

Heterogeneidad espacial a pequeña escala y diversidad de interacciones planta-visitante floral en alta montaña

Silvia Santamaría^{1,*} , Marcos Méndez¹

(1) Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n., E-28933 Móstoles, Madrid, España

* Autora de correspondencia: S. Santamaría [sil.santamariab@gmail.com]

> Recibido el 30 de diciembre de 2020 - Aceptado el 16 de marzo de 2021

Cómo citar: Santamaría, S., Méndez, M. 2021. Heterogeneidad espacial a pequeña escala y diversidad de interacciones planta-visitante floral en alta montaña. *Ecosistemas* 30(1): 2131. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2131>

Heterogeneidad espacial a pequeña escala y diversidad de interacciones planta-visitante floral en alta montaña

Resumen: La homogeneización antrópica de los hábitats reduce la biodiversidad, pero se desconoce su efecto sobre la ocurrencia y frecuencia de interacciones planta-visitante floral. Aquí exploramos cómo la heterogeneidad ambiental a pequeña escala (decenas de metros) contribuye a la diversidad de interacciones planta-visitante floral en dos ecosistemas alpinos. Para ello, obtuvimos redes de interacciones planta-visitante floral en mosaicos de hábitat de ambos ecosistemas y calculamos la importancia de dos fuentes de reemplazo de interacciones entre hábitats: cambios de identidad de especies (reemplazo de especies); y diferencias en las interacciones entre las especies compartidas por los hábitats, i.e. las especies interactúan solo en un subconjunto de los hábitats en los que coexisten. La heterogeneidad aumentó la diversidad de interacciones, las diferencias en las interacciones entre especies compartidas contribuyeron considerablemente a la diversidad de interacciones y las plantas interactuaron con más visitantes florales donde eran más abundantes. Las interacciones variaron más de lo predicho por la variación de especies, así que el reemplazo de especies no predice bien el reemplazo de interacciones. Nuestros resultados apoyan el importante papel de la heterogeneidad espacial para mantener una elevada diversidad de interacciones planta-visitante floral.

Palabras clave: interacciones planta-polinizador; redes mutualistas; reemplazo de interacciones; variación espacial

Small-scale spatial heterogeneity and diversity of plant-flower visitor interactions in high mountains

Abstract: Anthropogenic homogenization of habitats reduces biodiversity, but its effects on the occurrence and frequency of plant-flower visitor interactions are unknown. Here, we explore how environmental heterogeneity at small scale (tens of m) contributes to the diversity of plant-flower visitor interactions in two alpine ecosystems. To do this, we obtained plant-flower visitor networks in habitat mosaics in both ecosystems and assessed the importance of two kinds of interaction turnover among habitats: changes in species identity (species turnover); and differences in interactions of these shared species among habitats, i.e. species interact only in a subset of the habitats in which they co-occur. Small-scale spatial heterogeneity increased interaction diversity, differences in interactions among shared species contributed greatly to interaction diversity and plant species interacted with more floral visitors where they were more abundant. Interactions varied spatially more than predicted by the variation of species, indicating that species turnover does not predict well the interaction turnover. This supports the important role of spatial heterogeneity to maintain a high diversity of plant-flower visitor interactions.

Keywords: mutualistic networks; plant-pollinator interactions; interaction turnover; spatial variation

Introducción

Una mayor heterogeneidad espacial aumenta la diversidad de especies (MacArthur y MacArthur 1961; Davidowitz y Rosenzweig 1998; Stein et al. 2014). Las actividades humanas están reduciendo la biodiversidad en parte mediante la homogeneización espacial a diferentes escalas (Dornelas et al. 2014), en perjuicio de la capacidad de respuesta de los ecosistemas ante cambios ambientales (Olden 2006). Cuantificar cambios temporales y espaciales en la composición de las comunidades, e.g. como reemplazo (*turnover*) de especies, es prioritario para comprender los efectos potenciales de la homogeneización (McGill et al. 2015).

Las interacciones interespecíficas son un componente importante de la biodiversidad (Ehrlich y Raven 1964), pero su consideración efectiva como objeto de conservación es reciente (Bond 1994; Tylianakis et al. 2010; Harvey et al. 2017). En un contexto de

cambio global las interacciones mutualistas planta-animal, claves en el funcionamiento ecosistémico, merecen especial atención tanto desde la conservación como desde la seguridad alimentaria. Así, ca. 90% de angiospermas son polinizadas por animales (Ollerton et al. 2011) y más del 70% de los principales cultivos podrían reducir su producción por escasez de polinizadores (Klein et al. 2007). Las interacciones planta-visitante floral sufren amenazas antrópicas (Buchmann y Nabhan 1996) y se pierden más rápido que la diversidad de especies con las transformaciones del hábitat (Sabatino et al. 2010).

La variación espacio-temporal de las interacciones interespecíficas han recibido un interés creciente en los últimos años (Petanidou et al. 2008; Simanonok y Burkle 2014; Torné-Noguera et al. 2020). Se ha sugerido una relación positiva entre heterogeneidad espacial y diversidad de interacciones, tanto local (Evans et al. 2013; Moreira et al. 2015) como paisajística (Norfolk et al. 2015;

DeMers y May 2020). La simulación de la pérdida de hábitats puede ser útil para predecir las extinciones potenciales de especies e interacciones. Sin embargo, los trabajos previos han considerado que la extinción de interacciones solo ocurre cuando se extinguen las especies porque asumen que si un par de especies interactúan en un hábitat, lo harán dondequiera que esas especies coexistan (Evans et al. 2013). Sin embargo, similitud en composición de especies no implica necesariamente similitud de interacciones (Poisot et al. 2012). Por lo tanto, las interacciones pueden diferir entre sitios por dos razones complementarias (Poisot et al. 2012): (1) al menos una de las especies involucradas falta en uno de los sitios (en adelante, interacciones únicas por reemplazo de especies) y (2) ambas especies involucradas están presentes en ambos sitios pero la interacción ocurre en uno solo porque difieren las parejas con las que cada especie interactúa en cada hábitat (en adelante, interacciones únicas por diferencias en las interacciones entre especies compartidas). Cuando se trata de variación temporal, estas diferencias en las parejas de las especies compartidas pueden entenderse como el conjunto de pérdidas, ganancias y recableado de interacciones sin pérdida de especies. En el presente estudio, al tratarse de variación espacial, ha de entenderse como la componente del reemplazo de interacciones entre sitios que no se debe al reemplazo de especies. Los estudios disponibles sugieren que el reemplazo de especies contribuye al reemplazo espacial de interacciones planta-visitante floral más que las diferencias en las interacciones entre especies compartidas (Simanonok y Burlke 2014; Trøjelsgaard et al. 2015; Noreika et al. 2019). No obstante, urge identificar escenarios en los que domina el reemplazo de interacciones debido a las diferencias en las interacciones entre especies compartidas, pues en ellos la destrucción de un hábitat puede conllevar la pérdida de interacciones sin pérdida de especies.

Aquí, consideramos como heterogeneidad espacial a pequeña escala una elevada variabilidad horizontal en las comunidades vegetales en distancias desde centímetros hasta decenas de metros. Esta heterogeneidad vegetal a pequeña escala es relevante para las decisiones complejas de forrajeo de los polinizadores (Thomson 1981; Torné-Noguera et al. 2014; Losapio et al. 2019). En particular, la abundancia de especies de plantas es un factor importante para predecir estas interacciones (Stang et al. 2006) y proporciona un mecanismo de desacoplamiento entre presencia de especies y presencia de interacciones.

Muchos ecosistemas, como los alpinos, muestran elevada heterogeneidad espacial a pequeña escala (Escudero et al. 2004), frecuentemente asociada a ecotonos (Haslett 1997) o distribución parcheada de características edáficas (Lechowicz y Bell 1991). Los ecosistemas alpinos son particularmente sensibles al cambio climático (Gottfried et al. 2012) y a los cambios de uso del suelo (Dirnböck et al. 2003). Cuantificar las interacciones localmente únicas debidas a la heterogeneidad del hábitat a pequeña escala puede ayudar a predecir el efecto de los cambios de uso del suelo en las comunidades de plantas alpinas (Kremen et al. 2007) y a comprender cómo la homogeneización disminuye la diversidad de interacciones a escalas mayores.

El objetivo general de este estudio fue evaluar el papel de la heterogeneidad espacial a pequeña escala en la diversidad y reemplazo de interacciones planta-visitante floral en dos zonas alpinas. Conjeturamos que la heterogeneidad a pequeña escala y el reemplazo de interacciones contribuyen de modo relevante a la diversidad de interacciones. Abordamos dos objetivos específicos: (1) cuantificar el porcentaje de interacciones y visitas de polinizadores (en adelante, visitas) compartidas *versus* únicas entre hábitats, así como la importancia relativa, para las interacciones únicas, del reemplazo de especies *versus* las diferencias en las interacciones entre especies compartidas y (2) investigar una posible causa de reemplazo de interacciones: si las especies de plantas reciben más interacciones y visitas donde son más abundantes. Finalmente, discutimos cómo cambios en el uso del suelo que reducen la heterogeneidad a pequeña escala disminuirían comparativamente el número de especies de plantas, de interacciones y de visitas.

Material y métodos

Áreas de estudio

El estudio se realizó en dos ecosistemas alpinos en la Península Ibérica: Picos de Europa (PE) y Sierra Nevada (SN). Son ecosistemas representativos de los pastizales de alta montaña atlántica y mediterránea, respectivamente, y mostraron una alta heterogeneidad a pequeña escala en tipos de vegetación (en adelante, hábitats). Algunas fronteras entre hábitats fueron graduales, pero en este estudio las evitamos. La extensión de cada área de estudio fue lo suficientemente grande como para capturar la variabilidad espacial y la complejidad de la comunidad vegetal (Losapio et al. 2019).

Picos de Europa

En el Jou de Los Cabrones (43° 12' 41.8" N, -4° 51' 32.0" O, 2050 m s.n.m.) estudiamos cuatro hábitats (Nava y Fernández Casado 1995) que forman un mosaico de parches adyacentes, de unos pocos a cientos de metros cuadrados (Fig. A1). Por orden decreciente de cobertura, fueron: (1) matorral, compuesto por parches de diferentes tamaños sobre morrenas antiguas cubiertas por *Carex brevicollis* y *C. ovalis* y arbustos enanos como *Genista legionensis*, *Thymus praecox*, *Silene acaulis* o *Helianthemum nummularium* subsp. *urrielense*; (2) pradera, compuesto por parches de diferentes tamaños de pastos basófilos subalpinos con especies como *Trifolium thalii*, *Armeria cantabrica*, *Ranunculus carinthiacus* o *R. bulbosus*; (3) fisuras rocosas, o sea, placas calizas colonizadas por plantas rupícolas como *Globularia repens*, *Potentilla nivalis*, *Gypsophila repens* o *Saxifraga praetermissa* subsp. *paniculata*; (4) canchal, compuesto por pedregal con plantas rupícolas como *Linaria alpina*, *L. supina*, *Silene vulgaris* subsp. *glauca* y *Crepis pigmaea*. El área de estudio abarcó aproximadamente 500 x 400 m. La floración dura desde principios de julio, inmediatamente después del deshielo, hasta mediados o finales de agosto.

Sierra Nevada

En la Cabecera del San Juan (37° 4' 21.4" N, -3° 22' 57.0" O, 2850 m s.n.m.) estudiamos dos hábitats correspondientes a dos grandes parches adyacentes de aproximadamente 5000 m² (Fig. A1) y cobertura similar: (1) canchal, compuesto por vastas extensiones de sustrato rocoso seco (cascajal) con herbáceas dispersas como *Arenaria tetraquetra* y arbustos como *Silene boryi*, *Sideritis glacialis* y *Reseda complicata*; (2) pradera, compuesto por parches de tamaño variable de pastos alpinos húmedos (borreguil) alimentados por agua del deshielo, con una densa cobertura de *Nardus stricta* y *Festuca iberica* (Molero-Mesa et al. 1992) y diversas hierbas entomófilas. El área de estudio abarcó unos 100 x 100 m. La floración dura desde principios de julio hasta principios de agosto.

Muestreo de interacciones

En ambas áreas de estudio, entre una y cuatro personas muestrearon por separado las interacciones planta-visitante floral todos los días soleados y sin viento durante gran parte del período de floración (del 5 de julio al 15 de agosto de 2010 en PE y del 5 de julio al 5 de agosto de 2011 en SN). Cada muestreo se realizó durante todo el período de actividad diurna de los visitantes florales (desde las 9 a.m. hasta las 6 p.m. en PE y desde las 10 a.m. hasta las 4 p.m. en SN). El muestreo cubrió toda la superficie de cada área de estudio. Consistió en rastreos de cada parche de hábitat del área de muestreo, cuyas formas son naturalmente irregulares, durante dos horas, mediante transectos aleatorios. Todos los parches de hábitat fueron muestreados simultáneamente por diferentes personas o alternativamente por la misma persona cada día de muestreo. El esfuerzo de muestreo por especie de planta dentro de cada parche de hábitat fue proporcional a la abundancia floral. En cada transecto se registraron todas las visitas observadas a ambos lados y por delante del observador. Consideramos una visita solo cuando

el visitante floral claramente tocó las anteras o el estigma de la flor. No contabilizamos los contactos geitonógamos (es decir, dentro de un mismo individuo de planta) llevados a cabo por el mismo individuo de insecto. Para cada visita, registramos el hábitat y las especies de planta y visitante floral. En el campo, los visitantes florales se clasificaron en morfoespecies según su tamaño, forma y patrón de colores; después fueron enviados a especialistas para su identificación (ver agradecimientos). Representantes de cada morfoespecie están depositados en la colección del Área de Biodiversidad y Conservación de la Universidad Rey Juan Carlos. El esfuerzo de muestreo total fue 5882 visitas y 194 h en PE y 11321 visitas y 257 h en SN. Ya que el objetivo fue considerar dos casos diferentes de heterogeneidad espacial a pequeña escala y no compararlos, no se consideró esencial un esfuerzo de muestreo similar en ambas áreas de estudio.

Análisis de datos

Para cada hábitat, construimos dos redes de interacciones: (i) una cualitativa basada en la matriz de adyacencia de presencia-ausencia de interacciones y (ii) una cuantitativa basada en el número de visitas observadas para cada interacción. Para cada área de estudio, construimos una red cualitativa y una cuantitativa, mediante la combinación de las redes a nivel de hábitat. Para evaluar la completitud del muestreo de interacciones en cada hábitat, evaluamos las curvas de acumulación de riqueza de interacciones en función de las visitas registradas (Herrera 2005) con el programa EstimateS 9 (Colwell 2013). La riqueza de interacciones de cada hábitat se estimó mediante los valores asintóticos de la curva de Clench (1979) con la función nls del paquete stats de R. Estimamos 1207 interacciones (IC 95% 1179-1237) en PE y 683 (IC 95% 666-702) en SN. El porcentaje de la riqueza de interacciones muestreada fue 46% para el canchal, 55% para las fisuras rocosas, 62% para el matorral y 68% para la pradera en PE; y 80% para el canchal y 83% para la pradera en SN.

Para evaluar cómo la heterogeneidad espacial influyó en el número total de interacciones, para cada área de estudio, calculamos tres porcentajes de interacciones: (i) compartidas entre hábitats, (ii) únicas debido a reemplazo de especies y (iii) únicas debido a diferencias en las interacciones entre especies compartidas (Poissot et al. 2012). Para comprobar si los porcentajes de interacciones compartidas entre hábitats, únicas debidas a reemplazo de especies y únicas debidas a diferencias en las interacciones entre especies compartidas difieren de los esperados cuando las especies interaccionan al azar, comparamos estos tres valores observados con los obtenidos para 1000 redes simuladas a nivel de área de estudio. Cada red simulada a nivel de área de estudio se construyó mediante la combinación de las correspondientes redes simuladas a nivel de hábitat, en las cuales se aleatorizaron las interacciones, pero se mantuvo el número de especies de plantas, el número de especies de visitantes florales, la conectancia, el número de interacciones por especie (modelo nulo quasiswap de Miklós y Podani 2004, paquete vegan de R) y el número de especies compartidas de las redes originales.

Para descartar un posible efecto de las diferencias de esfuerzo de muestreo entre hábitats en la cuantificación de las componentes del reemplazo de interacciones, comprobamos si los patrones observados se mantenían al limitar el análisis a los dos hábitats con una completitud de muestreo estimada mayor de 60% en PE.

Comprobamos el efecto de incluir la frecuencia de cada interacción. Para ello, utilizamos las redes a nivel de hábitat cuantitativas y calculamos el porcentaje del total de visitas registrado en cada área de estudio que sumaron las interacciones: (i) compartidas entre hábitats, (ii) únicas debido a reemplazo de especies y (iii) únicas debido a diferencias en las interacciones de las especies compartidas respectivamente. Para comprobar si estos porcentajes de visitas difieren de los esperados cuando las visitas se distribuyen al azar entre las interacciones, comparamos estos tres valores con los obtenidos para 1000 redes a nivel de área de estudio simuladas, compuestas por redes a nivel de hábitat aleatorizadas exactamente

iguales a las observadas en su versión cualitativa y con el mismo número total de visitas, pero con una distribución aleatoria de las visitas entre las interacciones.

Exploramos cómo las diferencias entre hábitats en la abundancia de las especies de plantas compartidas afectaban a las diferencias en la ocurrencia y frecuencia de interacciones entre hábitats. En SN dicha abundancia deriva de notas de campo y en PE de una cartografía realizada en 2009, basada en censos de presencia/ausencia de especies en círculos de un radio de 1 m separados por cinco pasos y que cubrieron más de la mitad del área de estudio en un diseño estratificado. Comparamos el número de interacciones y visitas registradas entre hábitats para el subconjunto de plantas compartidas (28 especies en PE y 10 en SN) cuya abundancia fue claramente mayor en uno de los hábitats. Comparamos las interacciones (y visitas) registradas en cada hábitat mediante una prueba de signos en SPSS 17.0 en SN; o mediante una prueba de comparación múltiple de Dunnett en R (función ghl, paquete multcomp) en PE.

Resultados

Se observaron 105 especies de visitantes florales, 82 de plantas y 825 interacciones en PE y 113 especies de visitantes florales, 32 de plantas y 508 interacciones en SN (Tabla A1). La contribución a la riqueza total de interacciones fue variada entre hábitats en PE, ya que el porcentaje de riqueza estimada correspondiente a cada hábitat individual respecto del total de riqueza estimada para el conjunto de hábitats fue de entre 7% (canchal) y 54% (pradera). La contribución a la riqueza total de interacciones de ambos hábitats en SN fue similar, ya que el porcentaje de interacciones estimado correspondiente a cada hábitat supuso en ambos casos un ca. 60% de la riqueza estimada para el conjunto de hábitats (Fig. 1).

El 34% de las especies de visitantes florales y el 46% de las especies de plantas que recibieron visitas fueron exclusivas de un hábitat en PE, así como el 52% de las especies de visitantes florales y el 62% de especies de plantas visitadas en SN. El 73% y el 85% de las interacciones fueron únicas de un hábitat particular en PE y SN, respectivamente (Fig. 2). Este porcentaje de interacciones únicas de alguno de los hábitats fue menor que el esperado bajo el supuesto de que las interacciones ocurren al azar en PE ($P < 0.001$) pero similar al esperado bajo dicho supuesto en SN (Fig. A2-a).

El 74% de las interacciones únicas de un hábitat determinado se debió a diferencias en las interacciones entre especies compartidas en PE y el 29% en SN (Fig. 2). Todos los hábitats mostraron porcentajes de interacciones únicas totales (Figs. A3-a y A4-a) y de interacciones únicas debidas a diferencias en las interacciones entre especies compartidas (Figs. A3-c y A4-c) significativamente menores que los esperados bajo el supuesto de que las interacciones ocurren al azar ($P \leq 0.001$). Los hábitats de SN tuvieron porcentajes de interacciones únicas debidas a reemplazo de especies menores que los esperados bajo el supuesto de que las interacciones ocurren al azar ($P < 0.001$) (Fig. A4-b). No hubo diferencias significativas entre redes observadas y simuladas para los porcentajes de interacciones únicas debidas a reemplazo de especies en PE (Fig. A3-b).

Al limitar el análisis a los dos hábitats con una completitud de muestreo estimada mayor de 60% en PE, el 19% de las interacciones fueron compartidas entre hábitats y el 44 y el 56% de las interacciones totales y de las interacciones únicas respectivamente se debieron a diferencias en las interacciones entre especies compartidas.

Las visitas correspondientes a interacciones únicas totales representaron el 29% del total de visitas en PE y el 47% en SN (Fig. 3). Ambos porcentajes fueron menores que los esperados bajo el supuesto de que las visitas se distribuyen aleatoriamente entre las interacciones ($P < 0.001$) (Fig. A2-b). Las interacciones únicas debidas a diferencias en las interacciones entre especies compartidas aportaron el 22% de las visitas en PE y ca. 5% en SN (Fig. 3). Todos los hábitats observados mostraron porcentajes de

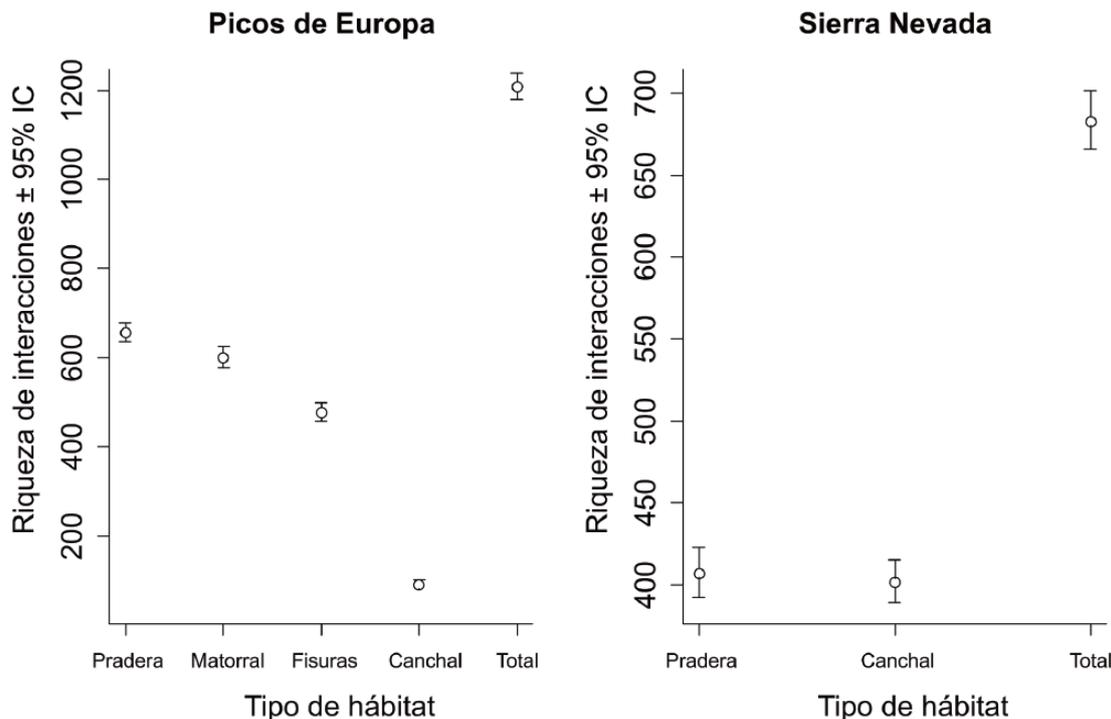


Figura 1. Riqueza de interacciones estimada en cada hábitat, calculada mediante la asíntota de la curva de acumulación de riqueza de interacciones vs. número de visitas registrado.

Figure 1. Estimated interaction richness in each habitat calculated by means of the asymptote of the accumulation curve of interaction richness vs. number of recorded visits.

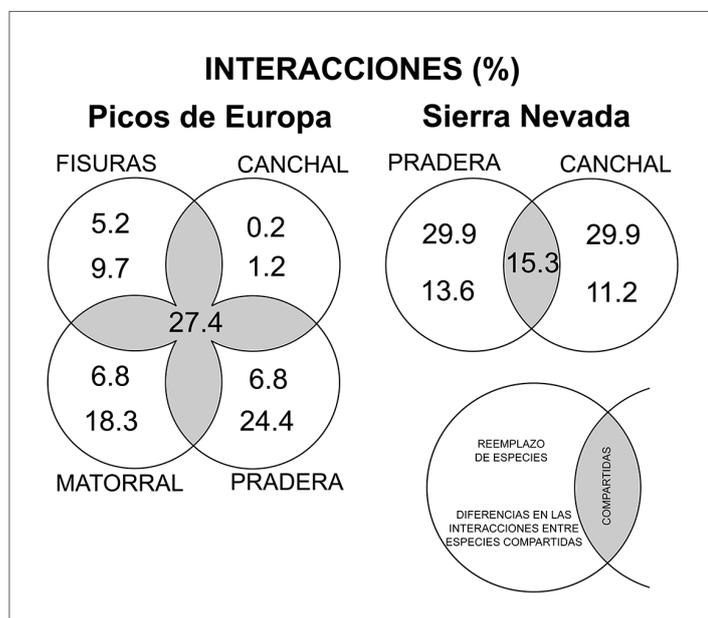


Figura 2. Porcentaje de interacciones proporcionado por cada hábitat a toda la comunidad. Cada círculo representa un hábitat. Gris: porcentaje de interacciones compartidas, blanco: porcentaje de interacciones únicas, por reemplazo de especies (arriba) y por diferencias en las interacciones entre especies compartidas por los hábitats (abajo).

Figure 2. Percentage of interactions provided by each habitat to the whole community. Each circle represents a habitat. Grey: percentage of shared interactions, white: percentage of unique interactions, by species turnover (top) and by differences in interactions among shared species (bottom).

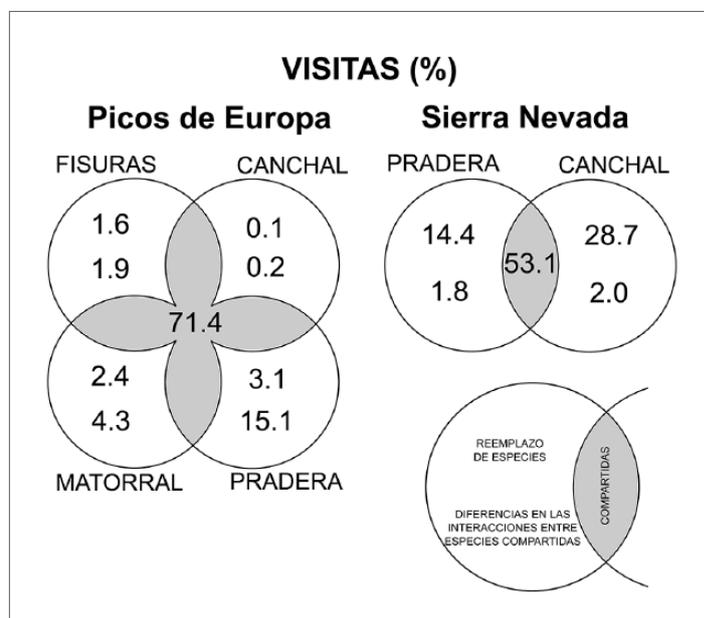


Figura 3. Porcentaje de visitas correspondiente a cada tipo de interacción. Cada círculo representa un hábitat. Gris: porcentaje de visitas correspondientes a interacciones compartidas, blanco: porcentaje de visitas correspondientes a interacciones únicas, por reemplazo de especies (arriba) y por diferencias en las interacciones entre especies compartidas por los hábitats (abajo).

Figure 3. Percentage of visits belonging to each type of interaction. Each circle represents a habitat. Grey: percentage of visits belonging to shared interactions, white: percentage of visits belonging to unique interactions, by species turnover (top) and by differences in interactions among shared species (bottom).

visitas correspondientes tanto al total de interacciones únicas (Figs. A5-a y A6-a) como a las debidas a diferencias en las interacciones entre especies compartidas (Figs. A5-c y A6-c) menores que los esperados en caso de que las visitas se distribuyeran aleatoriamente entre las interacciones ($P < 0.001$). Los porcentajes de visitas correspondientes a interacciones únicas debidas a reemplazo de especies también fueron menores que los esperados en tal supuesto en todos los hábitats excepto el canchal de PE ($P < 0.001$) (Figs. A5-b y A6-b).

En PE, las plantas recibieron significativamente más interacciones ($z > 19$, $P < 0.001$) y visitas ($z > 62$, $P < 0.001$) en el hábitat donde fueron más abundantes (Tabla A2). En SN, los patrones no difirieron ni para interacciones ($P = 0.18$) ni para visitas ($P = 0.75$), aunque hubo una ligera tendencia a que mayor abundancia condujera a más interacciones (Tabla A3).

Discusión

Tres resultados de este estudio destacan la importancia de la heterogeneidad espacial a pequeña escala para la diversidad de interacciones planta-visitante floral: (1) alto porcentaje de especies únicas de un solo hábitat, (2) alto porcentaje de interacciones únicas de un solo hábitat y (3) alto porcentaje de interacciones únicas debidas a diferencias en las interacciones entre especies compartidas. Las modestas diferencias en el esfuerzo de muestreo entre hábitats no parecen ser la causa principal de las diferencias observadas en la diversidad de interacciones ni de los altos porcentajes de interacciones únicas, pues los patrones se mantuvieron al limitar el análisis a los dos hábitats con una completitud de muestreo estimada mayor de 60% en PE. Debido a su limitado efecto en los resultados generales, a continuación no consideraremos las dos redes a nivel de hábitat más pequeñas y nos centraremos en los patrones y mensajes generales de nuestro estudio.

Las diferencias en las interacciones entre especies compartidas contribuyeron de manera importante al reemplazo de interacciones en ambas áreas de estudio, especialmente en PE. Si bien la dominancia de las diferencias en las interacciones entre especies compartidas es frecuente al estudiar la variación temporal de las interacciones planta-visitante floral (CaraDonna et al. 2017; Hachuy-Filho et al. 2020; Wang et al. 2020), este resultado contrasta con estudios previos sobre la variación espacial de las mismas a escala de paisaje, donde el reemplazo de especies supone la mayor contribución al reemplazo de interacciones (Simanonok y Burkle 2014; Trøjelsgaard et al. 2015; Noreika et al. 2019). Además, contradice la suposición de que las especies que interactúan lo hacen dondequiera que coexisten (Evans et al. 2013; Norfolk et al. 2015) y apoya la hipótesis de que el reemplazo de especies no predice el reemplazo de interacciones (Poisot et al. 2012). Ignorar las diferencias en las interacciones entre especies compartidas por los hábitats oculta un componente importante de la diversidad de interacciones debida a heterogeneidad espacial.

Las diferencias en las interacciones entre especies compartidas pueden explicarse por diferencias entre hábitats: (1) en los rasgos morfológicos, conductuales o fenológicos de las especies y (2) en la abundancia relativa de especies (Poisot et al. 2015). No exploramos las diferencias morfológicas o conductuales, pero dado el corto período de floración, no hubo diferencias fenológicas entre hábitats. Las diferencias en la abundancia de plantas explicaron, al menos parcialmente, la alta contribución de las diferencias en las interacciones entre especies compartidas al reemplazo de interacciones. Este resultado apoya el importante papel de la abundancia de las especies de plantas para predecir las interacciones planta-visitante floral en base a la optimización de la búsqueda de alimento (Heinrich 1975; Stang et al. 2006), y coincide con resultados previos sobre el efecto de la composición vegetal a escala fina en el reemplazo de interacciones planta-visitante floral en alta montaña (Losapio et al. 2019). Las interacciones compartidas, aunque menos numerosas que las interacciones únicas, monopolizaron la mayoría de las visitas, debido a que el número de visitas por espe-

cie suele mostrar una distribución más heterogénea que el número de interacciones por especie (Bascompte et al. 2006). Esto concuerda con hallazgos anteriores que indican que las interacciones frecuentes son espacialmente más consistentes y, por lo tanto, merecen especial consideración para la conservación (Carstensen et al. 2014). Sin embargo, su baja frecuencia no disminuye la importancia de las interacciones únicas para la conservación de la heterogeneidad espacial. Por ejemplo, aunque eliminar las interacciones exclusivas de pradera supuso la pérdida del 16% de las visitas en Sierra Nevada, también supuso la pérdida del 24% al 94% de las visitas de las 10 especies de plantas compartidas entre hábitats (Tabla A3).

Los resultados de los modelos nulos sugieren que los rasgos y la abundancia de las especies probablemente limitaron el reemplazo de interacciones, así como la componente del reemplazo de interacciones debida a diferencias en las interacciones entre especies compartidas entre hábitats en ambas zonas de estudio. Pero solo limitaron el reemplazo de interacciones debido a reemplazo de especies en Sierra Nevada. Esto último podría deberse al bajo porcentaje de interacciones únicas debidas a reemplazo de especies observado en Picos de Europa. En consonancia con lo anterior, las redes observadas también mostraron un porcentaje de visitas correspondientes a interacciones únicas mucho menor que el esperado para una distribución aleatoria de las visitas, debido a que las interacciones compartidas entre hábitats concentraron mayores frecuencias de visita.

La diversidad de interacciones de polinización se ve afectada por los cambios de uso del suelo a través de la destrucción o fragmentación del hábitat (Sabatino et al. 2010; Ferreira et al. 2013). La homogeneización espacial a pequeña escala es un daño menos obvio, pero potencialmente importante. En base a la propuesta de Poisot et al. (2012), nuestros resultados se pueden utilizar para cuantificar el efecto que los cambios de uso del suelo causarán en la diversidad de interacciones de la comunidad vegetal. El efecto máximo que supondría la degradación de un hábitat puede estimarse en términos de porcentajes de especies de plantas, interacciones y visitas a nivel de área de estudio. Igualmente, puede cuantificarse el efecto máximo de dos cambios de uso del suelo plausibles en ecosistemas alpinos: (1) destrucción de praderas por aumento en la presión de acampada en PE y (2) desaparición de praderas debida a una disminución de la capa de nieve a causa del cambio climático en SN. El efecto de la destrucción total de las praderas puede calcularse como el porcentaje de especies, interacciones y visitas que se perderían en cada comunidad al perder este hábitat. Esto supondría la pérdida del 9% de plantas, 31% de interacciones y 18% de visitas en PE y 28% de plantas, 44% de interacciones y 16% de visitas en SN. Aunque la destrucción total de las praderas no es un escenario realista, ilustra cómo una pérdida modesta de especies puede implicar una importante pérdida de interacciones. Este resultado, por un lado, fortalece los argumentos a favor de la conservación de la heterogeneidad espacial en alta montaña y, por otro, invita a utilizar la interrupción de interacciones en lugar de la extinción de especies como alerta temprana del colapso funcional del ecosistema (Valiente-Banuet et al. 2014).

Es necesario tener en cuenta algunas limitaciones y recomendaciones a considerar en futuras investigaciones. En primer lugar, los resultados indican un elevado nivel de idiosincrasia y sería deseable disponer de réplicas espaciales y temporales. En segundo lugar, estudios futuros que combinen información sobre compatibilidad de rasgos y abundancias relativas de plantas pueden mejorar la comprensión de los mecanismos que determinan la ocurrencia y frecuencia espaciales de las interacciones (Dupont et al. 2014; Poisot et al. 2015). En tercer lugar, la materialización de las interacciones varía mucho no solo espacialmente sino también temporalmente (Alarcón et al. 2008; Burkle et al. 2013; Chávez-González et al. 2020). Por tanto, algunas interacciones ausentes pueden deberse a variaciones temporales en las interacciones de polinización (Kaiser-Bunbury et al. 2010; Montero-Castaño y Vilà 2017; Vizentin-Bugoni et al. 2020), cuya inclusión probablemente

reduciría el número de interacciones únicas y, en consecuencia, la pérdida de interacciones predicha. En cuarto lugar, considerar los efectos sobre las tasas reproductivas de las especies vegetales permitiría cuantificar el efecto de disminuir la heterogeneidad espacial de manera más realista, aunque implica una tarea ardua.

Conclusiones

Aunque sabemos que las interacciones planta-visitante floral varían espacialmente, esta es la primera evaluación del papel de la heterogeneidad espacial a pequeña escala en la diversidad de interacciones planta-visitante floral. Encontramos que la heterogeneidad espacial a pequeña escala aumentó la cantidad de interacciones. Además, una gran proporción de interacciones exclusivas de un hábitat fue debida a diferencias en las interacciones entre especies compartidas por los hábitats, lo que demuestra que el reemplazo de especies no predice bien el reemplazo de interacciones. La variación entre hábitats en abundancia de especies de plantas jugó un papel relevante en la explicación de la ocurrencia y frecuencia de interacciones. El estudio de dos ecosistemas alpinos mostró la importancia de conservar la heterogeneidad espacial a pequeña escala para el mantenimiento de la diversidad de las interacciones de polinización y ayudó a predecir el efecto de la homogeneización producida por el cambio climático o los cambios de uso del suelo.

Contribución de los autores

Silvia Santamaría: Análisis formal, Conceptualización, Curaduría de datos, Investigación, Metodología, Redacción - borrador original, Software, Visualización. Marcos Méndez: Administración del proyecto, Adquisición de fondos, Conceptualización, Curaduría de datos, Investigación, Metodología, Recursos, Redacción - revisión y edición, Supervisión, Visualización.

Agradecimientos

Agradecemos a Javier Galeano, Luis Giménez-Benavides, Txema Iriondo, Carlos Lara, Javier Morente y Juanma Pastor su discusión metodológica y de resultados; a Agustina Ventre-Lespiaucq su asesoramiento estadístico sobre comparaciones múltiples; a José Cerca, Marta Correia, Lucía deSoto, Raúl García-Camacho, Luis Giménez-Benavides, Rubén Milla, Alberto L. Teixido y Rubén Torices su trabajo de campo en Picos de Europa o Sierra Nevada; a Miguel Carles-Tolrá, Leopoldo Castro, Xavier Espalader, David Gibbs, David Gutiérrez, María Ángeles Marcos, Anabel Martínez, Verner Michelsen, Francisco Javier Ortiz, Adrian Pont, Alberto Tinaut y Hans-Peter Tschorsnig la identificación de los insectos, a Juan Lorite la identificación de plantas de Sierra Nevada, al personal de los Parques Nacionales los permisos y a los guardas del refugio J. R. Lueje, por hacer más fácil el trabajo de campo en Picos de Europa. Paul CaraDonna hizo comentarios muy útiles a un borrador anterior. Todos los autores confirman la ausencia de conflicto de intereses. Este trabajo fue apoyado por el proyecto URJC-CM-2007-CET-1620 de la Universidad Rey Juan Carlos y la Comunidad de Madrid y el proyecto 014/2009 del Organismo Autónomo de Parques Nacionales.

Referencias

Alarcón, R., Waser, N.M., Ollerton, J. 2008. Year-to-year variation in the topology of a plant-pollinator interaction network. *Oikos* 117(12): 1796-1807.

Bascompte, J., Jordano, P., Olesen, J.M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312(5772): 431-433.

Bond, W.J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 344(5795): 83-90.

Buchmann, S.L., Nabhan, G.P. 1996. *The forgotten pollinators*. Island Press, Washington D.C., Estados Unidos.

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(6127): 1611-1615.

CaraDonna, P.J., Petry, W.K., Brennan, R.M., Cunningham, J.L., Bronstein, J.L., Waser, N.M., Sanders, N.J. 2017. Interaction rewiring and the rapid turnover of plant-pollinator networks. *Ecology Letters* 20(3): 385-394.

Carstensen, D.W., Sabatino, M., Trøjelsgaard, K., Morellato, L.P.C. 2014. Beta diversity of plant-pollinator networks and the spatial turnover of pairwise interactions. *PLoS ONE* 10(2): e0117763.

Chávez-González, E., Vizentin-Bugoni, J., Vázquez, D.P., MacGregor-Fors, I., Dattilo, W., Ortiz-Pulido, R. 2020. Drivers of the structure of plant-hummingbird interaction networks at multiple temporal scales. *Oecologia* 193(4): 913-924.

Clench, H. 1979. How to make regional lists of butterflies: some thoughts. *Journal of the Lepidopterists' Society* 33(4): 216-231.

Colwell, R.K. 2013. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 9. User's Guide and application. Disponible en: <http://purl.oclc.org/estimates>.

Davidowitz, G., Rosenzweig, M.L. 1998. The latitudinal gradient of species diversity among North American grasshoppers (Acrididae) within a single habitat: a test of the spatial heterogeneity hypothesis. *Journal of Biogeography* 25(3): 553-560.

DeMers, M., May, G. 2020. Habitat-scale heterogeneity maintains fungal endophyte diversity in two native prairie legumes. *Mycologia* 4(1): 1-13.

Dirnböck, T., Dullinger, S., Grabherr, G. 2003. A regional impact assessment of climate and land-use change on alpine vegetation. *Journal of Biogeography* 30(3): 401-417.

Dornelas, M., Gotelli, N.J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C. et al. 2014. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science* 344(6181): 296-299.

Dupont, Y.L., Trøjelsgaard, K., Hagen, M., Henriksen, M.V., Olesen, J.M., Pedersen, et al. 2014. Spatial structure of an individual-based plant-pollinator network. *Oikos* 123(11): 1301-1310.

Ehrlich, P., Raven, P. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18(4): 586-608.

Escudero, A., Giménez-Benavides, L., Rubio, A., Iriondo, J.M. 2004. Patch dynamics and islands of fertility in a high mountain Mediterranean community. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36(4): 518-527.

Evans, D.N., Pocock, M.J.O., Memmott, J. 2013. The robustness of a network of ecological networks to habitat loss. *Ecology Letters* 16(7): 844-852.

Ferreira, P.A., Boscolo, D., Viana, B.F. 2013. What do we know about the effects of landscape changes on plant-pollinator interaction networks? *Ecological Indicators* 31: 35-40.

Gottfried, M. Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barančok, P., Alonso, J.L.B. et al. 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* 2(2): 111-115.

Hachuy-Filho, L., Ballarin, C.S., Amorim, F.W. 2020. Changes in plant community structure and decrease in floral resource availability lead to a high temporal beta-diversity of plant-bee interactions. *Arthropod-Plant Interactions* 14(5): 571-583.

Harvey, E., Gounand, I., Ward, C. L., Altermatt, F. 2017. Bridging ecology and conservation: from ecological networks to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology* 54(2): 371-379.

Haslett, J. 1997. Insect communities and the spatial complexity of mountain habitat. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6(1): 39-48.

Heinrich, B. 1975. Energetics of pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6(1): 139-170.

Herrera, C.M. 2005. Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *American Journal of Botany* 92(1): 13-20.

Kaiser-Bunbury, C.N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C.B., Caffisch, A. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters* 13(4): 442-452.

Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C. et al. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B* 274(1608): 303-313.

Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., et al. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters* 10(4): 299-314.

- Lechowicz, M.J., Bell, G. 1991. The ecology and genetics of fitness in forest plants. II. Microspatial heterogeneity of edaphic environment. *Journal of Ecology* 79(3): 687-696.
- Losapio, G., Fortuna, M.A., Bascompte, J., Schmid, B., Michalet, R., Neumeyer, R. et al. 2019. Plant interactions shape pollination networks via nonadditive effects. *Ecology* 100(3): e02619.
- MacArthur, R.H., MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42(3): 594-598.
- McGill, B.J., Dornelas, M., Gotelli, N.J., Magurran, A.E. 2015. Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology and Evolution* 30(2): 104-113.
- Miklós, I., Podani, J. 2004. Randomization of presence-absence matrices: comments and new algorithms. *Ecology* 85(1): 86-92.
- Molero-Mesa, J., Pérez-Raya, F., Valle, F. 1992. *Parque Natural de Sierra Nevada. Paisaje, Fauna, Flora, Itinerarios*. Ed. Rueda, Madrid.
- Montero-Castaño, A., Vilà, M. 2017. Influence of the honeybee and trait similarity on the effect of a non-native plant on pollination and network rewiring. *Functional Ecology* 31(1): 142-152.
- Moreira, E.F., Boscolo, D., Viana, B.F. 2015. Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. *PLoS ONE* 10(4): e0123628.
- Nava, H.S., Fernández Casado, M.A. 1995. *Flora de alta montaña. Picos de Europa*. Organismo Autónomo Parques Nacionales y Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Noreika, N., Bartomeus, I., Winsa, M., Bommarco, R., Ockinger, E. 2019. Pollinator foraging flexibility mediates rapid plant-pollinator network restoration in semi-natural grasslands. *Scientific Reports* 9: 15473.
- Norfolk, O., Eichhorn, M.P., Gilbert, F.S. 2015. Contrasting patterns of turnover between plants, pollinators and their interactions. *Diversity and Distributions* 21(4): 405-415.
- Olden, J.D. 2006. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography* 33(12): 2027-2039.
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120(3): 321-326.
- Petanidou, T., Kallimanis, A.S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S.P., Pantis, J.D. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters* 11(6): 564-575.
- Poisot, T., Canard, E., Moullot, D., Mouquet, N., Gravel, D. 2012. The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology Letters* 15(12): 1353-1361.
- Poisot, T., Stouffer, D.B., Gravel, D. 2015. Beyond species: why ecological interactions vary through space and time. *Oikos* 124(3): 243-251.
- Sabatino, M., Maceira, N., Aizen, M.A. 2010. Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs. *Ecological Applications* 20(6): 1491-1497.
- Simanonok, M.P., Burkle, L.A. 2014. Partitioning interaction turnover among alpine pollination networks: spatial, temporal, and environmental patterns. *Ecosphere* 5(11): 149.
- Stang, M., Klinkhamer, P.G.L. van der Meijden, E. 2006. Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. *Oikos* 112(1): 111-121.
- Stein, A., Gerstner, K., Kreft, H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17(7): 866-880.
- Thomson, J.D. 1981. Spatial and temporal components of resource assessment by flower-feeding insects. *Journal of Animal Ecology* 50(1): 49-59.
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Arnan, X., Osorio, S., Barril-Graells, H., da Rocha-Filho, L.C. et al. 2014. Determinants of spatial distribution in a bee community: nesting resources, flower resources, and body size. *PLoS ONE* 9(5): e97255.
- Torné-Noguera, A., Arnan, X., Rodrigo, A., Bosch, J. 2020. Spatial variability of hosts, parasitoids and their interactions across a homogeneous landscape. *Ecology and Evolution* 10(8): 3696-3705.
- Trøjelsgaard, K., Jordano, P., Carstensen, D.W., Olesen, J.M. 2015. Geographical variation in mutualistic networks: similarity, turnover and partner fidelity. *Proceedings of the Royal Society B* 282(1802): 20142925.
- Tylianakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, A., Bascompte, J. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143(10): 2270-2279.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., et al. 2014. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29(3): 299-307.
- Vizentin-Bugoni, J., Debastiani, V.J., Bastazini, V.A.G., Maruyama, P.K., Sperry, J.H. 2020. Including rewiring in the estimation of the robustness of mutualistic networks. *Methods in Ecology and Evolution* 11(1): 106-116.
- Wang, X., Zeng, T., Wu, M., Zhang, D. 2020. Seasonal dynamic variation of pollination network is associated with the number of species in flower in an oceanic island community. *Journal of Plant Ecology* 13(5): 657-666.

Apéndice 1

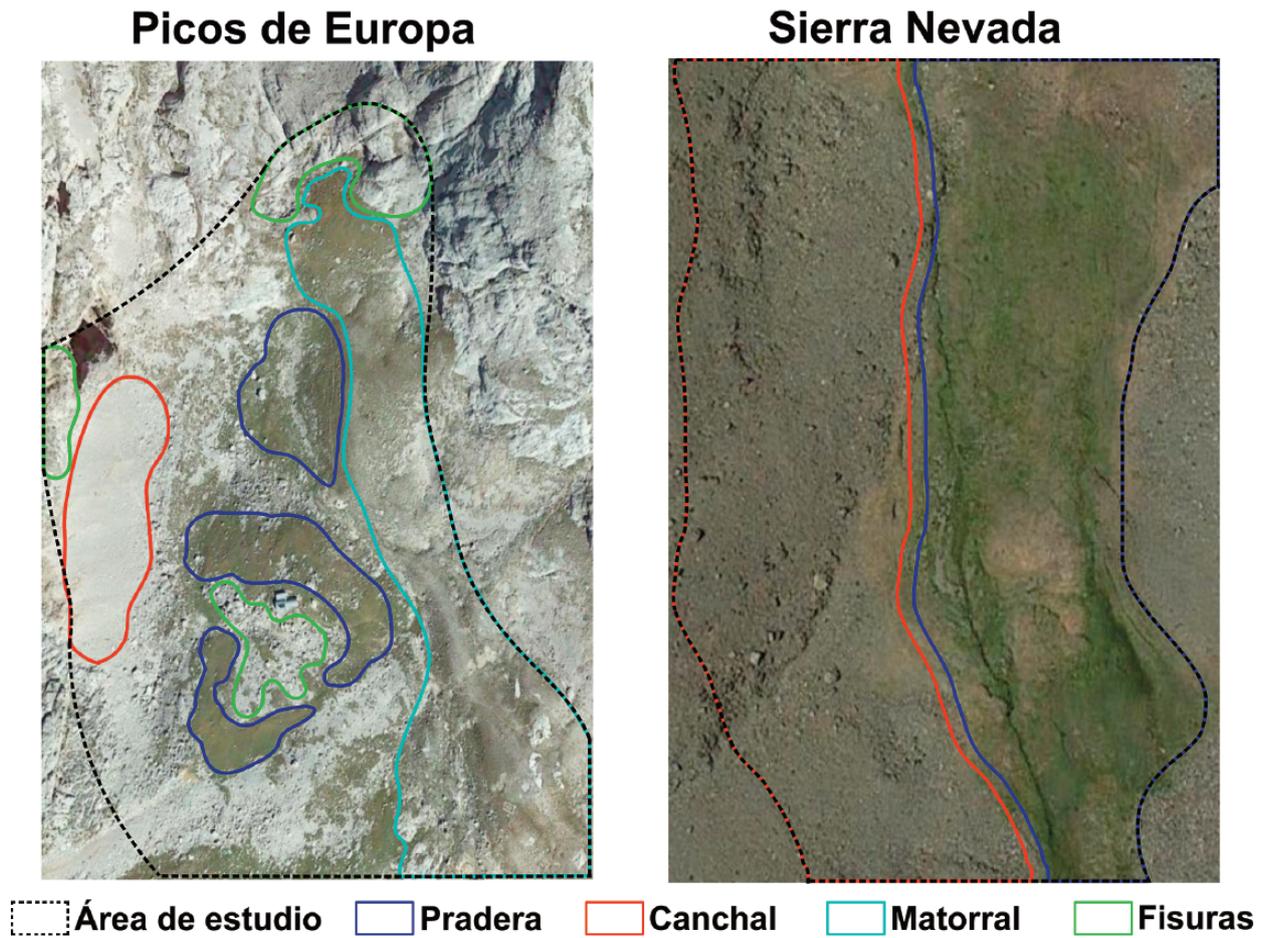


Figura A1. Distribución espacial de los diferentes tipos de hábitat en cada área de estudio.

Figure A1. Spatial distribution of the different habitats within each study areas.

Tabla A1. Dimensiones de las redes a nivel de hábitat de Picos de Europa y Sierra Nevada.

Table A1. Dimensions of habitat-level networks of Picos de Europa and Sierra Nevada.

	Picos de Europa				Sierra Nevada	
	Pradera	Matorral	Fisuras	Canchal	Pradera	Canchal
Nº de especies de plantas	51	47	60	15	21	23
Nº de especies de visitantes florales	85	73	58	21	89	78
Nº de interacciones	444	373	261	41	299	287

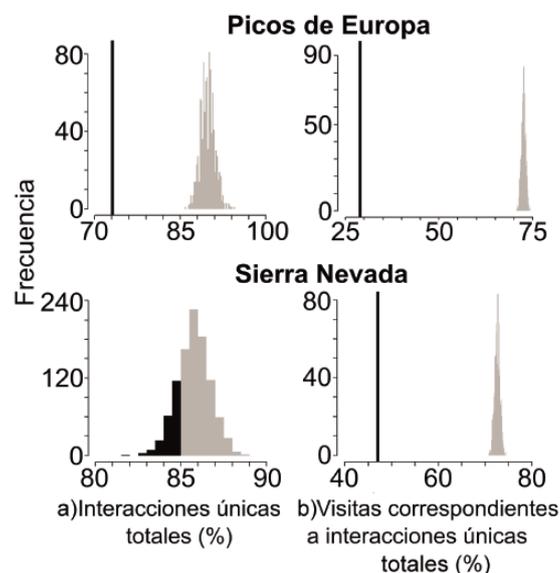


Figura A2. Porcentaje de interacciones únicas totales de alguno de los hábitats (panel izquierdo) y visitas correspondientes a interacciones únicas totales de alguno de los hábitats (panel derecho) de las redes observadas a nivel de área de estudio (negro) de Picos de Europa (panel superior) y Sierra Nevada (panel inferior) en comparación con las de 1000 redes simuladas a nivel de área de estudio (gris), construidas mediante la combinación de redes simuladas a nivel de hábitat (modelo nulo quasiswap) que comparten el mismo número de especies que los hábitats originales.

Figure A2. Percentage of total interactions unique to one the habitats (left panel) and visits corresponding to total interactions unique to one of the habitats (right panel) of the observed networks at the study area level (black) of Picos de Europa (upper panel) and Sierra Nevada (lower panel) compared to those of 1000 simulated networks at the study area level (grey), composed by the compilation of simulated networks at the habitat level (quasiswap null model) which share the same number of species than the original habitats.

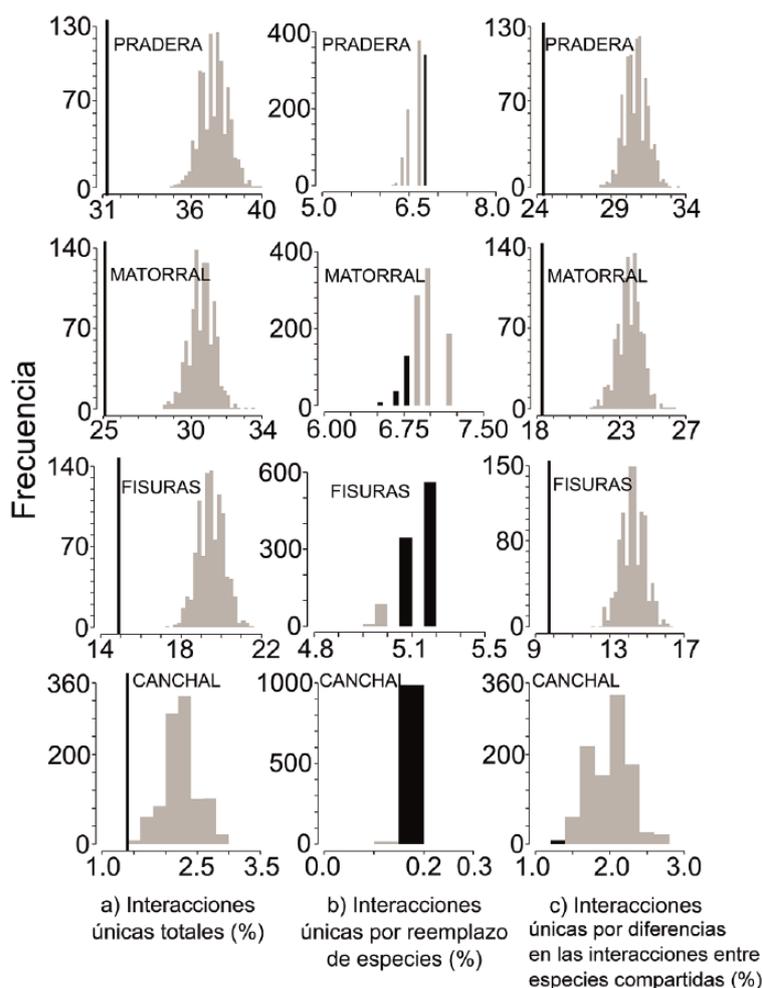


Figura A3. Porcentaje de interacciones únicas totales (izquierda), por reemplazo de especies (centro) y por diferencias en las interacciones entre especies compartidas (derecha) de las redes observadas (negro) para cada hábitat en Picos de Europa en comparación con las de 1000 redes simuladas (gris) (modelo nulo quasiswap), con el mismo número de especies compartidas.

Figure A3. Percentage of total unique interactions (left), unique interactions by species turnover (center) and unique interactions by differences in interactions among shared species (right) of the observed (black) networks for each habitat in Picos de Europa compared to those of 1000 simulated networks (grey) with the same dimensions (quasiswap null model), with the same number of shared species.

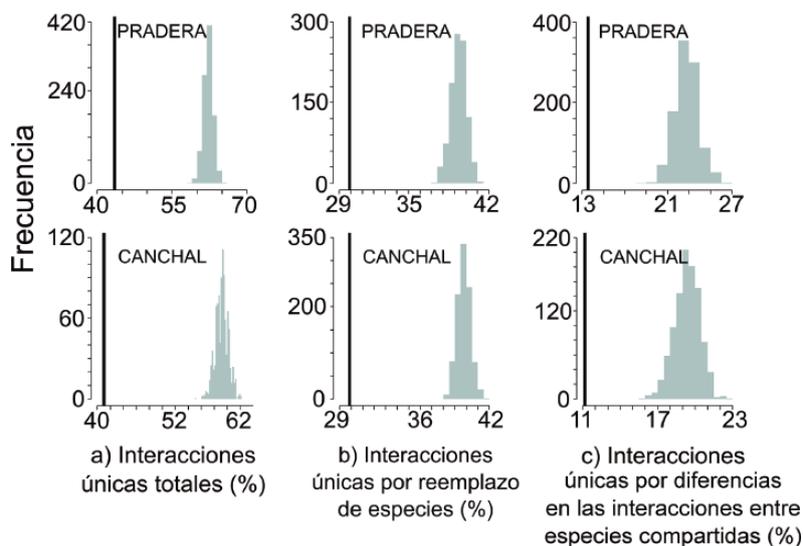


Figura A4. Porcentaje de interacciones únicas totales (izquierda), únicas por reemplazo de especies (centro) y únicas por diferencias en las interacciones entre especies compartidas (derecha) de las redes observadas (negro) para cada hábitat en Sierra Nevada en comparación con las de 1000 redes simuladas (gris) (modelo nulo quasiswap), con el mismo número de especies compartidas.

Figure A4. Percentage of total unique interactions (left), unique interactions by species turnover (center) and unique interactions by differences in interactions among shared species (right) of the observed (black) networks for each habitat in Sierra Nevada compared to those of 1000 simulated networks (grey) with the same dimensions (quasiswap null model), with the same number of shared species.

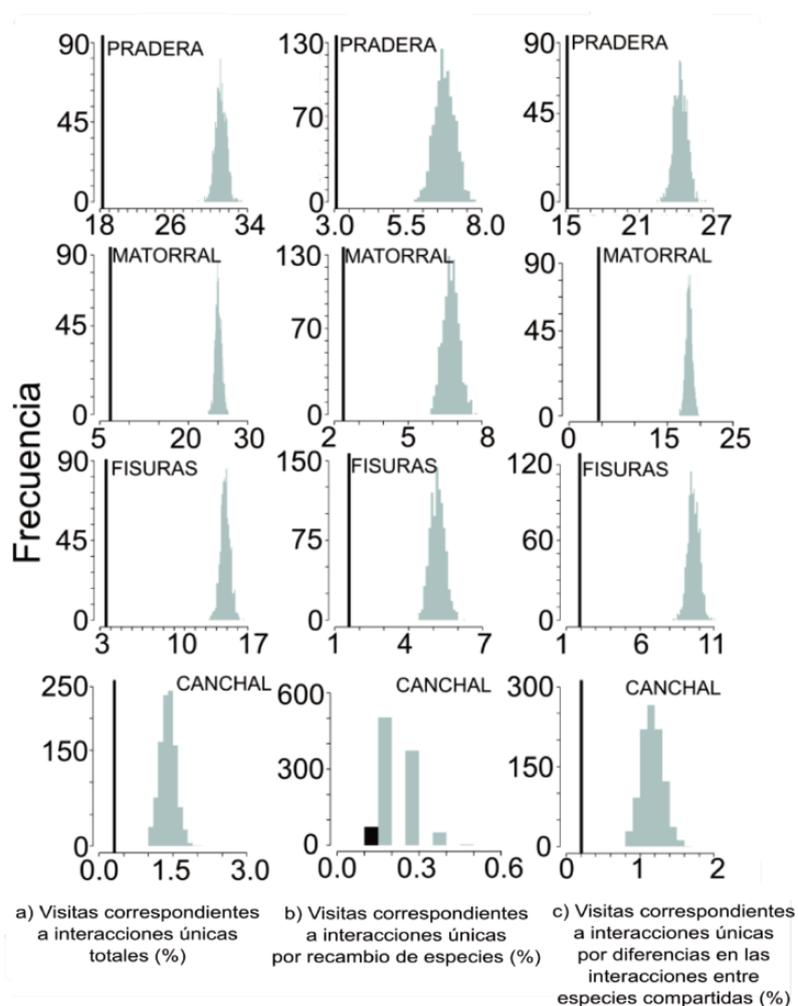


Figura A5. Porcentaje de visitas correspondientes al total de interacciones únicas, interacciones únicas por reemplazo de especies e interacciones únicas por diferencias en las interacciones entre especies compartidas de los hábitats observados de la red de Picos de Europa (negro) frente a 1000 hábitats simulados con la misma distribución de interacciones pero distribución aleatoria de visitas (gris).

Figure A5. Percentage of visits corresponding to total unique interactions, unique interactions by species turnover and unique interactions by differences in interactions among shared species of observed habitats of Picos de Europa network (black) vs. 1000 simulated habitats with the same distribution of interactions but randomized distribution of visits (grey).

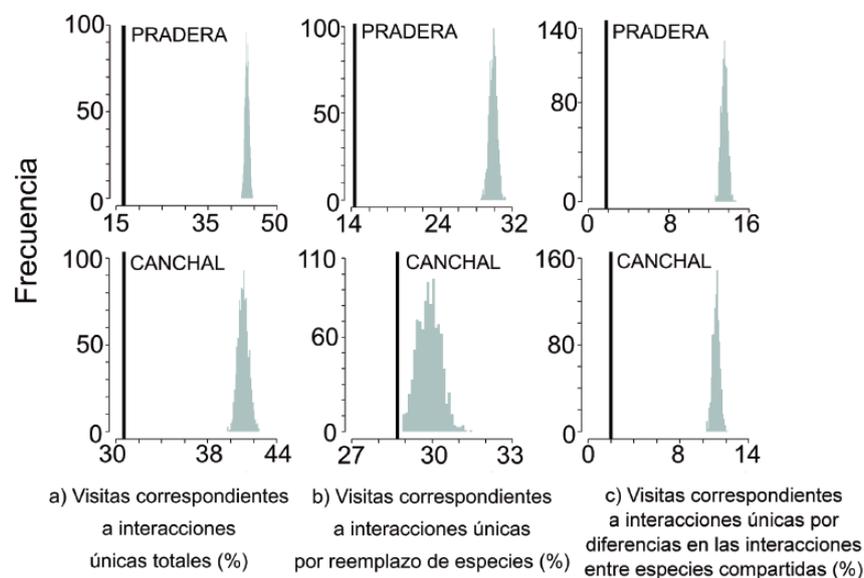


Figura A6. Porcentaje de visitas correspondientes al total de interacciones únicas, interacciones únicas por reemplazo de especies e interacciones únicas por diferencias en las interacciones entre especies compartidas de los hábitats observados de la red de Sierra Nevada (negro) frente a 1000 hábitats simulados con la misma distribución de interacciones pero distribución aleatoria de visitas (gris).

Figure A6. Percentage of visits corresponding to total unique interactions, unique interactions by species turnover and unique interactions by differences in interactions among shared species of observed habitats of Sierra Nevada network (black) vs. 1000 simulated habitats with the same distribution of interactions but randomized distribution of visits (grey).

Tabla A2. Número de interacciones y visitas de plantas de la red de Picos de Europa en el hábitat donde fueron más abundantes (hábitat principal) en comparación con los otros hábitats donde estas plantas estuvieron presentes. Se excluyeron las especies de plantas raras y poco visitadas.

Table A2. Number of interactions and visits of plants of the Picos de Europa network in the habitat where they were most abundant (main habitat) compared to the other habitats where these plants were present. Rare and poorly visited plant species have been excluded.

Especies de plantas	Hábitat principal	Pradera		Matorral		Fisuras		Canchal	
		Interacciones	Visitas	Interacciones	Visitas	Interacciones	Visitas	Interacciones	Visitas
<i>Alchemilla plicatula</i>	Matorral	12	52	2	2	14	26	1	1
<i>Anthyllis vulneraria</i>	Matorral	1	9	7	77	3	13	-	-
<i>Arenaria purpurascens</i>	Matorral	10	67	11	41	4	8	2	2
<i>Armeria cantabrica</i>	Pradera	35	387	9	178	6	72	1	1
<i>Dethawia tenuifolia</i>	Matorral	5	10	11	29	5	6	4	4
<i>Eryngium bourgatii</i>	Pradera	15	77	-	-	9	69	11	48
<i>Galium album</i>	Pradera	6	23	-	-	6	8	2	2
<i>Gentiana verna</i>	Matorral	6	9	4	12	-	-	-	-
<i>Gypsophylla repens</i>	Matorral	4	11	13	20	12	45	-	-
<i>Helianthemum nummularium</i>	Matorral	15	53	20	212	14	72	-	-
<i>H. oelandicum</i>	Matorral	3	4	15	40	2	2	-	-
<i>Lotus corniculatus</i>	Pradera	12	93	4	6	5	7	3	7
<i>Minuartia verna</i>	Matorral	1	2	11	37	6	11	-	-
<i>Myosotis alpestris</i>	Matorral	7	20	5	11	3	6	3	3
<i>Paronychia kapela ssp. serpyllifolia</i>	Canchal	-	-	0	0	7	22	0	0
<i>Pritzelago alpina</i>	Pradera	19	76	21	142	1	1	-	-
<i>Ranunculus alpestris</i>	Canchal	3	4	2	14	2	7	0	0
<i>R. bulbosus</i>	Pradera	22	183	10	30	1	1	-	-
<i>R. carinthiacus</i>	Pradera	15	63	12	63	-	-	-	-
<i>Saxifraga conifera</i>	Matorral	2	3	10	64	3	8	-	-
<i>Scilla verna</i>	Pradera	16	91	6	27	-	-	-	-
<i>Sempervivum vicenteii</i>	Pradera	13	44	-	-	7	24	-	-
<i>Sideritis hyssopifolia</i>	Fisura	-	-	0	0	6	9	-	-
<i>Silene acaulis</i>	Matorral	15	35	22	215	7	43	-	-
<i>Thymus praecox</i>	Matorral	26	216	23	225	16	131	2	6
<i>Trifolium pratense</i>	Pradera	6	30	-	-	1	1	-	-
<i>T. thalli</i>	Pradera	10	121	5	15	6	14	1	3
<i>Vicia pyrenaica</i>	Canchal	6	21	3	6	2	3	0	0

Tabla A3. Número de interacciones y visitas de plantas de la red de Sierra Nevada en el hábitat donde fueron más abundantes (hábitat principal) en comparación con el otro hábitat donde estaban presentes estas especies de plantas. Se han excluido las especies de plantas raras y poco visitadas.

Table A3. Number of interactions and visits of plants of the Sierra Nevada network in the habitat where they were most abundant (main habitat) compared to the other habitat where these plant species were present. Rare and poorly visited plant species have been excluded.

Especies de plantas	Hábitat principal	Pradera		Canchal	
		Interacciones	Visitas	Interacciones	Visitas
<i>Arenaria tetraquetra</i>	Canchal	39	740	56	2395
<i>Campanula hermini</i>	Pradera	11	29	2	2
<i>Carduus carlinoides</i>	Pradera	9	195	17	310
<i>Euphrasia willkommii</i>	Pradera	10	18	4	31
<i>Herniaria boissieri</i>	Canchal	14	139	6	35
<i>Jasione amethystina</i>	Canchal	7	208	26	655
<i>Leontodon microcephalus</i>	Pradera	34	444	20	134
<i>Linaria aeruginea</i>	Canchal	1	13	1	1
<i>Lotus corniculatus</i>	Pradera	8	678	6	66
<i>Silene rupestris</i>	Pradera	11	145	8	47