismo de cambio de temperatura, se estima que sea de decenas de kilómetros por década (Chen *et al.*, 2011). Esta diferencia puede hacer que, a la hora de estudiar los efectos del cambio climático sobre las comunidades animales y vegetales, resulte más efectivo establecer áreas de estudio en gradientes altitudinales que en gradientes latitudinales.

A pesar de que las comunidades biológicas pueden ser afectadas por la acción conjunta de más de un motor de cambio global (Burkle *et al.*, 2013; Giejsztowt *et al.*, 2020; González-Varo *et al.*, 2013; Hoover *et al.*, 2012; Parsche *et al.*, 2011; Woods *et al.*, 2022), fueron más abundantes las publicaciones centradas en evaluar los efectos del cambio climático de forma aislada que aquellas que abordaron los efectos del cambio climático en combinación con algún otro motor de cambio global (Fig. 3). Existen diversos estudios que demuestran cómo el cambio del uso del suelo o la destrucción y fragmentación de hábitats pueden afectar a las comunidades de plantas y polinizadores (p.ej. Cunningham, 2000; Donaldson *et al.*, 2002; Grass *et al.*, 2013; Kolb, 2008; Shinohara *et al.*, 2019; Smith & Mayfield, 2018). Sin embargo, son muy pocos los trabajos empíricos que evalúan el efecto del cambio climático combinado con otros motores de cambio global (Burkle *et al.*, 2013; Giejsztowt *et al.*, 2020; Hoover *et al.*, 2012; Parsche *et al.*, 2011; Woods *et al.*, 2022). Posiblemente, las mismas limitaciones en la escala temporal y espacial que se han mencionado anteriormente, unidas al hecho de que incluir factores adicionales pueden resultar en trabajos que demanden gran cantidad de esfuerzo y tiempo, sean la razón por la que la comunidad científica carece de estudios sobre los efectos combinados del cambio climático y otros motores de cambio global sobre las interacciones de polinización. Si bien es cierto que los diferentes *drivers* pueden

interactuar entre sí de manera sinérgica (Giejsztowt *et al.*, 2020), también lo es que los mismos pueden actuar de manera independiente y aditiva (Hoover *et al.*, 2012; Parsche *et al.*, 2011; Woods *et al.*, 2022). Sin embargo, el número de estudios evaluando ambas posibilidades podría no ser lo suficientemente representativo como para confirmar o rechazar la posible sinergia entre distintos motores de cambio global. Por lo tanto, es necesario encontrar la forma de abordar este tipo de trabajos para conocer cómo la interacción del cambio climático con otros motores de cambio global puede estar afectando a la polinización mediada por animales.

Aspectos de la polinización afectados por el cambio climático.

El éxito de las interacciones planta-polinizador depende de diversos factores ecológicos y/o biológicos que pueden verse afectados por el cambio climático como, por ejemplo, el ajuste morfológico entre flores y visitantes florales (Schweiger *et al.*, 2010), la cantidad de polen eficazmente transferida entre las partes reproductivas de las flores (Ashman *et al.*, 2004), el aporte de nutrientes por parte de las flores a los polinizadores (Roger *et al.*, 2017), así como la coincidencia de las plantas con sus polinizadores, tanto en el espacio (Abrha, 2018) como en el tiempo (Gordo & Sanz, 2006).

Las características morfológicas de las flores y sus polinizadores capacitan a ambas partes tanto para acceder a los recursos tróficos como a ser accesibles para sus mutualistas (Johnson *et al.*, 1995; Corbet, 2000), determinando el resultado de las interacciones (p.ej. Scaven & Rafferty, 2013; Greenleaf *et al.*, 2007). Así, cambios en la morfología (tanto de polinizadores como de las flores) inducidos por el cambio climático serían especialmente críticos para aquellas especies animales y vegetales que hayan desarrollado una morfología adaptada y especializada en la interacción con unas pocas plantas y polinizadores (Schweiger *et al.*, 2010). Sin embargo, son pocos los estudios que han evaluado, de forma empírica, los efectos del cambio climático sobre este aspecto de la polinización (Descamps *et al.*, 2018, 2021; Kuppler *et al.*, 2021).

Por otra parte, condiciones térmicas estresantes pueden disminuir la viabilidad del polen, disminuyendo el éxito reproductivo de las plantas (Koti *et al.*, 2005; Paupière *et al.*, 2014; Prasad *et al.*, 2002), así como la composición química del néctar (Gérard *et al.*, 2020; Hoover *et al.*, 2012; Mu *et al.*, 2015; Takkis *et al.*, 2018; Waser & Price, 2016). Esto

último podría aumentar la vulnerabilidad de los polinizadores frente a enfermedades infecciosas (Roger *et al.*, 2017). Sin embargo, el impacto del cambio climático sobre este aspecto de las relaciones planta-polinizador ha sido escasamente investigado (Fig. 4). Únicamente seis trabajos han prestado atención al efecto del cambio climático sobre la calidad de los recursos tróficos proporcionados por las flores (Hoover *et al.*, 2012; Maluf *et al.*, 2022; Mu *et al.*, 2015; Scaven & Rafferty, 2013; Takkis *et al.*, 2015, 2018); de los que cuales solo dos son empíricos (Hoover *et al.* 2012; Maluf *et al.* 2022).

La mayoría de publicaciones que evalúan los efectos del cambio climático sobre la polinización se han centrado en la coincidencia espacial y temporal entre plantas y polinizadores (Fig. 4). Como se ha comentado anteriormente, dependiendo de factores intrínsecos y extrínsecos, cada organismo podrá dar una respuesta única a las fluctuaciones medioambientales causadas por el cambio climático (Chen *et al.*, 2011). Aquellas especies capaces de migrar podrán responder al cambio climático de una manera más inmediata (Parmesan, 2007; Zalakevicius, 2000), mientras que las especies con una menor capacidad migratoria estarán avocadas a responder más lentamente ante este *driver* de cambio global (Parmesan *et al.*, 1999; Thomas *et al.*, 2001), Ahora bien, el área de distribución de las especies (tanto plantas como animales) no dependerá únicamente de factores abióticos. En este aspecto, también son importantes las relaciones interespecíficas, como los mutualismos planta-polinizador, ya que los ciclos reproductivos de multitud de especies dependen de este tipo de interacciones (HilleRisLambers *et al.*, 2013; Tsiftsis & Djordjević, 2020); especialmente en aquellas especies que poseen un alto grado de especialización mutualista (Duffy & Johnson, 2017; Schleuning *et al.*, 2016). Por lo tanto, las diferentes capacidades de migración de polinizadores y plantas, debido a limitaciones de estas últimas en su capacidad de dispersión (Cunze *et al.*, 2013) podría ocasionar que aquellas especies vegetales que no logren migrar al mismo ritmo que sus polinizadores queden expuestas a una nueva comunidad de potenciales polinizadores (comunidad novel), trayendo consigo profundos cambios en el éxito reproductivo para las plantas (Richman *et al.*, 2020) debido a factores como cambios en el número de visitas recibidas por parte de los polinizadores o en la cantidad de polen recibido (Ashman *et al.*, 2004). En el caso de los polinizadores, su éxito reproductivo y capacidad de colonización en las nuevas zonas de

distribución dependerá de con qué especies vegetales coincidan y de que estas últimas proporcionen los nutrientes adecuados para que los animales puedan sobrevivir y completar sus ciclos biológicos (Hegland *et al.*, 2009). Es por ello que, más allá de modelos teóricos basados en previsiones futuras (Abrha, 2018; Devoto *et al.*, 2007; Gorostiague *et al.*, 2018; Sales *et al.*, 2021), resulta de vital importancia que seamos capaces de comprender cómo el cambio climático afectará no solo a la distribución de las especies, sino también a la distribución y eficiencia de las interacciones planta-polinizador.

Por otra parte, parece ser que los movimientos altitudinales podrían contribuir a conservar las relaciones planta-polinizador porque, como se comentó al inicio de la discusión, altitudinalmente hablando, los organismos deben recorrer una menor distancia para mantener su nicho climático (Chen *et al.*, 2011), por lo que los mutualistas (tanto plantas como animales) podrían desplazarse conjuntamente, conservándose así sus interacciones. Sin embargo, son pocos los estudios empíricos que han explorado esta posibilidad de forma explícita (pero véase Minachilis *et al.*, 2021). Dado que las diferencias entre mutualistas en cuanto a su capacidad de migración parecen ser menos notorias cuando hablamos de cambios altitudinales en su distribución espacial, los diseños experimentales considerando gradientes altitudinales podrían suponer una buena oportunidad para realizar más estudios empíricos sobre los efectos del cambio climático en las interacciones planta-polinizador.

En adición al solapamiento espacial, la sincronía fenológica es otro de los aspectos determinantes en las interacciones planta-polinizador. La sincronía se define como la superposición temporal de un organismo con los diferentes recursos tróficos, parejas potenciales y mutualistas, y es esencial para la supervivencia y la reproducción del individuo (Fisogni *et al.*, 2022). En aquellas especies con escasa o nula capacidad de migrar o dispersarse, la plasticidad fenotípica se convertirá en una de las herramientas vitales para poder adaptarse *in situ* a los efectos del cambio climático (Anderson *et al.*, 2012). Así, los individuos que sean capaces de mantener su nicho climático modificando su fenología no necesitarán desplazar su rango biogeográfico para adaptarse del cambio climático (Amano *et al.*, 2014).

Aparentemente, un aumento en las temperaturas está provocando que la floración de las distintas especies vegetales se mueva en el tiempo. Más concretamente, un buen número de estudios parecen indicar que este proceso natural se está adelantando, bien por un incremento de la temperatura (Anderson *et al.*, 2012; Menzel *et al.*, 2006; Miller-Rushing *et al.*, 2007) o bien debido a un deshielo prematuro (Inouye *et al.*, 2003; Kudo & Cooper, 2019; Price & Waser, 1998). Además, se sabe que las plantas polinizadas por insectos son más susceptibles al incremento de la temperatura que las especies anemófilas, mostrando una mayor predisposición a florecer antes (Fitter & Fitter, 2002). De la misma manera, la actividad de los insectos está fuertemente influenciada por el clima, mostrando un desarrollo más rápido a mayor temperatura (Gordo & Sanz, 2006), siendo esto apreciable en los periodos de primera aparición de los individuos adultos o de los primeros vuelos, comparativamente más tempranos en los años más cálidos (Duchenne *et al.*, 2020; Forister & Shapiro, 2003; Roy & Sparks, 2000). Algunos estudios sugieren que períodos prematuros de floración pueden ocasionar una disminución de la coincidencia planta-polinizador (Kehrberger & Holzschuh, 2019; Petanidou *et al.*, 2014), mientras otros sugieren que la presencia de polinizadores generalistas ayudará a paliar los posibles efectos de un desajuste fenológico, cubriendo un mayor número de plantas que aquellos polinizadores más especializados (Settele *et al.*, 2016), los cuales, a su vez, parecen ser lo más vulnerables al cambio climático (Maglianesi *et al.*, 2020; Memmott *et al.*, 2007; Schleuning *et al.*, 2016). Aun así, hay estudios que sugieren que, aunque los cambios fenológicos resultan cada vez más evidentes, es posible que estos no se traduzcan en una disincronía entre especies en general (Ovaskainen *et al.*, 2013) ni entre plantas y polinizadores en particular (p.ej. Bartomeus *et al.*, 2011; Schmidt *et al.*, 2016), especialmente si tanto la floración como la presencia de polinizadores se adelantan por igual. Por tanto, estamos ante cierta contradicción entre diversos trabajos (mayoritariamente revisiones) que pronostican un desajuste fenológico entre plantas y polinizadores (Fisogni *et al.*, 2022; Gordo & Sanz, 2006; Memmott *et al.*, 2007; Miller-Rushing *et al.*, 2007; Willmer, 2012) y algunos trabajos empíricos que sugieren lo contrario (Bartomeus *et al.*, 2011; Schmidt *et al.*, 2016). Con todo, aunque existen algunos trabajos empíricos que evalúan el efecto del cambio climático sobre las interacciones planta-polinizador (p.ej. Bartomeus *et al.*, 2011; Kudo & Cooper, 2019; Rafferty & Ives, 2011; Razanajatovo *et al.*, 2018; Fig. 4), todavía son necesarios más

trabajos empíricos que viertan luz sobre cómo el cambio climático podrá propiciar, o no, desajustes fenológicos entre las plantas y sus polinizadores.

Aunque las especies coincidan en el espacio y en el tiempo, si el cambio climático se traduce en un desajuste morfológico (Descamps *et al.*, 2018, 2021), en la provisión inadecuada de recursos tróficos (Hoover *et al.*, 2012) o en una menor eficacia de polinización (Ashman *et al.*, 2004), es posible que el cambio climático acabe teniendo consecuencias negativas sobre el *fitness* reproductivo de la planta, del polinizador, o de ambos. Por otra parte, Parsche *et al.*, (2011) sugiere que una disminución de polinizadores causada por el cambio climático puede verse compensada por una disminución de los antagonistas, como pueden ser depredadores florales, consumidores de polen, etc. Por ejemplo, la disminución en la cantidad de polen que reciban las flores, podría verse compensada por una disminución en el número de especies que se alimentan del polen. Por tanto, de la misma manera que estamos lejos de saber cuáles son los efectos sobre la polinización debidos a la interacción del cambio climático con otros motores de cambio global, también estamos lejos de conocer cuál es la interacción entre distintos aspectos de la polinización a la hora de determinar cambios en la eficacia de las interacciones planta-polinizador frente al cambio climático.

Conclusiones.

1. Actualmente la comunidad científica carece de estudios empíricos que evalúen los efectos del cambio climático sobre las interacciones planta-polinizador.
2. Todavía siguen siendo necesarios más trabajos, tanto empíricos como teóricos, que evalúen los efectos del cambio climático sobre la polinización de forma conjunta con otros motores de cambio global.
3. El número de estudios centrados en los efectos del cambio climático sobre desajustes fenológicos y espaciales entre plantas y polinizadores supera con creces al de trabajos centrados en aspectos como la calidad de los recursos tróficos o el ajuste morfológico entre los mutualistas.
4. Zonas de trabajo establecidas en gradientes altitudinales podrían resultar útiles para realizar estudios extrapolables a gradientes latitudinales. Así, estas

permitirían estudiar el desplazamiento de los organismos y la creación de nuevas interacciones interespecíficas en comunidades noveles.

Conclusions.

1. Currently, scientists lack empirical studies assessing the effects of climate change on plant-pollinator interactions.
2. More works, both empirical and theoretical, are still needed to assess the effect of climate change on pollination along with other global change drivers.
3. The number of studies focused on the effects of climate change on phenological and spatial mismatch between plants and pollinators by far exceeds the number of studies focused on aspects such as quality of trophic resources or morphological matching between mutualists.
4. Study areas established in altitudinal gradients could be useful to carry out studies that can be extrapolated to latitudinal gradients. Thus, they would allow the study of the movement of organisms and the new interspecific interactions in novel communities.

Referencias.

- Abrha, H.** 2018. Climate change impact on coffee and the pollinator bee suitable area interaction in Raya Azebo, Ethiopia. *Cogent Food & Agriculture* **4**: 1564538.
- Amano, T., Freckleton, R. P., Queenborough, S. A., Doxford, S. W., Smithers, R. J., et al.** 2014. Links between plant species' spatial and temporal responses to a warming climate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**: 20133017.
- Anderson, J. T., Inouye, D. W., McKinney, A. M., Colautti, R. I., & Mitchell-Olds, T.** 2012. Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**: 3843–3852.
- Ashman, T.-L., Knight, T. M., Steets, J. A., Amarasekare, P., Burd, M., et al.** 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* **85**: 2408–2421.
- Bartomeus, I., Ascher, J. S., Wagner, D., Danforth, B. N., Colla, S., et al.** 2011. Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**: 20645–20649.

- Bartomeus, I., Park, M. G., Gibbs, J., Danforth, B. N., Lakso, A. N., et al.** 2013. Biodiversity ensures plant–pollinator phenological synchrony against climate change. *Ecology Letters* **16**: 1331–1338.
- Bascompte, J.** 2019. Mutualism and biodiversity. *Current Biology* **29**: R467–R470.
- Bascompte, J., & Jordano, P.** 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**:567–593.
- Beaumont L.J., & Hughes L.** 2002. Potential changes in the distributions of latitudinally restricted Australian butterfly species in response to climate change. *Global Change Biology* **8**: 954–971.
- Burkle, L. A., Marlin, J. C., & Knight, T. M.** 2013. Plant-pollinator interactions over 120 years: loss of species, co-occurrence, and function. *Science* **339**: 1611–1615.
- Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D.** 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* **333**: 1024–1026.
- Colwell, R. K., Dunn, R. R., & Harris, N. C.** 2012. Coextinction and persistence of dependent species in a changing world. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **43**: 183–203.
- Corbet, S. A.** 2000. Conserving compartments in pollination webs. *Conservation Biology* **14**: 1229–1231.
- Cordier, J. M., Lescano, J. N., Ríos, N. E., Leynaud, G. C., & Nori, J.** 2020. Climate change threatens micro-endemic amphibians of an important South American high-altitude center of endemism. *Amphibia-Reptilia* **41**: 233–243.
- Cunningham, S. A.** 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **267**: 1149–1152.
- Cunze, S., Heydel, F., & Tackenberg, O.** 2013. Are Plant Species Able to Keep Pace with the Rapidly Changing Climate? *PLOS ONE* **8**: e67909.
- Descamps, C., Jambrek, A., Quinet, M., & Jacquemart, A.-L.** 2021. Warm temperatures reduce flower attractiveness and bumblebee foraging. *Insects* **12**: 493.
- Descamps, C., Quinet, M., Baijot, A., & Jacquemart, A.-L.** 2018. Temperature and water stress affect plant–pollinator interactions in *Borago officinalis* (Boraginaceae). *Ecology and Evolution* **8**: 3443–3456.
- Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., et al.** 2012. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change* **2**: 121–124.
- Devoto, M., Zimmermann, M., & Medan, D.** 2007. Robustness of plant-flower visitor webs to simulated climate change. *Ecología Austral* **17**: 37–50.
- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Gemmill, N. J., Rand, T. A., & Ewers, R. M.** 2007. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology & Evolution* **22**: 489–496.

- Dodd, M. E., Silvertown, J., & Chase, M. W.** 1999. Phylogenetic analysis of trait evolution and species diversity variation among angiosperm families. *Evolution* **53**: 732–744.
- Domisch, S., Jaehnig, S. C., & Haase, P.** 2011. Climate-change winners and losers: Stream macroinvertebrates of a submontane region in Central Europe. *Freshwater Biology* **56**: 2009–2020.
- Donaldson, J., Nänni, I., Zachariades, C., & Kemper, J.** 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology* **16**: 1267–1276.
- Duchenne, F., Thébault, E., Michez, D., Elias, M., Drake, M., et al.** 2020. Phenological shifts alter the seasonal structure of pollinator assemblages in Europe. *Nature Ecology & Evolution* **4**: 115–121.
- Duffy, K. J., & Johnson, S. D.** 2017. Specialized mutualisms may constrain the geographical distribution of flowering plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **284**: 20171841.
- Ehrlich, P. R., & Raven, P. H.** 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 586–608.
- Feeley, K. J., Hurtado, J., Saatchi, S., Silman, M. R., & Clark, D. B.** 2013. Compositional shifts in costa rican forests due to climate-driven species migrations. *Global Change Biology* **19**: 3472–3480.
- Fisogni, A., de Manincor, N., Bertelsen, C. D., & Rafferty, N. E.** 2022. Long-term changes in flowering synchrony reflect climatic changes across an elevational gradient. *Ecography*. **2022**: e06050.
- Fitter, A. H., & Fitter, R. S. R.** 2002. Rapid Changes in Flowering Time in British Plants. *Science* **296**: 1689–1691.
- Forister, M. L., & Shapiro, A. M.** 2003. Climatic trends and advancing spring flight of butterflies in lowland California. *Global Change Biology* **9**: 1130–1135.
- Gérard, M., Vanderplanck, M., Wood, T., & Michez, D.** 2020. Global warming and plant–pollinator mismatches. *Emerging Topics in Life Sciences* **4**: 77–86.
- Giejsztowt, J., Classen, A. T., & Deslippe, J. R.** 2020. Climate change and invasion may synergistically affect native plant reproduction. *Ecology*. **101**: e02913.
- González-Varo, J. P., Biesmeijer, J. C., Bommarco, R., Potts, S. G., Schweiger, O., et al.** 2013. Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination. *Trends in Ecology & Evolution* **28**: 524–530.
- Gordo, O., & Sanz, J. J.** 2006. Temporal trends in phenology of the honey bee *Apis mellifera* (L.) and the small white *Pieris rapae* (L.) in the Iberian Peninsula (1952–2004). *Ecological Entomology* **31**: 261–268.
- Gorostiague, P., Sajama, J., & Ortega-Baes, P.** 2018. Will climate change cause spatial mismatch between plants and their pollinators? A test using Andean cactus species. *Biological Conservation* **226**: 247–255.

- Grass, I., Berens, D. G., Peter, F., & Farwig, N.** 2013. Additive effects of exotic plant abundance and land-use intensity on plant–pollinator interactions. *Oecologia* **173**: 913–923.
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C.** 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* **153**: 589–596.
- Hegland, S. J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjerknes, A.-L., & Totland, Ø.** 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters* **12**: 184–195.
- Herrera, C. M., & Pellmyr, O.** 2002. *Plant Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Wiley-Blackwell Publishing.
- Hervé, M.** 2022. *RVAideMemoire: Testing and Plotting Procedures for Biostatistics. R package version 0.9-81-2*. <https://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>
- HilleRisLambers, J., Harsch, M. A., Ettinger, A. K., Ford, K. R., & Theobald, E. J.** 2013. How will biotic interactions influence climate change-induced range shifts? *Annals of the New York Academy of Sciences* **1297**: 122–125.
- Hoover, S. E. R., Ladley, J. J., Shchepetkina, A. A., Tisch, M., Giese, S. P., et al.** 2012. Warming, CO₂, and nitrogen deposition interactively affect a plant-pollinator mutualism. *Ecology Letters* **15**: 227–234.
- Inouye, D. W., Saavedra, F., & Lee-Yang, W.** 2003. Environmental influences on the phenology and abundance of flowering by *Androsace septentrionalis* (Primulaceae). *American Journal of Botany* **90**: 905–910.
- Johnson, C. N., Balmford, A., Brook, B. W., Buettel, J. C., Galetti, M., et al.** 2017. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science* **356**: 270–275.
- Johnson, S. G., Delph, L. F., & Elderkin, C. L.** 1995. The effect of petal-size manipulation on pollen removal, seed set, and insect-visitor behavior in *Campanula americana*. *Oecologia* **102**: 174–179.
- Kehrberger, S., & Holzschuh, A.** 2019. Warmer temperatures advance flowering in a spring plant more strongly than emergence of two solitary spring bee species. *PLoS One*. **14**: e0218824.
- Kevan, P. G., & Viana, B. F.** 2003. The global decline of pollination services. *Biodiversity* **4**: 3–8.
- Kolb, A.** 2008. Habitat fragmentation reduces plant fitness by disturbing pollination and modifying response to herbivory. *Biological Conservation* **141**: 2540–2549.
- Koti, S., Reddy, K. R., Reddy, V. R., Kakani, V. G., & Zhao, D.** 2005. Interactive effects of carbon dioxide, temperature, and ultraviolet-B radiation on soybean (*Glycine max* L.) flower and pollen morphology, pollen production, germination, and tube lengths. *Journal of Experimental Botany* **56**: 725–736.
- Kudo, G., & Cooper, E. J.** 2019. When spring ephemerals fail to meet pollinators: mechanism of phenological mismatch and its impact on plant reproduction. *Proceedings of the Royal Society B* **286**: 20190573.
- Kuppler, J., Wieland, J., Junker, R. R., & Ayasse, M.** 2021. Drought-induced reduction in flower size and abundance correlates with reduced flower visits by bumble bees. *AoB PLANTS*. **13**: plab001.

- Lambrecht, S. C., Loik, M. E., Inouye, D. W., & Harte, J.** 2007. Reproductive and physiological responses to simulated climate warming for four subalpine species. *New Phytologist* **173**: 121–134.
- Lenoir, J., Gégout, J.-C., Marquet, P. A., de Ruffray, P., & Brisse, H.** 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* **320**: 1768–1771.
- Maglianesi, M. A., Hanson, P., Brenes, E., Benadi, G., Schleuning, M., & Dalsgaard, B.** 2020. High levels of phenological asynchrony between specialized pollinators and plants with short flowering phases. *Ecology*. **101**: e03162.
- Maluf, R. P., Alzate-Marin, A. L., Silva, C. C., Pansarin, L. M., Bonifácio-Anacleto, F., et al.** 2022. Warming and soil water availability affect plant–flower visitor interactions for *Stylosanthes capitata*, a tropical forage legume. *Science of The Total Environment* **817**: 152982.
- Marshall, L., Perdijk, F., Dendoncker, N., Kunin, W., Roberts, S., et al.** 2020. Bumblebees moving up: shifts in elevation ranges in the Pyrenees over 115 years. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **287**: 20202201.
- 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.
- Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., et al.** 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* **12**: 1969–1976.
- Miller-Rushing, A. J., Katsuki, T., Primack, R. B., Ishii, Y., Lee, S. D., et al.** 2007. Impact of global warming on a group of related species and their hybrids: cherry tree (Rosaceae) flowering at Mt. Takao, Japan. *American Journal of Botany* **94**: 1470–1478.
- Minachilis, K., Kougioumoutzis, K., & Petanidou, T.** 2021. Climate change effects on multi-taxa pollinator diversity and distribution along the elevation gradient of Mount Olympus, Greece. *Ecological Indicators* **132**: 108335.
- Mu, J., Peng, Y., Xi, X., Wu, X., Li, G., et al.** 2015. Artificial asymmetric warming reduces nectar yield in a Tibetan alpine species of Asteraceae. *Annals of Botany* **116**: 899–906.
- Naeem, S., & Li, S.** 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* **390**: 507–509.
- Novacek, M.** 2008. *Terra: Our 100 million year old ecosystem and the threats that now put it at risk*. Farrar, Straus and Giroux.
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S.** 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* **120**: 321–326.
- Ovaskainen, O., Skorokhodova, S., Yakovleva, M., Sukhov, A., Kutenkov, A., et al.** 2013. Community-level phenological response to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**: 13434–13439.
- Parmesan, C.** 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology* **13**: 1860–1872.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., et al.** 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* **399**: 579–583.

- Parsche, S., Fründ, J., & Tschardtke, T.** 2011. Experimental environmental change and mutualistic vs. antagonistic plant flower–visitor interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **13**: 27–35.
- Paupière, M. J., van Heusden, A. W., & Bovy, A. G.** 2014. The metabolic basis of pollen thermotolerance: perspectives for breeding. *Metabolites* **4**: 889–920.
- Petanidou, T., Kallimanis, A. S., Sgardelis, S. P., Mazaris, A. D., Pantis, J. D., et al.** 2014. Variable flowering phenology and pollinator use in a community suggest future phenological mismatch. *Acta Oecologica* **59**: 104–111.
- Pires, M. M., O'Donnell, J. L., Burkle, L. A., Díaz-Castelazo, C., Hembry, D. H., et al.** 2020. *The indirect paths to cascading effects of extinctions in mutualistic networks*. Wiley Online Library.
- Poloni, R., Iannella, M., Fusco, G., & Fattorini, S.** 2022. Conservation biogeography of high-altitude longhorn beetles under climate change. *Insect Conservation and Diversity*, 1-16. <https://doi.org/10.1111/icad.12570>
- Pompe, S., Hanspach, J., Badeck, F., Klotz, S., Thuiller, W., et al.** 2008. Climate and land use change impacts on plant distributions in Germany. *Biology Letters* **4**: 564–567.
- Prasad, P. V. V., Boote, K. J., Allen Jr, L. H., & Thomas, J. M. G.** 2002. Effects of elevated temperature and carbon dioxide on seed-set and yield of kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Global Change Biology* **8**: 710–721.
- Price, M. v., & Waser, N. M.** 1998. Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. *Ecology* **79**: 1261–1271.
- Primack, D., Imbres, C., Primack, R. B., Miller-Rushing, A. J., & del Tredici, P.** 2004. Herbarium specimens demonstrate earlier flowering times in response to warming in Boston. *American Journal of Botany* **91**: 1260–1264.
- R Development Core Team.** 2021. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Rafferty, N. E.** 2017. Effects of global change on insect pollinators: multiple drivers lead to novel communities. *Current Opinion in Insect Science* **23**: 22–27.
- Rafferty, N. E., & Ives, A. R.** 2011. Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant–pollinator interactions. *Ecology Letters* **14**: 69–74.
- Rasmussen, D. J., Holloway, T., & Nemet, G. F.** 2011. Opportunities and challenges in assessing climate change impacts on wind energy—a critical comparison of wind speed projections in California. *Environmental Research Letters* **6**: 024008.
- Razanajatovo, M., Föhr, C., van Kleunen, M., & Fischer, M.** 2018. Phenological shifts and flower visitation of 185 lowland and alpine species in a lowland botanical garden. *Alpine Botany* **128**: 23–33.
- Redford, K. H., & Richter, B. D.** 1999. Conservation of biodiversity in a world of use. *Conservation Biology* **13**: 1246–1256.

- Richman, S. K., Levine, J. M., Stefan, L., & Johnson, C. A.** 2020. Asynchronous range shifts drive alpine plant–pollinator interactions and reduce plant fitness. *Global Change Biology* **26**: 3052–3064.
- Roger, N., Michez, D., Wattiez, R., Sheridan, C., & Vanderplanck, M.** 2017. Diet effects on bumblebee health. *Journal of Insect Physiology* **96**: 128–133.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C., et al.** 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* **421**: 57–60.
- Roy, D. B., & Sparks, T. H.** 2000. Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology* **6**: 407–416.
- Sales, L. P., Rodrigues, L., & Masiero, R.** 2021. Climate change drives spatial mismatch and threatens the biotic interactions of the Brazil nut. *Global Ecology and Biogeography* **30**: 117–127.
- Scaven, V. L., & Rafferty, N. E.** 2013. Physiological effects of climate warming on flowering plants and insect pollinators and potential consequences for their interactions. *Current Zoology* **59**: 418–426.
- Schleuning, M., Fründ, J., Schweiger, O., Welk, E., Albrecht, J., et al.** 2016. Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. *Nature Communications* **7**: 13965.
- Schmidt, N. M., Mosbacher, J. B., Nielsen, P. S., Rasmussen, C., Høye, T. T., et al.** 2016. An ecological function in crisis? The temporal overlap between plant flowering and pollinator function shrinks as the Arctic warms. *Ecography* **39**: 1250–1252.
- Schweiger, O., Biesmeijer, J. C., Bommarco, R., Hickler, T., Hulme, P. E., et al.** 2010. Multiple stressors on biotic interactions: How climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews* **85**: 777–795.
- Schweiger, O., Settele, J., Kudrna, O., Klotz, S., & Kühn, I.** 2008. Climate change can cause spatial mismatch of trophically interacting species. *Ecology* **89**: 3472–3479.
- Settele, J., Bishop, J., & Potts, S. G.** 2016. Climate change impacts on pollination. *Nature Plants* **2**: 16092.
- Shinohara, N., Uchida, K., & Yoshida, T.** 2019. Contrasting effects of land-use changes on herbivory and pollination networks. *Ecology and Evolution* **9**: 13585–13595.
- Smith, T. J., & Mayfield, M. M.** 2018. The effect of habitat fragmentation on the bee visitor assemblages of three Australian tropical rainforest tree species. *Ecology and Evolution* **8**: 8204–8216.
- Sokal, R., & Rohlf, F.** 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. In *SERBIULA (sistema Librum 2.0)* (Tercera edición). Freeman.
- Takkis, K., Tscheulin, T., & Petanidou, T.** 2018. Differential Effects of Climate Warming on the Nectar Secretion of Early- and Late-Flowering Mediterranean Plants. *Frontiers in Plant Science* **9**: 874.
- Takkis, K., Tscheulin, T., Tsalkatis, P., & Petanidou, T.** 2015. Climate change reduces nectar secretion in two common Mediterranean plants. *AoB PLANTS*. **7**: plv111.

- Thomas, C. D., Bodsworth, E. J., Wilson, R. J., Simmons, A. D., Davies, Z. G., et al.** 2001. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature* **411**: 577–581.
- Tsiftsis, S., & Djordjević, V.** 2020. Modelling sexually deceptive orchid species distributions under future climates: The importance of plant–pollinator interactions. *Scientific Reports* **10**: 1–12.
- Vitousek, P. M.** 1994. Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology* **73**: 1861–1876.
- Warren, M. S., Hill, J. K., Thomas, J. A., Asher, J., Fox, R., et al.** 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* **414**: 65–69.
- Waser, N. M., & Price, M. V.** 2016. Drought, pollen and nectar availability, and pollination success. *Ecology* **97**: 1400–1409.
- Willmer, P.** 2012. Ecology: pollinator–plant synchrony tested by climate change. *Current Biology* **22**: R131–R132.
- Woods, C. E., Leimberger, K. G., Hadley, A. S., Frey, S. J. K., & Betts, M. G.** 2022. Independent, but not synergistic, effects of climate and landscape structure drive pollination and subsequent reproduction in a tropical plant, *Heliconia tortuosa*. *Landscape Ecology* **37**: 1059–1073.
- Zalakevicius, M.** 2000. Global climate change, bird migration and bird strike problems. *International Bird Strike Committee IBSC25/WP-RS10, 509525*.