

A. Escudero*, R. García-Camacho, A. García-Fernández, L. Giménez-Benavides, J.M. Iriondo, C. Lara-Romero, J. Morente, D.S. Pescador

Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología. URJC, Móstoles, Madrid, E-28933

*Correo electrónico: adrian.escudero@urjc.es

4 Vulnerabilidad al cambio climático de las plantas de alta montaña mediterránea

Resultados clave

- La alta montaña mediterránea probablemente constituye uno de los sistemas más amenazados por el cambio climático en nuestro país.
- Los dos principales motores de cambio en estos ecosistemas son el calentamiento y, sobre todo, el abandono de los usos tradicionales de gestión del territorio y la caída de la cabaña ganadera. Como consecuencia, la matorralización de las comunidades de pastos de alta montaña y la elevación de los cinturones de vegetación es un fenómeno muy extendido.
- Las plantas especialistas de estas altas montañas están respondiendo con desplazamientos altitudinales y, en muchos casos, con cambios a nivel local que garantizan su viabilidad, como pueden ser fenómenos de adaptación local o mecanismos de compensación demográfica.

Contexto

No cabe duda de que los ecosistemas alpinos se encuentran entre los más vulnerables al cambio climático (Gottfried et al. 1999) debido principalmente a su carácter insular, que limita la conexión entre los remanentes de hábitat, y, sobre todo, debido al hecho de que los organismos tienen dificultades para desplazarse ladera arriba porque en muchos casos no hay espacio disponible (Körner 2007). En buena parte, el calentamiento global, pero también el abandono de los usos y tareas tradicionales de gestión del territorio, sobre todo ligados a la caída de la ganadería extensiva, están produciendo importantes cambios a escala global. Las respuestas más intuitivas y detectadas en diferentes lugares del planeta son el ascenso altitudinal de las plantas, la homogeneización de la diversidad en las montañas asociado a un aumento de la riqueza en las cotas

altitudinales superiores y una fuerte matorralización de las comunidades de pastos (Jurasinski y Kreyling 2007). En cualquier caso, y aunque esto parece una tendencia general, se han detectado importantes diferencias en la extensión e importancia de estos patrones, especialmente en las montañas mediterráneas (Gottfried et al. 2012). Estas diferencias sugieren que las condiciones de nuestras montañas las hacen muy diferentes al resto de montañas alpinas/templadas y que, por consiguiente, la extensión de este conocimiento a las montañas mediterráneas puede inducir a error ya que pueden estar implicados otro tipo de respuestas en la persistencia y viabilidad de sus plantas (Lloret et al. 2012).

Como sabemos, las plantas de alta montaña mediterránea se enfrentan a unas condiciones ambientales singulares respecto a lo que ocurre en el resto de montañas de las zonas templadas. Además de los meses de frío y nieve, que disminuyen al mínimo la actividad vegetal, la sequía estival, típica de los climas mediterráneos también condiciona la vida vegetal en estas montañas (Giménez-Benavides et al. 2007a). Dichas condiciones someten a las plantas de alta montaña mediterránea a una limitación adicional que se suma a la pequeña ventana térmica que permite el desarrollo vegetativo y que condiciona toda su actividad, conformando un marco evolutivo absolutamente original (Giménez-Benavides 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 alto riesgo de extinción para un elevado número de organismos y de cambios abruptos en la composición de las comunidades (Thuiller et al. 2005).

En los últimos años hemos ido acumulando evidencias del efecto de los diferentes motores de cambio climático en nuestras montañas y de la respuesta de las

plantas especialistas propias de estos ecosistemas. Así, sabemos que en el Sistema Central se ha producido 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). Como consecuencia de este incremento térmico, se han producido 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 la Sierra de Guadarrama, que han ascendido en promedio más de 200 m a lo largo de los últimos 35 años (Wilson et al. 2007). Este proceso de ascenso de los cinturones de vegetación forestales y arbustivos ligado al calentamiento global se ha visto catalizado por el abandono del uso ganadero extensivo, que fue prevalente durante siglos.

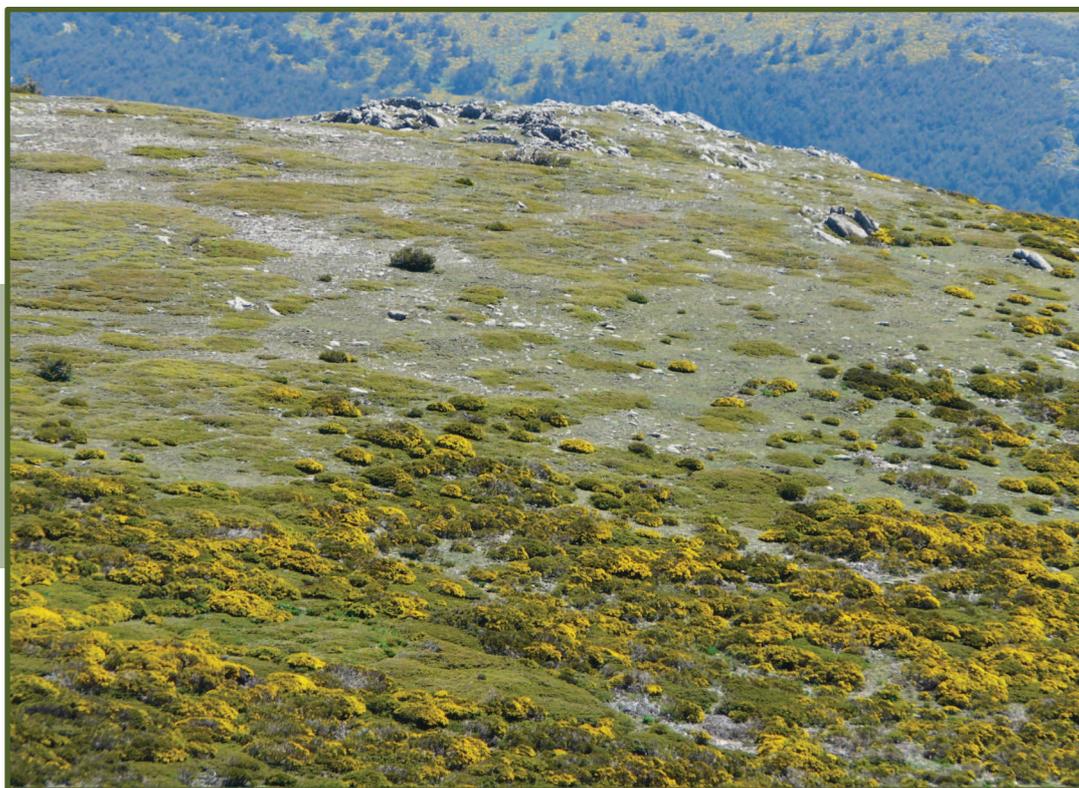
Obviamente, desplazarse no es la única respuesta posible. La posibilidad de perdurar bajo las nuevas condiciones podría estar relacionada con otros procesos, como la tolerancia fisiológica, mecanismos de compensación a nivel demográfico, u otros que implican cambios en las interacciones bióticas que pueden ayudar a persistir localmente (Lloret et al. 2012). Además, existe la alternativa de adaptarse a las nuevas condiciones (Giménez-Benavides et al. 2011).

Recabar información sobre cómo estas comunidades y sus especialistas responden al cambio global es prioritario para poder diseñar medidas de gestión que ayuden a su conservación. No podemos dejar de señalar que pese a su escasa superficie, las montañas mediterráneas tienen un valor desproporcionado en términos de los servicios ecosistémicos que proveen, especialmente los ligados al agua (Nogués-Bravo et al. 2008), y es por ello que constituyen una prioridad de investigación. En este capítulo presentamos lo que hemos ido aprendiendo sobre este sistema a lo largo de los 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 gradientes altitudinales, como un modelo experimental que puede ayudarnos a entender lo que puede ocurrir cuando las condiciones climáticas cambian.

■ Resultados y discusión

Presentamos de manera sintética los resultados de los trabajos que hemos ido desarrollando durante los últimos años. Buena parte de este trabajo se ha desarrollado utilizando dos especies modelo, características de la alta montaña mediterránea ibérica y de fenología muy diferenciada: *Armeria caespitosa* (Gómez Ortega) Boiss. in DC (Plumbaginaceae) que es una de las primeras plantas de la comunidad en florecer y *Silene ciliata* Pourret (Caryophyllaceae) que es probablemente la de floración más tardía.

■ Figura 1.



▲ Figura 1. Avance de la comunidad arbustiva (principalmente *Cytisus oromediterraneus* y *Adenocarpus hispanicus*) en los pastos psicroxerófilos del pico del Nevero (2200m), Sierra de Guadarrama.

Fuente: Alfredo García Fernández.

■ **Figura 2.**



▲ Figura 2. Vista general de una comunidad de alta montaña mediterránea (Pradera de Navasomera, Sierra de Gredos). Esquina inferior izquierda, detalle de la disposición de la comunidad de alta montaña dominada por bandas de *Festuca curvifolia*.

Fuente: Alfredo García Fernández.

1.- Dado que la respuesta más evidente, lo que se ha venido denominado "efecto escalador" (Marris 2007), depende de la capacidad de dispersión de cada planta, parece crítico tener información sobre este proceso vital clave. Para poder escalar es necesario no sólo disponer de espacio para desplazarte, lo cual no suele ocurrir en muchas de nuestras montañas, sino también ser capaz de dispersarte al menos a la misma velocidad que lo hacen las condiciones cambiantes. Dado que no hay información

sobre la capacidad de dispersión efectiva de estas plantas, hemos llevado a cabo trabajos de modelización inversa evaluando el patrón de dispersión de plántulas en poblaciones de *S. ciliata* y *A. caespitosa* a lo largo del gradiente altitudinal. En ambas especies la distancia media de dispersión es baja, oscilando entre 0.23 y 0.80 m (Lara-Romero et al. 2014). La distancia de dispersión restringe en gran medida la capacidad de respuesta frente al cambio mediante migración, reduciendo la misma a

■ **Figura 3.**



▲ Figura 3. Individuos de *Armeria caespitosa* (en flor, izquierda) y *Silene ciliata* (derecha).

Fuente: Alfredo García Fernández.

eventos aleatorios estocásticos de dispersión a larga distancia. 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).

2.- Otro aspecto clave que hemos estudiado es el éxito reproductivo a lo largo de un gradiente de altitud, como un factor próximo al estrés ambiental y evaluando la viabilidad en diferentes microhábitats. Si las condiciones se hacen muy adversas, el fracaso en términos reproductivos (escasez de flores, alto número de abortos, gran mortalidad de plántulas, etc.) puede ser una señal temprana de que algo no va bien. En el caso de *A. caespitosa* el éxito fue menor en el límite inferior en años con condiciones promedio, pero no hubo diferencias si las condiciones eran secas. Además, nuestros resultados sugieren que la capacidad de *A. caespitosa* para mantener poblaciones en microhábitats contrastados podría darle oportunidades para afrontar cambios ambientales (García-Camacho & Escudero 2009).

Por otro lado, la emergencia y supervivencia de plántulas, conocidos cuellos de botella demográficos, no variaron a lo largo del gradiente altitudinal. No deja de ser sorprendente este resultado, dado que 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. La capacidad de *A. caespitosa* para reclutar nuevas plántulas en ambientes bien contrastados aumenta sus posibilidades de soportar las nuevas condiciones ambientales ligadas al aumento de las temperaturas y de la frecuencia de eventos climáticos extremos (García-Camacho et al. 2010).

En el caso de *S. ciliata*, la respuesta fenológica reproductiva parece estar 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. Es por ello que las plantas de las poblaciones situadas a mayor altitud se reprodujeron mejor que las situadas abajo, siendo estas diferencias más acentuadas durante los años secos.

En esta especie también analizamos todas las probabilidades de transición desde la flor hasta el establecimiento de plántulas de segundo año (Giménez-Benavides et al. 2008). Los procesos que más limitan la regeneración son la fecundación y desarrollo de las semillas, la germinación y la posterior supervivencia durante el primer verano. Estos resultan más críticos en las zonas más térmicas, de manera que un calentamiento generalizado limitará el reclutamiento en los límites inferiores de su área actual de distribución.

3.- Para estimar la plasticidad fenotípica de los individuos adultos a las nuevas condiciones hemos evaluado la respuesta de *S. ciliata* ante un proceso de sequía extrema, un tipo de evento que resulta cada vez más frecuente en el Mediterráneo (Lloret 2012). De forma muy sintética podemos decir que, frente a un evento prolongado de escasez de agua, los individuos procedentes de la población situada en cotas altitudinales

más bajas tardaron más tiempo en mostrar señales de estrés (por ejemplo, daño en sus fotosistemas, signos de marchitamiento foliar) que otros individuos procedentes de altitudes mayores. A su vez, se observaron diferencias en la expresión proteica ligada a la ausencia de recursos hídricos en función del origen altitudinal de los individuos (García-Fernández et al. 2013). Esto nos lleva a pensar que las respuestas de organismos ante las nuevas condiciones climáticas pueden producirse en cualquier sentido (demográfico, fisiológico, metabólico etc.) y de manera combinada.

4.- El estudio de la dinámica demográfica ofrece una información integrada sobre la viabilidad de las poblaciones en diferentes condiciones. Los modelos construidos para *A. caespitosa* confirmaron que las poblaciones son estables en cualquier circunstancia y, lo que es más interesante, la especie mostró una importante plasticidad demográfica que le permite mantener poblaciones estables en situaciones contrastadas por medio de ajustes (emergencia de plántulas, presencia en el banco de semillas etc.) en distintos puntos de su ciclo vital. Este fenómeno, denominado compensación demográfica (Doak y Morris 2010), 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 otras palabras, la importancia en términos de dinámica demográfica de cada uno de los diferentes estadios vitales puede variar entre poblaciones. Por ejemplo, la el balance entre la fertilidad y la supervivencia de adultos puede modificarse para conseguir tasas de crecimiento similares.

S. ciliata mostró claras diferencias a lo largo del gradiente. Un análisis exhaustivo reveló que las poblaciones situadas a menor altitud estarían sufriendo una serie de condiciones ambientales que limitan su persistencia. Así por ejemplo la probabilidad de florecer es mucho menor en las poblaciones situadas a una altura más baja y es necesario que las plantas sean mucho más grandes para hacerlo o la supervivencia tras el primer verano de las plántulas es mucho más baja. En conjunto, estos resultados, junto con las evidencias comentadas con anterioridad, demuestran la escasa capacidad en el límite inferior para hacer frente a condiciones que allí imperan. 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).

5.- Otra alternativa para enfrentarse al cambio es la de persistir a través de cambios adaptativos a lo largo del gradiente altitudinal. En este sentido hemos evaluado la posible existencia de cambios de este tipo ligados a la fenología. Nuestro trabajo mostró que ambas especies presentan selección fenotípica hacia una floración más temprana, al menos en algunas de las poblaciones y años. Curiosamente, esta selección sobre el inicio de la floración no fue directa, sino que aparece como una correlación con la duración de la floración: cuanto antes abre su primera flor más tiempo puede florecer una planta y, en consecuencia, más frutos produce, confiando 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 realizamos un experimento de jardín común con *A*

caespitosa (C. Lara-Romero, datos sin publicar). Los resultados sugieren que también existe un control genético del inicio de la floración, lo que supone una garantía para enfrentarse a los cambios que están ocurriendo.

También podría ocurrir que fases críticas de la regeneración estuvieran sujetas a selección natural con procesos de adaptación local que favorecerían la persistencia en condiciones ambientales cambiantes. Con este objetivo realizamos un experimento de siembras recíprocas entre tres poblaciones de *S. ciliata* a lo largo del gradiente altitudinal (Giménez-Benavides et al. 2007b). Encontramos evidencias de adaptación local en la emergencia y supervivencia de plántulas en las poblaciones situadas en el centro y sobre todo en las situadas 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 (Giménez-Benavides et al. 2007b).

6.- Dado que la diversidad genética es básica para enfrentarse a cambios ambientales, hemos evaluado como se estructura ésta en las poblaciones de estas plantas. En *A. caespitosa*, obtuvimos valores de diversidad genética muy similares a especies del mismo género con distribuciones mucho más amplias. La estructura genética de *A. caespitosa* muestra un patrón complejo (García-Fernández et al. 2013), que podría ser un reflejo de procesos de expansión-retracción de los hielos que se han reproducido en las montañas mediterráneas a lo largo de su historia y que implicarían cuellos de botella, dispersión a larga distancia, supervivencia en refugios, hibridación entre especies, etc. En el caso de *S. ciliata* encontramos un número relevante de alelos exclusivos en algunas poblaciones y unos valores de diversidad muy homogéneos (García-Fernández et al. 2012a). La estructura genética de las poblaciones de *S. ciliata* muestra 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. 2012a). Ante las nuevas condiciones ambientales que se producen con el cambio climático y su exacerbación que esperamos en el futuro próximo, la pérdida de algunos individuos podría resultar catastrófica, dado que se extinguirían genotipos adaptados a condiciones extremas o se perdería diversidad de poblaciones con alta diversidad genética. También resulta relevante conocer la historia evolutiva de la especie así como los niveles de flujo genético entre poblaciones, para poder localizar las zonas que son refugio de la diversidad genética y evaluar su fragilidad en el contexto del cambio climático.

Dado que los tamaños poblacionales pueden ser muy pequeños cabe pensar que aparezcan fenómenos de depresión endogámica en las poblaciones de alta montaña, promoviendo deriva genética, fijación de alelos deletéreos y la acumulación de mutaciones (Keller y Waller 2002). 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 condiciones de estrés contrastadas para determinar la importancia que la depresión puede tener en la viabilidad de estos especialistas. 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 produce en las poblaciones de menor altitud

tuvo un impacto negativo en la germinación, aumentando el efecto pernicioso de la depresión endogámica (García-Fernández et al. 2012b).

7.- Con el objetivo de describir la estabilidad y sobre todo la vulnerabilidad de estos ecosistemas hemos explorado las interacciones bióticas en la alta montaña, con la idea de que cambios en las mismas pueden tener consecuencias graves en el funcionamiento de estas plantas y comunidades.

Así, hemos estudiado las interacciones planta-planta mediante el estudio de la red de facilitación que se establece en los parches de vegetación en los que normalmente se estructuran estas comunidades. Aunque son datos sin publicar los resultados obtenidos sugieren 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).

En la misma línea sabemos que las redes de interacción mutualistas planta-polinizador también pueden jugar un papel importante en la estabilidad de los ecosistemas, 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). Con esta idea hemos estudiado los visitantes florales diurnos como nocturnos de nuestras comunidades de altura. Los resultados provisionales sugieren que la vulnerabilidad de la red se debe al escaso número de especies de la comunidad vegetal.

■ Recomendaciones para la adaptación

Nuestros trabajos señalan la vulnerabilidad de estas comunidades de alta montaña mediterránea al cambio global. Por otro lado las dos plantas estudiadas indican que las respuestas pueden ser idiosincráticas. Así, algunas especies, como *A. caespitosa*, están respondiendo con mecanismos compensatorios (plasticidad fenotípica, adaptación local) que les permiten ser viables en cualquier circunstancia, mientras otras especies, como *S. ciliata*, presentan dinámicas poblacionales conducentes a la extinción en dichas condiciones. Es por ello crítico ampliar el número de especies de las que tenemos información básica.

Aunque el presente informe se ha centrado en calentamiento, no cabe duda de que el factor crítico más importante para estas comunidades es la matorralización de las zonas de cumbre como consecuencia no sólo del cambio climático sino de otros factores tales como el abandono de las rutinas tradicionales de manejo de ganado en régimen extensivo. Este cambio implica la llegada de árboles y arbustos de cinturones de vegetación inferiores y la pérdida de hábitat y espacio para la vegetación supraforestal. Esto está haciendo que se reduzca de manera dramática la disponibilidad de espacio/hábitat para las comunidades de alta montaña. Por este motivo, acciones como desbroces manuales

o acciones encaminadas a reintroducir o reforzar la cabaña ganadera podrían ser aconsejables allí donde la presencia y viabilidad de poblaciones o comunidades de alta montaña se ven amenazada por la matorralización y el escaso tamaño o aislamiento de la comunidad. Entendemos que estas prácticas deben ser parte de un marco más amplio de gestión adaptativa que incluya programas experimentales que nos permitan ajustar nuestras prácticas ante resultados no deseados.

■ Referencias bibliográficas

- Bascompte J, Jordano P (2007) Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38:567-593
- Cavieres LA, Badano EI, Sierra-Almeida A, Gómez-González S, Molina-Montenegro MA (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
- Doak, DF, Morris WF (2010) Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature* 467: 959-962
- García-Camacho R, Albert MJ, Escudero A (2012) Small-scale demographic compensation in a high-mountain endemic: the low edge stands still. *Plant Ecology and Diversity* 5:37-44
- 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 ÅR (2009) Pollen Limitation in the Alpine: a Meta-Analysis. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 41:103-111
- García-Fernández A, Segarra-Moragues JG, Widmer A, Escudero A, Iriondo JM (2012a) Unravelling genetics at the top: mountain islands or isolated belts? *Annals of Botany* 110:1221-1232
- García-Fernández A, Iriondo JM, Escudero A (2012b) Inbreeding at the edge: does inbreeding depression increase under more stressful conditions? *Oikos* 121:1435-1445
- García-Fernández A, Iriondo JM, Bartels D, Escudero A (2013) Water stress responses in a plant locally adapted to altitude. Response to artificial drying until drought-induced death in different elevation populations of a high-mountain plant. *Plant Biology* 15: 93-100
- García-Fernández A, Iriondo JM, Escudero A, Aguilar JF, Nieto-Feliner G. (2013) Genetic patterns of habitat fragmentation and past climate-change effects in the Mediterranean high-mountain plant *Armeria caespitosa* (Plumbaginaceae). *American Journal of Botany* 100: 1641-1650
- 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). *Climate Change* 100:645-666
- Giménez-Benavides L, Escudero A, Iriondo JM (2007a) Reproductive limits of a late-flowering high-mountain Mediterranean plant along an elevation climate gradient. *New Phytologist* 173:367-382
- Giménez-Benavides L, Escudero A, Iriondo JM (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 JM (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 MJ, Iriondo JM, 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 JM, Escudero A (2011) Selection on flowering time in Mediterranean high-mountain plants under global warming. *Evolutionary Ecology* 25:777-794
- Gottfried M, Pauli H, Futschik A, Akhalkatsi M, Baranek P, Benito Alonso JL, Coldea G, Dick J, Erschbamer B, Fernandez Calzado MR, Kazakis G, Krajci J, Larsson P, Mallaun 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 JP, 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
- 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
- Inouye D W, Morales M A, Dogge 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
- Jurasinski J, Kreyling J (2007) Upward shift of alpine plants increases floristic similarity of mountain summits. *Journal of Vegetation Science* 18:711-718
- Kawecki TJ, Ebert D, (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7:1225-1241
- Keller LF, Waller DM (2002) Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution* 17:230-241

- Körner C (2007) The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574
- Lara-Romero C, Robledo-Arnuncio JJ, García-Fernández A, Iriondo JM (2014) Assessing intraspecific variation in effective dispersal along an altitudinal gradient: a test in two Mediterranean high-mountain plants. *Plos One* 9: e87189
- Lloret F, Escudero A, Iriondo JM, 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
- Nogués-Bravo D, Araújo M B, Lasanta T, Moreno J I L (2008) Climate change in Mediterranean mountains during the 21st Century. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 37:280-285
- Sanz-Elorza M, Dana ED, González A, Sobrino E (2003) Changes in the high-mountain vegetation of the central Iberian Peninsula as a probable sign of global warming. *Annals of Botany* 92:273-280
- 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 Science USA* 102:8245-8250
- Wilson R, Gutiérrez D, Gutiérrez J, Montserrat V J (2007) An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology* 13:1873-1887