

Vulnerabilidad al cambio global en la alta montaña mediterránea

A. Escudero^{1,*}, R. García-Camacho¹, A. García-Fernández^{1,2}, R.G. Gavilán², L. Giménez-Benavides¹, J.M. Iriondo¹, C. Lara-Romero¹, J. Morente¹, D.S. Pescador¹

(1) Área de Biodiversidad y Conservación. Dpto. de Biología y Geología, ESCET, Universidad Rey Juan Carlos, E28933 Móstoles, Madrid, España.

(2) Instituto Botánico de Barcelona, IBB-CSIC-ICUB, E08038, Barcelona. España.

(3) Departamento de Biología Vegetal II, Farmacia, Universidad Complutense, E28040, Madrid, España.

* Autor de correspondencia: A.Escudero [adrian.escudero@urjc.es]

> Recibido el 6 de noviembre de 2012, aceptado el 26 de noviembre de 2012.

Escudero, A., García-Camacho, R., García-Fernández, A., Gavilán, R.G., Giménez-Benavides, L., Iriondo, J.M., Lara-Romero, C., Morente, J., Pescador, D.S. (2012). Vulnerabilidad al cambio global en la alta montaña mediterránea. *Ecosistemas* 21(3):63-72. Doi.: 10.7818/ECOS.2012.21-3.08

Las comunidades de plantas de alta montaña mediterránea constituyen uno de los grupos más vulnerables al cambio global. El ascenso del matorral motivado por el cambio global ocasiona una reducción del hábitat disponible y una amenaza a su persistencia. En este trabajo presentamos los estudios realizados por nuestro grupo de investigación en los pastos psicroxerófilos de la Sierra de Guadarrama para caracterizar sus respuestas al cambio global y evaluar su grado de vulnerabilidad. Nuestros resultados confirman la vulnerabilidad de la alta montaña mediterránea al cambio global aunque las respuestas de cada especie pueden ser muy diferentes. Estas diferencias también se reflejan en el nivel poblacional donde las respuestas pueden variar notablemente dentro de una misma especie. En el nivel comunidad el proceso de pérdida de hábitat y de matorralización amenaza a todo el ecosistema.

Palabras clave: Adaptación local, *Armeria caespitosa*, altitud, dinámica poblacional, pastos psicroxerófilos, redes de interacciones, *Silene ciliata*.

Escudero, A., García-Camacho, R., García-Fernández, A., Gavilán, R.G., Giménez-Benavides, L., Iriondo, J.M., Lara-Romero, C., Morente, J., Pescador, D.S. (2012). Vulnerability to global change in Mediterranean high mountains. *Ecosistemas* 21(3):63-72. Doi.: 10.7818/ECOS.2012.21-3.08

Plant communities of Mediterranean high-mountain pastures are one of the most vulnerable groups to global change. The elevational shift towards higher altitude experimented by shrubs is causing a reduction of the habitat available for the pasture and threatening its persistence. In this work we present the studies carried out by our research group on the psychroxerophyllous pastures of Sierra de Guadarrama to characterize their responses to global change and assess their vulnerability. Our results confirm the high vulnerability of the Mediterranean high mountain vegetation in spite of the fact that each species has specific responses. These differences appear also scaled up to the population and community levels. An escalator effect together with an intense encroachment is posing these ecosystems to the verge of extinction

Key words: Local adaptation, *Armeria caespitosa*, altitudinal gradient, population dynamics, psychroxerophyllous pastures, interaction networks, *Silene ciliata*.

Introducción

Las plantas confinadas en la alta montaña, más allá del límite del bosque, constituyen uno de los grupos biológicos de futuro más incierto ante el calentamiento climático (Grabherr et al. 1994; Gottfried et al. 1999). El carácter insular de estos hábitats, con áreas reducidas y más o menos aisladas en lo alto de las cordilleras, y las dificultades para desplazarse en muchos casos por falta de espacio en altitud o por la existencia de barreras biológicas (Pauli et al. 2003; Körner et al. 2007) hacen muy difícil su viabilidad. Si sumamos que al calentamiento va asociado a otros procesos que generan profundas modificaciones en los ecosistemas de alta montaña, como puede ser el cambio en el patrón de innivación o la fecha de deshielo, bien conocidos por afectar directamente al pe-

ríodo de actividad vegetativa y la fenología, el panorama es, si cabe, más sombrío. Una primera aproximación sugeriría que la retirada de la nieve de forma temprana incrementaría la producción primaria (Körner 1999) y, en definitiva, ofertaría mayores recursos para poder invertir en reproducción. En ambientes genuinamente alpinos se han encontrado respuestas tempranas compatibles con esta idea a escala global (Arft et al. 1999). Sin embargo cabe pensar que estos efectos en el nivel de especie pueden determinar cambios radicales cuando se evalúan interacciones o se trasladan al nivel de comunidad, dado que los cambios no tienen por qué ocurrir de forma coordinada en todas las especies (Klanderud y Tötland 2005). Como veremos, la situación no es tan simple. La respuesta más intuitiva es que el calentamiento climático promueva el ascenso de las poblaciones y comunidades completas por la mon-

taña, pero eso exige que haya margen para ello en cotas elevadas e implica una disminución del área disponible (Wilson et al. 2005; Matías 2012) asociada a un empuje en cotas inferiores de comunidades arbustivas y forestales que ascienden con el cambio térmico (Grabherr et al. 1994; Molau y Alatalo 1998; Kländerud y Birks 2003). Sin embargo, pueden tener lugar simultáneamente otros procesos, tales como la plasticidad fenotípica o la compensación demográfica, que permiten a las poblaciones ser viables localmente sin necesidad de desplazarse (Jump y Peñuelas 2005; Lloret et al. 2012).

El ascenso de las plantas promueve la homogeneización de los territorios de cumbres lo cual implica incrementos en la diversidad alfa acompañados de descensos en la diversidad beta. Eso se traduce en una mayor homogeneidad de la vegetación de cimas cercanas (Gerald y Kreyling 2007) y un aumento de la riqueza en especies en zonas cacuminales en paralelo con un ascenso de los límites altitudinales superiores de un gran número de especies, incluidas las orófilas (Walther et al. 2005).

En general se ha observado que las especies orófilas presentan una tendencia a desaparecer mientras que aquellas más termófilas o peor adaptadas a los rigores climáticos de la alta montaña ven aumentada su presencia. Este proceso se ha constatado a escalas muy grandes, como en todo el continente euroasiático en la última década (Gottfried et al. 2012). El balance de riqueza de especies es también variable en función de la ubicación de las montañas. Así, en la última década, el aumento de riqueza en especies en áreas boreales o templadas ha sido cuantificado en 3.9 especies, frente a una respuesta negativa (-1.4 especies) en las montañas Mediterráneas del sur de Europa donde, como veremos más adelante, una menor disponibilidad de agua resulta crítica.

Queda patente, por tanto que el marco general de afección del cambio global y sobre todo de su motor más notable, el calentamiento, es algo diferente para las comunidades vegetales de nuestras montañas mediterráneas. Su vulnerabilidad al cambio global es el objeto de trabajo de nuestro grupo de investigación y a ello dedicamos esta revisión. Entre las características que hacen a la alta montaña mediterránea un escenario especialmente esquivo a la hora de extrapolar conocimientos desde otros ecosistemas es su elevada diversidad biológica (Väre et al. 2003), con comunidades de plantas que reúnen elementos ártico-alpinos que alcanzan aquí su límite de distribución meridional y un elenco altamente diverso de endemismos (Escudero et al. 2004). Por otro lado, desde un punto de vista ambiental las plantas de alta montaña mediterránea se enfrentan a unas condiciones especialmente adversas respecto a las comunidades y especies orófilas de otros climas y latitudes. La sequía estival, característica de los climas mediterráneos, también se manifiesta en estas montañas. El corto periodo de actividad vegetativa, es decir esa franja en la cual la temperatura media supera los 5°C , se ve fuertemente condicionado por una fuerte sequía durante el estío (Giménez-Benavides et al. 2007a). Dichas condiciones someten a las plantas de alta montaña mediterránea a una limitación adicional que condiciona toda su actividad y que ha conformado un marco evolutivo absolutamente original (Cabrera 2002; Giménez-Benavides et al. 2007a; Giménez-Benavides et al. 2011; Matías et al. 2011). Es evidente que el cambio climático amenaza la diversidad de las comunidades de plantas de montaña mediterránea en mayor medida que en otras montañas, con previsiones de alta probabilidad de extinción para un elevado número de organismos y cambios muy abruptos de las especies que componen las comunidades de altura (Thuiller et al. 2005). Una evaluación pormenorizada de diferentes escenarios futuros, en los que se integran las proyecciones climáticas que señalan reducciones de las precipitaciones y aumento de temperaturas (IPCC 2007) así como diferentes marcos socio-económicos, dibujan escenarios futuros muy descorazonadores para las montañas del Mediterráneo (Nogués-Bravo et al. 2008).

A lo largo de los últimos años se han ido acumulando evidencias tanto de cambios climáticos como en los organismos de estas montañas. El análisis de las series climáticas en el Sistema Central en España indica un aumento de la temperatura media de más de 1.5°C en los últimos 40 años (Giménez Benavides et al. 2007a) y

una disminución de la cantidad de nieve (García-Romero et al. 2010). Es bien conocido que las reducciones en el espesor de nieve acumulada y el adelanto del momento del deshielo están ocasionando importantes cambios en el funcionamiento de las plantas de alta montaña (Inouye et al. 2002; Inouye 2008) y en nuestras montañas no es diferente (García-Romero et al. 2010). Un trabajo de reconstrucción climática basado en calibración a partir de los restos fósiles de quironómidos depositados en el fondo de lagunas glaciares del Sistema Central ha permitido poner en un contexto temporal más largo estos cambios (Granados y Toro 2000). Si bien los cambios han sido la norma, los incrementos térmicos de las últimas décadas no tienen parangón. Como consecuencia de este incremento térmico se han descrito desplazamientos altitudinales de la vegetación arbustiva en detrimento de la herbácea (Sanz-Elorza et al. 2003; García-Romero et al. 2010) o de las mariposas diurnas de Guadarrama, que han ascendido en promedio más de 200 m a lo largo de los últimos 35 años (Wilson et al. 2007). En las zonas de cumbre de la Sierra de Guadarrama se están detectando algunos cambios en riqueza con incorporaciones que no aparecen en el registro histórico, como es el caso de *Cerastium ramosissimum*.

No obstante, la capacidad de enfrentarse al cambio desplazándose no es la única vía. Si la capacidad de emigrar es limitada la posibilidad de perdurar bajo las nuevas condiciones podría estar relacionada con otros procesos, como la tolerancia fisiológica, mecanismos a nivel demográfico u otros que implican cambios en las interacciones bióticas (Lloret 2012, Lloret et al. 2012). Además, existe la alternativa de adaptarse a las nuevas condiciones (Giménez-Benavides et al. 2011).

Aunque el cambio del clima represente un peligro crítico para la persistencia de muchas especies, existen otros motores de cambio global, como los relacionados con modificaciones en el uso del territorio, que concurren y que pueden ocasionar alteraciones más inmediatas y más intensas que las inducidas por el clima (Hampe y Jump 2011). Por ello, el diagnóstico de la situación de estos ecosistemas, su respuesta al cambio global y las posibles medidas de gestión deben llevarse a cabo teniendo presente los efectos de todos los motores de cambio global. Un proceso concreto en el que ambos motores de cambio global están interactuando es el conocido como matorralización. Es un caso particular del movimiento de las plantas hacia altitudes superiores en respuesta a la invasión, establecimiento, desarrollo y propagación de especies leñosas por encima de sus límites altitudinales actuales. Es un proceso de alcance global (Kullman 2002; Peñuelas y Boada 2003) que está afectando a las cumbres de la Sierra de Guadarrama. Tal como ya hemos comentado Sanz-Elorza et al. (2003) y posteriormente García-Romero et al. (2010) detectaron un aumento en la densidad de *Juniperus communis* subsp. *alpina* y *Cytisus oromediterraneus* en las cumbres a lo largo de un periodo de casi 50 años (Fig. 1). Ambos trabajos parecen confirmar que los pastos de la Sierra de Guadarrama están sufriendo un proceso de matorralización. Las causas son varias, y aunque algunos autores lo atribuyen principalmente al aumento de la temperatura, la reducción del espesor y duración de la cobertura de nieve, otros factores como el descenso de la presión ganadera pueden tener implicaciones directas.

Saber cómo estas comunidades y sus especies responden a este cambio global resulta una prioridad absoluta para diseñar medidas adecuadas de gestión que ayuden a conservar este patrimonio. Pese a su escasa superficie, estos ecosistemas tienen un valor desproporcionado en términos de servicios ecosistémicos, especialmente los ligados al agua (Nogués-Bravo et al. 2008), y es por ello que constituyen una prioridad de investigación. En este sentido cabe señalar que aproximadamente un 7 % de las especies incluidas en el Libro Rojo de Flora Vasculosa Amenazada de España son plantas de alta montaña mediterránea (Tabla 1) (Bañares et al. 2004).

El trabajo que aquí presentamos recoge lo que hemos ido aprendiendo sobre este sistema a lo largo de los últimos años. Seleccionando algunas especies representativas de la comunidad hemos evaluado el cambio de las respuestas individuales (en términos vegetativos, reproductivos y demográficos) a lo largo de gra-

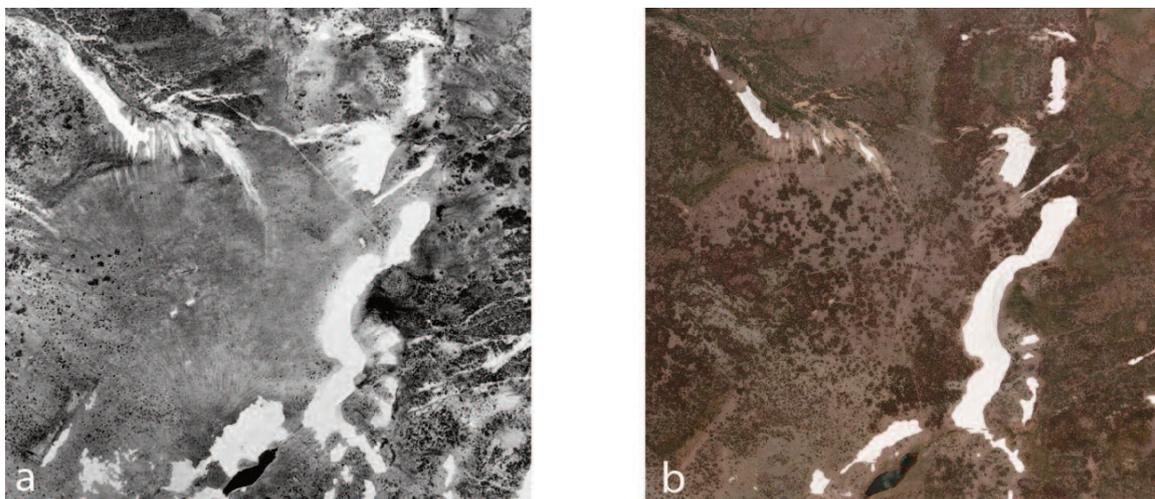


Figura 1. Fotografías aéreas de 1956 (a) y 2009 (b) de Los Claveles y la Laguna de los Pájaros (3° 56' 54" W, 40° 51' 50" N) en el entorno del Parque Natural de Peñalara.

Tabla 1. Número de taxones de alta montaña mediterránea recogidos en el Libro Rojo de Flora Vasculosa Amenazada de España y porcentaje de representación sobre el total para las diferentes categorías de amenaza de la UICN (Bañares et al. 2004)

Categoría UICN	Nº taxones de alta montaña mediterránea	Nº taxones Libro Rojo	% representación
CR	15	245	6.1
EN	13	152	8.6
VU	1	42	2.4

dientes altitudinales como un subrogado de lo que puede ocurrir cuando las condiciones climáticas cambian (Körner 2007). Después hemos intentado evaluar las bases genéticas de dichos cambios y si se pueden dar fenómenos de adaptación local. Finalmente hemos dedicado un apartado a evaluar los cambios a nivel comunidad centrándonos en las interacciones bióticas.

Variaciones de las respuestas de las plantas de alta montaña a lo largo de un gradiente altitudinal

Especies objeto de estudio

La mayor parte de los estudios realizados en los pastos psicroxerófilos de alta montaña de la Sierra de Guadarrama se han centrado en dos especies representativas de estas comunidades: *Armeria caespitosa* (Gómez Ortega) Boiss. in DC (Plumbaginaceae) y *Silene ciliata* Pourret (Caryophyllaceae).

Armeria caespitosa es un caméfito de porte almohadillado, orófilo, endémico del Sistema Central (Fig. 2). Principalmente se encuentra en la Sierra de Guadarrama, con poblaciones en la Sierra de Ayllón y Gredos oriental. Abarca un amplio rango altitudinal entre 1700 y 2430 m. Se desarrolla en dos hábitats bien diferenciados: pastos psicroxerófilos y afloramientos rocosos de granitos y gneises. Es una de las especies de floración más temprana en las comunidades que ocupa. Su floración va de finales de abril en las poblaciones a menor altitud a finales de junio en las poblaciones más elevadas.

Silene ciliata es un orófito de porte almohadillado distribuido por todo el arco mediterráneo septentrional (Fig. 2). En la Península Ibérica, aparece en los principales sistemas montañosos por encima de los 1100 m de altitud (Pirineos, Cordillera Cantábrica, Sistema Ibérico y Sistema Central, siendo este su límite meridional de distribución, donde ocupa un amplio rango altitudinal, desde los 1900 m hasta los 2500 m). En contraposición a *A. caespitosa* es una de las especies de floración más tardía de la comunidad local de pastos psicroxerófilos.

Dispersión efectiva, aislamiento y fragmentación del hábitat

Buena parte de la capacidad de moverse como respuesta al cambio global reside en la capacidad de dispersión. Estudios recientes demuestran que el movimiento hacia altitudes o latitudes superiores siguiendo el ambiente al cual están adaptadas es una de las principales repuestas al cambio climático (Jump y Peñuelas 2005; Thuiller et al. 2005; Gottfried et al. 2012; Matías 2012, Pauli et al. 2012). Sin embargo en el caso de las especies que ya habitan las cumbres más altas, resulta físicamente imposible responder mediante el desplazamiento de su límite superior. El resultado es la extinción local de las poblaciones que habitan las alturas inferiores con la reducción del área de ocupación total de la especie. A esta situación se la conoce con el nombre de *efecto escalador* (Marris 2007). Por otro lado, la respuesta a través de migración hacia latitudes más altas puede ser aún más crítica para las poblaciones de alta montaña porque la distribución de las especies se ve afectada por la existencia del gradiente altitudinal que pone gradualmente fin a las condiciones ambientales que permiten su existencia y marca los límites altitudinales de distribución (Herrera y Bazaga 2008). Esto configura en el espacio una red de "islas" con fragmentos de hábitat por encima de una determinada altitud que supone el aislamiento de las poblaciones. Esta situación restringe la capacidad de respuesta frente al cambio climático mediante migración latitudinal, especialmente si la capacidad de dispersión es baja.

Pese a la importancia que la capacidad de dispersión podría tener en la respuesta frente al cambio global, no existen trabajos que explícitamente la evalúen en plantas de alta montaña mediterránea. Por ello, iniciamos un estudio sobre los patrones de dispersión en la comunidad de pastos de la Sierra de Guadarrama utilizando una metodología de modelización inversa (Clark et al. 1998). Se analizó el patrón de dispersión de plántulas en 5 poblaciones de *S. ciliata* y *A. caespitosa* a lo largo del gradiente altitudinal (Lara-Romero et al., datos sin publicar). La evaluación de los patrones de dispersión en plántulas en lugar de la aproximación con semillas, permite incorporar los procesos post-dispersivos, desde la deposición de la semilla en el suelo hasta la fase de plántula establecida, lo que se conoce como dispersión efectiva. En ambas especies la distancia media de dispersión es baja en todas las poblaciones estudiadas oscilando entre 0.23 y 0.80 m. Estos valores son congruentes con los estimados para otras especies de los mismos géneros (Philipp et al. 1992, Jongejans y Schippers 1999). Pese a que estas especies presentan notables diferencias en el establecimiento de plántulas y el éxito reproductivo según cambios de altitud (Giménez-Benavides et al. 2007a; 2007b; 2008; García-Camacho y Escudero 2009; García-Camacho et al. 2012) no hemos encontrado asociación alguna entre altitud y dispersión de ambas especies. Este resultado sugiere que ni las condiciones

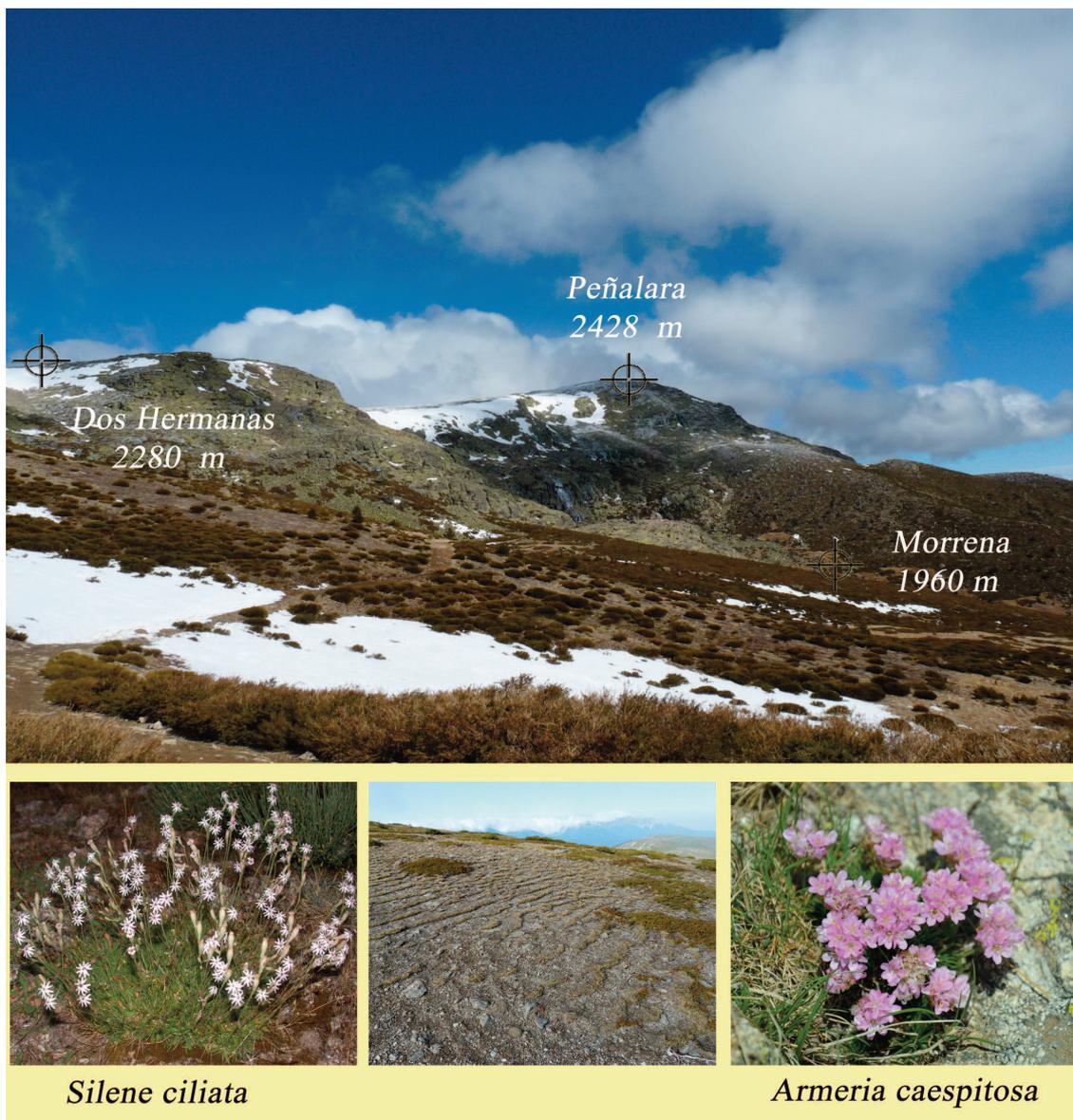


Figura 2. Arriba: localización de las tres principales localidades de estudio de *S. ciliata* en la Sierra de Guadarrama. Abajo izquierda: planta de *Silene ciliata* en flor; centro: paisaje de las cumbres característico de los pastos psicroxerofílicos; derecha: planta de *Armeria caespitosa* en flor.

climáticas, ni el grado de matorralización, ni las propias diferencias en la estructura poblacional, están controlando la dispersión efectiva. Otros factores como la morfología de las estructuras dispersantes de la planta madre y de la semilla, junto con la ausencia de dispersantes secundarios, podrían ser los principales responsables del reclutamiento de plántulas.

La distancia de dispersión restringe en gran medida la capacidad de respuesta frente al cambio mediante migración, reduciendo la misma a eventos aleatorios estocásticos de dispersión a larga distancia. Por otro lado, la baja distancia de dispersión limita el flujo genético entre poblaciones. Esto potencia los procesos de deriva genética y endogamia, reduciendo la diversidad genética disponible y, en última instancia, afectando a la capacidad de respuesta de las poblaciones (Kawecki y Ebert 2004).

Éxito reproductivo

Siguiendo con estas aproximaciones en las que se evalúa el desempeño a lo largo de gradientes de altitud como un subrogado de estrés, hemos dedicado un esfuerzo muy importante al estudio de la reproducción.

En un estudio sobre la vulnerabilidad de *A. caespitosa* al cambio climático, evaluamos su éxito reproductivo en poblaciones localizadas en dos microhábitats diferentes (pasto vs. roca) en los

extremos del rango altitudinal local (nivel inferior de 1750 m en roca y 2000 m en pasto vs. nivel superior de 2350 m para ambos microhábitats). Para ello, muestreamos la fenología de floración y el éxito reproductivo de la especie a lo largo de dos años con condiciones contrastadas.

El éxito reproductivo fue menor en el límite inferior de distribución solo durante el año benigno, ya que en el seco no hubo diferencias entre altitudes. En cuanto a los microhábitats, el éxito reproductivo de los individuos en pasto resultó ser más estable entre años, mientras que en roca la producción de semillas fue mucho más variable. Nuestros resultados sugieren que la capacidad de *A. caespitosa* para mantener poblaciones en microhábitats contrastados podría darle oportunidades para afrontar los cambios ambientales (García-Camacho y Escudero 2009).

En otro estudio nos centramos en la emergencia y supervivencia de plántulas, bien conocido cuello de botella demográfico. Ante una hipotética contracción de las poblaciones de *A. caespitosa* como respuesta al calentamiento, era esperable que estos estadios vitales tempranos estuvieran comprometidos en el límite inferior. Para este estudio muestreamos el reclutamiento y las características del hábitat en parcelas permanentes en los extremos del rango altitudinal durante 4 años. Los resultados mostraron que los valores de reclutamiento en el límite inferior son similares a los de las po-

blaciones en zonas menos expuestas a la sequía estival. La capacidad de *A. caespitosa* para reclutar nuevas plántulas en ambientes bien contrastados aumenta sus posibilidades de soportar los vaivenes ambientales ligados al cambio global (García-Camacho et al. 2010).

En el caso de *S. ciliata* se monitorizó la reproducción también durante años muy contrastados. Mientras que 2002 fue normal, en 2003 se alcanzaron temperaturas extremadamente altas y precipitaciones estivales prácticamente nulas (Giménez-Benavides et al. 2007a). Para este estudio se contó con tres poblaciones en Peñalara cubriendo todo su rango de distribución altitudinal local.

Probablemente como consecuencia de su fenología tan retrasada y al contrario de lo que ocurre para muchas especies de alta montaña, el deshielo y el aumento de temperaturas no controlan el inicio de la floración de *S. ciliata*, si no que ésta parece regulada por el fotoperiodo (Giménez-Benavides et al. 2007a). Esta estrategia limita fuertemente el aprovechamiento del agua de deshielo para una fase tan crítica como la reproductiva, especialmente en el Mediterráneo donde las lluvias de verano son tan escasas. Así, detectamos que el éxito reproductivo individual está en gran medida determinado por el tiempo transcurrido entre el deshielo y el inicio de la floración: cuanto más tarde florece una planta, se dispone de menos agua, dura menos su floración y se producen menos frutos (Giménez-Benavides et al. 2007a). Además, las plantas de las poblaciones situadas a mayor altitud se reprodujeron mejor que las situadas abajo, siendo estas diferencias más acentuadas durante el año seco. En resumen, una fuerte sequía estival ocasiona un alto fracaso reproductivo en *S. ciliata* especialmente en las poblaciones situadas a cotas más bajas lo cual podría poner en riesgo su viabilidad en las nuevas condiciones (Giménez-Benavides et al. 2007a).

Fases críticas durante la regeneración sexual de *Silene ciliata*: desde la flor hasta el juvenil de segundo año

Conscientes de que la manera más adecuada de explorar las causas del fracaso de la regeneración sexual es realizar un análisis secuencial de todos los estados de este proceso, en *S. ciliata* analizamos todas las probabilidades de transición desde la flor hasta el establecimiento de plántulas de segundo año, que es cuando consideramos que el reclutamiento es efectivo (Giménez-Benavides et al. 2008). Los resultados demuestran que los procesos que más limitan la regeneración sexual son la fecundación y desarrollo de las semillas, la germinación y la posterior supervivencia durante el primer verano. La germinación se concentra inmediatamente después del deshielo, lo que favorece el aprovechamiento de la escasa humedad edáfica. Sin embargo, es nuevamente el estrés hídrico estival la principal causa de muerte de las plántulas, el cual va acentuándose a medida que avanza el verano (Giménez-Benavides et al. 2007b). Por el contrario, factores bióticos como la depredación de flores y frutos apenas contribuyeron a limitar el establecimiento. Además de estas fases críticas, aún hay una anterior que limita el potencial regenerador: la probabilidad de floración. Muchos individuos adultos ni siquiera llegan a florecer, especialmente en la población más baja y durante los años secos.

Respuestas fisiológicas y de caracteres funcionales

Las respuestas por parte de las especies y comunidades ante cambios ambientales se producen en multitud de frentes. Es por ello que su análisis puede resultar en ocasiones complejo, debido a la diversidad de factores que actúan simultáneamente y que pueden ser aditivos, opuestos o sinérgicos (Kawecki y Ebert 2004). Esto es especialmente cierto en el caso de evaluar respuestas de organismos adultos (Angert y Schemske 2005), en los cuales eventos que tienen lugar durante su desarrollo y crecimiento pueden influenciar de manera directa sus respuestas posteriores (Raabová et al. 2007). Por ello, resulta recomendable analizar este tipo de respuestas funcionales desde todo tipo de perspectivas (Kawecki 2008).

En el caso de *S. ciliata* hemos evaluado su respuesta ante un proceso de sequía extrema, un tipo de evento que resulta cada vez más frecuente en el Mediterráneo (Beniston et al. 2007, Lloret

2012). Individuos adultos procedentes de tres poblaciones de Guadarrama fueron sometidos a un ensayo a muerte mediante la ausencia de riego durante 40 días en una cámara de condiciones controladas (García-Fernández et al. 2012a). Si bien la mayor parte de los individuos murieron tras el periodo, se encontraron diferencias en la eficiencia de los fotosistemas durante las primeras fases del experimento. Los individuos procedentes de la población baja tardaron más tiempo en mostrar señales de estrés. También encontramos cambios en la expresión proteica ligada a la ausencia de riego, aunque en este caso las diferencias fueron comunes en todas las poblaciones.

Desde una perspectiva de comunidad estamos evaluando la diversidad funcional de estos pastos y su respuesta a la altitud. La diversidad funcional de las comunidades es cuantificada mediante el empleo de rasgos funcionales, cualquier característica a nivel individual que causa cambios en las tasas vitales y en su eficacia biológica (Violle et al. 2007). Esta diversidad puede ser descompuesta en diferentes niveles, inter-específica, intra-específica, etc. Saber cómo se organiza la diversidad funcional en sus diferentes niveles a lo largo de la altitud puede ser crítico para manejar estos sistemas bajo la incertidumbre (Albert et al. 2010).

A tal efecto se trabajó con 11 especies de estos pastos en nueve localidades (1940-2419 m). Diez individuos por especie y sitio fueron seleccionados aleatoriamente y caracterizados funcionalmente mediante la medición de 9 rasgos. Aunque la respuesta con la altitud no parece ser constante, muchas especies disminuyen su tamaño y engrosan sus hojas a medida que ascienden. Por otro lado el análisis de la variancia intra-específica de los valores de los rasgos reveló que la variación entre poblaciones (β -diversidad) fue superior en la mayoría de los casos a la de dentro de cada población (alrededor del 66% vs. 33%). Esto refleja un efecto combinado de diferencias genotípicas intra-específicas y una plasticidad ambientalmente inducida. No obstante cuando la diversidad funcional fue resumida a nivel de comunidad, la mayoría de la variabilidad se debió a las diferencias entre especies. Por otro lado la variabilidad inter-específica fue aumentando significativamente con la altitud para la mayor parte de los rasgos lo que indica que las comunidades tienden a ser funcionalmente más variables a medida que se sube.

Dinámica poblacional

No cabe duda de que la dinámica demográfica constituye el mejor camino para integrar toda la información a nivel de especie y tener una visión más completa de cómo las condiciones a las que las plantas se enfrentan a lo largo de la altitud pueden afectar a su viabilidad.

Los antecedentes de *A. caespitosa* con relación al éxito reproductivo y reclutamiento sugerían que esta especie podía estar respondiendo al cambio global de forma eficaz. Los modelos demográficos son una herramienta adecuada para confirmar estas sospechas, por lo que construimos modelos a partir de cuatro años de muestreos en los límites del rango altitudinal de distribución de la especie. Los resultados confirmaron nuestras sospechas. Las tasas estocásticas de crecimiento mostraron poblaciones igualmente estables. Además, la especie mostró una importante plasticidad demográfica que le permite mantener poblaciones estables en situaciones bien contrastadas por medio de ajustes en distintos puntos de su ciclo vital. Este fenómeno, denominado compensación demográfica (Doak y Morris 2010), había sido descrito anteriormente en plantas de montaña norteamericanas pero a escalas mucho mayores y podría ayudar a *A. caespitosa* a soportar con mayor resiliencia las condiciones que imponen los nuevos escenarios de cambio (García-Camacho et al. 2012).

En este mismo contexto estudiamos la dinámica demográfica de *S. ciliata* en las tres poblaciones conocidas también durante cuatro años. El seguimiento demográfico mostró claras diferencias a lo largo del gradiente. El tamaño medio de las plantas fue mayor en la población inferior, lo cual sugiere una población envejecida. Los valores de la tasa de crecimiento confirman una tendencia de-

creciente en dicha población ($\lambda = 0.85$), una relativa estabilidad de la intermedia ($\lambda = 0.99$) y una ligera tendencia creciente de la superior ($\lambda = 1.03$). Un análisis exhaustivo reveló que, especialmente en el límite inferior, las etapas críticas del ciclo vital fueron la menor supervivencia de los individuos adultos con una menor longevidad global (longevidad máxima estimada de 23 años frente a los 47 en la intermedia) y el bajo reclutamiento de plántulas (Giménez-Benavides et al. 2010). Todo ello indica que las poblaciones situadas a menor altitud estarían sufriendo una serie de condiciones ambientales que limitan su persistencia. En conjunto, todas estas evidencias demuestran la escasa capacidad de las poblaciones en el límite para hacer frente a condiciones ambientales estresantes. Dado que la especie ya habita las cumbres más altas de Guadarrama, de continuar esta tendencia la consecuencia sería la reducción drástica de su área de ocupación (Giménez-Benavides et al. 2010).

Bases genéticas y evolutivas de las respuestas a lo largo de un gradiente altitudinal

Otra alternativa para enfrentarse al cambio es la de persistir y para ello es necesario que ocurran cambios adaptativos de forma diferencial a lo largo del gradiente altitudinal. Para explorar esta posibilidad hemos abordado diferentes trabajos.

Cambios evolutivos ligados a la fenología

El inicio y la duración de la floración son factores críticos para el éxito reproductivo en la alta montaña. Así este rasgo fenológico debería estar sometido a selección natural y evolucionar para adaptarse a las nuevas condiciones ambientales. Para comprobarlo, realizamos un análisis de selección fenotípica en *A. caespitosa* y *S. ciliata*, las cuales presentan patrones de fenología reproductiva diferentes (Giménez-Benavides et al. 2011). En principio, cabría esperar que las especies más tardías mostraran una mayor presión selectiva encaminada a florecer pronto, puesto que a medida que avanza la estación, la sequía se acentúa. Los resultados mostraron que ambas especies presentan selección fenotípica hacia una floración más temprana, al menos en algunas de las poblaciones y años analizados. Curiosamente, esta selección sobre el inicio de la floración no fue directa, sino correlacional a través de la duración de la floración: cuanto antes abre su primera flor una planta más tiempo puede florecer y, en consecuencia, más frutos produce, confirmando una ventaja frente a individuos que florecen más tarde (Giménez-Benavides et al. 2011). Para confirmar si los caracteres relacionados con el inicio de la floración se encuentran bajo selección y evaluar hasta qué punto su expresión se encuentra controlada genéticamente a lo largo del gradiente altitudinal realizamos un experimento de jardín común con *A. caespitosa* (Lara-Romero et al., datos sin publicar). Los resultados sugieren que en dichas condiciones controladas las plantas procedentes de las poblaciones situadas arriba florecen antes que las situadas en límite inferior. Es posible que dada la menor duración del período de crecimiento en las cumbres, las plantas hayan sido seleccionadas para incrementar su éxito reproductivo adelantando el inicio de la floración, aunque esto pueda dañar ocasionalmente las primeras flores por heladas. Este resultado, confirma que también existe un control genético del inicio de la floración, lo que supone una garantía histórica para enfrentarse a los cambios que están ocurriendo.

Adaptación local

Como hemos comentado anteriormente, la emergencia y el establecimiento de plántulas son fases críticas que limitan la regeneración de *S. ciliata*, especialmente en las poblaciones del límite inferior. Estas fases críticas podrían estar sujetas a selección natural con procesos de adaptación local que podrían favorecer la persistencia en condiciones ambientales diferenciales. Con el objetivo de evaluar si están actuando procesos de adaptación local en las primeras fases del ciclo vital de *S. ciliata*, realizamos un experimento de siembras translocadas entre tres poblaciones a lo largo del gradiente altitudinal (Giménez-Benavides et al. 2007b). Los re-

sultados mostraron que el estrés hídrico asociado a la sequía estival fue la principal causa de mortalidad en plántulas. La población situada en el centro del rango altitudinal mostró mejor comportamiento, mientras que las semillas sembradas en la población situada abajo germinaron menos y las plántulas presentaron menores tasas de supervivencia y crecimiento. Encontramos evidencias de adaptación local en la emergencia y supervivencia de plántulas en las poblaciones situadas en el centro y en el límite inferior. Esta adaptación local a través del éxito de las plántulas puede compensar parcialmente las limitaciones derivadas del estrés hídrico, potenciando la persistencia de las poblaciones más marginales de la especie (Giménez-Benavides et al. 2007b).

Estructura y diversidad genética

En bien sabido que la diversidad genética juega un papel relevante en las poblaciones vulnerables. Supone un reservorio de alelos sobre los que actúan las fuerzas selectivas, beneficiando aquellos genotipos con ventajas adaptativas y promoviendo procesos de respuesta (Kawecki 2008). La diversidad genética se ve afectada por el tamaño de la población (Cornuet y Luikart 1996), sistemas de cruzamiento, efectos de deriva genética (Lande 1995), procesos demográficos históricos (Frankham et al. 2002), etc. A consecuencia de ello, las poblaciones muestran una estructura genética donde se reflejan los procesos presentes y pasados. Su estudio permite conocer el estado de conservación y aislamiento de las poblaciones, estimar los flujos, etc.

Con nuestras plantas hemos estudiado la genética de sus poblaciones empleando marcadores moleculares en función de las características de la especie y el conocimiento previo del género (Sunnucks 2000). En *A. caespitosa*, empleamos marcadores (García-Fernández 2011) basados en polimorfismos de la longitud de fragmentos amplificados (AFLPs). Obtuvimos valores de diversidad genética muy similares a especies del mismo género (p.e. Baumbach y Hellwig 2007; Piñeiro et al. 2007), con distribuciones mucho más amplias, si bien en algunas poblaciones de reducido tamaño y aisladas, los valores fueron bajos. Por otra parte, la estructura genética de *A. caespitosa* muestra un patrón complejo (García-Fernández 2011). Es posible que los procesos de expansión-retracción de los hielos que se ha reproducido en las montañas mediterráneas hayan dado lugar a una multitud de procesos que ahora se reflejan en su estructura genética (p.e., cuellos de botella, dispersión a larga distancia, supervivencia en refugios, hibridación entre especies etc. Nieto-Feliner 2011). En el caso de *S. ciliata*, utilizamos marcadores microsatélite neutrales y de expresión transferidos de *S. latifolia*. En este caso, aunque realizamos un estudio desde una perspectiva muy local, encontramos un número relevante de alelos exclusivos en algunas poblaciones y unos valores de diversidad muy homogéneos (García-Fernández et al. 2012d). La estructura genética de las poblaciones de *S. ciliata* muestran un patrón de agrupación a lo largo del gradiente de altitud que forman las montañas, reuniendo poblaciones de menor altitud con las situadas en la cima de una misma montaña (García-Fernández et al. 2012d).

Flujo genético maladaptativo

La llegada de flujo genético desde otras poblaciones se considera en general beneficiosa para una población en riesgo (Hedrick 1995). Supone un aporte de nuevos genotipos que aumentan la diversidad genética, enmascaran las consecuencias de alelos deletéreos ya fijados y supone la llegada de nuevos individuos que aumentan el tamaño poblacional (Frankel y Soulé 1981). Sin embargo, en poblaciones que sufren un proceso de adaptación local, esto puede ser contraproducente (Bolnick y Nosil 2007; Lenormand 2002), por lo que se considera al flujo genético como uno de sus principales limitantes (Kawecki y Ebert 2004). Tanto en el estudio de *A. caespitosa* como en el de *S. ciliata*, hemos encontrado valores importantes de flujo genético entre poblaciones. No podemos descartar que este flujo genético sea un reflejo de movimientos de ascenso y descenso que se han dado en el pasado. En cualquier caso, parece evidente que la intensidad del flujo genético no es suficientemente grande como para limitar de forma efectiva los pro-

cesos de adaptación local que se están dando (García-Fernández 2011; García-Fernández et al. 2012c; 2012d).

Depresión endogámica

Dado que los tamaños poblacionales pueden ser muy pequeños cabe pensar que aparezcan fenómenos de depresión endogámica en las poblaciones de alta montaña (Lande 1993). Sus efectos van asociados a los de la disminución en la diversidad genética (Lande 1993), promoviendo la deriva genética, la fijación de alelos deletéreos y la acumulación de mutaciones (Keller y Waller 2002), que reducen la eficacia biológica (Ellstrand y Elam 1993). Sus efectos pueden verse potenciados por las condiciones estresantes a las que se ven sometidas las poblaciones de alta montaña (Armbruster y Reed 2005). En nuestro marco de estudio, la capacidad de *S. ciliata* para autofecundarse y el aislamiento y pequeño tamaño de algunas poblaciones la convierten en un buen modelo para evaluar el efecto de la depresión endogámica en las condiciones de estrés variable que se dan a lo largo del gradiente de altitud y para determinar la importancia de la depresión pueden tener en la viabilidad (García-Fernández et al. 2012b). Mediante polinizaciones manuales obtuvimos semillas procedentes de cruces entre individuos de una misma población e individuos de poblaciones diferentes, que comparamos con semillas procedentes de autocruzamientos. Los resultados, tanto en cámara de germinación como en siembras in situ mostraron la menor viabilidad de las semillas endogámicas. A su vez, el mayor estrés que se producen en las poblaciones de menor altitud tuvieron un impacto negativo en la germinación, aumentando el efecto pernicioso de la depresión endogámica (García-Fernández et al. 2012b).

Haciendo un balance global de las bases genéticas y evolutivas de las respuestas observadas en *S. ciliata* existe un factor adicional que podría frenar seriamente la capacidad de evolución adaptativa. Como ya hemos comentado, ésta es una especie de vida larga y con escasa capacidad de regeneración sexual, pero además los individuos reproductores más pequeños tienen una escasa probabilidad de florecer en años secos, sobre todo, en el caso de las poblaciones del límite inferior. Tales circunstancias hacen que, a pesar de que pueda existir selección fenotípica e incluso heredabilidad en los caracteres para adaptarse al cambio climático, los individuos más jóvenes (en principio mejor adaptados a las condiciones actuales) tengan serios problemas para transmitir sus genes, limitando su potencial evolutivo.

Respuestas ligadas a interacciones entre especies

La representación y evaluación de las interacciones que ocurren en la naturaleza supone uno de los grandes retos de la ecología actual (Bascompte y Jordano 2007). Determinar cómo los diferentes organismos interactúan arroja información valiosa sobre los procesos que están ocurriendo tanto en el nivel de comunidad como de ecosistema. La detección de estas redes de interacción puede ayudar a conocer las vulnerabilidades de estos sistemas. Con el objetivo de describir la estabilidad y sobre todo la vulnerabilidad de estos ecosistemas comenzamos a conocer las interacciones bióticas en la alta montaña.

Red de facilitación planta-planta

Las plantas de una comunidad establecen una red compleja de interacciones tanto de competencia como de facilitación. Una comunidad perfectamente anidada se caracteriza por una secuencia ordenada de sitios en los que el ensamble de especies de los sitios menos diversos forma un subconjunto aleatorio de los sitios más ricos. Si este patrón se estudia a una escala más de detalle, donde están ocurriendo las verdaderas interacciones, y bajo un gradiente ambiental como el altitudinal, el estudio del nivel de anidamiento puede ayudar a vislumbrar bajo qué condiciones y cómo se está produciendo el ensamblaje de especies. Bajo este marco comenzamos un estudio para calcular el anidamiento presente en diferentes pastos de Guadarrama (D. Pescador, datos sin publicar). La peculiaridad de este estudio fue que para cada parcela se obtuvo un valor de anidamiento resultado de identificar las especies pre-

sentes en cada uno de los parches de vegetación localizados en la comunidad. Esto permitió describir la red de facilitación planta-planta para cada localidad y determinar los condicionantes de la misma. De acuerdo a la métrica NODF -Nestedness on Overlap and Decreasing Fills- de Almeida-Neto et al. (2008), más de la mitad de las localidades presentaron un anidamiento significativo bajo un modelo nulo fijo-fijo. Este anidamiento dependía directa y significativamente del tamaño medio de los parches de vegetación y de la matorralización. Por el contrario, aquellas localidades con un mayor número de especies presentaban un menor grado de anidamiento. Todo ello sugiere que el ensamblaje de las comunidades de alta montaña mediterránea está caracterizado por un patrón de anidamiento en el que unas especies dominantes engloban al resto de una manera secuencial y jerárquica. Podríamos decir que los parches mayores actúan como un sumidero de especies que buscan refugio en estos ambientes tan estresantes (Cavieres et al. 2006).

Red mutualista planta-polinizador

En la misma línea sabemos que las redes de interacción mutualistas planta-polinizador también juegan un papel importante en la estabilidad de los ecosistemas (Tylianakis et al. 2008), así como en el mantenimiento de la biodiversidad tanto a escala local como global (Bascompte y Jordano 2007). En los ecosistemas de alta montaña las interacciones planta polinizador son especialmente importantes ya que muchas de sus plantas están limitadas por polen (García-Camacho y Tötland 2009). La modificación de estas redes mediante la supresión de especies importantes o desajustes entre sus componentes tendrá efectos directos sobre el resto de las especies. Dado que la existencia de extinciones locales es una de las consecuencias esperables del cambio parece crítico el estudio de estas redes. Con esta idea en mente se estudiaron tanto los visitantes florales diurnos como nocturnos, comúnmente pasados por alto. La red presenta una estructura muy asimétrica (con una relación polinizador planta de 7:1). Su estructura se basa en un número reducido de especies de plantas con muchas visitas e interacciones. Las especies vegetales conforman los núcleos más importantes de la red y los polinizadores la dotan de gran conectividad al funcionar como conectores entre núcleos formadores. Todo ello nos lleva a pensar que la vulnerabilidad de la red se centra en las escasas especies de la comunidad vegetal. La fenología floral de estas especies influye en la modularidad de nuestra red y por tanto en su conformación estructural. Se asume que la compartimentación en diferentes módulos observada en nuestra red le otorga robustez (Tylianakis et al. 2010). Así, las perturbaciones se reparten por los diferentes módulos mitigando sus efectos. No obstante, la estabilidad de la red también depende del grado y lugar donde ocurra la perturbación. La extinción de especies que funcionan como conectores causaría la fragmentación de la red mientras que la extinción de las especies que actúan como núcleos causarían extinciones en cascada (Tylianakis et al. 2010). Este hecho concuerda con lo observado en el estudio de patrones de extinción de especies realizado con nuestra red siguiendo la metodología de Memmott et al. (2004). En nuestro estudio la red se mostró muy vulnerable frente a posibles perturbaciones que afectan a las plantas conformadoras de dichos núcleos.

Así pues, es la topología concreta de la red de alta montaña de Guadarrama la que determina las especies más importantes estructuralmente dentro de ella y sobre las que las perturbaciones tendrían un efecto más directo. Las actividades de conservación de esta comunidad deben ir principalmente encaminadas a la preservación de las especies de plantas que cimientan la red de interacciones.

Merece un comentario aparte el efecto de la matorralización ascendente, un fenómeno realmente crítico en nuestras montañas. La pérdida de espacio debido al aumento de la cobertura de arbustos supone el desplazamiento y reducción de hábitat de nuestra comunidad. En consecuencia, ciertas especies con determinados requerimientos de espacio, luz, suelo o humedad pueden verse re-

cluidas a zonas menos favorables, llegando incluso a desaparecer. Esta modificación en la composición puede tener efectos negativos a escala de comunidad. Para evaluarlo, hemos comenzado a trabajar con las redes de interacción planta-planta y planta-polinizador en ambientes contrastados. Como se vio anteriormente en el caso de las redes de facilitación planta-planta, el patrón de anidamiento parece estar fuertemente correlacionado con el grado de matorralización. La presencia de una mayor cobertura de arbustos implicaría un incremento de la heterogeneidad ambiental y una disminución del espacio disponible. Esto tendría dos consecuencias directas. Por un lado las especies que forman el ensamblaje pueden verse sujetas a una jerarquía competitiva. En este caso la dominancia de aquellas especies mejor adaptadas a las condiciones impuestas por los arbustos en detrimento de aquellas más vulnerables provocaría un ensamblaje anidado. Por otro lado, la reducción del hábitat disponible llevaría a que las especies minoritarias aparecerían en muchos casos asociadas a las más abundantes, compitiendo con éstas. De esta manera, una intensificación de la matorralización podría ocasionar un desmoronamiento en cadena de los ensamblajes, encontrándonos con comunidades dominadas por unas pocas especies y, en definitiva, una pérdida de diversidad.

Otro fenómeno paralelo tiene que ver con el profundo efecto que sobre los polinizadores tiene la enorme oferta de polen de algunos de los matorrales que cubren el territorio. Algunas de las especies de este matorral ascendente son entomófilas y con una floración abundante (*Cytisus oromediterraneus*). En el caso de Guadarrama la integración de especies arbustivas en la red planta-polinizador de los pastos psicroxerófilos parece causar una reorganización de la misma. La reorganización interna de la red puede causar desajustes entre pares planta-polinizador, así como cambios en las interacciones y su efectividad. Aunque la relación entre especies y el ensamblaje de la comunidad se modifica, la estructura de red compleja observada en pastos no matorralizados se mantiene. De hecho la cobertura moderada de matorral en el pasto parece asociarse con un mayor número y densidad de especies de plantas propias del pasto, así como con una mayor tasa de visitas por parte de los polinizadores. Esta situación permite disminuir la vulnerabilidad de la red frente a la pérdida de especies, como confirman nuestros modelos basados en la simulación de extinción de especies.

Conclusiones

Los resultados obtenidos en estos estudios ponen de manifiesto la extrema vulnerabilidad de los pastos psicroxerófilos de alta montaña mediterránea al cambio global. Igualmente, a través de las dos plantas más estudiadas, se aprecia que la respuesta y evolución de los diferentes integrantes de la comunidad puede resultar muy divergente. Mientras algunas especies, como *A. caespitosa*, están respondiendo con mecanismos compensatorios (plasticidad fenotípica, adaptación local) que les permiten mantener una tendencia demográfica estable en las poblaciones más bajas con condiciones ambientales más restrictivas, otras especies, como *S. ciliata*, presentan dinámicas poblacionales conducentes a la extinción en dichas condiciones. En cualquier caso, dado el carácter aislado y fragmentado de este tipo de hábitats y la reducida capacidad de dispersión de las semillas parece claro que la capacidad de respuesta a través de la migración se encuentra muy limitada.

A nivel poblacional, junto al crudo efecto de eliminación del hábitat causado por el ascenso del matorral, se aprecian efectos demográficos y genéticos complejos y significativos en las poblaciones remanentes en el reducido hábitat disponible. Así, en *S. ciliata* se ha puesto en evidencia la existencia de poblaciones más reducidas, con endogamia y una mayor intensidad de la depresión endogámica en las localidades situadas en el límite inferior. Esto no quita para que paralelamente se hayan observado procesos de adaptación local conducentes a incrementar la eficacia biológica en estas nuevas condiciones.

A nivel de comunidad, el proceso de matorralización ocasiona importantes cambios tanto en las redes de interacciones planta-planta como planta-polinizador. Mientras en la red planta-planta el proceso parece conducir hacia una simplificación de la red y una disminución de la diversidad por extinción de las especies menos competitivas, en la red planta-polinizador una ocupación parcial del hábitat por el matorral conduce temporalmente a un incremento de la diversidad de polinizadores y de las interacciones con las plantas de pasto, si bien, puntualmente, alguna especie puede encontrarse afectada negativamente. No obstante, la red planta-polinizador muestra una enorme vulnerabilidad a la extinción de especies vegetales en el entorno.

Referencias

- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Douzet, R., Aubert, S., Lavorel, S. 2010. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology* 24:1192-1201.
- Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimaraes, P.R., Loyola, R.D., Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117:1227-1239.
- Angert, A.L., Schemske, D.W. 2005. The evolution of species' distributions: Reciprocal transplants across the elevation ranges of *Mimulus cardinalis* and *M. lewisii*. *Evolution* 59:1671-1684.
- Arft, A., M. Walker, P. Turner, J. Gurevitch, J. Alatalo, U. Molau, U., et al. 1999. Response patterns of tundra plant species to experimental warming, a meta-analysis of the International Tundra Experiment. *Ecological Monographs* 69:491-511.
- Armbruster, P., Reed, D.H. 2005. Inbreeding depression in benign and stressful environments. *Heredity* 95:235-242.
- Bañares, A., Blanca, G. Güemes, J. Moreno, J.C., Ortiz, S. (eds). 2004. *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España. Taxones Prioritarios*. 2ª ed. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid, España.
- Bascompte, J., Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38:567-59.
- Baumbach, H., Hellwig, F.H. 2007. Genetic differentiation of metallicolous and non-metallicolous *Armeria maritima* (Mill.) Willd. taxa (Plumbaginaceae) in Central Europe. *Plant Systematics and Evolution* 3:245-258.
- Beniston, M., Stephenson, D., Christensen, O., Ferro, C., Frei, C., Goyette, S., Halsnaes, K. et al. 2007. Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Climatic Change* 81:71-95.
- Bolnick, D.I., Nosil, P. 2007. Natural selection in populations subject to a migration load. *Evolution* 61:2229-2243.
- Cabrera, H.M. 2002. Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de alta montaña. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:625-637.
- Cavieres, L.A., Badano, E.I., Sierra-Almeida, A., Gómez-González, S., Molina-Montenegro, M.A. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist* 169:59-69.
- Clark, J.S., Macklin, E., Wood, L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68:213-235.
- Cornuet, J.M. Luikart, G. 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144:2001-2014.
- Doak, D.F., Morris, W.F. 2010. Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature* 467:959-962.
- Ellstrand, N.C., Elam, D.R. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:217-42.
- 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* 36:488-497.
- Frankel, O.H. Soule, M.E. 1981. *Conservation and Evolution*. Cambridge University Press, UK.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A. 2002. *Introduction to Conservation Genetics* Cambridge University Press, New York, USA.
- García-Camacho, R., Escudero, A. 2009. Reproduction of an early-flowering Mediterranean mountain narrow endemic (*Armeria caespitosa*) in a contracting mountain island. *Plant Biology* 11:515-524.

- García-Camacho, R., Totland, Ø. 2009. Pollen limitation in the alpine: a meta-analysis. *Arctic and Alpine Research* 41:103-111.
- García-Camacho, R., Iriondo, J.M., Escudero, A. 2010. Seedling dynamics at elevation limits: Complex interactions beyond seed and microsite limitations. *American Journal of Botany* 97:1791-1797.
- García-Camacho, R., Albert, M.J., Escudero, A. 2012. Small-scale demographic compensation in a high-mountain endemic: the low edge stands still. *Plant Ecology and Evolution* 25:37-44.
- García-Fernández, A. 2011. Cambio climático en alta montaña: una perspectiva genética. *Ecosistemas* 20:129-132.
- García-Fernández, A., Iriondo, J.M., Bartels, D., Escudero, A. 2012a. Response to artificial drying until drought-induced death in different elevation populations of a high-mountain plant. *Plant Biology* DOI: 10.1111/j.1438-8677.2012.00638.x
- García-Fernández, A., Iriondo, J.M., Escudero, A. 2012b. Inbreeding at the edge: does inbreeding depression increase under more stressful conditions? *Oikos* 121:1435-1445.
- García-Fernández, A., Iriondo, J., Vallés, J., Orellana, J., Escudero, A. 2012c. Ploidy level and genome size of locally adapted populations of *Silene ciliata* across an altitudinal gradient. *Plant Systematics and Evolution* 298:139-146.
- García-Fernández, A., Segarra-Moragues, J.G., Widmer, A., Escudero, A., Iriondo, J.M. 2012d. Unravelling genetics at the top: mountain islands or isolated belts? *Annals of Botany* 110:1221-1232.
- García-Romero, A., Muñoz, J., Andrés, N., Palacios, D. 2010. Relationship between climate change and vegetation distribution in the Mediterranean mountains: Manzanares Head valley, Sierra de Guadarrama (Central Spain). *Climatic Change* 100:645-666.
- Gerald, J., Kreyling, J. 2007. Upward shift of alpine plants increases floristic similarity of Mountain summits. *Journal of Vegetation Science* 18:711-718.
- Giménez-Benavides, L., Escudero, A., Iriondo, J.M. 2007a. Reproductive limits of a late-flowering high-mountain Mediterranean plant along an elevational climate gradient. *New Phytologist* 173:367-382.
- Giménez-Benavides L., Escudero A., Iriondo J.M. 2007b. Local adaptation enhances seedling recruitment along an altitudinal gradient in a high mountain Mediterranean plant. *Annals of Botany* 99:723-734.
- Giménez-Benavides, L., Escudero, A., Iriondo, J.M. 2008. What shapes the altitudinal range of a high mountain Mediterranean plant? Recruitment probabilities from ovule to seedling stage. *Ecography* 31:731-740.
- Giménez-Benavides, L., Albert, M.J., Iriondo, J.M., Escudero, A. 2010. Demographic processes of upward range contraction in a long-lived Mediterranean high mountain plant. *Ecography* 34:85-93.
- Giménez-Benavides, L., García-Camacho, R., Iriondo, J.M., Escudero, A. 2011. Selection on flowering time in Mediterranean high-mountain plants under global warming. *Evolutionary Ecology* 25:777-794.
- Gottfried, M., Pauli, H., Reiter, K., Grabherr, G. 1999. A fine-scaled predictive model for changes in species distribution patterns of high mountain plants induced by climate warming. *Diversity and Distributions* 5:241-251
- Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barancok, P., Benito, J.L., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Fernández, M.R., Kazakis, G., Krajci, J., Larsson, P., Mallau, M., Michelsen, O., Moiseev, D., Moiseev, P., Molau, U., Merzouki, A., Nagy, L., Nakhutsrishvili, G., Pedersen, B., Pelino, G., Puscas, M., Rossi, G., Stanisci, A., Theurillat, J.P., Tomaselli, M., Villar, L., Vittoz, P., Vogiatzakis, I., Grabherr, G. 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* 2:111-115.
- Grabherr, G., Gottfried, M., Pauli, H. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* 369:448.
- Granados, I., Toro, M. 2000. Recent warming in a high mountain lake (Laguna Cibera, Central Spain) inferred by means of fossil chironomids. *Journal of Limnology* 59:109-119.
- Hampe, A., Jump, A.S. 2011. Climate relicts: past, present, future. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42:313-333.
- Hedrick, P.W. 1995. Gene Flow and Genetic Restoration: The Florida Panther as a Case Study. *Conservation Biology* 9:996-1007.
- Herrera, C.M., Bazaga, P. 2008. Adding a third dimension to the edge of a species' range: altitude and genetic structuring in mountainous landscapes. *Heredity* 100:275-285.
- Inouye, D.W., Morales, M.A., Dodge, G.J. 2002. Variation in timing and abundance of flowering by *Delphinium barbeyi* Huth (Ranunculaceae), the roles of snowpack, frost and La Niña, in the context of climate change. *Oecologia* 130:543-550.
- Inouye, D. 2008. Effects of climate change on phenology, frost damage and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology* 89:353-362.
- IPCC 2007. Climate Change 2007: *Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp.
- Jongejans, E., Schippers, P. 1999. Modeling seed dispersal by wind in herbaceous species. *Oikos* 87:362-372.
- Jump, A.S., Peñuelas, J. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8:1010-1020.
- Kawecki, T.J. 2008. Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:321-342.
- Kawecki, T.J., Ebert, D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7:1225-1241.
- Keller, L.F., Waller, D.M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution* 17:230-241.
- Klanderud, K., Birks, H.J.B. 2003. Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. *Holocene* 13:1-6.
- Klanderud, K., Tötland, Ø. 2005. Simulated climate change altered dominance hierarchies and diversity of an alpine biodiversity hotspot. *Ecology* 86:2047-2054.
- Körner, C. 1999. *Alpine Plant Life*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574.
- Kullman, L. 2002. Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology* 90:68-77.
- Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist* 142:911.
- Lande, R. 1995. Mutation and conservation. *Conservation Biology* 9:782-791.
- Lenormand, T. 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* 17:183-189.
- Lloret, F., 2012. Vulnerabilidad y resiliencia de los ecosistemas forestales frente a episodios extremos de sequía. *Ecosistemas* 21(3):85-90.
- Lloret, F., Escudero, A., Iriondo, J.M., Martínez-Vilalta, J., Valladares, F. 2012. Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes. *Global Change Biology* 18:797-805.
- Marris, E. 2007. The Escalator Effect. *Nature Climate Change* 1:94-96.
- Matías, L. 2012. Cambios en los límites de distribución de especies arbóreas como consecuencia de las variaciones climáticas. *Ecosistemas* 21(3):91-96.
- Matías, L., Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Castro, J. 2011. Effects of resource availability on plant recruitment at the community level in a Mediterranean mountain ecosystem. *Perspectives in Plant Ecology* 13:277-285.
- Memmott, J., Waser, N.M., Price, M.V., 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society* 271:2605-2611.
- Molau, U., Alatalo, J.M. 1998. Responses of subarctic-alpine plant communities to simulated environmental change: biodiversity of bryophytes, lichens, and vascular plants. *Ambio* 27: 322-329.
- Nieto-Feliner, G. 2011. Southern European glacial refugia: A tale of tales. *Taxon* 60:365-372.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., Lasanta, T., López Moreno, J.L. 2008. Climate change in Mediterranean mountains during the XXIst century. *Ambio* 37:380-385.
- Pauli, H., Gottfried, M., Grabherr, G. 2003. Effects of climate change on the alpine and nival vegetation of the Alps. *Journal of Mountain Ecology* 7:9-12.
- Pauli, H., Gottfried, M., Dullinger, S., Abdaladze, O., Akhalkatsi, M., Benito, J.L., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Fernández, M.R., Goshn, D., Holten, J.L., Kanka, R., Kazakis, G., Kollár, J., Larsson, P., Moiseev, P., Moiseev, D., Molau, U., Molero-Mesa, J., Nagy, L., Pelino, G., Puscas, M., Rossi, G., Stanisci, A., Syverhuset, A.O., Theurillat, J.P., Tomaselli, M., Unterluggauer, P., Villar, L., Vittoz, P., Grabherr, G. 2012. Recent Plant Diversity Changes on Europe's Mountain Summits. *Science* 336:353-355.

- Peñuelas, J., Boada, M. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9:131-140.
- Philipp, M., Madsen, H.E.S., Siegismund, H.R. 1992. Gene Flow and Population-Structure in *Armeria maritima*. *Heredity* 69:32-42.
- Piñeiro, R., Fuertes Aguilar, J., Draper Munt, D., Nieto Feliner, G. 2007. Ecology matters: Atlanticic-Mediterranean disjunction in the sand-dune shrub *Armeria pungens* (Plumbaginaceae). *Molecular Ecology* 16:2155-2171.
- Raabová, J., Münzbergová, Z., Fischer M. 2007. Ecological rather than geographic or genetic distance affects local adaptation of the rare perennial herb, *Aster amellus*. *Biological Conservation* 139:348-357.
- Sanz-Elorza, M., Dana, E.D., González, A., Sobrino, E. 2003. Changes in the high-mountain vegetation of the Central Iberian Peninsula as a probable sign of climate warming. *Annals of Botany* 92:273-280.
- Sunnucks, P. 2000. Efficient genetic markers for population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15:199-203.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102:8245-8250.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., Wardle, D. A. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:1351-1363.
- Tylianakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, A., Bascompte, J. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143:2270-2279.
- Väre, H., Lampinen, C., Humphries, C. Williams, P. 2003. Taxonomic diversity of vascular plants in the European alpine areas. En: Nagy, L. et al. (eds.), *Alpine Biodiversity in Europe. Ecological Studies, vol. 167*, pp. 133-148, Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892.
- Walther, G.R., Beißner, S., Burga, C.A. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science* 16:542-548.
- Wilson, R.J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J.E., Martínez, D., Agudo, R., Monserrat, V.J. 2005. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters* 8:1138-1146.
- Wilson, R.J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., Monserrat, V.J. 2007. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology* 13:1873-1887.