



Efectos del cambio global sobre la dinámica poblacional de la fauna de montaña

David Gutiérrez^{1,*}

(1) Área de Biodiversidad y Conservación, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipán s/n, Móstoles, Madrid, 28933, España.

* Autor de correspondencia: David Gutiérrez [david.gutierrez@urjc.es]

> Recibido el 12 de febrero de 2021 - Aceptado el 05 de abril de 2021

Cómo citar: Gutiérrez, D. 2021. Efectos del cambio global sobre la dinámica poblacional de la fauna de montaña. *Ecosistemas* 30(1): 2177. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2177>

Efectos del cambio global sobre la dinámica poblacional de la fauna de montaña

Resumen: Las montañas ocupan el 27% de la superficie terrestre y están presentes en casi todos sus biomas. Son sistemas que albergan una elevada proporción de especies endémicas y de climas fríos y aportan diversos servicios ecosistémicos. Sin embargo, a pesar de su topografía abrupta, las montañas no están exentas de los impactos del cambio global que, entre otras cosas, han afectado a la dinámica de las poblaciones de fauna, suponiendo en algunos casos retracciones que han incrementado su riesgo de extinción regional. Además, el rango de respuestas observado es amplio debido a los efectos de diversos factores extrínsecos (ambientales) e intrínsecos sobre las poblaciones. Este trabajo revisa las evidencias existentes de los impactos del cambio climático y las alteraciones en los usos del suelo sobre las poblaciones animales de montaña. Para ello, (1) se presenta una síntesis de las tendencias temporales de la climatología y de los usos del suelo, atendiendo a su variación a lo largo del gradiente altitudinal; (2) se describen los tipos de datos disponibles; (3) se sintetizan los patrones encontrados según el tipo de información analizada, así como los posibles mecanismos que explican su variabilidad; y (4) se proponen algunas posibles mejoras para la toma y la interpretación de los datos utilizados en el estudio del impacto del cambio global en poblaciones de montaña.

Palabras clave: altitud; cambio climático; cambios en los usos del suelo; colonización-extinción; desplazamiento altitudinal; tendencia poblacional

Effects of global change on population dynamics of montane animals

Abstract: Mountains cover 27% of land area and occur in most terrestrial biomes. They hold a high proportion of endemic and cold-associated species, and provide a wide range of ecosystem services. However, despite of their rugged relief, mountain areas are not free from the impact from global change, which has affected animal population dynamics, including range retractions that have increased extinction risk. Furthermore, there are a wide range of biological responses due to the effects of extrinsic (environmental) and intrinsic factors on populations. Here, I review the existing evidence on impacts from climate and land-use changes on montane animal populations. I (1) summarise the temporal trends of climate and land-use, particularly over the elevational range; (2) describe the data types available; (3) summarise the patterns found according to the information analysed, and the potential explanatory mechanisms; and (4) provide some improvements for collecting and interpreting data used for studying the impact of global change on montane populations.

Keywords: elevation; climate change; land-use changes; colonization-extinction; elevational shift; population trend

Introducción

Las montañas son sistemas que ocupan el 27% de la superficie terrestre y que tienen una gran relevancia en conservación. Así, son puntos clave de especies endémicas, constituyen un refugio para los organismos de climas fríos y aportan diversos servicios ecosistémicos tales como el suministro de agua y de otros recursos, así como la regulación del clima regional (Woodwell 2004; Rodríguez-Rodríguez et al. 2011). Sin embargo, a pesar de ser habitualmente zonas remotas, no están exentas de las distintas presiones ejercidas por el cambio global, tales como el cambio climático y los cambios en los usos del suelo (Harris et al. 2014). Algunas estimaciones prevén que las montañas experimentarán un aumento de temperatura del orden de 0.25-0.4°C por década durante los próximos 20-50 años debido al cambio climático (Nogués-Bravo et al. 2007).

Las montañas se definen como zonas elevadas de terreno caracterizadas por una combinación de valores mínimos de altitud, pendiente y desnivel (para las distintas categorías, véase UNEP 2002). De esta forma, su relieve se traduce en gradientes físicos y climáticos que influyen sobre los organismos (Körner 2007; Rodríguez-Rodríguez et al. 2011). El área y la temperatura están entre las variables relevantes ligadas a la altitud, con una relación negativa, mientras la precipitación presenta patrones altitudinales más particulares (Körner 2007). En cuanto a los usos del suelo, tienen una mayor incidencia en las altitudes bajas debido a la mayor explotación de recursos y densidad de asentamientos humanos en esa zona (Nogués-Bravo et al. 2008). En cualquier caso, la extrema variación espacial del componente abiótico a lo largo de las laderas de las montañas implica que muchas especies estén restringidas a una parte del gradiente altitudinal, presentando límites inferiores y/o superiores de distribución (Hodkinson 2005). Como consecuen-

cia, el impacto del cambio global, particularmente el climático, ha supuesto la alteración de la distribución altitudinal de muchos organismos, con una tendencia general al ascenso en altitud asociado al aumento de temperatura (Lenoir y Svenning 2015; Rumpf et al. 2019). Así mismo, se han detectado también cambios en abundancia que apuntan a un declive poblacional generalizado de la fauna en algunas zonas de montaña (Lehikoinen et al. 2019). Sin embargo, las respuestas observadas presentan mucha variación inter- e intraespecífica que no puede ser atribuida únicamente a los cambios térmicos (Chen et al. 2011a; Rumpf et al. 2019). Para interpretar esta variación, hay que tener en cuenta por un lado la diversidad de métodos y análisis existentes para estudiar el problema y por otro, el amplio espectro de factores (aparte de la temperatura) que pueden estar implicados en los desplazamientos altitudinales y declives poblacionales (Tingley et al. 2012). Además, la mayoría de los estudios han sido enfocados desde el punto de vista del cambio climático, mientras que los cambios en los usos del suelo, que pueden tener efectos importantes sobre las poblaciones, han tenido una relevancia secundaria (Sirami et al. 2017).

Los factores implicados en los cambios poblacionales pueden clasificarse en dos tipos, ambientales (o extrínsecos) e intrínsecos (Williams et al. 2008). Los factores ambientales generan diferencias en la dinámica poblacional (colonización-extinción y abundancia) por medio de la variación espacial y/o temporal de las condiciones ambientales, mientras que los intrínsecos lo hacen a través de la variación de las propias respuestas de los organismos al ambiente (Williams et al. 2008; véase por ejemplo Martínez-Padilla et al. 2014). Dentro de los factores ambientales se encuentran variables abióticas, como la temperatura y la disponibilidad de agua, y bióticas, como la abundancia de recursos y la incidencia de competidores. Por ejemplo, la exposición de distintas especies o poblaciones a diferentes tasas de calentamiento podría dar lugar a diferencias en los desplazamientos altitudinales (Chen et al. 2011a), incluso si responden de la misma manera a la temperatura. Dentro de los factores intrínsecos se incluyen las características de las especies y poblaciones que determinan, entre otras cosas, el grado de sensibilidad a una determinada variable ambiental, el rango de tolerancia a la misma o la capacidad de dispersión (MacLean y Beissinger 2017).

Esta revisión se centra en los efectos del cambio global sobre las poblaciones animales en zonas de montaña, atendiendo a dos de sus componentes principales, el cambio climático y los cambios en los usos del suelo. La revisión se focaliza en animales debido a que la respuesta de sus poblaciones a los cambios ambientales (en términos de abundancia) es muy distinta a la de las plantas debido a diferencias importantes en características de sus ciclos de vida, tales como el tiempo de generación, las capacidades de dispersión y colonización y la incidencia de periodos de dormición (Cusser et al. 2021).

El núcleo de la revisión lo componen estudios fundamentados en observaciones, mencionando sólo de forma puntual aquellos que se basan en proyecciones futuras. En primer lugar, se realiza una síntesis de las tendencias temporales de las variables climáticas principales y de los usos del suelo en zonas de montaña, reflejando sobre todo a su variación a lo largo del gradiente altitudinal. En segundo lugar, se describen los tipos de datos utilizados para estudiar los efectos del cambio global sobre las poblaciones de montaña, basándose en criterios relacionados con la calidad de la información. A continuación, se presenta una síntesis de los patrones encontrados en las poblaciones animales según el tipo de información analizada, presencia-ausencia o abundancia, así como de los distintos mecanismos que pueden explicar su variabilidad. Por último, se indican algunas propuestas para mejorar la toma y la interpretación de los datos utilizados para estudiar el impacto del cambio global en poblaciones de montaña.

Cambio global en montañas

Hay dos cuestiones fundamentales con respecto a los factores ambientales responsables del cambio global en zonas de montaña.

La primera es si muestran una tasa de cambio superior en las zonas montañosas con respecto a no montañosas y la segunda, si dentro de una misma región esa tasa de cambio depende (positivamente) de la altitud (Rangwala y Miller 2012). Desde un punto de vista ecológico, la evidencia a favor de estas dos cuestiones implicaría una mayor exposición de los organismos de montaña a los efectos del cambio global y, por tanto, para una misma sensibilidad, una mayor vulnerabilidad con respecto a los de zonas no montañosas (Pepin et al. 2015).

Rangwala y Miller (2012) revisaron estos dos aspectos para la temperatura. A pesar de que había evidencias a favor de un mayor calentamiento en las zonas montañosas con respecto a las no montañosas, los análisis realizados no fueron del todo concluyentes debido a que las comparaciones fueron a escalas espaciales muy diferentes y a que la representatividad de los datos climáticos de las zonas de montaña fue limitada (Rangwala y Miller 2012). Con respecto al efecto altitudinal sobre la tasa de calentamiento, un número sustancial de estudios mostraron un mayor aumento de temperatura a altitudes elevadas. No obstante, el patrón no era universal y en algunas regiones montañosas las tendencias fueron en sentido inverso. En otras, hubo una fuerte estacionalidad y dependencia de la variable considerada (temperatura media, máxima o mínima) (Rangwala y Miller 2012). El cambio en la temperatura de la superficie terrestre es el resultado de su equilibrio energético, de manera que todos aquellos factores que incrementen el flujo neto de energía a lo largo del gradiente altitudinal podrían ser responsables de una mayor tasa de calentamiento en zonas elevadas (Pepin et al. 2015). Debido a que el rango de posibles factores y modos de actuación implicados es amplio, sería esperable la variabilidad encontrada en los patrones.

En el caso de la precipitación, apenas hay evidencias sobre los cambios en su tendencia temporal con la altitud. Los escasos trabajos realizados con datos de estaciones meteorológicas indican una mayor tasa de aumento de la precipitación en zonas altas, al menos en algunos meses del año (Van Beusekom et al. 2015; Li et al. 2017). Este patrón parece estar ligado al efecto de la mayor tasa de calentamiento a altitudes elevadas descrito anteriormente, ya que el aire a más temperatura puede contener una mayor cantidad de vapor de agua y por lo tanto generar más precipitación. No obstante, puede haber otros posibles mecanismos implicados en este aumento de la precipitación, como los cambios en la circulación atmosférica a gran escala (Li et al. 2017).

A diferencia de la climatología, los cambios en los usos del suelo se han cuantificado de múltiples formas dependiendo del paisaje de la región, las actividades implicadas y la disponibilidad de datos en el tiempo. Por ejemplo, en algunos casos se ha utilizado la cobertura forestal como referencia, con la que se ha detectado una amplia diversidad de patrones altitudinales de deforestación y recuperación del bosque en distintos macizos montañosos (Guo et al. 2018). No obstante, hay zonas en las que apenas se han observado variaciones temporales en la cobertura forestal (Reif y Flousek 2012; Dulle et al. 2016), e incluso en las que no se han detectado evidencias destacables de impacto humano sobre los ecosistemas, de manera que, a priori, pueden descartarse los cambios en los usos del suelo como un agente del cambio global (Freeman et al. 2018).

Un ejemplo de la complejidad estacional y espacial, así como de la singularidad regional de los cambios ambientales es el patrón de temperatura de la Sierra de Guadarrama. En esta zona montañosas, se están registrando datos de temperatura de manera continuada desde el año 2005 hasta la actualidad en 24 localidades que cubren todo el gradiente altitudinal (590-2250 m) (Gutiérrez y Wilson 2020, 2021). Aunque la temperatura media anual no muestra una tendencia evidente durante el periodo estudiado de 14 años (Fig. 1a), hay una fuerte componente estacional en dicha tendencia, con un aumento de temperatura que llega a superar +1°C por década en los meses de otoño e invierno (Fig. 1a). Se observa también una componente espacial en los cambios de temperatura, reflejado en unas mayores tasas de calentamiento en las zonas más altas durante los meses de octubre y diciembre (Fig. 1b).

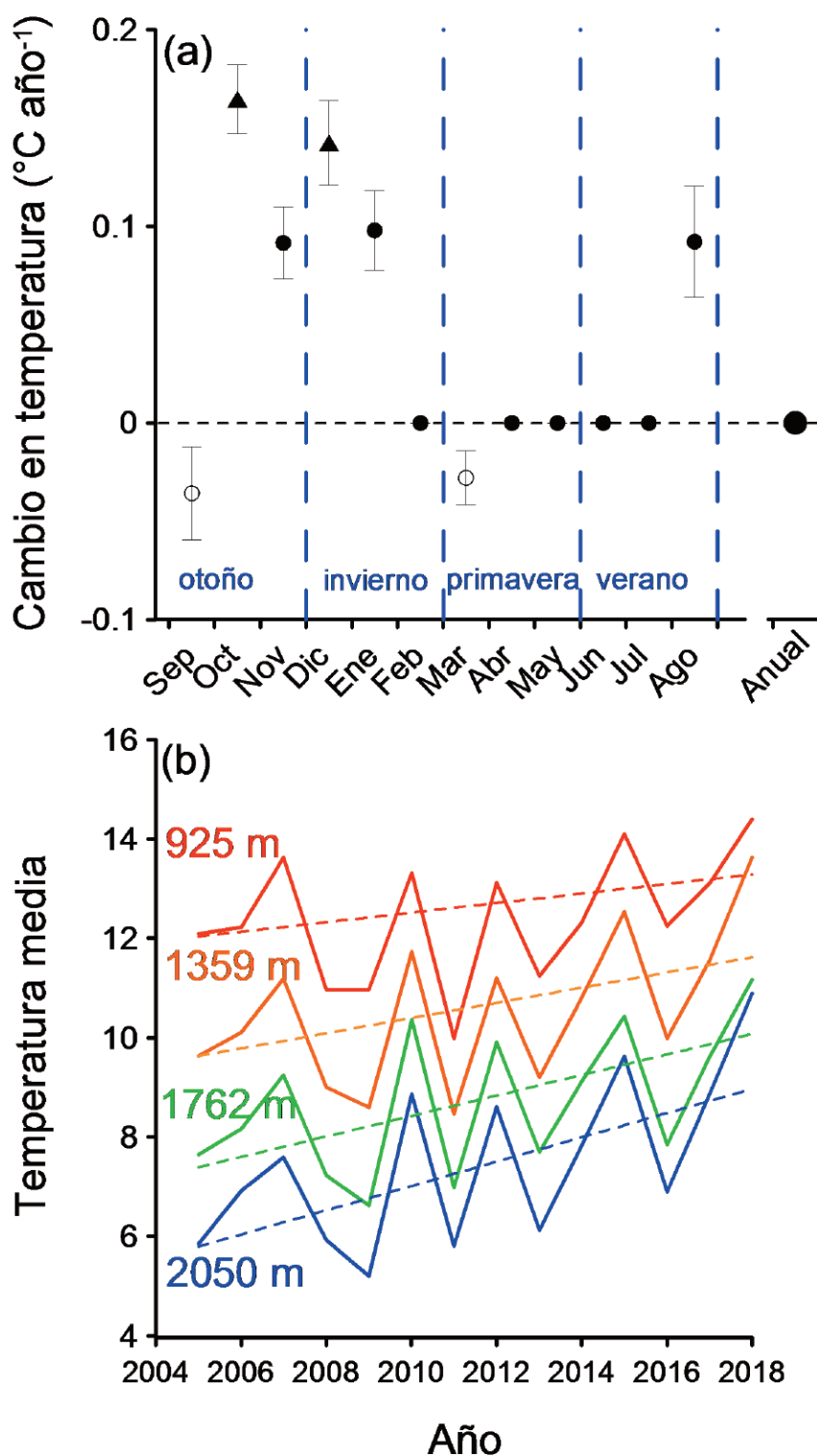


Figura 1. a) Cambio en las temperaturas medias mensuales (septiembre del año previo a agosto del año en curso) y anual con respecto al tiempo durante el periodo 2005-2018 en la Sierra de Guadarrama. Se observa una mayor tasa de calentamiento en los meses de otoño e invierno. Los valores representados corresponden a las pendientes de la regresión (con sus errores estándar como barras de error) de la temperatura frente al tiempo de modelos que incluyen también la altitud y la interacción entre ambas variables. Los meses representados con triángulos son aquellos en los que la pendiente cambia con la altitud (interacción "tiempo x altitud"; octubre y diciembre del año previo). **b)** Tendencia temporal de la temperatura media de octubre del año previo en cuatro sitios localizados a distintas altitudes (925, 1359, 1762 y 2050 m) durante el periodo 2005-2018 en la Sierra de Guadarrama. Se observa una mayor tasa de calentamiento en los sitios más elevados. Las líneas de ajuste corresponden a un modelo de regresión con el tiempo, la altitud y la interacción entre ambas variables.

Figure 1. a) Temporal changes in monthly (September of the previous year-August of the current year) and annual mean temperatures over 2005-2018 in the Sierra de Guadarrama. Note the higher temperature increase over autumn and winter months. Values represent slope parameters (with standard errors as error bars) of temperature with time from models also including elevation and the interaction between both variables. Triangles represent trends for which slope changes with elevation (interaction "time x elevation"; October and December of the previous year). **b)** Temporal changes in monthly mean temperature for October of the previous year at four exemplar localities (925, 1359, 1762 and 2050 m) over 2005-2018 in the Sierra de Guadarrama. Note the higher temperature increase at high elevations. The lines of best fit are based on models of mean temperature with time, elevation and the interaction between both variables.

La estacionalidad del calentamiento de esta región contrasta con la detectada a nivel de toda España durante el periodo 1961-2006, con un mayor aumento de temperatura en los meses de primavera y verano (aproximadamente $+0.3^{\circ}\text{C}$ por década; [del Río et al. 2011](#)), si bien la serie temporal no es la misma que la estudiada en la de la Sierra de Guadarrama. Estos resultados muestran la enorme variabilidad de los cambios de temperatura reflejada incluso a escalas espaciales reducidas (decenas de km) y la importancia de la toma de datos *in situ* para poder registrarla en detalle. Una posible consecuencia ecológica de dicha variabilidad sería que el cambio en temperatura aquí mostrado afectaría sobre todo a aquellas especies con sensibilidad térmica en los meses de otoño e invierno, y más en particular, a las que ocupan las zonas más elevadas del sistema. Esta hipótesis se cumpliría, por ejemplo, en especies de mariposas de la Sierra de Guadarrama, que presentan mucha variabilidad interespecífica en los periodos de sensibilidad de sus tasas poblacionales y, por tanto, se podría esperar un progresivo cambio en la composición de sus comunidades si la heterogeneidad estacional de las tendencias climáticas se mantiene en el tiempo ([Stewart et al. 2020](#)).

Cambios en especies de montaña

Tipos de datos

Para evaluar los impactos del cambio global sobre las poblaciones es necesario el registro de sus cambios temporales a largo plazo y por ello es habitual que los datos muestren ciertas limitaciones debido sobre todo a que su propósito original era diferente. Partiendo de las ideas propuestas por [Tingley y Beissinger \(2009\)](#), los datos utilizados para este tipo de estudios se pueden clasificar según los siguientes criterios: (1) homogeneidad de la metodología, (2) apareamiento de los sitios de muestreo, (3) medida de recuento poblacional y (4) replicación de visitas dentro de la unidad temporal. Quedan excluidos de esta clasificación otros métodos que estiman los cambios poblacionales de forma indirecta ([Bonebrake et al. 2010](#)).

La homogeneidad de la metodología se refiere a si los datos son recogidos mediante un sistema de muestreo uniforme durante todo el periodo de estudio o si por el contrario se han producido cambios en el tiempo o entre sitios. Estos cambios pueden ser el resultado de la utilización de “datos históricos”, que es frecuente en los estudios sobre el impacto del cambio climático. El término “dato histórico” hace referencia a que la información haya sido tomada por investigadores diferentes a lo largo del tiempo y no a que sean datos de mucha antigüedad ([Tingley y Beissinger 2009](#)).

El apareamiento de los sitios de muestreo se refiere a si los datos son recogidos sistemáticamente en los mismos sitios a lo largo del tiempo o si su identidad cambia ([Tingley y Beissinger 2009](#)). En principio, los datos apareados eliminan el efecto de “sitio” de los muestreos realizados en distintos tiempos. Sin embargo, no siempre es posible relocalizar los sitios visitados hace un cierto tiempo y en ese caso la única opción es llevar a cabo el trabajo en la misma zona, pero en lugares distintos ([Moritz et al. 2008](#); [Mars-hall et al. 2020](#)).

La medida de recuento poblacional se refiere a si los datos registrados corresponden a presencia-ausencia o a abundancia. Los datos de abundancia proporcionan mucha más información y pueden asimismo ser convertidos fácilmente a presencia-ausencia si fuera necesario. Sin embargo, el registro de la abundancia es mucho más exigente y requiere la realización de censos o capturas con unos mínimos de estandarización para que sean comparables. Este requerimiento se hace aún más difícil en zonas de montaña cuyos accesos pueden ser complicados (por ejemplo, en el estudio de [Lehikoinen et al. 2014](#), se recurrió a un helicóptero para llegar a algunos sitios de muestreo).

La replicación de visitas dentro de la unidad temporal se refiere a la realización de más de un muestreo por sitio dentro de una misma unidad temporal. Este aspecto es importante por dos moti-

vos. El primero es que sirve para controlar la variación estacional, ya que hay organismos que tienen fases de su ciclo de vida muy breves y sólo pueden ser contabilizados en un intervalo de tiempo muy restringido, como los insectos ([Wilson et al. 2005](#); [Keret et al. 2020](#)). El otro motivo es que la replicación permite la estimación de la detectabilidad de una especie y por tanto la incidencia de falsas ausencias ([MacKenzie et al. 2002](#)).

Patrones poblacionales e inferencia de los mecanismos

El efecto del cambio global sobre la dinámica poblacional se puede abordar de distintas maneras según los datos disponibles. Los procesos poblacionales que se consideran habitualmente y en orden decreciente de calidad de datos son los de colonización-extinción local, que pueden restringirse a los límites de distribución o extenderse a todo el rango altitudinal, y los de cambio poblacional, que pueden ceñirse a la detección de tendencias o incorporar la modelización de las tasas de crecimiento de las poblaciones.

Colonización-extinción local en límites de distribución

Para los estudios de colonización-extinción local en los límites de distribución es suficiente con disponer de datos de presencia-ausencia, aunque hay que tener en cuenta que las extinciones, asumiendo que no hay detección incompleta, sólo pueden documentarse sin ambigüedades en los estudios con apareamiento de los sitios de muestreo ([Wiens 2016](#)).

En un contexto de cambio climático, se parte de la premisa de que la temperatura disminuye gradualmente con la altitud ([Körner 2007](#)), de manera que ante un calentamiento progresivo en el tiempo se producirán extinciones de las poblaciones situadas en las altitudes inferiores (más cálidas) y colonizaciones en los sitios de altitudes superiores (más fríos) ([Parmesan 2006](#)). Así, se han detectado desplazamientos altitudinales mediante la comparación de los límites de distribución entre dos unidades temporales diferentes utilizando datos históricos y actuales ([Wilson et al. 2005](#); [Rowe et al. 2010](#); [Menéndez et al. 2014](#)) así como datos tomados por los mismos investigadores ([Raxworthy et al. 2008](#); [Chen et al. 2011b](#); [Ploquin et al. 2013](#)). Es importante recalcar que, sin un control del esfuerzo o tamaño de muestra entre las unidades temporales, las conclusiones obtenidas pueden ser equívocas ([Wilson y Gutiérrez 2012](#)).

La inferencia en este tipo de estudios se ha realizado frecuentemente mediante la comparación de la magnitud de los desplazamientos altitudinales con los de las isotermas ([Chen et al. 2011a](#)) y, por tanto, aludiendo a factores ambientales. Por ejemplo, en el caso de las mariposas de la Sierra de Guadarrama ([Wilson et al. 2005](#)), se analizó la distribución altitudinal de 23 especies en dos unidades temporales, una muestreada por los autores en 2004 y otra 30 años antes (1967-1973) por Víctor J. Monserrat ([Monserrat 1976](#)). Los resultados mostraron una retracción de la distribución de especies en las zonas bajas sin que hubiera una expansión evidente en las zonas altas. Se observó además que, en el caso de las especies de montaña (restringidas a altitudes por encima de 800 m), hubo un ascenso significativo del límite altitudinal inferior de 212 m, coherente con un ascenso de las isotermas de 225 m (que equivale a un aumento de la temperatura media anual de 1.3°C). La correspondencia entre ambas magnitudes apunta al calentamiento climático como la explicación más probable del desplazamiento altitudinal, al igual que en otros estudios similares ([Moritz et al. 2008](#); [Ploquin et al. 2013](#); [Menéndez et al. 2014](#)). En otros casos, sin embargo, se ha visto que los desplazamientos altitudinales de las especies fueron menores que los de las isotermas ([Rowe et al. 2010](#); [Chen et al. 2011b](#); [Wen et al. 2017](#)). Así, aunque las zonas con mayor tasa de calentamiento son aquellas que presentan una mayor velocidad de desplazamiento de las especies hacia altitudes más elevadas, ésta no llega a compensar la de las isotermas, indicando que hay un retardo en la respuesta biológica ([Chen et al. 2011a](#); [Rumpf et al. 2019](#)). A esto se le añade el hecho de que hay una importante variabilidad en la dirección y magnitud de los desplazamientos altitudinales: por ejemplo, un reciente meta-

análisis a nivel global muestra que sólo un 32% de las especies han experimentado un ascenso de ambos límites de distribución en las últimas décadas; en el resto de las especies, bien sus límites se han mantenido estables (27%), han experimentado un descenso (10%), o incluso se han desplazado en direcciones opuestas (31%) (Rumpf et al. 2019).

Ambas cuestiones, retardo y heterogeneidad en los desplazamientos altitudinales, pueden ser el resultado de diversos factores tanto ambientales como intrínsecos. Con respecto a los ambientales, destacan los efectos de los sesgos en los datos de temperatura, la participación de otros factores climáticos no térmicos (como la precipitación), la disponibilidad de recursos y las interacciones biológicas (Rumpf et al. 2019). Por ejemplo, en la Sierra de Guadarrama, el límite altitudinal superior de la mariposa *Aporia crataegi* no mostró cambios aparentes durante un periodo de 35 años debido a que este límite coincidía con el de sus plantas larvarias, indicando que la ausencia de recursos habría impedido la colonización de zonas a mayor altitud (Merrill et al. 2008; véase también Gutiérrez et al. 2016). A toda esta serie de factores ambientales, además, se podría añadir el efecto de los cambios en los usos del suelo, con efectos tanto aditivos como sinérgicos con otros mecanismos (Brook et al. 2008). En cuanto a los factores intrínsecos, cabría resaltar los efectos de la posición y amplitud de los nichos climáticos (sobre todo térmico) y trófico, la capacidad de dispersión y las tasas vitales (Rumpf et al. 2019). Por ejemplo, el ascenso de 177 m en 57 años del límite altitudinal inferior del escarabajo *Agollinus lapponum* en los "North Pennines" (norte de Inglaterra) fue coherente con el incremento de la temperatura estival en la zona, así como con la magnitud de su máxima temperatura crítica de actividad, indicando que la respuesta al cambio climático podría explicarse por las restricciones térmicas de la especie (Birkett et al. 2018).

Colonización-extinción en todo el rango altitudinal

Los estudios de colonización-extinción local en todo el rango altitudinal consideran toda la información de presencia-ausencia disponible, aunque puede analizarse de varias maneras. Una posibilidad es la caracterización de la distribución altitudinal mediante el cálculo de la altitud óptima, reduciéndola por tanto a un único valor por especie. Este parámetro puede ser el resultado del promediado de las altitudes de los sitios con presencia de la especie en cuestión (Chen et al. 2009; Forister et al. 2010; Franzén y Öckinger 2012; Marshall et al. 2020; aunque véase Tellería 2020) o bien de modelos de presencia-ausencia que incluyan la altitud como variable explicativa (Tingley y Beissinger 2009; Reif y Flousek 2012; para ejemplos de técnicas, véanse Huisman et al. 1993; Maggini et al. 2011). Los estudios realizados con la altitud óptima han mostrado también retardos y una elevada heterogeneidad en los desplazamientos altitudinales (Chen et al. 2009; Rowe et al. 2010; Marshall et al. 2020) que podrían explicarse por factores similares a los de los límites de distribución, aunque con algunas matizaciones (Angert et al. 2011).

La estimación de los cambios en distribución con la altitud óptima, sin embargo, no deja de ser una simplificación del proceso, ya que queda resumido en un único valor por especie (aunque véase Maggini et al. 2011). La metodología que proporciona un mayor grado de detalle es la que considera el análisis a nivel de sitio, de manera que se puedan generar modelos de colonización y extinción local a lo largo de toda la distribución altitudinal. Uno de los estudios pioneros es el de Parmesan (1996), que describió la dinámica de colonización-extinción de las poblaciones de la mariposa *Euphydryas editha* en toda su área de distribución (oeste de Norteamérica), incorporando como variables explicativas la latitud y la altitud que se consideraron como indicadoras de gradientes climáticos. Otros trabajos posteriores han tenido en cuenta un espectro más amplio de variables explicativas, que incluían los efectos climáticos y del hábitat (Epps et al. 2004), así como los de la detectabilidad en la dinámica de colonización-extinción (Tingley et al. 2009; Tiberti et al. 2021) mediante modelos dinámicos de ocupa-

ción (MacKenzie et al. 2003; Royle y Kéry 2007). Con el estudio de la dinámica de colonización-extinción, se ha podido diferenciar el efecto de la marginalidad de las condiciones ambientales del de la magnitud de su cambio temporal a la hora de explicar los desplazamientos altitudinales: es decir, se ha determinado si los fenómenos de colonización y extinción ocurren con más frecuencia en los sitios que tienen condiciones más próximas al límite de tolerancia de una especie, o en aquellos que presentan tasas de cambio mayores en dichas condiciones (Tingley et al. 2009). Por ejemplo, *Ochotona princeps* es un lagomorfo que habita las montañas de la "Great Basin" de Estados Unidos, cuyas poblaciones con mayor probabilidad de extinción (en 60 años) fueron las de las zonas bajas (Beever et al. 2003). Estos sitios se caracterizaron (mediante medición microclimática *in situ*) por presentar condiciones térmicas marginales de estrés al calor y, sobre todo, de estrés al frío para *O. princeps* y no por elevadas tasas de calentamiento *in situ* (Beever et al. 2010). Los resultados, en apariencia paradójicos al ser una especie de montaña, se explican por la progresiva reducción de la cobertura de nieve (que funciona como aislante) que, en las poblaciones a baja altitud, supone una exposición a temperaturas frías más allá de la tolerancia de *O. princeps*.

Tendencias poblacionales

Los estudios de tendencias, al igual que los de modelización de tasas de crecimiento, son los que proporcionan información más fina de la dinámica poblacional, al considerar la abundancia de las especies. Ello conlleva un esfuerzo de muestreo mucho mayor, no sólo por el hecho de registrar datos cuantitativos de poblaciones, sino por el mantenimiento a largo plazo de un plan de seguimiento. Hay que tener en cuenta que el tiempo necesario para detectar una tendencia poblacional (con una potencia estadística de 0,8 y asumiendo un censo completo anual) está en torno a los 15-16 años (White 2019). Los datos de abundancia son mucho más variables que los de distribución y por ello las comparaciones realizadas con un número reducido de años (por ejemplo, Dulle et al. 2016) hay que tomarlas con mucha precaución ("snapshot effect", Didham et al. 2020).

En muchos programas de seguimiento participan voluntarios (ciencia ciudadana) y por ello suele haber una renovación temporal de los sitios de muestreo. Esta dinámica de recambio genera un amplio rango de variación en el periodo durante el cual un sitio es visitado, presentándose discontinuidades en el tiempo, y con sólo una fracción de sitios muestreados a largo plazo (Stefanescu et al. 2011). Esto ha de tenerse en cuenta para evitar que el recambio temporal de los sitios de seguimiento afecte a la estimación de la tendencia poblacional (Pannekoek y Van Strien 2005).

Con datos de abundancia se puede detectar un declive sin que se llegue a producir ningún cambio en la distribución altitudinal (Maggini et al. 2011). Por ello, la detección de tendencias poblacionales es de gran interés en conservación, ya que puede considerarse una situación previa o intermedia a la de procesos de colonización y extinción que sí modifican la distribución altitudinal (Lenoir y Svenning 2015). Los escasos estudios multiespecíficos de tendencias poblacionales en zonas de montaña se han realizado sobre todo con aves e incluyen tanto datos discontinuos (Lehikoinen et al. 2014, 2019) como continuos en el tiempo (Flousek et al. 2015). En ellos se muestra una amplia variabilidad regional, con zonas con una tendencia general al declive, como las montañas ibéricas y escandinavas, y otras en las que las poblaciones se mantienen estables, como las montañas centroeuropeas y británicas (Lehikoinen et al. 2019). Sin embargo, dicha variabilidad no se ha podido explicar por diferencias en las tasas de calentamiento y únicamente se han detectado efectos de algunas características de las especies a nivel regional como el estatus migratorio y la altitud del hábitat reproductor (Lehikoinen et al. 2014; Flousek et al. 2015). La investigación sobre especies de interés de conservación ha permitido ahondar con mayor detalle en el papel del cambio global sobre la fauna de montaña. Por ejemplo, el urogallo (*Tetrao urogallus*) es un ave que habita zonas de montaña del sur de Europa en

las que muestra un evidente declive poblacional (Gil et al. 2020). En el caso de Pirineos, una de las posibles causas de esta tendencia es el abandono de las actividades tradicionales, que ha supuesto una densificación de las masas forestales. El cierre de la cobertura forestal supone un aumento de las poblaciones de mesocarnívoros (como la garduña y el zorro) y de grandes herbívoros (como el corzo y el ciervo) que conduce a mayores tasas de depredación de urogallos y a una disminución de recursos importantes para la especie como los arándanos (Fernández-Olalla et al. 2012; Moreno-Opo et al. 2015).

Modelización de tasas de crecimiento

Los estudios de modelización de las tasas de crecimiento son los que proporcionan una información más completa sobre los efectos del cambio global en la dinámica poblacional, ya que permiten derivar una conexión directa (aunque no sea causal) entre demografía y cambios ambientales (Forchhammer et al. 1998). Los pocos trabajos existentes muestran una elevada heterogeneidad entre especies y sitios en la respuesta poblacional a la variación climática (Pardikes et al. 2015; Nice et al. 2019; Saracco et al. 2019). Esto supone una dificultad a la hora de predecir el impacto del cambio climático sobre las poblaciones, pero por otro lado apoya la idea de que la heterogeneidad ambiental de las zonas montañosas puede amortiguar sus efectos (Nice et al. 2019).

Propuestas de mejora

Teniendo en cuenta que el cambio global va a seguir afectando a los sistemas biológicos en un futuro próximo, se proponen una serie de líneas de mejora que tratan de paliar algunas de las limitaciones metodológicas y de interpretación de los datos de seguimiento temporal presentados en la revisión.

Una primera propuesta es la mejora de la definición de los sitios de muestreo. Con la tecnología actual, la localización de sitios de muestreo se puede hacer de diversas formas, tales como la toma de coordenadas con un GPS, la geolocalización con un móvil o el posicionamiento visual en Google Earth (<https://www.google.com/intl/es/earth/>). Sin embargo, para detectar futuros eventos de colonización y extinción no es suficiente definir un sitio como un punto en el espacio, sino que es necesario disponer de información precisa del área prospectada. Esto ayudaría mucho en las posibles visitas de las localidades de muestreo.

Otra propuesta es la incorporación de datos climáticos registrados *in situ*. La proliferación de capas digitales en diversas escalas espaciales ha supuesto una mejora notable en la disponibilidad de datos climáticos, sobre todo en zonas de montaña, en las que la densidad de estaciones meteorológicas es reducida. Sin embargo, hay que tener en cuenta que las capas se derivan de interpolaciones, cuya incertidumbre es mayor en zonas con relieve acusado. En la actualidad, los registradores de temperatura y de otras variables físicas tienen costes asequibles y se pueden adquirir en número suficiente para cubrir el rango altitudinal de una zona. Así, la información recogida se podría utilizar para validaciones de datos de capas digitales y/o como base de modelización del microclima.

Una tercera propuesta es el incremento de la representatividad de las zonas de montaña en los programas de seguimiento. En las últimas décadas, se han establecido y mejorado diversos programas de seguimiento, muchos de ellos de ciencia ciudadana. Sin embargo, debido a problemas de accesibilidad, los sitios de montaña suelen estar poco representados. En este sentido, tienen una gran importancia los observatorios de seguimiento coordinados por las administraciones públicas, como el Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada (Aspizua et al. 2010; <https://obsnev.es/>) y otras iniciativas de similar naturaleza del ámbito ibérico (Barquín et al. 2018).

Por último, cabe destacar la importancia de complementar la información de los seguimientos temporales con datos procedentes otras fuentes observacionales y/o experimentales. Por ejemplo, la causalidad de las extinciones asociadas al aumento de temperatura

se puede reforzar con ensayos de las tolerancias térmicas en el laboratorio (Birkett et al. 2018) y con experimentos de trasplante en el campo (Merrill et al. 2008). Así mismo, para comprender en detalle los mecanismos de plasticidad genotípica y adaptación local que puedan favorecer la viabilidad de un organismo ante un determinado cambio ambiental (como el aumento de temperatura), habría que recurrir a seguimientos de individuos, de manera que se pueda diferenciar la variabilidad intra-poblacional de la inter-poblacional del carácter considerado (Porlier et al. 2012).

Agradecimientos

Agradezco a Susana Rodríguez-Echeverría la oportunidad de escribir este artículo, a Rosa Viejo y a un revisor anónimo los comentarios de una primera versión, y a todos los investigadores, en particular a Robert J. Wilson, que han contribuido a generar el conocimiento de la dinámica poblacional de las mariposas de la Sierra de Guadarrama. Los datos climáticos han sido recogidos gracias a la financiación del Ministerio de Economía y Competitividad (REN2002-12853-E/GLO, CGL2005-06820/BOS, CGL2008-04950/BOS, CGL2011-30259 y CGL2014-57784-P), la Universidad Rey Juan Carlos/Comunidad de Madrid (URJC-CM-2006-CET-0592, PEJD-2017-PRE/AMB-4075), la British Ecological Society y la Royal Society (JP10052). Los permisos de investigación fueron proporcionados por la Comunidad de Madrid, el Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama, el Parque Regional de la Cuenca Alta del Manzanares, el Parque Regional del Curso Medio del Río Guadarrama, Patrimonio Nacional y el Ayuntamiento de Cercedilla.

Referencias

- Angert, A.M., Crozier, L.G., Rissler, L.J., Gilman, S.E., Tewksbury, J.J., Chuncó, A.J. 2011. Do species' traits predict recent shifts at expanding range edges? *Ecology Letters* 14: 677-689.
- Aspizua, R., Bonet, F.J., Zamora, R., Sánchez, F.J., Cano-Manuel, F.J., Henares, I. 2010. El observatorio de cambio global de Sierra Nevada: hacia la gestión adaptativa de los espacios naturales. *Ecosistemas* 19: 56-68.
- Barquín, J., Álvarez-Martínez, J.M., Jiménez-Alfaro, B., García, D.I., Vieites, D., Serrano, E., et al. 2018. La integración del conocimiento sobre la Cordillera Cantábrica: hacia un observatorio inter-autonómico del cambio global. *Ecosistemas* 27: 96-104.
- Beever, E.A., Brussard, P.F., Berger, J. 2003. Patterns of apparent extirpation among isolated populations of pikas (*Ochotona princeps*) in the Great Basin. *Journal of Mammalogy* 84: 37-54.
- Beever, E.A., Ray, C., Mote, P.W., Wilkening, J.L. 2010. Testing alternative models of climate-mediated extirpations. *Ecological Applications* 20: 164-178.
- Birkett, A.J., Blackburn, G.A., Menéndez, R. 2018. Linking species thermal tolerance to elevational range shifts in upland dung beetles. *Ecography* 41: 1510-1519.
- Bonebrake, T.C., Christensen, J., Boggs, C.L., Ehrlich, P.R. 2010. Population decline assessment, historical baselines, and conservation. *Conservation Letters* 3: 371-378.
- Brook, B.W., Sodhi, N.S., Bradshaw, C.J.A. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 453-460.
- Chen, I.-C., Shiu, H.-J., Benedick, S., Holloway, J.D., Chey, V.K., Barlow, H.S., et al. 2009. Elevation increases in moth assemblages over 42 years on a tropical mountain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 1479-1483.
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D. 2011a. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 233: 1024-1026.
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Shiu, H.-J., Holloway, J.D., Benedick, S., Chey, V.K., et al. 2011b. Asymmetric boundary shifts of tropical montane Lepidoptera over four decades of climate warming. *Global Ecology and Biogeography* 20: 34-45.
- Cusser, S., Helms IV, J., Bahlai, C.A., Haddad, N.M. 2021. How long do population level field experiments need to be? Utilising data from the 40-year-old LTER network. *Ecology Letters*.

- del Río, S., Herrero, L., Pinto-Gomes, C., Penas, A. 2011. Spatial analyses of mean temperature trends in Spain over the period 1961-2006. *Global and Planetary Change* 78: 65-75.
- Didham, R.K., Basset, Y., Collins, C.M., Leather, S.R., Littlewood, N.A., Menz, M.H.M., et al. 2020. Interpreting insect declines: seven challenges and a way forward. *Insect Conservation and Diversity* 13: 103-114.
- Dulle, H.I., Ferger, S.W., Cordeiro, N.J., Howell, K.M., Schleuning, M., Böhring-Gaese, K., et al. 2016. Changes in abundances of forest understory birds on Africa's highest mountain suggest subtle effects of climate change. *Diversity and Distributions* 22: 288-299.
- Epps, C.W., McCullough, D.R., Wehausen, J.D., Bleich, V.C., Rechel, J.L. 2004. Effects of climate change on population persistence of desert-dwelling mountain sheep in California. *Conservation Biology* 18: 102-113.
- Fernández-Olalla, M., Martínez-Abraín, A., Canut, J., García-Ferré, D., Afonso, I., González, L.M. 2012. Assessing different management scenarios to reverse the declining trend of a relict capercaillie population: a modelling approach within an adaptive management framework. *Biological Conservation* 148: 79-87.
- Flousek, J., Telenský, T., Hanzelka, J., Reif, J. 2015. Population trends of central European montane birds provide evidence for adverse impacts of climate change on high-altitude species. *PLoS ONE* 10: e0139465.
- Forchhammer, M.C., Stenseth, N.C., Post, E., Langvatn, R. 1998. Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 341-350.
- Forister, M.L., McCall, A.C., Sanders, N.J., Fordyce, J.A., Thorn, J.H., O'Brien, J., et al. 2010. Compounded effects of climate change and habitat alteration shift patterns of butterfly diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 2088-2092.
- Franzén, M., Öckinger, E. 2012. Climate-driven changes in pollinator assemblages during the last 60 years in an Arctic mountain region in Northern Scandinavia. *Journal of Insect Conservation* 16: 227-238.
- Freeman, B.G., Scholer, M.N., Ruiz-Gutiérrez, V., Fitzpatrick, J.W. 2018. Climate change causes upslope shifts and mountaintop extirpations in a tropical bird community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115: 11982-11987.
- Gil, J.A., Gómez-Serrano, M.Á., López-López, P. 2020. Population decline of the Capercaillie *Tetrao urogallus aquitanicus* in the Central Pyrenees. *Ardeola* 67: 285-306.
- Guo, F., Lenoir, J., Bonebrake, T.C. 2018. Land-use change interacts with climate to determine elevational species redistribution. *Nature Communications* 9: 1315.
- Gutiérrez, D., Wilson, R.J. 2020. Data from: Intra- and interspecific variation in the responses of insect phenology to climate. *figshare* <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.12807065>
- Gutiérrez, D., Wilson, R.J. 2021. Intra- and interspecific variation in the responses of insect phenology to climate. *Journal of Animal Ecology* 90: 248-259.
- Gutiérrez, D., Vila, R., Wilson, R.J. 2016. Asymmetric constraints on limits to species ranges influence consumer-resource richness over an environmental gradient. *Global Ecology and Biogeography* 25: 1477-1488.
- Harris, J.B.C., Putra, D.D., Gregory, S.D., Brook, B.W., Prawiradilaga, D.M., Sodhi, N.S., et al. 2014. Rapid deforestation threatens mid-elevational endemic birds but climate change is most important at higher elevations. *Diversity and Distributions* 20: 773-785.
- Hodkinson, I.D. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews* 80: 489-513.
- Huisman, J., Olf, H., Fresco, L.F.M. 1993. A hierarchical set of models for species response analysis. *Journal of Vegetation Science* 4: 37-46.
- Keret, N.M., Mutanen, M.J., Orell, M.I., Itämes, J.H., Välimäki, P.M. 2020. Climate change-driven elevational changes among boreal nocturnal moths. *Oecologia* 192:1085-1098.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 569-574.
- Lehikoinen, A., Green, M., Husby, M., Kålås, J.A., Lindström, A. 2014. Common montane birds are declining in northern Europe. *Journal of Avian Biology* 45: 3-14.
- Lehikoinen, A., Brotons, L., Calladine, J., Campedelli, T., Escandell, V., Flousek, J., et al. 2019. Declining population trends of European mountain birds. *Global Change Biology* 25: 577-588.
- Lenoir, J., Svenning, J.-C. 2015. Climate-related range shifts - a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38: 15-28.
- Li, X., Wang, L., Guo, X., Chen, D. 2017. Does summer precipitation trend over and around the Tibetan Plateau depend on elevation? *International Journal of Climatology* 37(S1): 1278-1284.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, A., Langtimm, C.A. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83: 2248-2255.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Hines, J.D., Knutson, M.G., Franklin, A.B. 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84: 2200-2207.
- MacLean, S.A., Beissinger, S.R. 2017. Species' traits as predictors of range shifts under contemporary climate change: A review and meta-analysis. *Global Change Biology* 23: 4094-4105.
- Maggini, R., Lehmann, A., Kéry, M., Schmid, H., Beniston, M., Jenni, L., et al. 2011. Are Swiss birds tracking climate change? Detecting elevational shifts using response curve shapes. *Ecological Modelling* 222: 21-32.
- Marshall, L., Perdijk, F., Dendoncker, N., Kunin, W., Roberts, S., Biesmeijer, J.C. 2020. Bumblebees moving up: shifts in elevation ranges in the Pyrenees over 115 years. *Proceedings of the Royal Society B* 287: 20202201.
- Martínez-Padilla, J., Redpath, S.M., Zeineddine, M., Mougeot, F. 2014. Insights into population ecology from long-term studies of red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Journal of Animal Ecology* 83: 85-98.
- Menéndez, R., González-Megías, A., Jay-Robert, P., Marqués-Ferrando, R. 2014. Climate change and elevational range shifts: evidence from dung beetles in two European mountain ranges. *Global Ecology and Biogeography* 23: 646-657.
- Merrill, R.M., Gutiérrez, D., Lewis, O.T., Gutiérrez, J., Díez, S.B., Wilson, R.J. 2008. Combined effects of climate and biotic interactions on the elevational range of a phytophagous insect. *Journal of Animal Ecology* 77: 145-155.
- Monserrat, V.J. 1976. *La distribución ecológica de las mariposas diurnas del Guadarrama*. Tesis de Doctorado, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España.
- Moreno-Opo, R., Afonso, I., Jiménez, J., Fernández-Olalla, M., Canut, J., García-Ferré, D. et al. 2015. Is it necessary managing carnivores to reverse the decline of endangered prey species? Insights from a removal experiment of mesocarnivores to benefit demographic parameters of the pyrenean capercaillie. *PLoS ONE* 10: e0139837.
- Moritz, C., Patton, J.L., Conroy, C.J., Parra, J.L., White, G.C., Beissinger, S.R. 2008. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science* 322: 261-264.
- Nice, C.C., Forister, M.L., Harrison, J.G., Gompert, Z., Fordyce, J.A., Thorne, J.H., et al. 2019. Extreme heterogeneity of population response to climatic variation and the limits of prediction. *Global Change Biology* 25: 2127-2136.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., Erread, M.P., Martínez-Rica, J.P. 2007. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change* 17: 420-428.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., Romdal, T., Rahbek, C. 2008. Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature* 453: 216-219.
- Pannekoek, J., Van Strien, A.J. 2005. *TRIM 3 manual. Trends and indices for monitoring data*. CBS, Statistics Netherlands, Voorburg, Países Bajos.
- Pardikes, N.A., Shapiro, A.M., Dyer, L.A., Forister, M.L. 2015. Global weather and local butterflies: variable responses to a large-scale climate pattern along an elevational gradient. *Ecology* 96: 2891-2901.
- Parmesan, C. 1996. Climate and species' range. *Nature* 382: 765-766.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 637-669.
- Pepin, N., Bradley, R.S., Diaz, H.F., Baraer, M., Caceres, E.B., Forsythe, N. et al. 2015. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change* 5: 424-430.
- 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.
- Porlier, M., Charmantier, A., Bourgault, P., Perret, P., Blondel, J., Garant, D. 2012. Variation in phenotypic plasticity and selection patterns in blue tit

- breeding time: between- and within-population comparisons. *Journal of Animal Ecology* 81: 1041-1051.
- Rangwala, I., Miller, J.R. 2012. Climate change in mountains: a review of elevation-dependent warming and its possible causes. *Climatic Change* 114: 527-547.
- Raxworthy, C.J., Pearson, R.G., Rabibisoa, N., Rakotondrazafy, A.M., Ramanamanjato, J.-P., Raselimanana, A.P., et al. 2008. Extinction vulnerability of tropical montane endemism from warming and upslope displacement: a preliminary appraisal for the highest massif in Madagascar. *Global Change Biology* 14: 1703-1720.
- Reif, J., Flousek, J. 2012. The role of species' ecological traits in climatically driven altitudinal range shifts of central European birds. *Oikos* 121: 1053-1060.
- Rodríguez-Rodríguez, D., Bomhard, B., Butchart, S.H.M. Foster, M.N. 2011. Progress towards international targets for protected area coverage in mountains: A multi-scale assessment. *Biological Conservation* 144: 2978-2983.
- Rowe, R.J., Finarelli, J.A., Rickart, E. 2010. Range dynamics of small mammals along an elevational gradient over an 80-year interval. *Global Change Biology* 16: 2930-2943.
- Royle, J.A., Kéry, M., 2007. A Bayesian state-space formulation of dynamic occupancy models. *Ecology* 88: 1813-1823.
- Rumpf, S.B., Hülber, K., Zimmermann, N.E., Dullinger, S. 2019. Elevational rear edges shifted at least as much as leading edges over the last century. *Global Ecology and Biogeography* 28: 533-543.
- Saracco, J.F., Siegel, R.B., Helton, L., Stock, S.L., DeSante, D.F. 2019. Phenology and productivity in a montane bird assemblage: trends and responses to elevation and climate variation. *Global Change Biology* 25: 985-996.
- Sirami, C., Caplat, P., Popy, S., Clamens, A., Arlettaz, R., Jiguet, F., et al. 2017. Impacts of global change on species distributions: obstacles and solutions to integrate climate and land use. *Global Ecology and Biogeography* 26: 385-394.
- Stefanescu, C., Torre, I., Jubany, J., Páramo, F. 2011. Recent trends in butterfly populations from north-east Spain and Andorra in the light of habitat and climate change. *Journal of Insect Conservation* 15: 83-93.
- Stewart, J.E., Gutiérrez Illán, J., Richards, S.A., Gutiérrez, D., Wilson, R.J. 2020. Linking inter-annual variation in environment, phenology and abundance for a montane butterfly community. *Ecology* 101: e02906.
- Tellería, J.L. 2020. Altitudinal shifts in forest birds in a Mediterranean mountain range: causes and conservation prospects. *Bird Conservation International* 30: 495-505.
- Tiberti, R., Mangiacotti, M., Bennati, R. 2021. The upward elevational shifts of pond breeding amphibians following climate warming. *Biological Conservation* 253: 108911.
- Tingley, M.W., Beissinger, S.R. 2009. Detecting range shifts from historical species occurrences: new perspectives on old data. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 625-633.
- Tingley, M.W., Monahan, W.B., Beissinger, S.R., Moritz, C. 2009. Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 19637-19643.
- Tingley, M.W., Koo, M.S., Moritz, C., Rush, A.C., Beissinger, S.R. 2012. The push and pull of climate change causes heterogeneous shifts in avian elevational ranges. *Global Change Biology* 18: 3279-3290.
- UNEP 2002. *Mountain watch*. UNEP World Conservation Monitoring Centre, Cambridge, Reino Unido.
- Van Beusekom, A.E., González, G., Rivera, M.M. 2015. Short-term precipitation and temperature trends along an elevation gradient in Northeastern Puerto Rico. *Earth Interactions* 19: 1-33.
- Wen, Z., Wu, Y., Ge, D., Cheng, J., Chang, Y., Yang, Z., et al. 2017. Heterogeneous distributional responses to climate warming: evidence from rodents along a subtropical elevational gradient. *BMC Ecology* 17: 17.
- White, E.R. 2019. Minimum time required to detect population trends: the need for long-term monitoring programs. *Bioscience* 69: 40-46.
- Wiens, J.J. 2016. Climate-related local extinctions are already widespread among plant and animal species. *PLoS Biology* 14: e2001104.
- Williams, S.E., Shoo, L.P., Isaac, J.L., Hoffmann, A.A., Langham, G. 2008. Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLoS Biology* 6: e325.
- Wilson, R.J., Gutiérrez, D. 2012. Effects of climate change on the elevational limits of species ranges. En: Beever, E.A., Belant, J.L. (eds.), *Ecological consequences of climate change. Mechanisms, conservation and management*, pp. 107-131. CRC Press, Boca Raton, Estados Unidos.
- Wilson, R.J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., Martínez, D., Agudo, R., Monserrat, V. 2005. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters* 8: 1138-1146.
- Woodwell, G.M. 2004. Mountains: top down. *Ambio* 33: 37-40.