

# MONITORIZACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD VEGETAL Y SUS DISTINTOS COMPONENTES EN UN PARQUE NACIONAL DE MONTAÑA

MARÍA BEGOÑA GARCÍA<sup>1</sup>, IKER PARDO<sup>1</sup>, MARÍA P. PATA<sup>1</sup>, JESÚS J. CAMARERO<sup>2</sup>, DANIEL GÓMEZ<sup>3</sup>, RICARDO GARCÍA-GONZÁLEZ<sup>3</sup>, PAZ ERREA<sup>1</sup>, SAMUEL PIRONON<sup>1</sup>, ARANTZA ALDEZÁBAL<sup>4</sup>, JENS M. OLESEN<sup>5</sup>, CRISTINA ROQUET<sup>6</sup> Y SEBASTIEN LAVERGNE<sup>6</sup>

## RESUMEN

Los Parques Nacionales, y especialmente los de montaña, constituyen reservorios de biodiversidad, lo que les convierte en escenarios ideales para la monitorización de los cambios en la riqueza de especies y en la estructura y composición de sus comunidades. Nuestro proyecto se ha desarrollado en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP), un espacio topográficamente muy complejo que alberga casi 1400 plantas vasculares pertenecientes a grupos biogeográficos tan contrastados como el mediterráneo y borealpino. A pesar de que parte de su superficie ha gozado de protección durante casi 100 años, el Parque no es ajeno a cambios globales como el climático, y el debido al descenso del pastoreo, una situación frecuente en muchas montañas europeas. Dos han sido los grandes objetivos del proyecto: 1) caracterizar desde diversos puntos de vista la distribución actual de diversidad de plantas vasculares del PNOMP, y 2) describir los cambios que se están produciendo en la estructura y composición de las comunidades más ricas de montaña: los pastos alpinos, y su límite con el bosque.

Para el primer objetivo se han utilizado más de 44000 registros de presencia de plantas, analizados mediante tres aproximaciones metodológicas, a escala de UTM de 1 km<sup>2</sup> de lado: riqueza específica, diversidad filogenética, y abundancia de especies amenazadas. También se han identificado los lugares más representativos y singulares considerando el conjunto de la flora del parque. La riqueza en las distintas UTM se correlacionó mediante modelos aditivos generalizados (GAM) con las variables ambientales, corrigiendo por el esfuerzo de muestreo realizado. Dicho esfuerzo se obtuvo a partir de un nuevo método (FIDEGAM) para estimar el grado de fiabilidad de la riqueza observada, la cual está

---

<sup>1</sup> Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). Avda. Montañana, 1005. 50059 Zaragoza. E-mail: mariab@ipe.csic.es, iker.pardo@ipe.csic.es, marpata@ipe.csic.es, paz@ipe.csic.es, samuel.pironon@free.fr

<sup>2</sup> Fundación ARAID; Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). Avda. Montañana, 1005. 50059 Zaragoza. E-mail: jjcamarero@ipe.csic.es

<sup>3</sup> Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). Avda. Nuestra Señora de la Victoria, s/n. 22700 Jaca (Huesca). E-mail: dgomez@ipe.csic.es, rgarciag@ipe.csic.es

<sup>4</sup> Dept. Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias. Universidad del País Vasco. 644 p.k., 48080 Bilbao. E-mail: arantza.aldezabal@ehu.es

<sup>5</sup> Institute of Bioscience, Aarhus University. Ny Munkegade 114, DK-8000 Aarhus C, Dinamarca. E-mail: jens.olesen@biology.au.dk

<sup>6</sup> Laboratoire d'Écologie Alpine, CNRS UMR 5553. Université Joseph Fourier. BP 53, 38041 Grenoble Cedex 9, Francia. cristina.roquet@gmail.com

muy determinada por la frecuencia de prospecciones botánicas. Este método puede hacerse extensible a otras base de datos con la finalidad de corregir sesgos en los análisis de biodiversidad. El segundo objetivo se ha abordado a partir de la comparación de la presencia y abundancia de especies registradas en los mismos transectos que ya habían sido analizados hace una o dos décadas (un ecotono pastobosque y 6 pastos situados entre 1900-2750 m de altitud, respectivamente). En el ecotono se ha detectado un ligero aumento altitudinal del bosque, sin que se hayan producido cambios en la estructura y composición de la comunidad herbácea. En los pastos se ha registrado un ligero aumento de la cobertura herbácea y de las especies graminoides. En conjunto, el proyecto ha servido para identificar los lugares de mayor interés desde puntos de vista (no siempre coincidentes) más variados que la mera abundancia de especies, y establecer parcelas permanentes para la monitorización de los efectos del cambio global en la biodiversidad de montaña.

**Palabras clave:** riqueza específica, esfuerzo de muestreo, diversidad filogenética, monitorización, montaña, pastos, límite del bosque, cambios globales, pastoreo, cambio climático.

## SUMMARY

National Parks, and mountain parks in particular, are biodiversity reservoirs, and constitute very suitable areas for monitoring changes in species abundance, richness, and community composition. Our project has been carried out in the Ordesa and Monte Perdido National Park, a topographically complex area that shelters about 1400 vascular plants belonging to biogeographically contrasted groups: from Mediterranean to boreoalpine. Despite part of the Park has been protected for about 100 years, it is not safe from global factors affecting other mountains, like climate warming and shifts of land-use. This project had two main objectives: 1) to characterize the spatial diversity of the Park from different points of view besides classical richness, and 2) to describe the dynamics of plant richness and community structure in the richest areas of the Park: alpine pastures, and their limit with the subalpine forest.

We first analysed the distribution of more than 44.000 records of vascular plants, georeferenced at a 1 km<sup>2</sup> scale, and estimated diversity using different approaches: species richness, phylogenetic diversity, and abundance of vulnerable plants. The most representative and distinctive areas were also identified, considering the whole flora of the National Park. Richness was also correlated to different biotic and abiotic variables in the Park. Sampling effort was included in that correlation to avoid bias due to the number of prospections at each place. It was estimated from a new model we generated (FIDEGAM), and served to correct for the uncertainty of richness estimations. FIDEGAM can be used for any other database, in order to correct for bias in biodiversity analysis. The second objective was undertaken by relocating and resurveying the same places studied 10 (ecotone *Pinus uncinata*-pasture) and 20 years ago (6 pastures located between 1900-2750 m.a.s.l.). At the ecotone, a slight increase of the forest has been detected, with no consequences on the structure and composition of the herbaceous layer yet. In the pastures, a slight increase of graminoids was also recorded. Overall, the project served to identify the most interesting areas of plant diversity from different points of view (not always overlapped), and establish permanent plots for monitoring the impact of global change on mountain biodiversity.

**Key words:** taxonomic richness, sampling effort, phylogenetic diversity, mountain, monitoring, pastures, treeline, grazing, climatic warming, global changes.

## INTRODUCCIÓN

El mayor reto actual de la Biología de la Conservación es detectar los cambios actuales en la biodiversidad, y ofrecer herramientas para frenar su acelerada alteración y la pérdida de especies. Pérdida de diversidad causada principalmente por los cambios en los usos del suelo, la destrucción y fragmentación de hábitats, y el cambio climático (PIMM & RAVEN 2000; WALTHER *et al.* 2002; KERR & CIHLAR 2004). Los Parques Nacionales de montaña constituyen un lugar idóneo para abordar estos objetivos, pues contienen mosaicos y gradientes ecológicos en espacios reducidos, permitiendo detectar con menor esfuerzo los cambios en una fracción muy rica de la diversidad. Este es el caso del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP), en cuyos valles y cimas se reúnen casi 1400 plantas vasculares autóctonas (BENITO, 2006), lo que supone aproximadamente una quinta parte del total de la flora estimada para la Península Ibérica en menos del 0.1% de dicha superficie.

Con la creación en 1918 de un Parque Nacional reducido al valle de Ordesa, cesó totalmente la explotación forestal. Paralelamente, la cabaña ganadera se ha ido reduciendo en el último siglo, a la vez que se han modificado las pautas de su gestión. Este hecho está provocando cambios en la estructura y distribución espacial de las comunidades vegetales en general, y son particularmente esperables en los pastos subalpinos originados y mantenidos en gran parte por el uso ganadero. Se están observando procesos de matorralización por boj y erizón en los pisos solanos montano y subalpino, a lo que se suma la paulatina recuperación de las masas forestales de pino negro. Por otro lado, el enclave del PNOMP en las montañas del Sur de Europa le confiere una alta vulnerabilidad por cambio climático según los modelos predictivos (ENGLER *et al.* 2011), habiéndose ya evidenciado algunos cambios importantes en la abundancia de especies alpinas (GOTTFRIED *et al.* 2012). Por todo ello, este Parque constituye un escenario muy adecuado para un análisis de la estructura y la evolución de la biodiversidad de montaña en un contexto de cambio global.

Para poder desarrollar una gestión proteccionista de la biodiversidad, es necesario en primer lugar disponer de un buen conocimiento de su distribución, lo cual permitirá establecer un programa de monitorización realista (KULL *et al.* 2008; MAGURRAN *et al.* 2010) que priorice los esfuerzos en los lugares de mayor interés (JAMES *et al.* 1999). Tradicionalmente, los criterios de priorización se han basado en la riqueza específica o presencia de taxones relevantes atendiendo a criterios de rareza, endemidad y/o amenaza. Sin embargo, el concepto de biodiversidad es bastante más complejo y por tanto su conservación no puede restringirse a los lugares con mayor acúmulo de especies registradas (por ej. FAITH 1992; ORME *et al.* 2005). Otros componentes requieren de similar atención, como por ejemplo los procesos que han generado los patrones de diversidad taxonómica, y de ahí la importancia de considerar la diversidad evolutiva (MACE 2003). Preservando la diversidad evolutiva se maximiza la conservación de caracteres biológicos y funcionales no siempre observables de forma directa (FAITH 2002), pero que pueden jugar un papel crucial en la adaptación de la flora a nuevos escenarios ecológicos distintos a los actuales. Además, a la hora de priorizar resulta también de gran interés detectar la diversidad de «ensambles» de plantas que conviven en el espacio, y evaluar cuán representativo o singular es un lugar concreto al compararlo con el resto de los ensambles próximos y la totalidad de la flora de un lugar (JENNINGS *et al.* 2008). Los anteriores ejemplos constituyen sólo algunos de los numerosos componentes de la biodiversidad que conviene considerar a la hora de realizar una selección de las áreas de mayor interés o más prioritarias en un programa de monitorización. La combinación de distintas capas de información proporciona una visión más completa de la riqueza de los sistemas naturales, y por tanto un planteamiento más sólido de las medidas de gestión necesarias para preservar la riqueza natural de nuestros espacios protegidos (DEVIC-TOR *et al.* 2010).

El seguimiento ecológico constituye una de las mejores formas de enfrentarse a los impactos de cambios globales (NICHOLS & WILLIAMS

2006). Frente a los catastrofistas modelos predictivos de distribución de especies basados en nicho climático que auguran importantes pérdidas de biodiversidad (THUILLER *et al.* 2005), sólo queda la alternativa de los estudios empíricos. Sin embargo, los seguimientos a medio plazo son extraordinariamente escasos, como también lo es la información histórica disponible que posibilite comparaciones precisas con la realidad actual. Afortunadamente el PNOMP fue el escenario de diversos estudios sobre la estructura y composición de comunidades vegetales en la década de los '90, tanto en el ecotono pasto supraforestal - bosque de *Pinus uncinata* (CAMARERO & GUTIÉRREZ 2002), como en diferentes tipos de pastos dispuestos a lo largo de un gradiente altitudinal (ALDEZÁBAL 1997). La relocalización y marcaje de forma permanente de estos lugares de muestreo permite su monitorización en el tiempo, y la consiguiente comparación de la información pasada y actual. Esta información constituye un testimonio muy valioso para desentrañar los cambios que están teniendo lugar, y su velocidad, así como testar hipótesis sobre los procesos que los dirigen.

Los dos grandes objetivos del presente proyecto se han centrado precisamente en analizar y caracterizar la diversidad vegetal y su dinámica temporal en un complejo sistema de montaña como el del PNOMP. Por un lado se han explorado distintos componentes de la diversidad vegetal, mostrando así las áreas de mayor interés o más prioritarias para la monitorización o vigilancia. Dichos componentes se han restringido a aquellos que mejor se ajustaban a la información disponible y su resolución espacial: riqueza específica, diversidad evolutiva y frecuencia de especies catalogadas a escala de 1 km<sup>2</sup>, así como representatividad y singularidad de las unidades espaciales. Por otro lado, se han visitado viejas parcelas analizadas durante los últimos 20 años, y realizado una primera valoración de los cambios en la diversidad vegetal ocurridos en los pastos y su ecotono, con el fin de estimar la magnitud de dichos cambios.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Área de estudio

De los cuatro Parques Nacionales situados en áreas de montaña (Picos de Europa, Ordesa y Monte Perdido, Aigües Tortes y Sierra Nevada), el de Ordesa y Monte Perdido es el que presenta mayor desnivel altitudinal (700-3355 m.s.n.m.). Está configurado por distintos valles y cañones originados a partir del macizo calizo más alto de Europa, por lo que el PNOMP presenta una considerable complejidad topográfica y una gran heterogeneidad de hábitats. El clima es característico de montaña: una media entorno a los 5°C los meses más fríos y 13°C los más cálidos, precipitación entre 1200-1700 mm (unos 50 días en forma de nieve), y más de 160 días al año de heladas.

El PNOMP es una de las áreas de la Península Ibérica con más intensa prospección desde un punto de vista botánico (FONT *et al.* 2010). La flora está formada por 1379 especies de plantas vasculares, y contiene elementos mediterráneos, atlánticos, eurosiberianos, boreoalpinos y endémicos (relictos y neoendemismos). En sus casi 36.000 H (incluyendo la zona periférica) se encuentran también 26 taxones catalogados oficialmente como amenazados por Gobierno de Aragón (BENITO 2006).

### Patrones espaciales de los diferentes componentes de la diversidad vegetal actual

Buena parte de la información para el análisis de la estructura espacial de la biodiversidad había sido recogida durante las 5 décadas de prospecciones realizadas por parte de personal del Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC), encontrándose actualmente digitalizada, georeferenciada (generalmente a escala de UTM de 1 km<sup>2</sup>), y almacenada en el Atlas de la flora de Aragón (<http://www.ipe.csic.es/floragon>). No obstante, un primer análisis prospectivo confirmó la sospecha de que el esfuerzo de muestreo estaba muy desigualmente distribuido a lo largo del Parque. El problema radicaba principalmente en el heterogéneo número de prospecciones botánicas rea-

lizadas en distintas áreas, motivado por la desigual accesibilidad, porque no se han realizado campañas sistemáticas de prospección botánica en los distintos ambientes, y porque las especies más raras suelen registrarse con más frecuencia que las comunes. Este sesgo del esfuerzo de muestreo, frecuente en la mayor parte de las bases de datos, plantea serias limitaciones para los análisis subsecuentes de diversidad, pudiendo comprometer severamente su fiabilidad.

La solución ideal para hacer frente a estas limitaciones pasaría por realizar campañas de campo hasta homogenizar el esfuerzo de muestreo a lo largo del Parque, lo que supondría una dedicación no prevista en el proyecto. Aunque durante su desarrollo se realizaron diversas prospecciones en ambientes mediterráneos que habían sido escasamente visitados, resultaba evidente la necesidad de reducir el sesgo de la base de datos histórica de una forma analítica, o incorporar la incertidumbre asociada a cada lugar prospectado. Para ello desarrollamos un método basado en la descripción de las propiedades de las curvas de acumulación de especies.

Cada UTM quedó finalmente caracterizada por un número de taxones registrados y una estimación de fiabilidad de la riqueza específica según el esfuerzo de muestreo realizado. Adicionalmente se incorporó la frecuencia de plantas oficialmente consideradas como amenazadas según el catálogo regional vigente. Paralelamente se determinaron las variables ambientales (medias y rangos) correspondientes a cada una de las 424 UTM del Parque: altitud, pendiente topográfica, orientación, rugosidad, diversos parámetros de temperatura y precipitación, radiación, balance hídrico, número de clases geológicas presentes y superficie ocupada por la dominante, número de hábitats (de un total de 8 clases presentes; véase GARCÍA & GÓMEZ, 2007, y Fig. 1), así como el tipo y superficie ocupada por el dominante. Una vez compilada toda la información anterior, se generó una matriz de [UTM x taxones] basada en unos 44.000 registros de presencia de plantas, y se exploró el papel que las variables ambientales juegan sobre la distribución de la riqueza específica mediante modelos flexibles GAM (HASTIE & TIBSHIRANI 1990; WOOD 2006). Para este

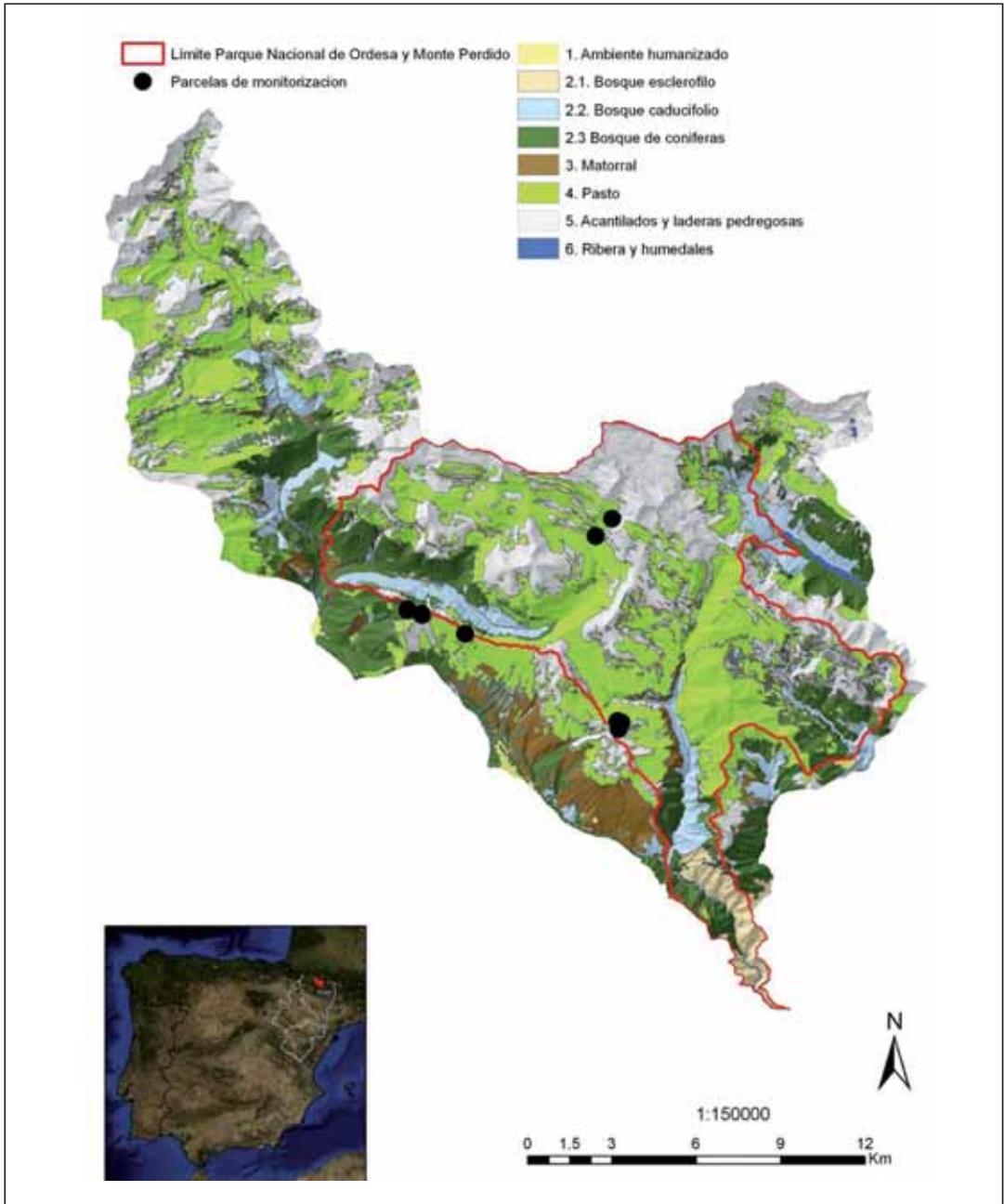
análisis se excluyó el área periférica del valle de Bujaruelo por estar muy pobremente prospectado. Por otro lado se realizó un análisis de la representatividad y singularidad de cada UTM en términos de composición florística compartida o no compartida respectivamente con el conjunto de UTM del Parque, según la propuesta de JENNINGS *et al.* (2008).

Finalmente se calculó la diversidad evolutiva en cada UTM. Para ello se generó primero un árbol filogenético de toda la flora pirenaica a partir de la combinación de filogenias ya resueltas (*super-tree*) y de los datos moleculares (DNA) de los taxones disponibles en GenBank (*supermatrix*), calibrado mediante relojes moleculares. A continuación se calculó la diversidad evolutiva como una medida estandarizada de la suma de las longitudes de rama del árbol para cada UTM (FAITH 1992).

### **Cambios en la diversidad de pastos alpinos y en el ecotono pasto-bosque**

El cambio en los usos tradicionales del suelo (p. ej. descenso del pastoreo) junto con el cambio climático son, *a priori*, los dos principales motores de cambio global en Pirineos, y por tanto en el PNOMP. Por ello se comenzó por recopilar y analizar la información relativa al número de unidades de distintos tipos de ganado en el siglo XX, y las temperaturas medias registradas en la estación meteorológica de Góriz desde su instalación en 1982, situada a 2200 m s.n.m.

La dinámica de la vegetación en el PNOMP se ha abordado en dos de las comunidades más susceptibles a estos motores de cambio, cada una de ellas a una escala temporal distinta: 10 años en el ecotono pasto-bosque de *Pinus uncinata*, y 20 años en una serie de pastos situados a lo largo de un transecto altitudinal dentro del valle de Ordesa. Todas las parcelas de vegetación habían sido estudiadas originalmente por miembros del equipo (CAMARERO & GUTIÉRREZ 2002; ALDEZÁBAL 1997), hecho que facilitó la relocalización de los transectos marcados, y redujo el error de muestreo a la hora de determinar las especies. En ambos casos se utilizó el mismo método de muestreo: *Point intercept*.



**Figura 1.** Mapa de vegetación del PNOMP (zona periférica incluida), obtenido a partir del mapa forestal español e información recogida por miembros del Instituto Pirenaico de Ecología para los pastos. Los puntos negros señalan las parcelas de monitorización estudiadas en 1989 y revisadas en 2011, para analizar los cambios en la composición y estructura de las comunidades.

**Figure 1.** Vegetation map of the Ordesa and Monte Perdido National Park, gathered from information of the national forest map and pastures analysed by members of the Pyrenean Institute of Ecology over years. Black dots show the locations of the pastures revisited in this Project after 20 years of being surveyed, in order to analyse changes in the structure and composition of the communities.

En el ecotono pasto alpino-bosque de la zona denominada «La Carquera» se registraron todos los contactos cada 100 cm sobre 6 transectos de 80 m de longitud perpendiculares al límite del bosque. Los 486 puntos de contacto obtenidos constituyen la base para el cálculo de las frecuencias de las especies, y el análisis de los cambios en la riqueza específica y composición de especies mediante curvas de acumulación y análisis multivariantes respectivamente. Complementariamente, se analizó el aumento de la cobertura arbórea en segmentos altitudinales perpendiculares a la pendiente, y se examinó la relación espacial de los cambios observados en el sotobosque y el estrato arbóreo, a fin de determinar el grado de correlación entre posibles cambios en cobertura arbórea y diversidad de la comunidad bajo ella. Respecto a las parcelas en los pastos alpinos, se relocalizaron también las marcas de los dos transectos perpendiculares de 50 m de longitud que habían sido estudiadas 20 años atrás en cada uno de 6 pastos comprendidos entre los 1950 y 2650 m de altitud. Al igual que en caso anterior, se siguió exactamente el método de muestreo original detallado en ALDEZÁBAL (1997), aunque en este caso se registraron las especies en el primer contacto vertical cada 20 cm.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### NUEVO MÉTODO PARA CORREGIR EL DESIGUAL ESFUERZO DE MUESTREO

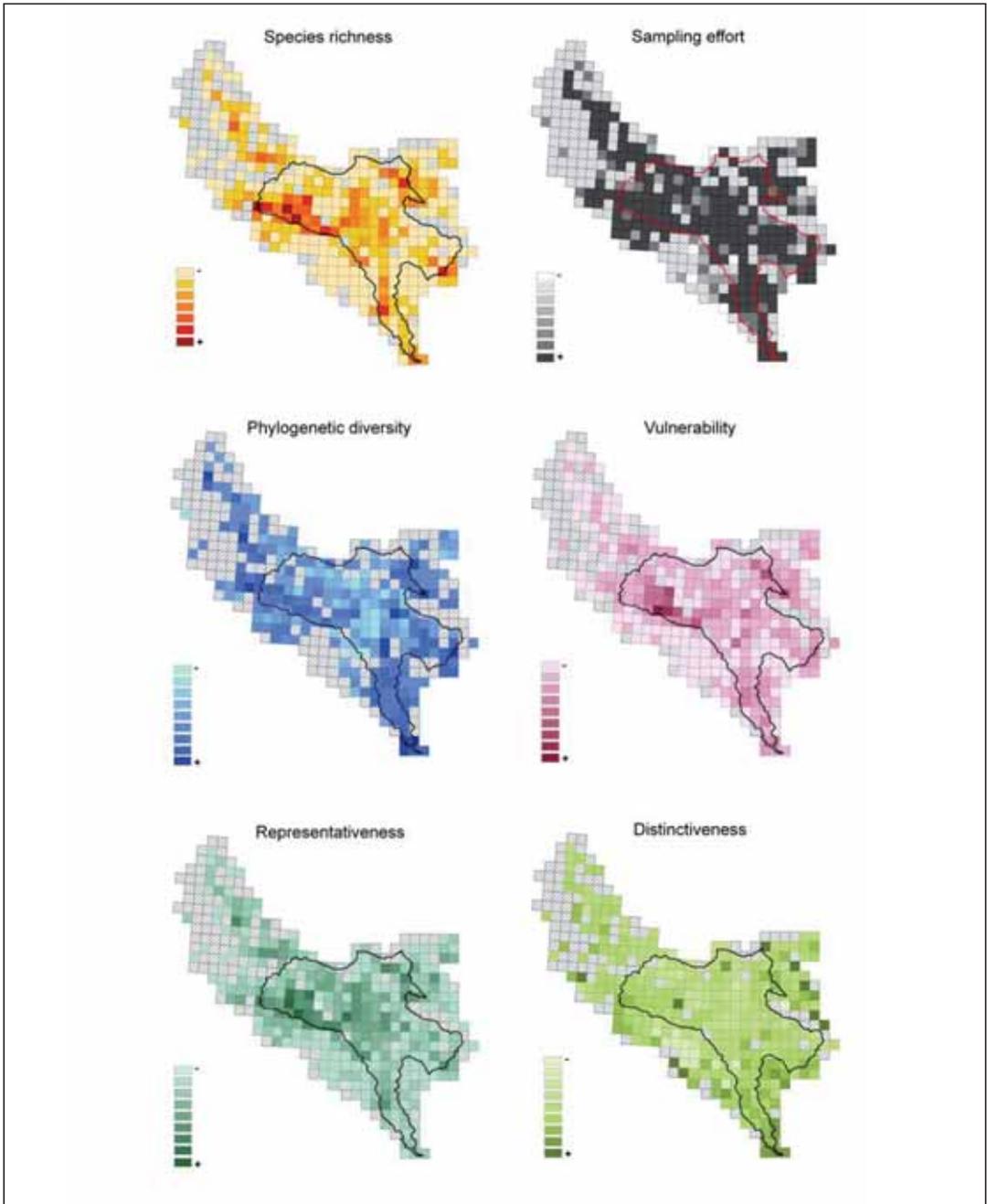
Tras obtener el mapa de riqueza específica en las distintas UTM del PNOMP (Fig. 2), comprobamos mediante una simple correlación la fuerte dependencia entre el número de prospecciones botánicas y el número total de taxones detectados en ellas (Fig. 3), un patrón muy frecuente en las bases de datos compiladas a partir de fuentes de información heterogéneas (HORTAL *et al.* 2007; ROBERTSON *et al.* 2010; ROCCHINI *et al.* 2011). En otras palabras, el mapa de la riqueza específica está totalmente determinado por el esfuerzo de muestreo realizado. Para minimizar las consecuencias de este sesgo y poder obtener una visión más real de la distribución espacial de la riqueza taxonómica en el Parque, se desarrolló un nuevo

método capaz de discriminar las áreas bien prospectadas, y por tanto, la certidumbre de la riqueza observada. Este método, al que denominamos FIDEGAM, se puede describir como una «lente» que hace que las capas de información sobre diversidad se lean de forma «borrosa» (alta incertidumbre) o nítida (alta fiabilidad de los resultados, como consecuencia de un aceptable nivel de muestreo). Se comparó con otros métodos propuestos en la literatura científica (SMITH & BELLE 1984; COLWELL *et al.* 2004; MAO *et al.* 2005), para certificar que el propuesto en este caso presenta una mejor capacidad de discriminación entre las UTM bien y mal muestreadas incluso en situaciones de prospección no exhaustiva (PARDO *et al.* en revisión). La incorporación de los resultados de FIDEGAM en los análisis de biodiversidad supone una importante mejora en la fiabilidad de los resultados obtenidos en los subsiguientes análisis de diversidad.

### PATRÓN ESPACIAL DE LA DIVERSIDAD ACTUAL Y SUS DISTINTOS COMPONENTES

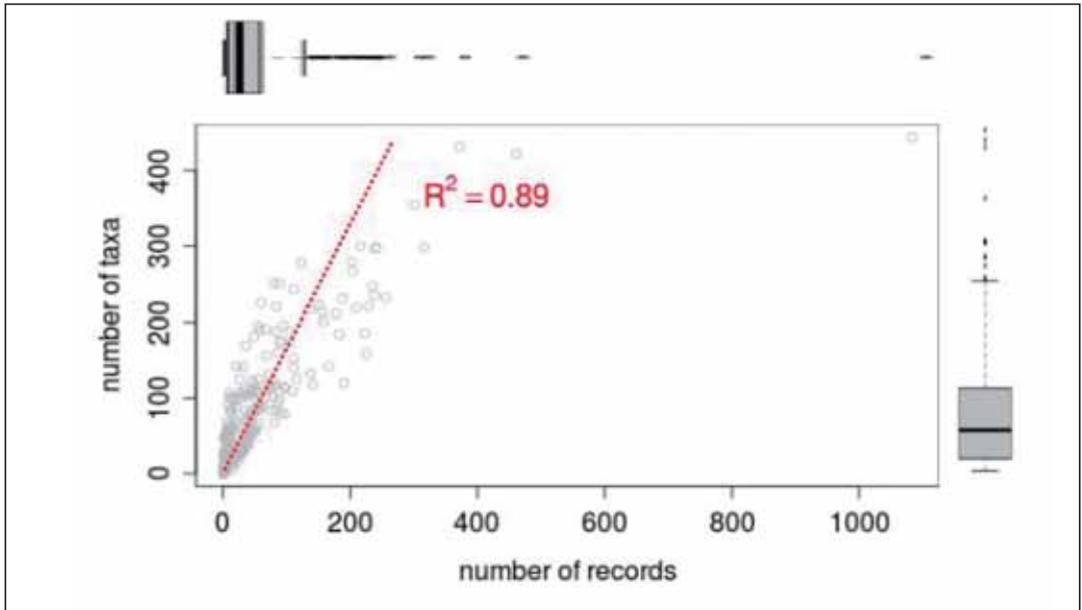
El modelo GAM aplicado para determinar el efecto de las diferentes variables ambientales (número de hábitats presentes en cada UTM, tipo de hábitat dominante, distintas variables relacionadas con la altitud, balance hídrico, precipitación, rugosidad y temperatura) en la riqueza específica, una vez corregido por el esfuerzo de muestreo, ha demostrado que éstas permiten explicar un 75% de la variabilidad en su distribución espacial (PATA *et al.* en preparación). Habría que recurrir a otras razones como las históricas (migraciones), evolutivas (especiación *in situ*) o de interacciones bióticas entre las especies, para explicar el resto de las diferencias espaciales en la distribución en la riqueza.

Las UTM más diversas desde este punto de vista se localizan donde los bosques (especialmente los caducifolios) y pastos son dominantes (Figs. 1 y 2). Esta concentración de la riqueza específica en bosques atlánticos y eurosiberianos, a pesar de ocupar sólo un 20% del PNOMP (Fig. 1), debe atribuirse al alto número medio de hábitats diferentes que suelen aparecer en dichas UTM



**Figura 1.** Distribución espacial de los distintos componentes de diversidad de plantas vasculares, y esfuerzo de muestreo, obtenidos en el PNOMP. Las UTMs rayadas señalan los lugares con ausencia total de registros. Ver texto para una descripción más detallada de los métodos utilizados para la obtención de la información en cada caso.

**Figure 1.** Spatial distribution of the different components of plant diversity in the Ordesa and Monte Perdido National Park. Lined UTMs have no records of plants. See text for more details on the methods used to get all the information.

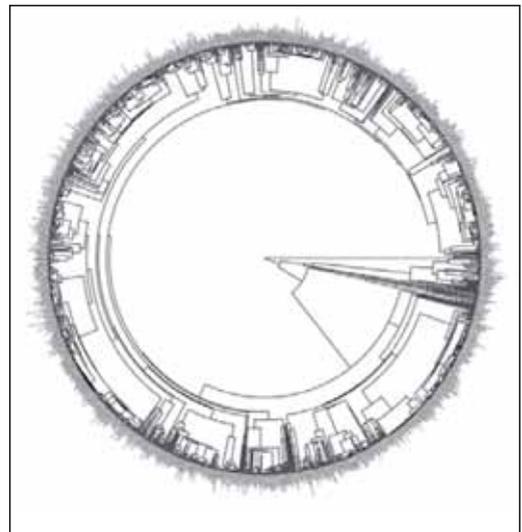


**Figura 3.** Correlación entre el número de registros y el de taxones en las UTM del PNOMP. Los boxplots junto a los ejes de abscisas y ordenadas muestran la distribución de valores para cada variable.

**Figure 3.** Correlation between the number of records and taxa in the UTM of the Ordesa and Monte Perdido National Park. Boxplots on the X and Y axes show the distribution of values for each variable.

(>4 hábitats, frente a la mayor parte de las UTM con otras formaciones dominantes, donde este valor es inferior), localizados mayoritariamente en valles y cañones donde la orografía promueve la presencia de acantilados, riberas y fenómenos como las inversiones térmicas. La riqueza que albergan los pastos no sorprende tampoco, pues a pesar de su mayor homogeneidad orográfica, ocupan el 38% de la superficie del Parque (Fig. 1), y estas formaciones contienen la mayor variedad de taxones comparado con cualquier otra formación vegetal en Pirineos (por ej. GARCIA & GOMEZ 2007). Contrastan estos puntos calientes con el escaso interés de los ambientes más mediterráneos (matorrales) y ruderalizados, sin embargo la baja fiabilidad que asigna FIDEGAM a las UTM donde dominan estos ambientes mediterráneos (Figs. 1 y 2) hace que debemos interpretar con cautela los bajos valores de riqueza específica.

Tras generar el árbol filogenético de la flora del PNOMP (Fig. 4) y calcular la diversidad evolu-



**Figura 4.** Arbol filogenético correspondiente a los 1379 taxones registrados en el PNOMP (incluyendo la zona periférica).

**Figure 4.** Phylogenetic tree of the 1379 plants occurring across the Ordesa and Monte Perdido National Park (buffer area included).

tiva estandarizada para cada UTM, encontramos que los puntos más calientes de diversidad evolutiva se concentran en su mayoría en los bosques (de cualquier tipo: esclerófilos, caducifolios y aciculifolios), muy superior en este caso a los pastos. La gran heterogeneidad de ambientes que albergan las UTMs con vegetación dominante de tipo bosque ha favorecido sin duda tanto la persistencia pasada como la coexistencia actual de especies de nuevos (por ej. elementos mediterráneos, neoendemismos...) y viejos linajes (elementos terciarios relictos), por lo que estos lugares almacenan mucha más historia evolutiva que los estresantes ambientes de los pastos alpinos por ejemplo. Los altos valores que asigna FIDEGAM a las UTMs donde dominan bosques y pastos hacen que estas conclusiones se puedan considerar bastante sólidas. Una notable proporción de taxones amenazados aparece también en torno a estos valles y cañones (Fig. 2), pues con frecuencia se trata de endemismos restringidos a paredones rocosos (PARDO *et al.*, 2009), abundantes en el PNOMP.

Los no siempre concordantes resultados en cuanto a puntos calientes representados en los mapas de riqueza específica, diversidad evolutiva y vulnerabilidad (Fig. 2) vienen a apoyar el argumento de que la primera no es un buen indicador de la segunda (PIO *et al.* 2011), ni tampoco de la tercera (BONN *et al.* 2002). Resulta por tanto evidente la necesidad de combinar los diferentes componentes de diversidad de una manera integradora a la hora de gestionar la conservación de la biodiversidad (ORME *et al.* 2005; DEVICTOR *et al.* 2010).

Un último criterio considerado importante en este proyecto para establecer prioridades de conservación ha sido la representatividad y la singularidad de las UTMs en relación al conjunto de la flora del PNOMP. Respecto a la singularidad, destacan las UTMs situadas mayoritariamente en la zona periférica del parque, con frecuencia dominadas por elementos mediterráneos (Fig. 2), escasos en el parque. Respecto a la representatividad, no es de extrañar que se centre en los ambientes de pastos y bosques, por ser los más frecuentes en el Parque (Figs. 1 y 2) y porque al mostrarse muy correlacionada con el patrón de

riqueza específica también está muy sesgado por el esfuerzo de muestreo (Fig. 2).

Los análisis desarrollados en este proyecto, y su interpretación, nos han llevado a plantear los dos futuros pasos en temas de análisis de biodiversidad: por un lado profundizar en las comparaciones entre hábitats y la influencia de variables ambientales pero trabajando a nivel de inventarios en lugar de bases de datos, pues desaparece la influencia del esfuerzo de muestreo y se analizan unidades homogéneas de vegetación. Por otro lado identificar las UTMs más representativas para cada uno de los hábitats dominantes, así como estimar su grado de complementariedad, de forma semejante a la selección de áreas potenciales para el establecimiento de reservas a otras escalas (MARGULES & PRESSEY 2000). Este procedimiento, aplicado a escala de parque, nos permitiría identificar cuáles son los lugares idóneos para establecer monitorizaciones permanentes y/o microreservas.

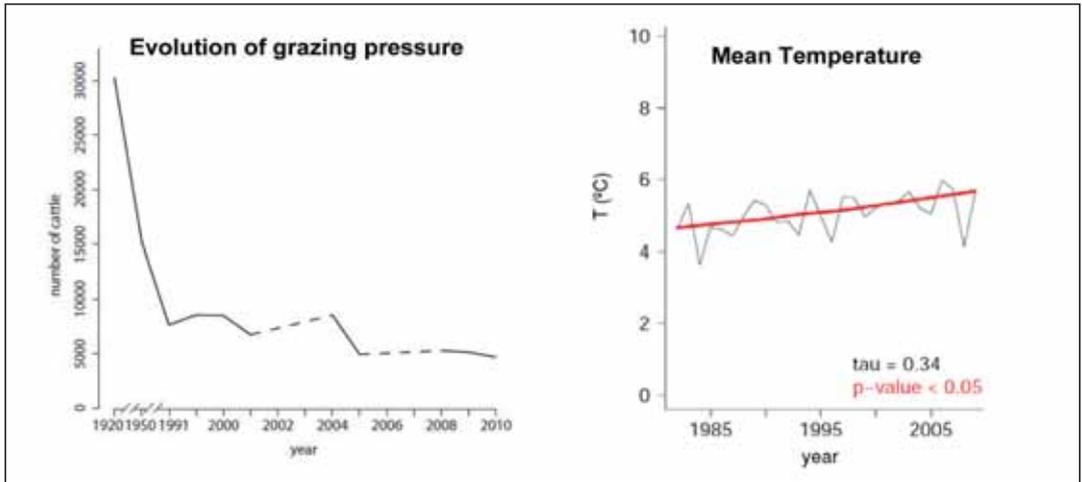
## EVOLUCIÓN TEMPORAL DE LA DIVERSIDAD VEGETAL

### *Motores de cambio global*

La recopilación de la información histórica de la carga ganadera en el PNOMP muestra un dramático descenso entre 1920-1990 (Fig. 5). El análisis de la temperatura media anual desde 1982 también reveló un aumento significativo durante las tres últimas décadas (Fig. 5). Estas tendencias corroboran la importancia que pueden estar jugando como principales motores de cambio global en el PNOMP.

### *El ecotono*

El ecotono pasto-bosque se puede considerar un buen sensor de los cambios ambientales (WALTHER *et al.* 2005). La posición de los ecotonos alpinos que no han sido intervenidos por acciones antrópicas (incluyendo el pastoreo) está determinada en cierta medida por un umbral climático (JOBAGY & JACKSON 2000; KÖRNER & PAULSEN 2004; HOLTMEIER & BROLL 2005),

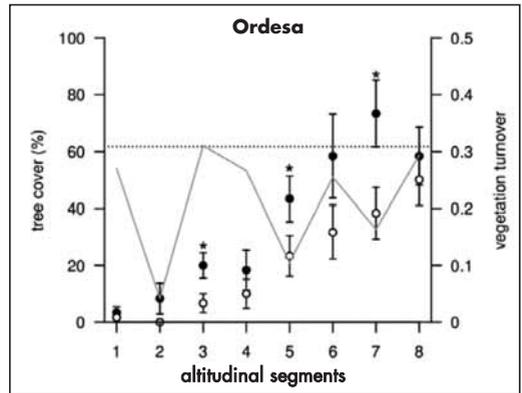


**Figura 5.** Evolución del número de cabezas de ganado en el siglo XX, y de la temperatura media (la línea roja muestra la tendencia general, significativamente ascendente según el test de Mann-Kendall) durante las tres últimas décadas en el PNOMP.

**Figure 5.** Evolution of grazing pressure over the last century in the pastures, and the mean temperature over the last three decades (according to the Mann-Kendall trend test), in the Ordesa and Monte Perdido National Park.

por lo que su dinámica debería responder al incremento de temperaturas (GRACE *et al.* 2002). Cuando ha estado determinada por el uso ganadero, como es el caso de la mayor parte de los límites del bosque en el PNOMP, el descenso de la presión de dicha actividad debería conllevar una recuperación del bosque.

Nuestro análisis de los cambios observados durante los últimos 10 años en un ecotono del PNOMP indican un incremento de la cobertura arbórea (FIG 6). Este resultado es coherente con observaciones realizadas en otras zonas pirenaicas (BATLLORI & GUTIÉRREZ, 2008) y en otros sistemas montañosos (p. ej. HARSCH *et al.* 2009). Las consecuencias de esta dinámica sobre la reorganización de la diversidad de las comunidades herbáceas alpinas, sin embargo, son básicamente desconocidas. Algunos autores sugieren una recesión de las especies alpinas por mayor competencia de las especies con afinidades más forestales (GRYTNES 2003). Sin embargo, las evidencias empíricas en las que se sustentan son escasas o nulas. Nuestro estudio analiza, por primera vez y de una manera detallada, los efectos a corto plazo de la dinámica del bosque sobre la diversidad alpina subyacente. Los resultados en la Carquera muestran cambios



**Figura 6.** Representación esquemática del muestreo realizado en un límite del bosque («La Carquera») en 1998 y 2009. Además del análisis general de los cambios registrados, se exploraron cambios a lo largo de 8 segmentos altitudinales, y la asociación entre cambios en la densidad de la cubierta arbórea y la diversidad de las comunidades herbáceas subyacentes. Círculos blancos: cobertura arbórea en 1998; círculos negros: cobertura arbórea en 2009; \*: diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en la cobertura arbórea entre muestreos; línea gris: disimilaridad de la comunidad herbácea entre muestreos (índice de Chao); línea discontinua: límite del bosque.

**Figure 6.** Schematic diagram of the sampling method used in «La Carquera» treeline. Besides overall analysis to detect changes in the tree cover and underlying community diversity, we explored the correlation between both changes along altitudinal transects. White dots: tree cover in 1998; black dots: tree cover in 2009; \*: significant differences in the tree cover between surveys; gray line: community dissimilarity between surveys (Chao index); dashed line: forest line.

mínimos en la diversidad y composición de especies, en los que están involucrados sólo las especies menos abundantes. Además, estos cambios en la estructura vegetal no guardaron relación con los cambios en la cobertura arbórea (Fig. 6), indicando que el avance del límite del bosque no tuvo un efecto directo sobre la dinámica de la comunidad del alpino inferior a la escala temporal analizada (PARDO *et al.* en revisión).

### Los pastos alpinos

La Fig. 1 muestra la localización de los 6 pastos analizados en este proyecto, y la Tabla 1 sus principales características, así como los cambios más importantes observados durante los últimos 20 años en términos de cobertura vegetal y abundancia de gramíneas. Los resultados son todavía preliminares, e indican un ligero pero generalizado incremento de la cobertura vegetal, particularmente de las gramíneas, sin que hayan aparecido especies nuevas ni signos de matorralización. Este aumento fue especialmente notable donde mayor fue el descenso del pastoreo ovino (parcela I), así como en una parcela extraordinariamente rica sometida a un bajo nivel de pastoreo caprino (parcela R). Este cambio era esperable tanto como respuesta al descenso de pastoreo

como de incremento de temperaturas (WALKER *et al.*, 2006). La mayor sensibilidad de las gramíneas a los cambios ambientales podría responder a su organización modular y mayor tasa de reemplazamiento de tejidos (SHAYER 1997). Apoya esta idea el hecho de que el cambio de la cobertura de gramíneas apenas fue perceptible en la parcela donde el pastoreo bovino se ha mantenido más constante en el periodo de estudio.

En términos de diversidad, los resultados son similares a los obtenidos en el ecotono pasto-bosque durante un menor periodo, puesto que no se produjo un cambio drástico (por ej. no se detectó la entrada de especies nuevas), sino un cambio en la frecuencia de las especies (PARDO *et al.* en preparación). Tampoco se aprecia un claro efecto de la altitud en los cambios registrados. Los menores cambios se dan en los lugares donde el cambio en la intensidad del pastoreo fue también menor durante el periodo estudiado. De hecho, el pastoreo además de generar diversidad, puede jugar un papel importante como “tamponador” de los efectos del cambio climático (KÖHLER *et al.* 2004; POST & PEDERSEN 2008; VIRTANEN *et al.* 2010).

En conjunto, nuestros resultados son coherentes con los encontrados en otros sistemas alpinos (WILSON & NILSSON 2009; VIRTANEN *et al.*,

Parcela	Altitud (m s.n.m)	Comunidad	Sps dominantes	Nº sps	Cob. veg. 1992 (%)	% Δ Cobertura vegetal 1992→2010	% Δ Cobertura gramíneas 1992→2010	Herbívoros
Y	1925	BE	G	23	99	-2.5	-3	Vacuno
Q	2100	FE	G	12	97	1.7	5	Rebeco
R	2100	Transición BE	D / G	36	74	3.1	14	Caprino
S	2150	FG + SC	D / G	25	59	4.3	-3	Caprino
I	2380	PI	G	15	98	1.2	28	Ovino
C	2675	IP + AC + FG	D	14	40	7	7	Rebeco

**Tabla 1.** Características generales de los pastos revisitados en 2011, principales herbívoros, y cambios registrados en ellos durante los últimos 20 años. Comunidades (clasificadas a nivel de Alianza): AC: *Arabidion coeruleae*; FG: *Festucion gautierii*; FE: *Festucion eskia*; IP: *Iberidion spathulatae*; BE: *Bromion erecti*; PI: *Primulion intricatae*. D: Dicotiledóneas; G: Gramíneas; Cob. Veg.: cobertura vegetal. Véase texto para más detalles sobre el tipo de muestreo utilizado.

**Table 1.** Overall description of the pastures revisited in 2011, dominant kind of cattle, and changes recorded over the last 20 years. Communities: AC: *Arabidion coeruleae*; FG: *Festucion gautierii*; FE: *Festucion eskia*; IP: *Iberidion spathulatae*; BE: *Bromion erecti*; PI: *Primulion intricatae*. D: Dicotyledons; G: Graminoids; See text for further information on the method used.

2010), apoyando la idea de una alta resistencia de la diversidad alpina frente a cambios globales. Sin embargo, estudios realizados en otros ambientes del Parque (ALADOS *et al.* 2007-2010) y otros sistemas montañosos, muestran tendencias diferentes, habiéndose registrado cambios en la diversidad incluso en un periodo inferior a una década (PAULI *et al.* 2007; ERSCHBAMER *et al.* 2008; GOTTFRIED *et al.* 2012).

## CONCLUSIONES

El conocimiento de la distribución espacial de la diversidad y sus distintos componentes constituye una sólida base para la selección de lugares potenciales donde implementar sistemas de monitorización permanentes: «sensores» que nos permitan actuar de manera preventiva y eficaz frente a pérdidas provocadas por motores de cambio global. Los resultados obtenidos ayudarán a los gestores a seleccionar los lugares de mayor interés en la conservación según se priorice el número de especies, la presencia de muy diversos linajes, la abundancia de especies vulnerables (tres componentes no siempre coincidentes en el espacio), una combinación de todas ellas, o también por su carácter de representatividad o de singularidad de la flora que contienen. Esta información constituye una novedad para la gestión de los Parques Nacionales, donde el concepto de diversidad suele reducirse a un solo componente (la riqueza específica) que además suele estar sesgado por el esfuerzo de muestreo.

También hemos demostrado que los impactos del cambio global sobre la diversidad de los pastos alpinos del PNOMP están siendo modestos y ocurriendo lentamente en nuestra área de estudio.

Dada la complejidad orográfica y ecológica de las montañas, y la posible variación de respuestas de sus ambientes a los motores del cambio global, es fácil de comprender que se obtengan resultados heterogéneos y no siempre unánimes incluso dentro del mismo PNOMP. Si bien hay un acuerdo general en que las montañas están evolucionando, queda todavía mucho por explorar para determinar qué partes de ellas son más sensibles, y dónde se están produciendo los cambios a mayor velocidad.

En resumen, los resultados del proyecto indican que 1) existen lugares muy diversos en el PNOMP por razones muy distintas al del simple recuento de especies, y quedan lugares potencialmente interesantes que pueden albergar una importante riqueza todavía no explorada, y 2) a escalas temporales cortas (dos décadas) la diversidad de los pastos estivales está cambiando a una velocidad casi imperceptible, inferior a la observada en otros ambientes y a la prevista por los modelos macroecológicos. Sin duda explorar tanto unos como otros lugares constituye un esperanzador reto futuro.

## AGRADECIMIENTOS

Queremos mostrar nuestro agradecimiento al Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, y especialmente a Elena Villagrana y Ramón Antor por facilitar el trabajo en todo momento. A Pedro Sánchez, María Jarne, Jesús Villellas, Gabriel Sangüesa y Marc Talavera por su ayuda en la toma de datos en campo durante el desarrollo del proyecto. Financiación recibida a través del Organismo Autónomo Parques Nacionales (Referencia del proyecto: 018/2008).

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALADOS, C.L., KOMAC, B., BUENO, G., GARTZIA, M., ESCÓS, J., GÓMEZ, D., GARCÍA GONZÁLEZ, R., FILLAT, F., CAMARERO, J.J., HERRERO, J. & PUEYO, Y. 2007-2010. Modelización de la territorialización 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 de Parques Nacionales; pp 101-123.

- ALDEZÁBAL, A. 1997. Análisis de la interacción vegetación-grandes herbívoros en las comunidades supraforestales del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (Pirineo Central, Aragón). Bases ecológicas para la gestión ganadera. Tesis doctoral. 320 pp.
- BATLLORI, E. & GUTIÉRREZ, E. 2008. Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees. *Journal of Ecology* 96: 1275-1288.
- BENITO, J.L. 2006. Catálogo florístico del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (Sobrarbe, Pirineo central aragonés). Institut d'Estudis Il·lerdens. Diputació de Lleida.
- BONN, A., RODRIGUEZ, A. S. L. & GASTON, K. J. 2002. Threatened and endemic species: are they good indicators of patterns of biodiversity on a national scale? *Ecology Letters* 5: 733-741.
- CAMARERO, J. & GUTIÉRREZ, E. 2002. Plant species distribution across two contrasting treeline ecotones in the Spanish Pyrenees. *Plant Ecology* 162: 247-257.
- COLWELL, R., MAO, C. & CHANG, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.
- DEVICTOR, V., MOUILLOT, D., MEYNARD, C., JIGUET, F., THUILLER, W. & MOUQUET, N. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13: 1030-1040.
- ENGLER, R., RANDIN, C.F., THUILLER, W., DULLINGER, S., ZIMMERMANN, N.E., ARAÚJO, M.B., PEARMAN, P.B., LE LAY, G., PIEDALLU, C., ALBERT, C.H., CHOLER, P., COLDEA, G., DE LAMO, X., DIRNBÖCK, T., GÉGOUT, J.-C., GÓMEZ-GARCÍA, D., GRYTNES, J.-A., HEEGAARD, E., HØISTAD, F., NOGUÉS-BRAVO, D., NORMAND, S., PUŞÇAŞ, M., SEBASTIÀ, M.-T., STANISCI, A., THEURILLAT, J.-P., TRIVEDI, M.R., VITTOZ, P. & GUIGAN, A. 2011. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology* 17: 2330-2341.
- ERSCHBAMER, B., KIEBACHER, T., MALLAUN, M. & UNTERLUGGAUER, P. 2008. Short-term signals of climate change along an altitudinal gradient in the South Alps. *Plant Ecology* 202: 79-89.
- FAITH, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1-10.
- FAITH, D.P. 2002. Quantifying Biodiversity: a Phylogenetic Perspective. *Conservation Biology* 16: 248-252.
- FONT, X., RODRÍGUEZ-ROJO, M.P., ACEDO, C., BIURRUN, I., FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F., LENCE, C., LOIDI, J. & NINOT, J.M. 2010. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* 9: 15-22.
- GARCÍA, M.B. & GÓMEZ, D. 2007. Flora del Pirineo aragonés. Patrones espaciales de biodiversidad y su relevancia para la conservación. *Pirineos* 162: 71-88
- GOTTFRIED, M., PAULI, H., FUTSCHIK, A., AKHALKATSI, M., BARANČOK, P., BENITO ALONSO, J.L., COLDEA, G., DICK, J., ERSCHBAMER, B., FERNÁNDEZ CALZADO, M.R., KAZAKIS, G., KRAJČI, 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, J.-P., TOMASELLI, M., VILLAR, L., VITTOZ, P., VOGLIAZAKIS, I. & GRABHERR, G. 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* 2: 111-115.
- GRACE, J., BERNINGER, F. & NAGY, L. 2002. Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany* 90: 537-544.
- GRYTNES, J.A. 2003. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography* 26: 291-300.
- HARSCH, M.A., HULME, P.E., MCGLONE, M.S. & DUNCAN, R.P. 2009. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters* 12: 1040-1049.
- HASTIE, J. & TIBSHIRANI, R. J. 1990. *Generalized Additive Models*, Chapman & Hall.
- HOLTMEIER, F.K. & BROLL, G. 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography* 14: 395-410.

- HORTAL, J., LOBO, J.M. & JIMÉNEZ-VALVERDE, A. 2007. Limitations of Biodiversity Databases: Case Study on Seed-Plant Diversity in Tenerife, Canary Islands. *Conservation Biology* 21: 853–863.
- JAMES, A.N., GASTON, K.J., BALMFORD, A. & OTHERS 1999. Balancing the Earth's accounts. *Nature* 401: 323–324.
- JENNINGS, M.D., HOEKSTRA, J., HIGGINS, J. & BOUCHER, T. 2008. A comparative measure of biodiversity based on species composition. *Biodiversity and Conservation* 17: 833–840.
- JOBAGY, E. & JACKSON, 2000. Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Global Ecology and Biogeography* 9: 253–268.
- KERR, J.T. & CIHLAR, J. 2004. Patterns and causes of species endangerment in Canada. *Ecological Applications* 14: 743–753.
- KOHLER, F., GILLET, F., GOBAT, J.M., BUTTLER, A., 2004. Seasonal vegetation changes in mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing. *Journal of Vegetation Science* 15, 143–150.
- KÖRNER, C., PAULSEN, J. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of biogeography* 31: 713-732.
- KULL, T., SAMMUL, M., KULL, K., LANNO, K., TALI, K., GRUBER, B., SCHMELLER, D., HENLE, K. 2008. Necessity and reality of monitoring threatened European vascular plants. *Biodiversity and Conservation* 17: 3383–3402.
- MACE, G.M., GITTLEMAN, J.L. & PURVIS, A., 2003. Preserving the Tree of Life. *Science* 300: 1707–1709.
- 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. & WATT, A.D. 2010. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in ecology and evolution* 25: 574–582.
- MAO, C., COLWELL, R. & CHANG, J. 2005. Estimating the species accumulation curve using mixtures. *Biometrics*, 61: 433-441.
- MARGULES C.R., & PRESSEY R.L. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405: 243-253.
- NICHOLS, J. & WILLIAMS, B. 2006. Monitoring for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 668–673.
- ORME, C.D.L., DAVIES, R.G., BURGESS, M., EIGENBROD, F., PICKUP, N., OLSON, V.A., WEBSTER, A.J., DING, T.-S., RASMUSSEN, P.C., RIDGELY, R.S., STATTERSFIELD, A.J., BENNETT, P.M., BLACKBURN, T.M., GASTON, K.J. & OWENS, I.P.F. 2005. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* 436: 1016–1019.
- PARDO, I., GÓMEZ-GARCÍA, D., ERREA, M.P. & GARCÍA, M.B. 2009. Diseño de red de muestreo permanente en los LIC y ZEPa de Aragón. para el análisis de la evolución de los taxones de flora catalogada. Documento inédito. Dpto. de Medio Ambiente del Gobierno de Aragón.
- PARDO, I., PATA, M.P., GÓMEZ, D. & GARCÍA, M.B. A novel method to handle the effect of uneven sampling effort in biodiversity databases. *Methods in Ecology and Evolution* (en revisión).
- PARDO, I., CAMARERO, J.J., GUTIÉRREZ, E. & GARCÍA, M.B. Minor and spatially uncoupled changes in tree cover and vegetation at two Pyrenean alpine treelines over the last decade. *Plant Ecology & Diversity* (en revisión).
- PARDO, I., DOAK, D., ALDEZABAL, A. & GARCÍA. Biodiversity configuration in Pyrenean alpine grasslands, and changes over the last 20 years (en preparación).
- PATA, M.P., PARDO, I., GÓMEZ, D. & GARCÍA, M.B. Bayesian modeling of plant diversity distribution on a mountain hotspot: the case of Ordesa-Monte Perdido National Park (en preparación).
- PAULI, H., GOTTFRIED, M., REITER, K., KLETTNER, C. & GRABHERR, G. 2007. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994-2004) at the GLO-RIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology* 13: 147–156.
- PIMM, S.L. & RAVEN, P. 2000. Extinction by numbers. *Nature* 403: 843–845.

- PIO, D.V., BROENNIMANN, O., BARRACLOUGH, T.G., REEVES, G., REBELO, A.G., THUILLER, W., GUIBAN, A. & SALAMIN, N. 2011. Spatial predictions of phylogenetic diversity in conservation decision making. *Conservation Biology* 25: 1229–1239.
- POST, E., & PEDERSEN, C. 2008. Opposing Plant Community Responses to Warming with and Without Herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 105: 12353–12358.
- ROBERTSON, M.P., CUMMING, G.S., ERASMUS, B.F.N., 2010. Getting the most out of atlas data. *Diversity and Distributions* 16: 363–375.
- ROCCHINI, D., HORTAL, J., LENGYEL, S., LOBO, J.M., JIMÉNEZ-VALVERDE, A., RICOTTA, C., BACCARO, G. & CHIARUCCI, A. 2011. Accounting for uncertainty when mapping species distributions: the need for maps of ignorance. *Progress in Physical Geography* 35: 211–226.
- SHAVER, G.R., GIBLIN, A.E., NADELHOFFER, K.J. & RASTETTER, E.B. 1997. Plant functional types and ecosystem change in arctic tundras. En: T. M. Smith, H.H.S., and F. I. Woodward, editors (eds.) *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- SMITH, E. P. & BELLE, G. V. 1984. Nonparametric Estimation of Species Richness. *Biometrics*: 40, 119–129.
- 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.
- VIRTANEN, R., LUOTO, M., RÄMÄ, T., MIKKOLA, K., HJORT, J., GRYTNES, J.-A. & BIRKS, H.J.B., 2010. Recent vegetation changes at the high-latitude tree line ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 810–821.
- WALKER, M.D., WAHREN, C.H., HOLLISTER, R.D., HENRY, G.H.R., AHLQUIST, L.E., ALATALO, J.M., BRET-HARTE, M.S., CALEF, M.P., CALLAGHAN, T.V., CARROLL, A.B., EPSTEIN, H.E., JÓNSDÓTTIR, I.S., KLEIN, J.A., MAGNÚSSON, B., MOLAU, U., OBERBAUER, S.F., REWA, S.P., ROBINSON, C.H., SHAVER, G.R., SUDING, K.N., THOMPSON, C.C., TOLVANEN, A., TOTLAND, Ø., TURNER, P.L., TWEEDIE, C.E., WEBBER, P.J. & WOOKEY, P.A. 2006. Plant Community Responses to Experimental Warming Across the Tundra Biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 103: 1342–1346.
- WALTHER, G.R., BEISSNER, S. & BURGA, C.A. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science* 16: 541–548.
- WALTHER, G.R., POST, E., CONVEY, P., MENZEL, A., PARMESAN, C., BEEBEE, T.J.C., FROMENTIN, J.M., HOEGH-GULDBERG, O., BAIRLEIN, F. & OTHERS, 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.
- WILSON, S.D. & NILSSON, C. 2009. Arctic alpine vegetation change over 20 years. *Global Change Biology* 15: 1676–1684.
- WOOD, S. N. 2006. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*, Boca Raton, Florida, CRC/Chapman & Hall.