

SEGUIMIENTO Y EVALUACIÓN DE LOS EFECTOS DEL CAMBIO GLOBAL EN LA DIVERSIDAD VEGETAL DE LOS ECOSISTEMAS DE MONTAÑA

IKER PARDO¹, PABLO TEJERO², JESÚS VILLELLAS³, DANIEL GÓMEZ⁴,
RICARDO GARCÍA-GONZÁLEZ⁵, DANIEL F. DOAK⁶, WILLIAM F. MORRIS⁷,
ARANTZA ALDEZÁBAL⁸, MARÍA P. PATA⁹, SEBASTIEN LAVERGNE¹⁰, MARÍA B. GARCÍA¹¹

RESUMEN

El abandono de prácticas tradicionales y el cambio climático se perfilan como los principales motores de cambio global en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, pero es difícil evaluar su efecto de forma aislada. En este proyecto hemos analizado por un lado el efecto del cese del pastoreo mediante el seguimiento de comunidades de pastos dentro de exclusiones ganaderas, y por otro, el del cambio climático sobre la dinámica poblacional de once plantas rupícolas. La comparación de la evolución de los pastos excluidos y sus controles ha revelado una velocidad muy inferior en los cambios de abundancia y dominancia a mayor altitud durante los últimos tres años. El análisis del efecto de las exclusiones instaladas hace 20 años a 2000 m ha corroborado la fuerte inercia observada en pastos alpinos, demostrando además el importante papel de la ganadería para amortiguar el impacto de eventos climáticos extremos. Por otro lado, la dinámica de plantas rupícolas también se ha mostrado en general muy estable. En el caso de la boreoalpina *Silene acaulis*, se han proyectado tendencias futuras opuestas entre una población donde domina la severidad climática y otra a baja altitud donde está aumentando la competencia interespecífica por reducción del pastoreo. En conjunto, nuestros resultados sugieren que tanto la dinámica de pastos alpinos como la de plantas afectadas principalmente por el cambio climático son bastante lentas, mostrándose efectos más rápidos cuando el cambio de usos del suelo es el factor dominante. Esta aparente estabilidad podría alterarse como respuesta a la combinación del descenso de pastoreo y el aumento de temperaturas. La instalación de 60 mini

¹ Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Jaca-Zaragoza, España.

² Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Jaca-Zaragoza, España.

³ Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Jaca-Zaragoza, España. Department of Biology, Duke University, Durham, NC, USA.

⁴ Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Jaca-Zaragoza, España.

⁵ Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Jaca-Zaragoza, España.

⁶ Environmental Studies Program, University of Colorado, Boulder, USA.

⁷ Department of Biology, Duke University, Durham, NC, USA.

⁸ Dept. Biología Vegetal y Ecología. Universidad del País Vasco (EHU-UPV), Bilbao, España.

⁹ Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Jaca-Zaragoza, España.

¹⁰ Université Grenoble Alpes, Laboratoire d'Écologie Alpine (CNRS), Grenoble, Francia.

¹¹ Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Jaca-Zaragoza, España.

dataloggers para el registro de temperatura en múltiples ambientes dispersos por el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido permitirán en un futuro próximo realizar una caracterización microclimática de los contrastados ambientes del parque y su estabilidad frente al cambio climático.

Palabras clave: Ordesa, Pastos, rocas, riqueza especies, dinámica poblacional, cambio climático, cambios usos del suelo, exclusión ganadera, ibutton, largo plazo.

FOLLOW-UP AND EVALUATION OF EFFECTS OF GLOBAL CHANGE IN VEGETABLE DIVERSITY OF THE MOUNTAIN ECOSYSTEMS

ABSTRACT

The Ordesa and Monte Perdido National Park shelters a high diversity of organisms and habitats (1400 vascular plants) across a magnificent mountain landscape. Climatic change, and changes in the land use due to the abandonment of traditional practices, are the two most important global change drivers at present, and they usually act together. In this project we assessed their isolated effect by using different experimental and specific approaches: cattle exclusions in grasslands, and the dynamics of rocky plants. We found an important differential speed in the response of grassland communities to short-term cessation of herbivory along the altitudinal gradient. The higher inertia of alpine grasslands was corroborated when analysing the effect of cattle exclusion over 20 years in two different communities. Our analysis also revealed an important damping effect of traditional shepherding in unusual climatic events. On the other hand, the short-term population dynamics of rocky plants also showed strong stability except in the case of plants associated to humidity. The borealpine *Silene acaulis* was demographically monitored in two extreme environmental situations (populations at high and low altitude), and results showed divergent future projections: positive dynamics at high altitude, where climate might be the main driver, that turned out to be negative in the population at low altitude, where interspecific competition due to land use change is probably the main driver. Overall, our results suggest a strong inertia of species or communities where climatic change dominates, and much faster responses for those located in places where land use changes and indirect effect dominate. Finally, over the course of the project we also settled 60 small devices to record temperature and relative humidity across much contrasted environments of the Ordesa and Monte Perdido National Park, which will provide us with key information on specific environmental conditions and thermic stability in the near future.

Keywords: Ordesa, grasslands, rocks, species richness, population dynamics, climatic change, land-use change, grazing exclusion, ibutton, LTER.

INTRODUCCIÓN

Los actuales cambios y pérdidas de biodiversidad de las regiones templadas vienen determinados principalmente por los dos grandes

motores de cambio global: el cambio climático y el de usos del suelo (SALA et al. 2000). La detección de dichos cambios no es posible sin seguimientos a largo plazo (LTER; *Long Term Ecological Research*), que permiten además valorar la

capacidad de respuesta natural de hábitats y especies, y ayudar a estimar la futura configuración de la biodiversidad (NICHOLS & WILLIAMS 2006). En este contexto, los espacios protegidos cumplen un papel fundamental, no sólo por albergar una gran biodiversidad, sino porque bajo su régimen de protección es posible ejercer un control sobre ciertas actividades humanas (tala de bosques, obras públicas...), causantes de pérdida y fragmentación de los hábitats (MARGULES & PRESSEY 2000).

El Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) es uno de los más antiguos e inaccesibles del territorio nacional, siendo actualmente un nodo de la red LTER española e internacional (GARCÍA *et al.* 2016). Declarado originalmente como tal en 1918 y ampliado en 1982, todavía hoy mantiene el principal uso tradicional del territorio: el pastoreo estival. Con sus casi 36.000 ha incluyendo la zona de protección periférica, abarca una abrupta topografía debida al fuerte desnivel altitudinal existente entre los 4 valles que radian del mayor macizo calizo de Europa (700-3355 m s.n.m.), y da cobijo a 1400 plantas vasculares autóctonas (BENITO 2006, PARDO 2016), lo que supone casi una quinta parte del total de la flora estimada para la Península Ibérica en menos del 0.1% del territorio. Más de un tercio de la superficie del PNOMP está dominado por pastos, cuya extensión, riqueza y configuración actual está ligada al pastoreo ancestral pirenaico. Con la introducción del ganado ovino en la Edad Media se crearon extensas áreas de pasto mediante tala y quema en detrimento del bosque y matorral, iniciándose un sistema de trashumancia basado en el desplazamiento estacional del ganado siguiendo la onda fenológica de las especies vegetales a lo largo del gradiente altitudinal (FILLAT *et al.* 2008). Este modelo de ganadería fue predominante en el Pirineo Central hasta mediados del siglo pasado, cuando los cambios socio-económicos de la posguerra causaron una despoblación masi-

va de las zonas rurales, y con ello, una disminución drástica del número de cabezas (GARCÍA-RUIZ *et al.* 1996).

Como resultado de esta fuerte reducción de la presión ganadera, y en algunos casos del reemplazamiento parcial del ganado ovino por otros menos exigentes (vacuno o equino), la extensión, composición y estructura de los pastos pirenaicos se encuentra en plena transición (GÓMEZ *et al.* 1997). En los pastos montanos y subalpinos, incluyendo algunos del PNOMP, se ha constatado una rápida matorralización y recuperación de las masas forestales (ALADOS *et al.* 2011), mientras que las consecuencias del descenso de la presión ganadera en la diversidad de los ricos pastos alpinos son todavía desconocidas. Los modelos teóricos predicen una reducción del número de especies con el descenso de pastoreo como resultado del incremento en la abundancia de las especies más competitivas en ausencia de perturbación (OLFF & RITCHIE 1998; MILCHUNAS *et al.* 1988; CINGOLANI *et al.* 2005). Sin embargo, estos modelos han sido desarrollados principalmente a partir de evidencias a baja y media altitud, y no contemplan las características de los pastos de alta montaña que podrían modular esta respuesta (longevidad de las especies, cortos periodos vegetativos etc, PARDO *et al.* 2017).

A los impactos del descenso del pastoreo se les unen los del cambio climático. Sus efectos a escala geológica no permiten albergar dudas sobre su capacidad para modificar los ecosistemas (TZEDAKIS 2005), siendo más desconocidos a escala ecológica (décadas). A pesar de que las montañas se señalan como puntos especialmente sensibles al calentamiento global a corto plazo (NOGUES-BRAVO *et al.* 2006; ENGLER *et al.* 2011), y numerosos estudios han asociado respuestas de cambios en la diversidad vegetal a dicho calentamiento (por ej. LENOIR *et al.* 2008; GOTTFRIED *et al.* 2012, PAULI *et al.* 2012),

existen dudas razonables acerca del papel que realmente ha jugado el clima en alguna de estas respuestas (GRYTTNESS et al. 2014).

Una de las mayores dificultades a la hora de comprender los efectos de los principales motores de cambio global sobre la diversidad es que dichos motores suelen interactuar (KAARLEJÄRVI et al. 2013, ESKELINEN et al. 2016). Así por ejemplo, en la matorralización de un pasto montano o en la subida del límite del bosque participan distintos agentes, aunque claramente unos tengan más efecto que otros (GEHRIG-FASEL et al. 2007; AMEZTEGUI et al. 2016). Los estudios experimentales permiten analizar el efecto aislado de distintos motores de cambio (WALKER et al. 2006; POST & PEDERSEN 2008), aunque no resulta sencillo implementarlos en condiciones de alta montaña. Esta aproximación ha sido la elegida en nuestro caso para evaluar, mediante exclusiones ganaderas, el efecto del principal cambio de usos del suelo -el descenso de pastoreo- en la diversidad de los pastos. Para evaluar la huella del cambio climático optamos por seleccionar especies que viven en ambientes ajenos a los cambios de uso del suelo: los roquedos y las gleras. Estos ambientes, que a menudo albergan una interesante comunidad a nivel botánico como endemismos, plantas raras o amenazadas (GARCÍA & GÓMEZ 2007), no están afectados por la actividad humana y han permanecido a salvo de plagas e incendios a escala geológica (LARSON et al. 2000). Además, las plantas de estos ambientes apenas compiten entre sí dada su baja densidad, debida a los escasos recursos que ofrecen las grietas o la severidad climática y mecánica que imponen las gleras, y son por tanto buenos sensores del cambio climático. La complejidad topográfica que caracteriza al PNOMP constituye un escenario muy adecuado para el estudio de la flora rupícola, ya que el 18% de la superficie del parque tiene una pendiente mayor al 50%, y contiene una buena representación de plantas rupícolas.

El objetivo principal de este estudio ha sido implementar y analizar resultados de seguimientos LTER en los dos «puntos calientes» del PNOMP en términos de abundancia y singularidad de la flora, que nos ayuden a descifrar los efectos individuales y combinados del descenso de pastoreo y aumento de temperaturas en la alta montaña: riqueza de especies en pastos, y endemismos y plantas raras en roquedos y gleras. Para ello: 1) se establecieron exclusiones de ganado en pastos de una misma comunidad a lo largo de un gradiente altitudinal, 2) se analizaron los datos recogidos durante más de dos décadas en dos exclusiones ganaderas situadas sobre dos pastos distintos en el piso subalpino, 3) se monitorizaron anualmente parcelas permanentes en poblaciones de plantas rupícolas, y 4) se instalaron registradores de humedad relativa y temperatura en todos los seguimientos LTER, así como en los distintos ambientes más abundantes del PNOMP.

MATERIAL Y MÉTODOS

Respuesta de las comunidades pascícolas al cese de pastoreo

En 1993 se establecieron dos exclusiones de ganado de 12 m de lado en dos de los tipos de pasto más abundantes del Pirineo: *Bromion erecti* (pasto mesófilo sobre suelos básicos, rico en especies y de alto valor pastoral) y *Nardion strictae* (pasto más pobre en especies, sobre suelos acidificados y de menor valor pastoral). Las exclusiones se situaron en la misma zona a una distancia inferior a 125 m, con el fin de excluir el posible efecto diferencial del clima y otras variables topográficas sobre la respuesta de las comunidades al abandono del pastoreo (EXC3-4 en Figura 1). El muestreo se realizó con frecuencia anual (finales de julio) mediante el método *point intercept*, registrando el primer contacto vertical y la altura de la planta contactada cada

10 cm a lo largo de dos transectos perpendiculares de 10 m, tanto dentro de la exclusión (tratamiento) como fuera (control). A partir de los 400 contactos se calculó la abundancia relativa de las especies, así como el número de especies presentes dentro y fuera de cada exclusión (GARCÍA-GONZÁLEZ & GÓMEZ-GARCÍA 2013, 2014). A pesar de que este método de muestreo viene aplicándose para el estudio de las comunidades vegetales desde hace décadas, hemos comprobado que presenta un sesgo hacia las especies más abundantes y aparentes, mientras que las menos frecuentes quedan subrepresentadas (PARDO *et al.* 2015). Además, este método presenta un error de muestreo alto para el estudio de la diversidad de comunidades de pastos con alta cobertura vegetal y riqueza de especies, debido a la dificultad para restablecer con exactitud los mismos puntos de

muestreo de un año para otro (PARDO *et al.* 2015).

Por otro lado, y dada la escasez de cambios observados con el paso de tiempo en dichas exclusiones, en 2013 se establecieron otras dos de similares características a lo largo de un gradiente altitudinal, manteniendo constante el tipo de comunidad (*B. erecti*; Tabla 1; EXC1 y EXC2 en Figura 1). Se utilizó también un nuevo método de muestreo con el fin de detectar los cambios ocurridos en todo el conjunto de especies de manera más precisa: inventario de plantas presentes en cuadrados de 10x10 cm dispuestos cada 50 cm a lo largo de 4 transectos semipermanentes de 10 m de longitud, tanto dentro como fuera de las exclusiones. Este muestreo se repitió en 2016 con el fin de evaluar los cambios producidos durante los tres primeros años.

Tabla 1. Resumen de las estaciones de muestreo para el análisis de la dinámica temporal de las comunidades de pasto y plantas rupícolas a largo plazo

	ID	Community / Species	Elevation (m a.s.l.)	Setting year	Sampling years	Sampling unit (n)
Herbivore exclusion	EXC1	<i>Bromion erecti</i>	1330	2013	2	Q (160)
	EXC2	<i>Bromion erecti</i>	1760	2013	2	Q (160)
	EXC3	<i>Bromion erecti</i>	1910	1992 / 2013	20 / 2	PI (400) / Q (160)
	EXC4	<i>Nardion strictae</i>	1910	1992	20	PI (400)
Populations	API-3	<i>Androsace pyrenaica</i>	1995	2014	2	P (5)
	AC	<i>Androsace cylindrica</i>	2040	2010	6	P (8)
	BP	<i>Borderea pyrenaica</i>	2200	2010	5	P (4)
	PC	<i>Petrocoptis crassifolia</i>	1025	2010	5	P (3)
	PA	<i>Pinguicula alpina</i>	1420	2013	3	P (2)
	PL	<i>Pinguicula longifolia</i>	1122	2011	5	P (4)
	RM	<i>Ramonda myconi</i>	1995	2014	2	P(4)
	RP	<i>Ranunculus parnassifolius</i>	2200	2014	2	P (4)
	SA1-2	<i>Silene acaulis</i>	1990 / 2690	2011	5	P (50) / P (40)
	SO	<i>Saxifraga oppositifolia</i>	2200	2014	2	P (4)
	VA	<i>Vicia argentea</i>	2500	2015	1	P (72)

Abbreviations: Point Intercept (PI); Quadrat (10x10 cm) occurrences (Q); Plots (P).

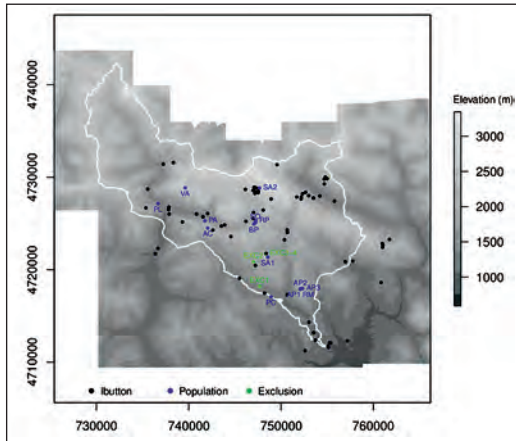


Fig. 1. Localización de las estaciones de muestreo a largo plazo utilizadas para el estudio de las comunidades, poblaciones y micro-clima en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (incluyendo zona de protección).

El efecto de 20 años de exclusión de ganado sobre el número de especies, biomasa (medida como altitud de las plantas) y la abundancia de las especies dominantes fue testado mediante modelos flexibles (Generalized Additive Models; WOOD 2006). La ventaja de estos modelos frente a modelos lineales es que no sólo nos permiten contrastar la respuesta de las variables dependientes dentro y fuera de las exclusiones, sino también evaluar posibles tendencias no lineales y cambios estocásticos (WOOD 2010). De manera complementaria, examinamos la dinámica de las comunidades fuera y dentro de la exclusión mediante técnicas de ordenación multivariante basadas en matrices de distancia.

El efecto de la exclusión sobre la diversidad vegetal de los tres pastos de *B. erecti* fue inspeccionado mediante curvas de abundancia relativa de las especies que fueron contactadas en los controles y los tratamientos en 2016. Adicionalmente, utilizamos el índice de similitud de Bray-Curtis para comparar la magnitud del impacto del tratamiento sobre el cambio en la composición de especies entre 2013 y 2016. Es-

tos análisis, aunque de manera preliminar, nos permitieron identificar diferencias en la respuesta de las comunidades de *B. erecti* a lo largo del gradiente altitudinal.

Dinámica poblacional de plantas rupícolas

El seguimiento demográfico en plantas de rocas y gleras se ha centrado en 11 especies: *Androsace cylindrica*, *Androsace pyrenaica*, *Borderea pyrenaica*, *Pinguicula alpina*, *Pinguicula longifolia*, *Petrocoptis crassifolia*, *Ranunculus myconi*, *Ranunculus parnassifolius*, *Saxifraga oppositifolia*, *Silene acaulis* y *Vicia argentea* (Tabla 1; Figura 1). Todas ellas están incluidas en el Catálogo de Especies Amenazadas de Aragón o presentan su límite Sur de distribución en el Pirineo. Los seguimientos se iniciaron entre los años 2010 y 2015, y la metodología se adaptó a la topografía, tamaño de la población, densidad de plantas y su biología. Básicamente consistió en la realización de censos anuales de individuos vegetativos y reproductores, o presencia de plantas, en áreas permanentes (parcelas de gran tamaño cuando la población era pequeña o la densidad era baja, transectos con numerosas parcelas replicadas en caso contrario; Tabla 1). A partir de los censos de individuos se estimó la tasa de crecimiento poblacional como el cociente entre valores de años consecutivos (λ).

El seguimiento de *S. acaulis* fue algo distinto, seleccionándose en 2011 dos poblaciones cerca de su límite altitudinal inferior e superior (Tabla 1). La población más baja se localiza en un pasto visitado por ganado vacuno en verano, mientras que la más alta, situada casi 800 m más arriba, se localiza en un pasto rocoso con menor cobertura vegetal y ocasionalmente visitado por rebecos. Para cada una de estas poblaciones se estimaron las tasas vitales (supervivencia, crecimiento, fecundidad y reclutamiento) a partir del seguimiento anual del tamaño y fecundidad de más de 300 plantas en la baja y más de 1000 en la alta durante los años 2011-2015. Adicional-

mente, se cuantificó el reclutamiento mediante la inspección de nuevas plántulas alrededor de plantas focales. Los individuos se agruparon en 11 clases de tamaño para los análisis, que consistieron en generar modelos matriciales estocásticos, con el fin de calcular la tasa de crecimiento poblacional estocástica y su intervalo de confianza mediante simulación (MORRIS & DOAK 2002). A continuación se comparó la estructura poblacional actual y la estable proyectada mediante un test de Chi cuadrado, para evaluar en qué medida las condiciones en las que se desarrolló la población durante las décadas pasadas son similares a las registradas en la actualidad (DOAK & MORRIS 1999).

Caracterización microclimática

Para la obtención de datos de temperatura y humedad a escala de población o comunidad vegetal se dispusieron 60 mini-dataloggers (*Maxim's iButton®*; registros cada 4 horas) en distintos ambientes (diferentes tipos de bosques a diversas altitudes, pastos, roquedos, gleras y matorrales), incluyendo los pastos con exclusiones de ganado y las localidades de las plantas rupícolas anteriormente mencionadas (Figura 1). La autonomía de estos registradores es de unos 5 años, por lo que no han sido descargados a fecha de la elaboración de este manuscrito, y no ha sido posible aún realizar un análisis pormenorizado de la información.

En el caso de las dos exclusiones más antiguas y situadas a mayor altitud, se dispone además de registros de temperatura diaria desde 2006 recogidos en una estación meteorológica situada dentro de una de ellas. Estos datos de temperatura guardan una estrecha correlación con los registros más completos tomados en las estación meteorológica de la AEMET localizada en Góriz (2215 m), aproximadamente a 5 km en línea recta. Por esa razón, se optó por utilizar los datos homologados y usar los recogidos dentro de las exclusiones sólo para realizar interpola-

ciones y rellenar los huecos existentes en el registro de temperaturas. Como resultado obtuvimos una serie de temperatura, precipitación y espesor de manto de nieve diaria completa desde el establecimiento de las exclusiones (1992-2012). A continuación se calcularon medias, máximas y mínimas de las variable climáticas, así como el índice térmico (medido en grados-día) durante el período estival (junio-septiembre), y el período de crecimiento vegetativo (período comprendido entre la fusión de nieve y la fecha de muestreo). Esta información sirvió para investigar el efecto del clima sobre la dinámica a largo plazo de las comunidades de pasto.

RESULTADOS

Efectos de la exclusión experimental de ganado

Las dos exclusiones establecidas en 2013 sobre pastos de *B. erecti* se localizan en las proximidades de Nerín y el barranco de Calderuelo, y junto con las ya instaladas desde 1992 abarcan un gradiente altitudinal de 600 m a lo largo de una ladera orientada al Sur. Los pastos donde están situadas las nuevas exclusiones son más ricos en términos de especies (Figura 1). Al cabo de tres años de exclusión se pudo comprobar visualmente un incremento mayor de la biomasa dentro de las exclusiones situadas a menor altitud, y los análisis revelaron un descenso en el número de especies y en la abundancia relativa de las especies no dominantes dentro de las exclusiones a baja y media altitud, así como una mayor divergencia en su composición de especies (Figura 2).

Por el contrario, el efecto de la exclusión de ganado sobre la comunidad vegetal fue prácticamente nulo durante este periodo en el pasto a mayor altitud (Figura 2). La lenta dinámica de este pasto fue mucho más evidente al analizar la serie completa de datos obtenida entre 1992 y 2012 mediante *point intercept*. Un resultado simi-

lar se obtuvo en la exclusión adyacente de *Nardion strictae*. Tal y como se muestra en la Figura 3, las trayectorias de la composición de estas dos comunidades en general, y de sus respectivas especies dominantes en particular, no fue sustancialmente diferente en ausencia de pastoreo hasta el noveno año, y coincidiendo una secuen-

cia de periodos vegetativos excepcionalmente cálidos entre 2002-2006 (Figura 4). Los efectos de este periodo cálido no fueron aparentes en los controles (Figura 3). A lo largo de las dos décadas de registros tampoco se detectó efecto significativo alguno de la exclusión de ganado sobre la riqueza de especies (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados de los modelos aditivos generalizados utilizados para testar el efecto de la exclusión a lo largo del tiempo sobre la riqueza de especies en pastos del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido.

Response variable	Grassland	Parameter estimate	Deviance explained (%)	Smooth effect		
				Term	edf	Statistic
Species richness	<i>Bromion erecti</i> (EXC3)	-0.12 (n.s.)	40.7	Control	1	$\chi^2 = 0.02$ (n.s.)
				Exclusion	1	$\chi^2 = 1.28$ (n.s.)
	<i>Nardion strictae</i> (EXC4)	-0.14 (n.s.)	48.6	Control	1	$\chi^2 = 1.07$ (n.s.)
				Exclusion	1	$\chi^2 = 0.72$ (n.s.)

Non-significative (n.s.; $P > 0.05$)

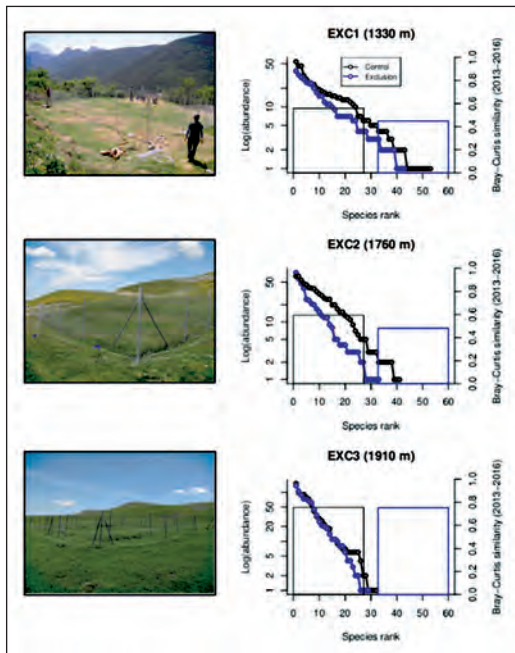


Fig. 2. Diferencias en número de especies y su abundancia relativa en pastos de *Bromion erecti* dentro y fuera de exclusiones situadas a lo largo de un gradiente altitudinal. Las barras indican la magnitud del cambio en la composición de la comunidad vegetal entre 2013 y 2016 con y sin presencia de ganado.

Dinámica de poblaciones de plantas rupícolas

Las tasas de crecimiento de *A. pyrenaica* y *R. myconi* aumentaron en un 11% y 5% respectivamente entre 2014 y 2015, mientras que la de *R. parnassifolius* descendió un 4%. Para las restantes especies censadas se calculó la tasa de crecimiento geométrico, que osciló entre 0.99 en el caso de *B. pyrenaica* y el 1.09 de *P. alpina*, lo que sugiere estabilidad demográfica. Las especies que más fluctuaron fueron las dos de ambientes húmedos: *P. longifolia* y *P. alpina* (Figura 5), mientras que las de paredes rocosas, *P. crassifolia* y *A. cylindrica*, mostraron una variación interna prácticamente idéntica.

En el caso de *S. acaulis* se obtuvo una tasa de crecimiento estocástica de $\lambda_s = 1.05$ (intervalo de confianza IC: 1.04-1.05), mientras que la población baja fue de $\lambda_s = 0.95$ (IC: 0.94-0.95), lo que muestra de forma significativa sus tendencias opuestas: crecimiento en la población alta y declive a menor altitud. La comparación de las estructuras poblacionales observadas y predichas, a pesar de las

diferencias en las estructuras actuales entre ellas, sugiere también que las poblaciones monitorizadas se desarrollaron en unas condiciones ambientales significativamente diferentes de las actuales (población alta: $\chi^2 = 193.07$, g.l.=10, $p < 0.001$; población baja: $\chi^2 = 185.92$, g.l.=10, $p < 0.001$; Figura 6). Puede decirse que el ambiente en que se encuentran en la actualidad ha variado en las últimas décadas, y

estos cambios previsiblemente llevarán en el futuro a un aumento de la densidad en la población alta y un descenso en la baja. Además, las estructuras estables proyectadas por los modelos sugieren un claro envejecimiento de la población baja debido a un descenso en la abundancia de individuos de pequeño tamaño, en favor de la acumulación de individuos de gran tamaño (longevidad).

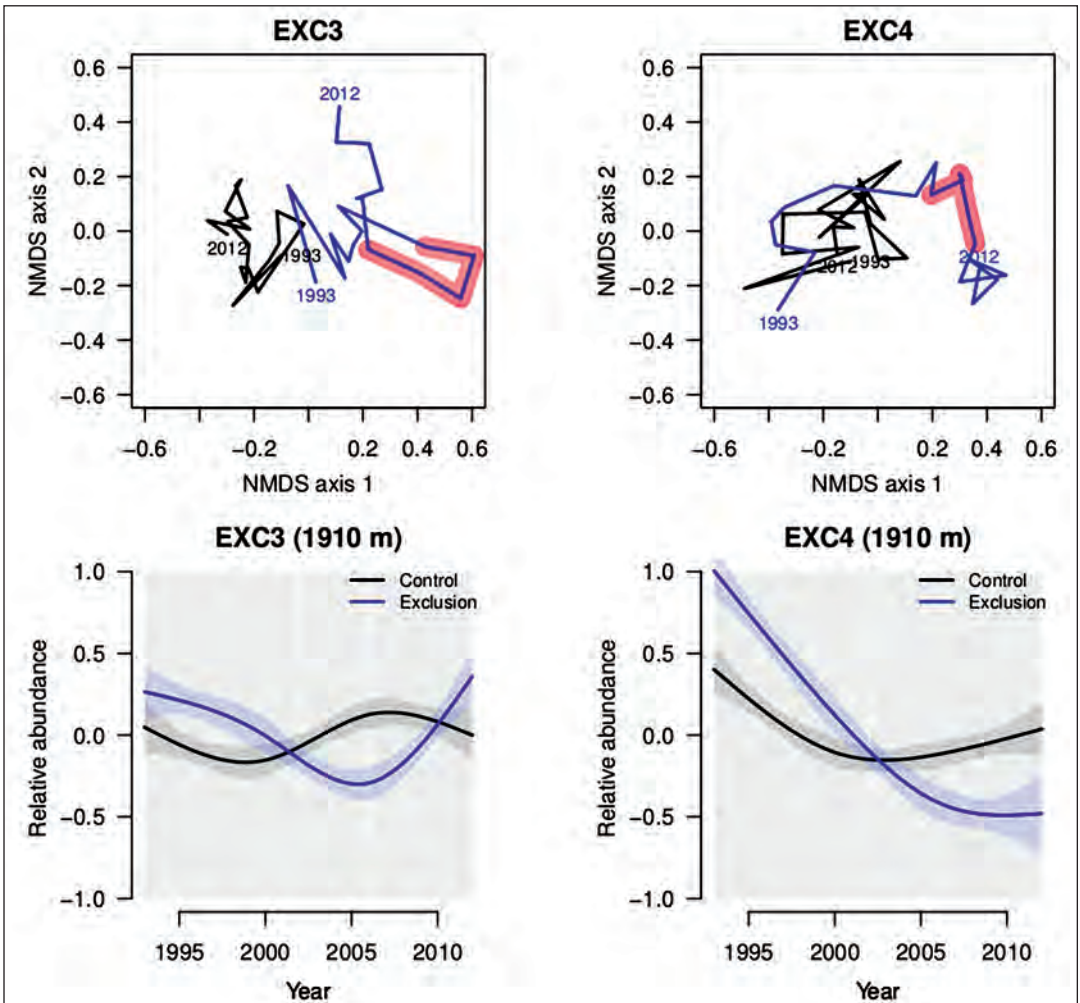


Fig. 3. Dinámica de los pastos de *Bromion erecti* (EXC3) y *Nardion strictae* (EXC4) situados a 1910m a lo largo de los 20 años desde que se instalaron las exclusiones. El panel de arriba corresponde a un ordenamiento multi-escalar (NDMS) para mostrar la evolución en la composición de especies de los pastos con y sin pastoreo. En rojo se señala un periodo excepcionalmente cálido que tuvo lugar entre 2002-2006. El panel de abajo muestra la abundancia relativa de la especie dominante (*Festuca nigrescens*) a lo largo del periodo de estudio. Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza del 95%. La abundancia relativa ha sido reescalada para facilitar la comparación entre tratamientos y tipos de pasto.

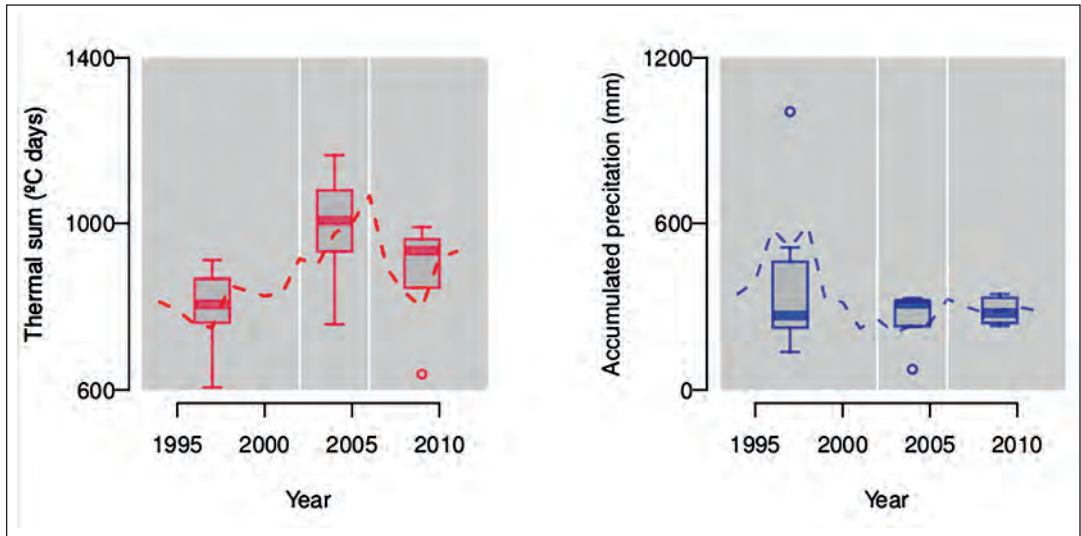


Fig. 4. Media móvil (intervalo de tres años) del índice térmico y precipitación acumulada (línea discontinua) durante el periodo vegetativo entre los años 1992 y 2012 en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (estación meteorológica de Góriz, 2210 m). Los diagramas de caja indican un periodo excepcionalmente cálido entre 2002-2006.

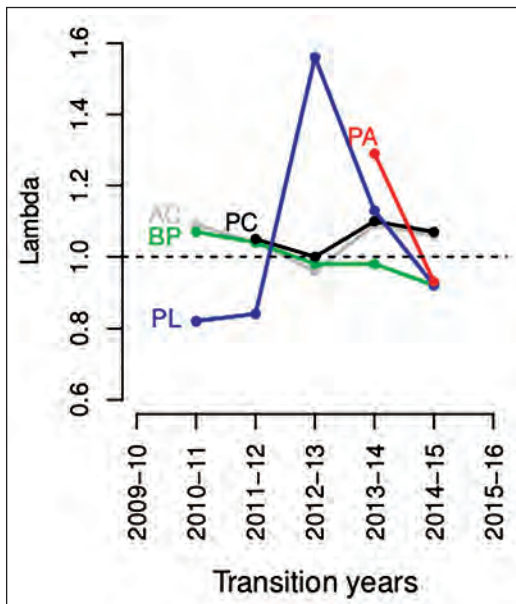


Fig. 5. Tasa de crecimiento anual (lambda) registrada en poblaciones de especies rupícolas monitorizadas durante al menos 3 años consecutivos. AC: *Androsace cylindrica*, BP: *Bor-derea pyrenaica*, PC: *Petrocotpis crassifolia*, PL: *Pinguicula longifolia*, PA: *Pinguicula alpina*.

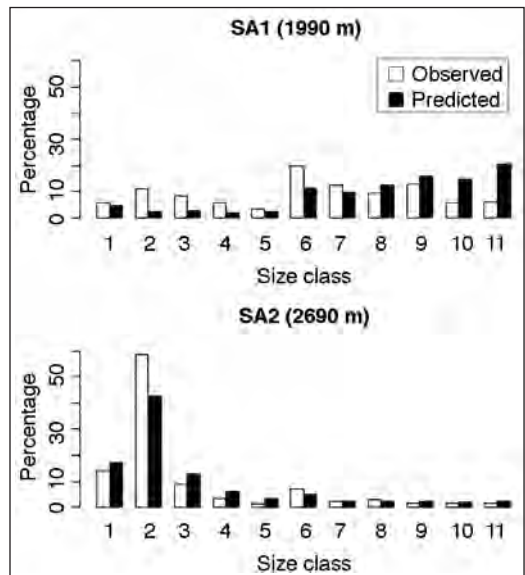


Fig. 6. Estructura poblacional actual (barras blancas) en las poblaciones alta y baja de *Silene acaulis* basada en la frecuencia de tamaños de plantas agrupados en 11 clases, y estructura estable proyectada (barras negras) según modelos estocásticos generados a partir de las tasas vitales registradas entre 2011-2015.

DISCUSIÓN

Las principales evidencias del efecto del cambio global en las montañas se observan a escala de paisaje. Cambios tales como la matorralización o reforestación tras abandono del territorio durante las últimas décadas son detectables a simple vista o mediante fotografía aérea o de satélite (GARTZIA *et al.* 2014; AMEZTEGUI *et al.* 2016). Sin embargo, las evidencias del impacto de los cambios globales sobre las comunidades vegetales y poblaciones de especies son a menudo menos evidentes, y requieren de estudios detallados y suficientemente largos como para evitar confundirlas con respuestas estocásticas y no lineales (MAGURRAN *et al.* 2010). Nuestro estudio ha servido para implementar, afianzar y analizar resultados de seguimientos ecológicos a largo plazo en dos de los hábitats más abundantes del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. Por un lado en los abundantes y ricos pastos de alta montaña, mantenidos en gran medida por una cultura pastoril en regresión. Por otro lado en las pobres pero singulares comunidades rupícolas, cuyos habitantes se pueden considerar centinelas del cambio climático y a menudo prioritarios para la conservación (KULL *et al.* 2008). El análisis de algunos de los resultados ya disponibles a partir de los seguimientos a largo plazo en marcha son llamativos, y arrojan pistas sobre las consecuencias reales del cambio global sobre la biodiversidad de la alta montaña.

En contra de las expectativas generales, encontramos una dinámica estable en las comunidades de pasto de alta montaña tras 20 años de exclusión de ganado. Este resultado contrasta con la mayoría de los resultados obtenidos en otras zonas de estudio situadas a menor altitud (KRAHULEC *et al.* 2001; MAYER *et al.* 2009), donde el efecto del cese de pastoreo, bien sea experimental o por abandono del territorio, ha sido mucho más drástico y rápido. En pastos situados en zonas más bajas de la misma ladera

se ha documentado una notable expansión del matorral (KOMAC 2010; ALADOS *et al.* 2011). De hecho, nuestros resultados preliminares de las exclusiones de ganado situadas a baja y media altitud confirman una mayor velocidad en los cambios acaecidos en dichos ambientes. Si bien es esperable que las consecuencias del cese de pastoreo no sean homogéneas a lo largo del gradiente altitudinal (SPEED *et al.* 2013), los escasos cambios detectados tras 20 años de exclusión de pastoreo en los pastos situados a mayor altitud resultan particularmente llamativos (PARDO *et al.* 2015).

Este resultado podría estar relacionado con el periodo vegetativo más corto en las zonas altas debido a una prolongada innivación, así como a la predominancia de especies longevas, aspectos que contribuyen a la lenta dinámica de las especies y que podrían ralentizar su respuesta frente a los cambios ambientales (MORRIS *et al.* 2008). Otro factor importante es que, al contrario que en zonas a menor altitud en la misma ladera, no se encontró un incremento de especies como *Echinopartum horridum*, cuya capacidad de expansión tras el abandono de pastoreo es mas que notable (ALADOS *et al.* 2011). No podemos por tanto descartar que las condiciones de la alta montaña constituyan una barrera para la dispersión de este tipo de especies, frenando o evitando cambios estructurales mucho más drásticos y rápidos en los pastos de alta montaña. En cualquier caso, y dada la gran variedad de tipos de pastos existentes en la alta montaña pirenaica, la mayor incógnita que arrojan nuestros resultados es su grado de generalidad. Resulta obvio que sería necesario ampliar el número de exclusiones. Sin embargo, los resultados obtenidos en un estudio de visitas de varios pastos pirenaicos del PNOMP y del Parque Natural de los Valles Occidentales entre 1989 y 2011 apunta en la misma dirección (PARDO *et al. en rev.*). Por consiguiente, podemos concluir que las consecuencias del cese del pastoreo sobre la diversidad de los pastos alpinos podrían no ser

tan rápidas ni tan drásticas como se predice, y desde luego, de menor intensidad que en pastos de zonas a menor altitud.

Un resultado igualmente llamativo ha sido la mayor divergencia de los pastos sin ganado con respecto a los controles durante una secuencia de periodos vegetativos excepcionalmente cálidos y secos. Dicha divergencia sugiere que el efecto del pastoreo podría amortiguar el impacto del clima sobre las comunidades, tal y como se ha observado en otras latitudes (POST & PEDERSEN 2008; KAARLEJÄRVI et al. 2013; ESKELINEN et al. 2016). Los cambios registrados en los pastos alpinos en ausencia de grandes herbívoros durante un periodo climático inusualmente cálido alertan sobre los posibles efectos aditivos que podrían tener en el futuro los principales motores de cambio global.

En el caso de las especies rupícolas no disponemos todavía de series temporales suficientemente largas como para poder realizar análisis correlativos entre clima y tendencias poblacionales, pero los datos si nos permiten hablar a grandes rasgos de una importante estabilidad. Nuestros resultados no sugieren un declive de las poblaciones excepto en dos casos: en el de una especie de la que se disponía tan solo de dos años de seguimiento, y por lo tanto, debe interpretarse con cautela, y en la población baja de *S. acaulis*, donde la especie sobrevive a duras penas en un pasto denso. El resto de las especies monitorizadas mostraron una gran estabilidad o un incremento demográfico. La monitorización de plantas rupícolas no es muy frecuente debido a las dificultades logísticas inherentes al estudio de este tipo de ambiente. Sin embargo, los pocos estudios existentes han arrojado resultados sorprendentes, indicando una alta capacidad de adaptación frente al cambio climático (DOAK & MORRIS 2010), así como una inesperada estabilidad demográfica (PICÓ & RIBA 2002, GARCÍA 2003, 2008; GARCÍA et al. 2011). Las tendencias observadas en el PNOMP apuntan en esta di-

rección, apoyando la idea de que los ambientes rocosos constituyen refugios para aquellas especies de larga vida capaces de adaptarse a vivir con muy pocos recursos (LARSON et al. 2000).

Las tendencias demográficas actuales pueden complementarse con las proyecciones de los modelos estocásticos más detallados basados en seguimientos individuales (DOAK & MORRIS 1999). En el caso de las dos poblaciones de *S. acaulis*, estos modelos indican tendencias opuestas en ambientes donde dominan distintos motores de cambio global. En la zona más alta, donde los factores climáticos predominan sobre los bióticos, la población se proyecta al alza, mientras que en la zona más baja, donde la competencia interespecifica es importante debido a la reducción de la carga ganadera y la consiguiente densificación del pasto, la población está evolucionando hacia una menor abundancia y una estructura más envejecida (ver también VILLELLAS et al. 2016). La buena noticia es que la lentitud de la dinámica de estas especies nos brinda una oportunidad inusual para revertir los procesos que de otra forma llevarían a la desaparición de estas especies de interés. De momento, la enseñanza obtenida con estos estudios puede resumirse en que los efectos del cambio climático parecen ser menos rápidos que los causados por los cambios en el uso del suelo y sus efectos indirectos: el descenso del pastoreo y el consecuente incremento de la competencia interespecifica.

CONCLUSIONES

En conjunto, nuestros resultados sugieren que los principales motores de cambio global en el PNOMP (cese de pastoreo y aumento de temperaturas) no tienen un impacto homogéneo sobre las comunidades más ricas (pastos) y singulares (roquedos y gleras) a lo largo del gradiente altitudinal. El impacto del cese de pastoreo resultó ser escaso y lento en las comunidades de

pasto a mayor altitud. Por otro lado, las poblaciones de especies rupícolas mostraron también una gran estabilidad y una respuesta proyectada divergente en el futuro según el motor de cambio global dominante. Estos resultados ponen de manifiesto la existencia de un margen de maniobra mayor en las zonas altas respecto a las bajas a la hora de hacer frente a los principales motores de cambio en el PNOMP. No obstante, nuestros resultados también sugieren que la lenta dinámica observada podría cambiar debido a la interacción entre los efectos directos e indirectos del descenso de pastoreo y aumento de temperaturas. El carácter de comunidades secundarias de muchos pastos alpinos situados en el ámbito forestal subraya la prioridad del mantenimiento del uso ganadero en los ecosistemas pastorales del PNOMP para preservar su estructura y, principalmente, la destacable diversidad vegetal que los conforman. A escala regional resulta difícil imaginar acciones eficaces para frenar el aumento de temperaturas, por lo que los esfuerzos deberían dirigirse a mitigarlo, especialmente con acciones sobre la gestión del uso del suelo que pueden tener un doble efecto beneficioso. El mantenimiento del pastoreo en su forma tradicional parece ser una de ellas,

pues ayudaría no sólo a mantener la diversidad en pastos de alta montaña, sino también a reducir los impactos del aumento de temperaturas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los distintos responsables del PNOMP su constante apoyo (M. Montes, E. Villagrasa, R. Castillo, L. Marquina), sin el cual no hubiera sido posible este proyecto. Los agentes de la naturaleza M. Grasa, C. Benedé, J. Bosco, J. Estradera, J. Fanlo, J. Gómez y R. Jiménez aceptaron el reto y tomaron las riendas de muchos censos de plantas rupícolas aquí presentados. Numerosas personas nos acompañaron en el trabajo de campo: J. L. Hidalgo, P. Sánchez, P. Bravo, S. Pironon, M.L. Montes y Q. Canelles. Cuidando con generosidad las exclusiones altas durante dos décadas ha estado también F. Fillat. El personal de mantenimiento del PNOMP ayudó en la instalación de las nuevas exclusiones ganaderas, situadas en pastos privados cedidos por la familia Palazio (Nerín) y Sanz (Calderuelo). A todos ellos, nuestro más sincero agradecimiento, porque su generosidad contribuye a que los estudios LTER puedan seguir adelante.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALADOS, C. L.; KOMAC, B.; BUENO, C. G.; GARTZIA, M.; ESCÓS, J.; GÓMEZ GARCÍA, D.; GARCÍA-GONZÁLEZ, R.; FILLAT, F.; CAMARERO, J. J.; HERRERO, J. y PUEYO, Y. (2011): Modelización de la matorralización de los pastos del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido y su relación con el cambio global. En *Proyectos de investigación en parques nacionales: 2007-2010*. Organismo Autónomo Parques Nacionales, 101-123.
- AMEZTEGUI, A.; COLL, L.; BROTONS, L. y NINOT, J. M. (2016): Land-Use Legacies rather than Climate Change Are Driving the Recent Upward Shift of the Mountain Tree Line in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography*, 25: 263-73.
- BENITO, J. L. (2006): Catálogo florístico del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (Sobrarbe, Pirineo central aragonés). Institut d'Estudis Illercens. Diputación de Lerida.
- CINGOLANI, A. M.; NOY-MEIR, I. y DÍAZ, S. (2005): Grazing Effects on Rangeland Diversity: A Synthesis of Contemporary Models. *Ecological Applications*, 15: 757-73.
- DOAK, D. F. y MORRIS, W. F. (2010): Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature*, 467: 959-962.
- (1999): Detecting population-level consequences of ongoing environmental change without long-term monitoring. *Ecology*, 80: 1537-1551.

- ENGLER, R.; RANDIN, C. F.; THULLER, W.; DULLINGER, S.; ZIMMERMANN, N. E.; ARAÚJO, M. B.; PEARMAN, P. B. Et al. (2011): 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, 17: 2330-2341.
- ESKELINEN, A.; KAARLEJÄRVI, E. y OLOFSSON, J. (2016): Herbivory and Nutrient Limitation Protect Warming Tundra from Lowland Species' Invasion and Diversity Loss. *Global Change Biology*, 23: 245-255.
- FILLAT, F.; GARCÍA-GONZÁLEZ, R.; GÓMEZ, D. y REINÉ, R. (eds) (2008): *Pastos Del Pirineo*. Madrid, España: CSIC-Diputación de Huesca.
- GARCÍA M. B.; ALADOS, C. L.; ANTOR, R.; BENITO ALONSO, J. L.; CAMARERO, J. J.; CARMENA, F.; ERREA, P.; FILLAT, F.; GARCÍA-GONZÁLEZ, R.; GARCÍA-RUIZ, J. M.; GARTZIA, M.; GÓMEZ, D.; GÓMEZ, I.; GONZÁLEZ-SAMPÉREZ, P.; GUTIÉRREZ, E.; JIMÉNEZ, J. J.; LÓPEZ-MORENO, J. I.; MATA, P.; MORENO, A.; MONTERRAT, P.; NUCHE, P.; PARDO, I.; REVUELTO, J.; RIERADEVAL, M. I.; SAIZ, H.; TEJERO, P.; VICENTE-SERRANO, S.; VILLAGRASA, E.; VILLAR, L. y VALERO-GARCÉS, B. (2016): Integrando escalas y métodos LTER para comprender la dinámica global de un espacio protegido de montaña: el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. *Ecosistemas*, 25: 19-30.
- GARCÍA, M. B. (2003): Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Borderea chouardii*. *Conservation Biology*, 17: 1672-1680.
- (2008): Life history and population size variability in a relict plant. Different routes towards long-term persistence. *Diversity and Distributions*, 14: 106-113.
- GARCÍA, M. B.; DAHLGREN, J. P. y EHRLEN, J. (2011): No evidence of senescence in a 300-year-old mountain herb. *Journal of Ecology*, 99: 1424-1430.
- GARCÍA, M. B. y GÓMEZ, D. (2007): Flora del Pirineo aragonés. *Patrones espaciales de biodiversidad y su relevancia para la conservación*. *Pirineos*, 162: 71-88.
- GARCÍA-GONZÁLEZ, R. y GÓMEZ-GARCÍA, D. (2013): Relaciones entre integral térmica y fenología en especies de pastos de puerto del Pirineo Central. En: L. OLEA et al. (eds.): *Los pastos: nuevos retos, nuevas oportunidades*, pp. 41-48. SEEP, Badajoz.
- (2014): Cambios del valor eco-pastoral tras ausencia de pastoreo en pastos de Bromion y Nardion del Pirineo Central. En: J. BUSQUÉ et al. (eds.): *Pastos y PAC 2014-2020*, pp. 25-32. CIFA - SEEP, Potes (Cantabria).
- GARCÍA-RUIZ J.; LASANTA T.; RUIZ FLANO P.; ORTIGOSA L.; WHITE S. y GONZALEZ C. (1996): Land-use changes and sustainable development in mountain areas: a case study in the Spanish Pyrenees. *Landscape Ecology* 11: 267-277.
- GARTZIA, M.; ALADOS, L. A. y PÉREZ-CABELLO, F. (2014): Assessment of the Effects of Biophysical and Anthropogenic Factors on Woody Plant Encroachment in Dense and Sparse Mountain Grasslands Based on Remote Sensing Data. *Progress in Physical Geography*, 38: 201-17.
- GEHRIG-FASEL, J.; GUISAN, A. y ZIMMERMANN, N. E. (2007): Tree Line Shifts in the Swiss Alps: Climate Change or Land Abandonment? *Journal of Vegetation Science*, 18: 571-82.
- GÓMEZ, D.; CASTRO, P. y ALDEZÁBAL, A. (1997): Species richness, biomass and plant production in subalpine plant communities in the Spanish Pyrenees. *Proceedings of 36th Symposium of IAVS*. Universidad La Laguna. Serie Informes n.º 40: 101-111.
- GOTTFRIED, M.; PAULI, H.; FUTSCHIK, A.; AKHALKATSI, M.; BARANČOK, P.; BENITO ALONSO, J. L. y COLDEA, G. [+25 COAUTORES] (2012): Continent-Wide Response of Mountain Vegetation to Climate Change. *Nature Climate Change*, 2: 111-115.
- GRYTNES, J. A.; KAPPER, J.; JURASINSKI, G.; BIRKS, H. H.; HENRIKSEN, H.; KLANDERUD, K.; ODLAND, A.; OHLSON, M.; WIPF, S. y BIRKS H. J. B. (2014): Identifying the Driving Factors behind Observed Elevational Range Shifts on European Mountains. *Global Ecology and Biogeography*, 23: 876-884.
- KAARLEJÄRVI, E.; ESKELINEN, A. y OLOFSSON, J. (2013): Herbivory Prevents Positive Responses of Lowland Plants to Warmer and More Fertile Conditions at High Altitudes. *Functional Ecology*, 27: 1244-1253.
- KOMAC, B. (2010): *Effets Des Modifications de L'utilisation Des Terres Sur La Conservation Des Pâturages Subalpins Du Parc National de Ordesa Mont-Perdu*. Tesis doctoral. Université de Savoie.
- KRAHULEC, F.; SKÁLOVÁ, H.; HERBEN, T.; HADINCOVÁ, V.; WILDOVÁ, R. y PECHÁČKOVÁ, S. (2001): Vegetation Changes Following Sheep Grazing in Abandoned Mountain Meadows. *Applied Vegetation Science*, 4: 97-102.
- KULL, T.; SAMMUL, M.; KULL, K.; LANNO, K.; TALI, K.; GRUBER, B.; SCHMELLER, D. y HENLE, K. (2008): Necessity and reality of monitoring threatened European vascular plants». *Biodiversity and Conservation*, 17: 3383-3402.

- LARSON, D.; MATTHES, U.; GERRATH, J.; LARSON, N.; GERRATH, J.; NEKOLA, J.; WALKER, G.; POREMSKI, S. y CHARLTON, A. (2000): Evidence for the widespread occurrence of ancient forests on cliffs. *Journal of Biogeography*, 27: 319-331.
- LENOIR, J.; GEGOUT, J. C.; MARQUET, P. A.; DE RUFFRAY, P. y BRISSE, H. (2008): A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*, 320: 1768-71.
- MAGURRAN, A. E.; BAILLIE, S. R.; BUCKLAND, S. T.; DICK, J. M. P.; ELSTON, D. A.; SCOTT, E. M.; SMITH, R. I.; SOMERFIELD, P. J. y WATT, A. D. (2010): Long-Term Datasets in Biodiversity Research and Monitoring: Assessing Change in Ecological Communities through Time. *Trends in Ecology & Evolution*, 25: 574-82.
- MARGULES, C. R. y PRESSEY, R. L. (2000): Systematic conservation planning. *Nature* 405: 243-253.
- MAYER, R.; KAUFMANN, R.; VORHAUSER, K. y ERSCHBAMER, B. (2009): Effects of Grazing Exclusion on Species Composition in High-Altitude Grasslands of the Central Alps. *Basic and Applied Ecology*. 10: 447-55.
- MILCHUNAS, D. G.; SALA, O. E. y LAUENROTH, W. K. (1988): A Generalized Model of the Effects of Grazing by Large Herbivores on Grassland Community Structure. *The American Naturalist*, 132: 87-106.
- MORRIS, W. F. y DOAK, D. F. (2002): *Quantitative Conservation Biology. Theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates Incorporated Publishers, Sunderland.
- MORRIS, W. F.; PFISTER, C. A.; TULJAPURKAR, S.; HARIDAS, C. V.; BOGGS, C. L.; BOYCE, M. S. [+12 COAUTORES] (2008): Longevity Can Buffer Plant and Animal Populations against Changing Climatic Variability. *Ecology*, 89: 19-25.
- NICHOLS, J. y WILLIAMS, B. (2006): Monitoring for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 668-673.
- NOGUÉS-BRAVO, D.; ARAUJO, M. B.; MARTÍNEZ-RICA, J. P. y ERREA, M. P. (2006): Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st century. *Global Environmental Change*, 17: 420-428.
- OLFF, H. y RITCHIE, M. E. (1998): Effects of Herbivores on Grassland Plant Diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 261-65.
- PARDO, I. (2016): Distribution and dynamics of multiple components of plant diversity in a high mountain area: the Ordesa-Monte Perdido National Park. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona.
- PARDO, I.; ROQUET, C.; LAVERGNE, S.; OLESEN, J.; GÓMEZ, D. y GARCÍA M. B.; PARDO, I.; ROQUET, C. y LAVERGNE, S. (2017): Spatial congruence between taxonomic, phylogenetic and functional hotspots: true pattern or methodological artifact?. *Diversity and Distributions* 23: 209-220.
- PARDO, I.; ALDEZABAL, A.; GARCÍA-GONZÁLEZ, R.; GÓMEZ, D. y GARCÍA M. B. (en revisión): Little evidence of the impact of global change on alpine grasslands over the last two decades in the Pyrenees.
- PARDO, I.; DOAK, D. F.; GARCÍA-GONZÁLEZ, R.; GÓMEZ, D. y GARCÍA, M. B. (2015): Long-Term Response of Plant Communities to Herbivore Exclusion at High Elevation Grasslands. *Biodiversity and Conservation*, 24: 3033-3047.
- PAULI, H.; GOTTFRIED, M.; DULLINGER, O.; ABDALADZE, M.; AKHALKATSI, J. L. B.; ALONSO, G.; COLDEA, J.; DICK, B.; ERSCHBAMER, R. F.; CALZADO, D.; GHOSH, J. I.; HOLTEN, R.; KANKA, G.; KAZAKIS, J.; KOLLÁR, P.; LARSSON, P.; MOISEEV, D.; MOISEEV, U.; MOLAU, J. M.; MESA, L.; NAGY, G.; PELINO, M.; PUSCAS, G.; ROSSI, A.; STANISCI, A. O.; SYVERHUSET, J. P.; THEURILLAT, M.; TOMASELLI, P.; UNTERLUGGAUER, L.; VILLAR, P.; VITTOZ, G. y GRABHERR (2012): Recent Plant Diversity Changes on Europe's Mountain. *Science Summits. Science* 336: 353-355.
- PICÓ, F. X. y RIBA, M. (2002): Regional-scale demography of *Ramonda myconi*: Remnant population dynamics in a preglacial relict species. *Plant Ecology*, 161: 1-13.
- POST, E. y PEDERSEN, C. (2008): Opposing Plant Community Responses to Warming with and without Herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 12353-12358.
- SALA, O. E.; CHAPIN, F. S.; ARMESTO, J. J.; BERLOW, E.; BLOOMFIELD, J.; DIRZO, R. [+13 COAUTORES] (2000): Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770-1774.
- SPEED, J. D. M.; AUSTRHEIM, G. y MYSTERUD, A. (2013): The Response of Plant Diversity to Grazing Varies along an Elevational Gradient. *Journal of Ecology*, 101: 1225-1236.
- TZEDAKIS, C. (2005): Towards an understanding of the response of southern European vegetation to orbital and suborbital climate variability. *Quaternary Science Reviews*, 24: 1585-1599.
- VILLELLAS, J.; HIDALGO, J. L. y GARCÍA, M. B. (2016): Contrasting population dynamics at the southern distribution limit of the borealpine *Silene acaulis*. *Ann Bot Fenn*, 53: 193-204.

- WALKER, M. D.; WAHREN C. H.; HOLLISTER, R. D.; HENRY, G. H. R.; AHLQUIST, L. E.; ALATALO, J. M.; BRET-HARTE, M. S. [+20 COAUTORES] (2006): Plant Community Responses to Experimental Warming across the Tundra Biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 1342-46.
- WOOD, S. N. (2006): *Generalized Additive Models: An Introduction*. Boca Raton, Florida: Chapman and Hall.
- (2010): Statistical Inference for Noisy Nonlinear Ecological Dynamic Systems. *Nature*, 466: 1102-1104.