

A E E T

ASOCIACIÓN ESPAÑOLA
DE ECOLOGÍA TERRESTREEcosistemas 27(2): 52-59 [Mayo-Agosto 2018]
Doi.: 10.7818/ECOS.1371Artículo publicado en Open Access bajo los términos
de Creative Commons attribution Non Comercial License 3.0.

MONOGRÁFICO:

Pérdida de polinizadores: evidencias, causas y consecuencias

ecosistemas

REVISTA CIENTÍFICA DE ECOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

ISSN 1697-2473 / Open access
disponible en www.revistaecosistemas.net

Polinizadores y cambio climático

J. R. Obeso^{1,*}, J. M. Herrera^{2,3}

(1) Unidad Mixta de Biodiversidad (Universidad de Oviedo-CSIC-PA), Edificio de Investigación, 5ª planta. Campus de Mieres. Universidad de Oviedo, Oviedo, España

(2) Estación Biológica Doñana (EBD – CSIC), Avd. Américo Vesputio s/n, Isla de la Cartuja, 41092 Sevilla, España

(3) Centro de Investigaçãõ em Biodiversidade e Recursos Genéticos – Universidade de Évora (CIBIO-InBio/UE), 7002-554 Évora, Portugal.

* Autor de correspondencia: J.R. Obeso [jroboso@uniovi.es]

> Recibido el 04 de enero de 2017 - Aceptado el 09 de octubre de 2017

Obeso, J.R., Herrera, J.M. 2018. Polinizadores y cambio climático. *Ecosistemas* 27(2): 52-59. Doi.: 10.7818/ECOS.1371

El cambio climático está ampliamente reconocido como una de las principales amenazas para la biodiversidad y los polinizadores no son ajenos a este impacto. En este trabajo, revisamos la literatura existente sobre los diferentes mecanismos mediante los cuales el cambio climático afecta a los polinizadores: (1) desplazamientos en las áreas de distribución de las especies y el subsiguiente desajuste espacial con las plantas con las que interactúan, (2) desajustes temporales entre la fenología de la floración de las plantas y la actividad de los polinizadores. Además, se consideran otros efectos del cambio climático diferentes del aumento de temperaturas, así como las potenciales interacciones del cambio climático con otros componentes de cambio global como la pérdida y fragmentación del hábitat y las invasiones biológicas. También exponemos un ejemplo sobre los efectos del cambio climático en los patrones de distribución de una comunidad de abejorros (*Bombus* spp.) a lo largo de un gradiente altitudinal en el norte de la península ibérica durante las últimas dos décadas. Se señalan así mismo algunas de las lagunas de conocimiento en esta área y se indican necesidades de investigación.

Palabras clave: *Bombus*, cambio global; desplazamientos altitudinales; polinizadores; rango de distribución; rasgos funcionales**Obeso, J.R., Herrera, J.M. 2018. Pollinators and climate change. *Ecosistemas* 27(2): 52-59. Doi.: 10.7818/ECOS.1371**

Climate change is widely recognized as being a major threat to biodiversity, including pollinators. In the present paper, we review the existing knowledge regarding how climate change impacts pollinators and its implication on their long-term survival. This includes: (1) spatial shifts in distribution patterns and concomitant spatial mismatches with plant-food resources, (2) temporal shifts in activity patterns and concomitant temporal mismatches with flowering plants. Furthermore, we consider other climatic effects besides global warming and potential interactions with other global change pressures such as habitat loss and fragmentation and biological invasions. We also expose an example of the impact of climate change on the spatial distribution patterns of bumblebees (*Bombus* spp.) along an elevation gradient in Northern Iberian Peninsula during the last two decades. Knowledge gaps and future research needs are also highlighted.

Key words: *Bombus*; elevation shifts; functional traits; global change; pollinators; range shifts

Introducción

El cambio climático se reconoce como una de las mayores amenazas para la biodiversidad a escala global y potencialmente podría tener impactos sobre los polinizadores y sus interacciones con las plantas. Los polinizadores de hecho están sufriendo un declive a escala global (Gross 2008; van Engelsdorp et al. 2008; Williams y Osborne 2009; Potts et al. 2010; Cameron et al. 2011; Goulson et al. 2015; Kerr et al. 2015) al mismo tiempo que se está produciendo el fenómeno del cambio climático de origen antrópico (IPCC 2014). Las evidencias de los efectos del cambio climático sobre los organismos se fundamentan habitualmente en correlaciones compatibles con predicciones y mucho más raramente son el resultado de diseños experimentales que puedan descartar hipótesis alternativas o bien que permitan demostrar un efecto de la interacción entre el cambio climático y otros factores (véase no obstante, Rafferty e Ives (2011) y Hoover et al. (2012) para aproximaciones en este sentido). Sin embargo, aunque en estricta aplicación del método científico es aventurado establecer una relación causa efecto entre ambos fenómenos a partir de meras correlaciones, numerosas evidencias empíricas

conectan el declive de los polinizadores con el cambio climático (Parmesan et al. 1999; Hill et al. 2002; Wilson et al. 2005, 2007).

En este sentido, Kerr et al. (2015) atribuyeron al calentamiento global las pautas de cambio en la distribución de los polinizadores en diferentes continentes y señalan que estos cambios son independientes de otros factores como el cambio de usos del territorio o la aplicación de pesticidas. Por otra parte, Williams et al. (2007) pusieron de manifiesto que aquellas especies de abejorros (*Bombus* spp) con nichos climáticos más reducidos están siendo más afectadas y Dormann et al. (2008) llegaron a la conclusión que el clima es el principal determinante de la distribución de las diferentes especies de abejas silvestres y sírfidos y predijeron declives en su distribución con el cambio climático. En cuanto a los lepidópteros, los diferentes resultados acumulados sugieren que el calentamiento climático, combinado con la pérdida de hábitat y otros factores, pueden conducir a pérdidas significativas de diversidad de este grupo, en particular en las montañas y en las regiones donde las especies se encuentran en el límite meridional de su área de distribución (Parmesan et al. 1999; Hill et al. 2002; Konvicka et al. 2003; Wilson et al. 2005, 2007)

Por otra parte, cuando hablamos de cambio climático, nos referimos al aumento de temperatura a escala global como consecuencia de las actividades antrópicas que alteran los ciclos de los elementos (principalmente los ciclos del carbono y del nitrógeno). En el periodo 1880-2012 la temperatura promedio de la superficie terrestre (promediando tierra y océanos) ha subido 0.85° C y los incrementos previstos para fin de siglo pueden ser de varios grados, dependiendo de la tendencia de las emisiones de gases de efecto invernadero (IPCC 2014). Sin embargo, no suele hacerse referencia a los cambios en las precipitaciones cuyos patrones también están cambiando a escala global, aunque, al igual que con la temperatura, con importantes diferencias entre regiones geográficas. Así, mientras que en algunas regiones se prevé que las precipitaciones aumentarán sensiblemente, en otras se producirá una notable disminución. Tal es el caso de la cuenca Mediterránea donde se estima que para el final del siglo XXI se reduzcan entre un 25 y un 50%, mientras que en centro Europa se prevé un incremento de similar cuantía (IPCC 2014). El efecto de un aumento global de temperatura sobre plantas, polinizadores y su interacción dependerá de la disponibilidad de agua. En este sentido, Donoso et al. (2015), tras analizar las interacciones entre 12 especies de lepidópteros y 20 especies de plantas, concluyeron que, al menos en la región mediterránea, las asincronías fenológicas son más afectadas por el nivel de aridez que por la propia temperatura.

Los mecanismos más importantes mediante los cuales el cambio global podría afectar a los polinizadores son: 1) los desplazamientos en las áreas de distribución de las especies y 2) los cambios en la fenología de la floración de las plantas y en la actividad de los polinizadores

1. Desplazamientos en las áreas de distribución de las especies

Las especies tienden a distribuirse según sus rangos climáticos, especialmente en el caso de los organismos ectotermos, luego un aumento de temperatura puede provocar extinciones en las localidades de menor latitud y altitud y colonizaciones hacia áreas de mayor latitud o altitud en los sistemas montañosos. Esta predicción teórica, que se cumple en términos generales en ectotermos marinos, no se ajusta bien en el caso de los terrestres, donde, aunque las expansiones a mayor latitud son claras en algunos grupos, la retracción de área a menor latitud no es tan evidente y los límites de áreas de distribución permanecen relativamente estables (Sunday et al. 2012). Este es por ejemplo el caso de un grupo de polinizadores como los lepidópteros (Parmesan et al. 1999; Warren et al. 2001; Wilson et al. 2005, 2007; Sunday et al. 2012), originario y diversificado en los trópicos cuyos límites de áreas de distribución a menor latitud no han sufrido desplazamientos claros. Esto podría ser debido a que se produce cierto retardo en el ajuste a las nuevas condiciones climáticas, a las que responden más rápido las especies generalistas, pero no toda la comunidad (Menéndez et al. 2006). Sin embargo, los abejorros (Figs. 1 y 2), un grupo que provee un importante servicio ecosistémico en forma de polinización (Kleijn et al. 2015), han seguido justamente la pauta contraria a otros grupos terrestres (Kerr et al. 2015). Tanto en Norteamérica como en Europa todavía no han sido capaces de colonizar localidades de mayor latitud, pero sí se han producido importantes pérdidas de área de distribución en el límite Sur (aproximadamente unos 300 Km de retracción media respecto a su rango histórico). Los desplazamientos hacia mayor altitud al tiempo que se producen retracciones en las zonas más bajas también se han podido documentar (las áreas de distribución se han elevado unos 300 m desde 1974) y fueron de mayor cuantía en Europa, probablemente atribuible a que los sistemas montañosos se orientan predominantemente de Este a Oeste. Si tenemos en cuenta que el desplazamiento latitudinal y/o en altitud de un área de distribución está limitado por la disponibilidad de hábitat, cuanto más larga sea la frontera de contacto entre el límite de área de distribución y el sistema montañoso será más probable la continuidad de un hábitat concreto y el desplazamiento en altitud será más probable.

En la misma línea, estas redistribuciones de áreas de distribución no siempre son viables cuando los desplazamientos hacia mayor latitud no son posibles por la existencia de barreras geográficas o por



Figura 1. Los abejorros constituyen uno de los grupos de polinizadores que más servicios ecosistémicos proveen, particularmente en climas templados y fríos. Esto se debe en parte a la longitud de sus probóscides que les permite acceder a los nectarios de flores entubadas a los que no pueden acceder la mayoría de las especies de abejas, que en general tienen probóscides más cortas.

Figure 1. Bumblebees are among the pollinators that provide a higher variety of ecosystem services, mainly in temperate and cold regions. To a large extent, this is because, unlike most other pollinators, they have long proboscids that allow them to feed on long-tubed flowers.



Figura 2. Los abejorros constituyen un grupo de polinizadores característicos de los climas fríos y su mayor diversificación la encontramos en los sistemas montañosos, en Alpes a escala Europea y en el Himalaya a escala global. Esto se debe a que son insectos endotérmicos ya que son capaces de aumentar la temperatura corporal generando calor internamente.

Figure 2. Bumblebees are characteristic of cold regions, exhibiting the highest diversity in mountain systems such as the Alps at European scale, and the Himalayan at global scale. To a large extent, this is because they are endothermic insects, thereby able to increase body temperature.

la ausencia de hábitat adecuado. También son limitadas las posibilidades de desplazamiento en altitud en las montañas, tanto por la propia altitud del sistema montañoso como por los cambios de sustrato (la disponibilidad de suelo suele ser reducida en zonas de alta montaña ya que existe una dominancia de roca desnuda).

2. Cambios en la fenología de la floración de las plantas y en la actividad de los polinizadores

Los cambios fenológicos que se derivan de un aumento de temperatura, si no son sincrónicos, pueden producir interrupciones en las interacciones que podrían tener serias consecuencias para ambos elementos de la interacción. Las plantas tienden a florecer de forma más temprana, sobretodo aquellas especies que emergen primero en primavera (Fitter y Fitter 2002; Badeck et al. 2004; Miller-Rushing et al. 2008), y los insectos tienden a adelantar su actividad. Sin embargo, aunque tanto la actividad de los insectos polinizadores como la floración de las plantas responden a un requerimiento de grados-día específico y en algunos casos necesitan pasar periodos fríos invernales (*wintering* o *chilling* o requerimientos de periodos de bajas temperaturas durante el invierno), los insectos son más sensibles a responder a los cambios térmicos que las plantas (Parmesan 2007). Por su parte, la floración de las plantas también es afectada por el fotoperiodo y las respuestas son muy variables (específicas de cada especie) de forma que no todas las especies adelantaron la floración, e incluso algunas la retrasaron (Fitter y Fitter 2002). Por tanto, hay un claro potencial para un desajuste en las respuestas de la interacción planta polinizador al cambio climático (Gordo y Sanz 2005, 2009), que en la mayoría de los casos se plasmará en una reducción del periodo de superposición más que a un desajuste completo (Willmer 2012).

Así, Memmot et al. (2007) tras el examen de una red empírica de interacciones entre 1420 especies de polinizadores y 429 especies de plantas simularon las consecuencias de los desplazamientos fenológicos que se esperarían doblando la concentración de CO₂ atmosférico. Dependiendo de las asunciones de modelo, los desplazamientos fenológicos reducirían la disponibilidad de recursos florales lo que afectaría al 17-50% de las especies de polinizadores. La reducción del periodo de superposición entre disponibilidad de recursos florales y actividad de los polinizadores tiene un efecto adicional que es la reducción de la amplitud de la dieta de los polinizadores. En definitiva, estas predicciones apuntan hacia potenciales extinciones de polinizadores, plantas y sus interacciones, aunque no debe olvidarse que el trabajo es fundamentalmente teórico.

Sin embargo, para otros autores hay pocas evidencias de que esto haya ocurrido hasta ahora ya que los desplazamientos (adelantamientos) en las fenologías de la floración y de la emergencia de los polinizadores, son con frecuencia muy similares (Hegland et al. 2009; Bartomeus et al. 2013). Aunque los desplazamientos son muy variables entre especies, en las regiones templadas se estima que un incremento de la temperatura media anual de 1°C conduce a un adelanto de la floración entre 2 y 6 días (Fitter y Fitter 2002). Para los polinizadores se han encontrado resultados muy similares en el caso de los lepidópteros (Stefanescu et al. 2003). Además, se ha propuesto que la ausencia de una especie de polinizador por esta causa suele ser compensada por la presencia de otras especies y este efecto es más evidente en el caso de las especies generalistas (Willmer 2012; Bartomeus et al. 2013). Si la mayoría de las especies de plantas y de polinizadores son generalistas y las interacciones planta-polinizador son difusas (Waser et al. 1996) y además son variables en el tiempo y el espacio, la funcionalidad de la red de interacciones puede ofrecer resistencia a los efectos del cambio climático (Burkle y Alarcón 2011).

A pesar de ello, Burkle et al. (2013) parecen haber encontrado evidencias de tales interrupciones tras usar datos históricos para examinar en qué medida habían cambiado las redes de interacciones planta polinizador en una comunidad forestal en Illinois (EEUU) después de 120 años y encontraron que los cambios se debieron a la desaparición del 50% de las especies de polinizadores. Estos autores atribuyeron los cambios a desplazamientos en las fenologías de floración y de actividad de los polinizadores que produjeron desajustes temporales y después extinciones no aleatorias de especies. La fenología de los polinizadores se adelantó 11.5 días por término medio y la de floración de las plantas 9.5, lo cual está de acuerdo con otras estimas para los polinizadores (Roy y Sparks 2000; Peñuelas et al. 2002) y para las plantas (Fitter y Fitter 2002;

Miller-Rushing et al. 2008). También se habría perdido la co-ocurrencia espacial de algunas especies que interactuaban en un paisaje fragmentado. Las especies más vulnerables fueron las especies raras y las especialistas. Pero también encontraron que las redes de interacciones pueden ser flexibles e incluso con importantes cambios fenológicos y con desaparición de especies se produjo la aparición de nuevas interacciones.

Otros efectos del cambio climático diferentes del aumento de temperaturas

La información disponible sobre la distribución de polinizadores en gradientes de altitud o latitud (como indicadores de la influencia de la temperatura) nos permite inferir cómo pueden ser afectados por el calentamiento climático los ensamblajes de polinizadores. Así, las moscas parecen ser más abundantes en climas más fríos y húmedos, mientras que las abejas tienden a ser más abundantes en climas más cálidos y secos (Arroyo et al. 1982; McCall y Primack 1992; Totland 1993; Lázaro et al. 2008), lo cual sugiere que la composición y abundancia de los ensamblajes de polinizadores puede cambiar no solo con el calentamiento global sino con la disponibilidad de agua. La sequía puede reducir tanto la producción de néctar (Wyatt et al. 1992; Halpern et al. 2010) como la de polen (*Ipomopsis aggregata*, Waser y Price 2016), lo cual probablemente abre la posibilidad de un incremento de la competencia. Por el contrario, en condiciones más húmedas las flores pueden producir mayor volumen de néctar, pero más diluido (Wyatt et al. 1992). Finalmente, el informe del IPCC (2104) prevé que los eventos meteorológicos extremos aumentarán en frecuencia e intensidad de modo que las precipitaciones extremas y las subsiguientes inundaciones podrían contribuir al declive de especies que anidan en el suelo como los abejorros y numerosas especies de abejas.

Interacciones del cambio climático con otros factores

Hay varios factores cuya influencia sobre el declive de los polinizadores es bien conocida, tal es el caso de los pesticidas, parásitos y enfermedades, así como cambios de usos del hábitat y las especies invasoras. En general, los efectos combinados de varios factores son más potentes que los de uno solo, por mero efecto aditivo (Sih et al. 2004; Gill et al. 2012). Si además se producen interacciones entre factores actuando de forma sinérgica el efecto puede ser multiplicativo.

Los cambios de uso del hábitat y su fragmentación se han propuesto como factores que pueden contribuir al declive de los polinizadores (Burkle et al. 2013; Kerr et al. 2015). Los reajustes tras producirse desajustes fenológicos son más difíciles de solventar o redirigir si el hábitat está fragmentado. Sin embargo, el examen de datos de abejorros obtenidos a lo largo de 110 años en Europa y Norteamérica concluyó que la intensidad de uso del territorio no interaccionó con los cambios latitudinales de área de distribución (Kerr et al. 2015)

Por su parte, el uso de pesticidas, incluidos los neonicotinoides, tiene un efecto claro a nivel local pero no se produce un escalamiento a nivel regional y no interacciona con los cambios latitudinales de área de distribución (Kerr et al. 2015)

En su revisión, Schweiger et al. (2010) encontraron que tanto el cambio climático como las especies invasoras pueden en último término conducir a la aparición de nuevas comunidades de polinizadores en las que aparecerán nuevas interacciones. Los desplazamientos de área de distribución de los polinizadores provocan que entren en contacto con especies de plantas (cuyo desplazamiento es más lento) con las que no tenían interacción previa. Por su parte las especies invasoras de polinizadores son en la mayoría de los casos especies generalistas y sociales, rasgos que han permitido su "domesticación" (*Apis* y algunas especies de *Bombus*) y su traslado fuera de su ámbito biogeográfico original. Su carácter generalista hace que se instalen en comunidades no nativas esta-

bleciendo nuevas interacciones con lo cual podrán compensar parcialmente los efectos negativos del cambio climático. Sin embargo, en otros casos pueden amplificar los efectos del cambio climático provocando serias amenazas para las interacciones especialistas que implican a especies nativas, particularmente si éstas son además especies solitarias.

Cambios en el tamaño y la coloración de los polinizadores

Los individuos de algunas especies se están haciendo progresivamente más pequeños con el calentamiento climático (Sheridan y Bickford 2011) debido que una mayor relación superficie volumen permite controlar la termorregulación bajo condiciones más cálidas según los principios metabólicos (Brown et al. 2008). En este sentido, al contrario que otras especies de abejas sociales, los abejorros suelen mostrar importantes variaciones en el tamaño corporal dentro de especie para la casta obreras y parte de esa variación puede asociarse a un efecto climático ligado al cambio en latitud. Así sucede en Gran Bretaña, en la mayoría de las especies los ejemplares de Escocia resultaron ser de mayor tamaño que los del Sur de Inglaterra (Peat et al. 2005). Las diferencias de tamaño pueden manifestarse en diferencias en la actividad de alimentación (Greenleaf et al. 2007), ya que, aunque la relación no es simple, los polinizadores más pequeños pueden usar con mayor frecuencia corolas más pequeñas. Por tanto, un aumento de temperatura puede generar cambios en el tamaño de los individuos y en su amplitud de nicho (Williams et al. 2007) e interacciones con las plantas. Sin embargo, Miller-Struttman et al. (2015) encontraron que la longitud de la probóscide de dos especies de abejorros alpinos disminuyó durante los últimos 40 años sin que se produjeran variaciones en el tamaño de los individuos. Este cambio evolutivo no se produjo en paralelo a una reducción de la profundidad de la corola de las flores. Luego potencialmente se ha producido una pérdida de funcionalidad de los polinizadores de probóscides más largas y un desajuste morfológico de las interacciones.

Otra predicción derivada de un aumento de la temperatura es la reducción de la incidencia del melanismo para mejorar la termorregulación (Scheffers et al. 2016). En este sentido, tras examinar la distribución geográfica de 366 especies de mariposas europeas, Zeuss et al. (2014) encontraron que la coloración determina su distribución en relación al ambiente térmico. Luego aquellas especies de coloraciones más oscuras serán previsiblemente las más afectadas por el incremento de temperatura y lo mismo puede esperarse de muchas especies de abejas y de abejorros que tienen buena parte de su superficie corporal de color negro.

Por su parte, Pereboom y Beismeijer (2003) demostraron experimentalmente que las abejas sin aguijón se calientan y enfrían más rápido si tienen tamaño pequeño y se calientan más rápido si tienen coloraciones oscuras. También encontraron un ajuste del tamaño y el color a la distribución geográfica de las diferentes especies.

Sin embargo, los lepidópteros no muestran pautas consistentes en cuanto a la distribución de tamaños según la latitud y la altitud. Hawkins y Lawton (1995) examinaron la distribución de las especies de lepidópteros en gradientes de latitud en Norteamérica, Europa, Australia y África tropical y Hawkins y DeVries (1996) examinaron la distribución de diferentes especies de lepidópteros en un gradiente de altitud en Costa Rica. En ambos casos se encontró que algunas familias siguieron la regla de Bergman, otras no presentaron pautas y finalmente otras familias siguieron la pauta contraria presentando mayores tamaños en climas más cálidos.

Un caso de estudio: abejorros en la Cordillera Cantábrica

Como se ha comentado anteriormente, variables climáticas como la humedad y la temperatura son fuertes condicionantes de la distribución de especies incluyendo animales y plantas (Sunday et al. 2012). Así, en los sistemas montañosos, puesto que ambas

variables (especialmente la temperatura) se distribuyen siguiendo un fuerte gradiente altitudinal es posible observar cambios en la distribución de especies incluso en áreas geográficas muy reducidas. De hecho, las especies de hábitats de montaña, por estar comúnmente asociadas a climas fríos, son especialmente sensibles a incrementos en la temperatura (Franzen y Molander 2012). No es sorprendente, por tanto, que los sistemas montañosos de todo el mundo se hayan convertido en "laboratorios naturales" para investigar la respuesta de las especies al cambio climático, particularmente en forma de desplazamientos altitudinales (Wilson et al. 2005; Lenoir et al. 2008; Renqiang et al. 2010; Chen et al. 2011; Ploquin et al. 2013; Menéndez et al. 2013).

La Cordillera Cantábrica es un extenso sistema montañoso del norte de la península ibérica con picos de hasta 2600 m de altitud que discurre a lo largo de unos 225 km, paralelo a la costa Cantábrica y muy próximo a ella. Lejos de ser ajena al fenómeno de cambio climático, datos recientes demuestran que la temperatura media actual de la Cordillera Cantábrica ha aumentado aproximadamente 0.09°C por década en el periodo 1970-2009 (González-Taboada y Anadón 2011). Así, las isotermas (es decir, las curvas que unen puntos que presentan el mismo patrón de temperatura) se han visto desplazadas paulatinamente hacia mayor altitud. En consecuencia, para encontrar a una determinada altitud la temperatura de hace cuatro décadas, debemos ascender por término medio más de 50 m. En concordancia con lo observado en otras regiones montañosas del mundo (Lenoir y Svenning 2015), este cambio en el clima ha tenido un efecto sobre los patrones de distribución de especies, y los polinizadores no han sido una excepción (Ploquin 2013).

En la Cordillera Cantábrica, como en muchos sistemas de clima frío de todo el mundo, los abejorros componen uno de los principales grupos de insectos polinizadores (Goulson 2010). En gran medida, esto se explica por el hecho de que, a diferencia de otros grupos de insectos más pequeños, son homeotermos (muchos grupos de insectos, en particular de mayor tamaño, capaces de autorregular su temperatura corporal) y por tanto capaces de soportar el clima frío que caracteriza a los sistemas montañosos (Goulson 2010). La riqueza de abejorros en la Cordillera Cantábrica es, de hecho, relativamente alta. Así, de las 79 especies reconocidas para el Paleártico Occidental (Rasmont et al. 2015), un total de 24 especies han sido descritas en la región, incluyendo algunas especies con severos problemas de conservación a nivel europeo como es el caso de *B. cullumanus* (Nieto et al. 2014). Estudios recientes, no obstante, demostraron que los patrones de distribución de los abejorros en la Cordillera Cantábrica están cambiando, y que algunas de ellas (entre las que se incluye *B. cullumanus*) parecen haberse extinguido regionalmente (Ploquin 2013).

Patrones de distribución de los abejorros en la Cordillera Cantábrica

Para investigar los cambios potenciales en los patrones de distribución de los abejorros en la Cordillera Cantábrica como consecuencia del cambio climático, Ploquin et al. (2013) compararon los patrones de distribución y abundancia de las diferentes especies entre 1988/89 y 2007/09. Estos autores encontraron que la distribución de los abejorros en la Cordillera Cantábrica tras casi dos décadas varió de manera no aleatoria. Así, la mayoría de las especies mostraron un incremento en la altitud media a la que se encontraron en el segundo periodo (2007/09) en comparación con el primer periodo (1988/89) (Tabla 1). Además, debido que estos cambios en la altitud media se debieron principalmente a incrementos en los límites inferiores de distribución (quedando los límites superiores prácticamente sin cambios), la amplitud del rango de distribución altitudinal se ha visto fuertemente reducida para la mayoría de las especies (Ploquin et al. 2013). Por otro lado, los resultados obtenidos mostraron que los eventos de extinción de especies (estimados como el número de especies presentes en el primer periodo y ausentes en el segundo) fueron particularmente frecuentes en altitudes bajas (0-900 m) y medias (900-1500 m), mientras que en altitudes elevadas (>1500 m) predominaban los eventos de colonización (esti-

mados como el número de especies ausentes en el primer periodo y presentes en el segundo). Pyke et al. (2016) observaron también algunos desplazamientos en altitud para los abejorros de las Montañas Rocosas tras observar los cambios después de 33 años (1974-2007).

Cabe destacar también que los abejorros generalistas desde un punto de vista trófico (considerados así por poseer una probóscide de longitud corta o media; Goulson y Darvill 2004) como por ejemplo *B. terrestris*, se han vuelto particularmente abundantes —especialmente a altitudes medias y altas—, en detrimento de especies más especialistas (i.e., aquellas que poseen una probóscide de longitud larga) como es el caso de *B. sylvarum* (Ploquin et al. 2013). En conjunto, este patrón no aleatorio en los cambios de distribución de especies ha provocado una fuerte homogeneización en la comunidad de abejorros a lo largo del gradiente altitudinal, no sólo desde un punto de vista estructural (diversidad de especies), sino también desde un punto de vista funcional (diversidad trófica) (véase Pradervand et al. 2014 para conclusiones similares). Las consecuencias de esta homogenización biótica sobre la polinización de las plantas presentes en la región, así como sus implicaciones sobre la estructura de la comunidad vegetal están, sin embargo, lejos de ser esclarecidas.

Mecanismos determinantes de los patrones de cambio en la distribución de especies

A pesar de exhibir una respuesta generalizada de la comunidad de abejorros que consistió en un incremento de la altitud media de aparición en el segundo periodo respecto al primero, Ploquin et al. (2013) encontraron, no obstante, importantes diferencias entre especies. Así, no todas las especies mostraron la misma magnitud de respuesta y algunas, de hecho, mostraron una inesperada disminución en la altitud media a la que aparecían en el segundo periodo con respecto del primero. Ejemplo de esto último es *B. hortorum* (Ploquin et al. 2013). Este patrón de respuesta sin duda sugería que, a pesar de que todas las especies que componían la comunidad estaban inmersas en un mismo escenario de cambio climático, determinados atributos o características especie-específicas estaban modulando la respuesta de cada una de ellas a la variación en las condiciones climáticas.

Para esclarecer esta cuestión, Herrera et al. (2014) estudiaron la posibilidad de que las variaciones en la magnitud y el signo de la respuesta de las especies se debieran a diferencias en la susceptibilidad al cambio en las condiciones climáticas entre periodos. Así, la hipótesis de partida fue que cuanto mayor fuese la susceptibilidad de las especies a un cambio en las condiciones climáticas, mayor sería su respuesta al cambio climático sufrido, y viceversa. La susceptibilidad de las diferentes especies fue estimada considerando la influencia relativa de variables climáticas y de paisaje sobre su presencia y abundancia, en cada uno de los periodos de estudio. Así, la ausencia de cambios en la importancia relativa de cada grupo de variables entre periodos indicaría que las especies estaban siguiendo esas variables, ya que serían aquellas que condicionan su aparición y abundancia relativa. Usando esta aproximación, Herrera et al. (2014) encontraron tres grupos de especies en función de su patrón de respuesta: (1) especies que mostraron un seguimiento de las condiciones climáticas independientemente de la estructura del paisaje (ejemplos de ello fueron *B. hortorum*, *B. lucorum*, *B. mesomelas*, *B. muscorum*, *B. pratorum* y *B. ruderarius*); (2) especies que mostraron un seguimiento de la estructura del paisaje independientemente del clima de las localidades habitadas (*B. sichelii*, *B. soroeensis* y *B. wurflenii*); y (3) especies que no mostraron ningún patrón de respuesta al cambio ni de variables climáticas ni de paisaje (*B. terrestris*). Enfrentando estos patrones de respuesta con aquellos encontrados por Ploquin et al. (2013), estos autores dedujeron que aquellas especies que mostraron un rastreo de las condiciones climáticas (es decir, aquellas en las que la importancia relativa de las variables climáticas no varió significativamente entre periodos) fueron aquellas que mostraron las respuestas más fuertes al cambio en el clima regional (en términos de desplazamientos altitudinales), mientras que aquellas que mostraron un rastreo de variables relacionadas con la estructura del paisaje fueron las que mostraron respuestas más leves o una disminución en la altitud media entre periodos. En este sentido, quedó demostrado que determinados atributos propios de los abejorros tales como el grado de dependencia a un escenario climático determinado, condicionan fuertemente su capacidad (o necesidad) de respuesta al cambio climático. Quedan aún por determinar, sin embargo, los atributos funcionales que condicionan la diferente susceptibilidad al cambio de las condiciones climáticas.

Tabla 1. Tendencia de cambio en la altitud media, límite inferior y superior, así como en el rango altitudinal en la distribución de abejorros entre dos periodos de estudio (1988-89 y 2007-09) en la Cordillera Cantábrica (Norte de España). Los '+' y '-' indican incrementos y disminuciones en la altitud media de más de 100 metros, respectivamente. Los '~' indican cambios menores de 100 metros independientemente de la direccionalidad del cambio. Se incluyen exclusivamente los datos de aquellas especies presentes en al menos 10 localidades en ambos periodos. Datos extraídos de Ploquin et al. (2013).

Table 1. Shifts in mean altitude, lower and upper limit, as well as altitudinal range between 1988-89 and 2007-09 at the Cantabrian range (North Spain). '+' and '-' indicate, respectively, increases and decreases in altitude higher than 100 meters. '~' indicates changes in altitude lower than 100 meters irrespectively of the direction. Only species present in at least 10 localities are shown. Data extracted from Ploquin et al. (2013). Ploquin et al. (2013).

Especie	Longitud de la probóscide	Altitud media	Límite inferior	Límite superior	Rango altitudinal
<i>Bombus hortorum</i> (L., 1761)	Larga	-	~	~	~
<i>Bombus humilis</i> Illiger, 1806	Media	-	-	+	+
<i>Bombus jonellus</i> (Kirby, 1802)	Corta	~	-	+	+
<i>Bombus lapidarius</i> (L., 1758)	Corta	+	+	~	-
<i>Bombus lucorum</i> (L., 1761)	Corta	+	+	+	~
<i>Bombus mesomelas</i> Gerstaecker, 1869	Media	~	+	~	-
<i>Bombus monticola</i> Smith, 1849	Media	-	+	~	-
<i>Bombus muscorum</i> (L., 1758)	Media	+	~	+	+
<i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	Larga	~	~	+	-
<i>Bombus pratorum</i> (L., 1761)	Corta	+	~	+	-
<i>Bombus ruderarius</i> (Müller, 1776)	Media	+	+	~	-
<i>Bombus sichelii</i> Radoszkowski, 1859	Corta	-	~	~	~
<i>Bombus soroeensis</i> (Fabricius, 1793)	Corta	-	+	-	-
<i>Bombus sylvarum</i> (L., 1761)	Media	+	~	~	~
<i>Bombus terrestris</i> (L., 1758)	Media	~	~	~	~
<i>Bombus wurflenii</i> Radoszkowski, 1859	Corta	+	+	~	-

Aspectos que podrían ser explorados

Como consideración metodológica general, la delimitación de los efectos de cambio climático debería explorarse mediante diseños experimentales que permitan descartar hipótesis alternativas. Los experimentos pueden incluir, entre otros, el traslado de colonias de especies sociales a áreas de mayor o menor latitud (y altitud) donde puede examinarse el éxito de las mismas.

El aumento de temperatura tiene efectos directos sobre la actividad metabólica de los polinizadores, pero este particular no ha sido muy documentado. Muchos insectos polinizadores, como es el caso de abejas y abejorros, son endotermos cuando están activos, luego un aumento de temperatura reducirá el gasto metabólico del calentamiento corporal. En este sentido, [Stabentheiner y Helmut \(2016\)](#) demostraron experimentalmente, con *Apis mellifera carnica*, que para aumentar la tasa de flujo de néctar absorbido por la probóscide las abejas tienen que incrementar su temperatura corporal, lo cual consiguen con un aumento de temperatura ambiental (selección de sol-sombra) y, al mismo tiempo, con un aumento del gasto metabólico (endotermia). Por tanto, las abejas podrían beneficiarse de una temperatura más elevada por dos motivos: 1) reducen los costes de termorregulación, 2) aumentan la tasa de ingestión de néctar debido a que éste disminuye su viscosidad a mayor temperatura ([Nicolson et al. 2013](#)). No obstante, habría que explorar si esta reducción del gasto metabólico para calentarse puede verse compensada por el aumento del gasto metabólico que supone reducir la temperatura corporal cuando esta se eleva demasiado debido a la actividad en un ambiente cálido (los abejorros se enfrían mediante un mecanismo que también tiene coste metabólico, [Heinrich 2004](#)).

La temperatura tiene un efecto directo sobre los recursos tróficos de los polinizadores, particularmente la producción de néctar, pero también sobre la concentración de azúcares y la viscosidad del mismo. [Petanidou y Smets \(1996\)](#) encontraron que la temperatura puede aumentar la producción de néctar siempre que no exista estrés hídrico. La temperatura también afecta la concentración de sacarosa del néctar debido a la evaporación del agua en la solución ([Corbert 2000](#)), lo cual modifica la tasa de flujo de néctar por las probóscides y en último término puede afectar directamente el comportamiento de alimentación de los polinizadores ([Nicolson et al. 2013](#)). Además, como ya se indicó anteriormente, la disponibilidad de agua afecta a la producción de néctar ([Wyatt et al. 1992](#)). La producción de néctar en relación con la temperatura y la humedad, y sus complejas relaciones con la concentración de azúcares y la viscosidad de néctar, deberían ser explorados para obtener conclusiones más generales.

En general, los insectos son más fecundos a temperaturas más elevadas. Esta variación puede ser de origen genético (caso de *Drosophila teissieri*, [Devaux y Lachaise 1987](#)) o bien al efecto del tamaño al que se suma un efecto genético (mariposas del género *Colias* [Kingsolver 1983](#)). En insectos la fecundidad viene en parte determinada por el tamaño corporal y, como se indicó arriba, éste disminuye con el aumento de temperatura de acuerdo con la regla de Bergman, aunque ya se señalaron excepciones ([Hawkins y Lawton 1995](#); [Hawkins y DeVries 1996](#)). Sería por tanto deseable diferenciar los efectos de la temperatura y el tamaño corporal sobre la fecundidad.

Finalmente cabe resaltar que la mayoría de los estudios se han realizado en el hemisferio Norte y en climas templados. Se precisa obtener más información sobre áreas tropicales y subtropicales. En cuanto a los grupos estudiados, cabe destacar que los insectos han sido mucho más estudiados que otros grupos de polinizadores como los vertebrados, y entre los insectos los lepidópteros, los abejorros y la abeja doméstica han sido el objeto de la mayoría de los estudios. Es necesario obtener más información sobre las aves, murciélagos y otros grupos de insectos que son importantes polinizadores como los dípteros y la mayoría de las especies de abejas.

Conclusiones

En resumen, los insectos polinizadores están desplazando sus áreas de distribución de forma compatible con el aumento de temperatura global. Sin embargo, estas pautas de cambio no son tan claras como en organismos marinos, probablemente debido a que éstos no tienen barreras como las que aparecen en los sistemas terrestres.

En cuanto a los efectos sobre las interacciones planta-polinizador, mientras que algunos autores prevén extinciones de interacciones debido a desajustes fenológicos otros consideran que la funcionalidad de la red de interacciones puede ofrecer cierta resistencia a los efectos del aumento de temperatura. Por otra parte, también son previsibles cambios en el tamaño corporal de los polinizadores de acuerdo con la regla de Bergman, así como efectos de la coloración sobre la magnitud de los desplazamientos de áreas de distribución.

Finalmente, aunque existe mucha información sobre los efectos del aumento de temperatura sobre los polinizadores hay aún muchos grupos taxonómicos para los que no se dispone de información y, en términos generales, la información no proviene de diseños experimentales que permitan separar efectos de diferentes variables.

Agradecimientos

Queremos agradecer a Emilie F. Ploquin su participación en el proyecto CGL2009-11302 financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación (MICCIN) y concedido a JRO y a Amalia Segura por su ayuda en el trabajo de campo. La revisión y los comentarios de Ignasi Bartomeus y Jordi Bosch han sido muy útiles para mejorar la versión inicial. El gobierno de Principado de Asturias que financió la beca BP08-047 (FICYT). JMH posee actualmente un contrato de Investigador FCT (IF/00001/2015/CP1295/CT0001) en el Centro de Investigación en Biodiversidad y Recursos Genéticos (CIBIO/InBIO) y la Universidad de Évora.

Referencias

- Arroyo, M.T.K., Primack, R., Armesto, J. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. 1. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany* 69: 82-97.
- Badeck, F.W., Bondeau, A., Böttcher, K., Doktor, D., Lucht, W., Schaber, J., Sitch, S. 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist* 162: 295-309.
- Bartomeus, I., Park, M.G., Gibbs, J., Danforth, B.N., Lakso, A.N., Winfree R. 2013. Biodiversity ensures plant-pollinator phenological synchrony against climate change. *Ecology Letters* 16: 1331-1338.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V.M., West, G.B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85, 1771-1789.
- Burkle, L.A., Alarcón, R. 2011. The future of plant-pollinator diversity: understanding interaction networks across time, space and global change. *American Journal of Botany* 98: 528-538.
- 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.
- Cameron, S.A., Lozier, J.D., Strange, J.P., Koch, J.B., Cordes, N., Solter, L.F., Griswold, T.L. 2001. Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 662-667.
- 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.
- Corbet, S. A. 2000. Conserving compartments in pollination webs. *Conservation Biology* 14: 1229-1231.
- Devaux, J., Lachaise, D. 1987. Alternative smooth or stepped altitudinal cline of fecundity *Drosophila teissieri* and *D. yakuba* in the Ivory Coast. *Japanese Journal of Genetics* 61: 43-50.

- Donoso, I., Stefanescu, C., Martínez-Abraín, A., Traveset, A. 2015. Phenological asynchrony in plant-butterfly interactions associated with climate: A community-wide perspective. *Oikos* 125: 1434-1444.
- Dormann, C.F. Schweiger, O., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, St., Bailey, D. et al. 2008. Prediction uncertainty of environmental change effects on temperate European biodiversity. *Ecology Letters* 11, 235– 244
- Fitter, A.H., Fitter, R.S.R. 2002. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science* 296: 1689-1691.
- Franzen, M., Molander, M. 2012. How threatened are alpine environments? A cross taxonomic study. *Biodiversity and Conservation* 21: 517–526.
- Gill, R.J., Ramos-Rodriguez, O., Raine, N.E. 2012. Combined pesticide exposure severely affects individual- and colony-level traits in bees. *Nature* 491:105–108
- González-Taboada, F., Anadón, R. 2011. Análisis de escenarios de cambio climático en Asturias. Asturias Regional Government, Oviedo, Asturias, España.
- Gordo, O., Sanz, J.J. 2005. Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia* 146: 484-495.
- Gordo, O., Sanz, J.J. 2009. Long-term temporal changes of plant phenology in the Western Mediterranean. *Global Change Biology* 15: 1930-1948.
- Goulson, D. 2010. Bumblebees: behaviour, ecology and conservation. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Goulson, D., Darvill, B. 2004. Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers? *Apidologie* 35:55–63.
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., Rotheray, E.L. 2015. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science* 347: 1435.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., Kremen, C. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153: 589–596.
- Gross, M. 2008. Bee gloom deepens. *Current Biology* 18: 1073.
- Halpern, S.L., Adler, L.S., Wink, M. 2010. Leaf herbivory and drought stress affect floral attractive and defensive traits in *Nicotiana quadrivalvis*. *Oecologia* 163: 961-971.
- Hawkins, B.A., Lawton, J.H. 1995. Latitudinal gradients in butterfly body sizes – Is there a general pattern? *Oecologia* 102: 31-36.
- Hawkins, B.A., DeVries, P.J. 1996. Altitudinal gradients in the body sizes of Costa Rican butterflies. *Acta Oecologica* 17: 185–194.
- 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.
- Heinrich, B. 2004. *Bumblebee economics*. Harvard University Press. Cambridge, MA, Estados Unidos.
- Herrera, J.M., Ploquin, E.F., Rodríguez-Pérez, J., Obeso, J.R. 2014. Determining habitat suitability for bumblebees in a mountain system: a baseline approach for testing the impact of climate change on species presence and abundance. *Journal of Biogeography* 41: 700-712.
- Hill, J.K., Thomas, C.D., Fox, R. Telfer, M.G., Willis, S.G., Asher, J., Huntley, B. 2002. Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 269: 2163-2171.
- Hoover, S.E.R., Ladley, J.J., Shchepetkina, A.A., Tisch, M., Giese, S.P., Tylianakis, J.M. 2012. Warming, CO₂, and nitrogen deposition interactively affect a plant-pollinator mutualism. *Ecology Letters* 15: 227–234.
- IPCC 2014. *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Field, C.B., Barros, V.R., D.J. Dokken, D.J. Mach, K.J. Mastrandrea, M.D. Bilir, T.E. et al. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y and Nueva York, NY, Estados Unidos, 1132 pp.
- Kerr, J.T., Galpern, P., Packer, L., Potts, S.G., Roberts, S.M., Rasmont, P. et al. 2015. Climate change impacts on bumblebee converge across continents. *Science* 349: 177-180.
- Kingsolver, J.G. 1983. Ecological significance of flight activity in *Colias* butterflies: implications for reproductive strategy and population structure. *Ecology* 64: 546–551.
- Kleijn, D., et al. 2015. Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nature Communications* 6: 7414.
- Konvicka, M., Maradova, M., Benes, J., Fric, Z., Kepka, P. 2003. Uphill shifts in distribution of butterflies in the Czech Republic: effects of changing climate detected on a regional scale. *Global Ecology and Biogeography* 12: 403-410.
- Lázaro, A., Hegland, S.J., Totland, O. 2008. The relationships between floral traits and specificity of pollination systems in three Scandinavian plant communities. *Oecologia* 157: 249-257.
- Lenoir, J., Svenning, J.-C. 2015. Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38: 15–28.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., Ruffray, P. de, Brisse, H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320: 1768-1771.
- McCall, C., Primack, R.B. 1992. Influence of flower characteristics, weather, time of the day, and season on insect visitation rates in 3 plant-communities. *American Journal of Botany* 79: 434-442.
- 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.
- Menéndez, R., Megias, A.G., Hill, J. K., Braschler, B., Willis, S.G., Collingham, Y., Fox, R., Roy, D.B., Thomas, C.D. 2006. Species richness changes lag behind climate change. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 273: 1465–1470.
- Menéndez, R., González-Megias, A., Jay-Robert, P., Márquez-Ferrando, R. 2013. Climate change and elevational range shifts: evidence from dung beetles in two European mountain ranges. *Global Ecology and Biogeography* 23, 646–657.
- Miller-Rushing, A.J., Primack, R.B. 2008. Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: a community perspective. *Ecology* 89: 332-341.
- Miller-Struttman, N.E., Geib, J.C., James D. Franklin, J.D., Kevan, P.G., Holdo, R.M., Ebert-May, D. Lynn, A.M., Kettenbach, J.A., Hedrick, E., Galen, C. 2015. Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change. *Science* 349: 1541-1544.
- Nicolson, S.W., de Veer, L., Kohler, A., Pirk, C.W.W. 2013. Honeybees prefer warmer néctar and less viscous néctar, regardless of sugar concentration. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 280: 10.1098/rspb.2013.1597.
- Nieto, A., Roberts, S.P.M., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., García Criado, M. et al. 2014. European Red List of bees. Publication Office of the European Union, Luxemburgo.
- Parnesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B. et al. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399: 579-583.
- Parnesan, C. 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology* 13: 1860-1872.
- Peat, J., Darvill, B., Ellis, J., Goulson, D. 2005. Effects of climate on intra- and inter-specific size variation in bumble-bees. *Functional Ecology* 19: 145-151.
- Peñuelas, J., Filella, I., Comas, P. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 8: 531-544.
- Pereboom, J.J.M., Biesmeijer, J.C. 2003. Thermal constraints for stingless bee foragers: the importance of body size and coloration. *Oecologia* 137: 42–50.
- Petanidou, T., Smets, E. 1996. Does temperature stress induce nectar secretion in Mediterranean plants? *New Phytologist* 133: 513–518.
- Ploquin, E.F. 2013. Desplazamientos altitudinales y características ecológicas de los abejorros (*Bombus* spp.) de la Cordillera Cantábrica. *Tesis Doctoral*. 178 pp.
- Ploquin, E.F., Herrera, J.M., Obeso, J.R. 2013. Bumblebee community homogenization after uphill shifts in montane areas of northern Spain. *Oecologia* 173: 1649–1660.
- Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Dean, R., Marris, G., Brown, M.A., Jones, R., Neumann, P., Settele, J. 2010. Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe. *Journal of Apicultural Research* 49: 15–22.
- Pradervand, J.-N., Pellissier, L., Randin, C.F., Guisan, A. 2014. Functional homogenization of bumblebee communities in alpine landscapes under projected climate change. *Climate Change Responses* 1: 1-10.
- Pyke, G. H., Thomson, J.D., Inouye, D.W., Miller, T.J. 2016. Effects of climate change on phenologies and distributions of bumble bees and the plants they visit. *Ecosphere* 7(3):e01267.
- Rafferty, N.E., Ives, A.R. 2011. Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant pollinator interactions. *Ecology Letters* 14: 69-74.

- Rasmont, P., Franzén, M., Lecocq, T., Harpke, A., Roberts, S.P.M., Biesmeijer, J.C. et al. 2015. Climatic risk and distribution atlas of European bumblebees. *Biorisk* 10 (Special Issue), 246 pp.
- Renqiang, L., Huidong, T., Xinhai, L. 2010. Climate change induced range shifts of Galliformes in China. *Integrative Zoology* 5: 154-163.
- Roy, D.B., Sparks, T.H. 2000. Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology* 6: 407-416.
- Scheffers, B.R., Meester, L.D., Bridge, T.C.L., Hoffmann, A.A., Pandolfi, J.M., Corlett, R.T. et al. 2016. The broad footprint of global change from genes to biomes to people. *Science* 354: 719.
- Sheridan, J., Bickford, D. 2011. Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change* 1: 401-406.
- Schweiger, O., Biesmeijer, J.C., Bommarco, R., Hickler, T., Hulme, P.E., Klotz, S. et al. 2010. Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Review* 85: 777-795.
- Sih, A., Bell, A.M., Kerby, J.M. 2004. Two stressors are far deadlier than one. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 274-276.
- Stabentheiner, A., Helmut, K. 2016. Honeybee economics: optimisation of the foraging in a variable world. *Scientific Reports* 6: doi:10.1038/srep28339
- Stefanescu, C., Peñuelas, J., Filella, I. 2003. Effects of climate change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean basin. *Global Change Biology* 9: 1494-1506.
- Sunday, J.M., Bates, A.E., Dulvy, N.K. 2012. Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change* 2: 686-690.
- Totland, O. 1993. Pollination in Alpine Norway – Flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in 2 plant-communities. *Canadian Journal of Botany* 71: 1072-1079.
- van Engelsdorp, D., Hayes Jr., J., Underwood, R.M., Pettis, J. 2008. A survey of honey bee colony losses in the U.S., fall 2007 to spring 2008. *PLOS ONE* 3: e4071.
- Warren, M.S., Hill, J.K., Thomas, J.A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B. 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.
- 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.
- Wilson, R.J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., Martínez, D., Agudo, R., Monserrat, V.J. 2005. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters* 8: 1138-1146.
- Wilson, R.J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., Monserrat, V.J. 2007. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology* 13: 1873-1887.
- Williams, P.H., Osborne, J.L. 2009. Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie* 40: 367-387.
- Williams, P.H., Araújo, M.B., Rasmont, P. 2007. Can vulnerability among British bumblebee (*Bombus*) species be explained by niche position and breadth? *Biological Conservation* 138: 493-505.
- Willmer, P. 2012. Pollinator-plant synchrony tested by climate change. *Current Biology* 22: 131-132.
- Wyatt, R., Broyles, S.B., Derda, G.S. 1992. Environmental influences on nectar production in milkweeds (*Asclepias syriaca* and *A. exaltata*). *American Journal of Botany* 79: 636-642.
- Zeuss, D., Brandl, R., Brändle, M., Rahbek, C., Brunzel, S. 2014. Global warming favours light-coloured insects in Europe. *Nature Communications* 5: 3874.