

# DINÁMICA DE LA BIODIVERSIDAD EN MONTAÑA. RED DE SEGUIMIENTOS DE ESPECIES Y HÁBITATS, PARA EVALUAR LOS EFECTOS DEL CAMBIO GLOBAL

M. B. GARCÍA<sup>1</sup>, JOAN CÁLIZ<sup>2</sup>, EMILIO O. CASAMAYOR<sup>2</sup>, PAZ ERREA<sup>1</sup>, DANIEL GÓMEZ<sup>1</sup>, RAÚL HOFFRÉN<sup>3</sup>, HÉCTOR MIRANDA<sup>1</sup>, MANUEL PIZARRO<sup>1</sup>, CRISTINA ROQUET<sup>4</sup>, JOSÉ LUIS SILVA<sup>1</sup>, PABLO TEJERO<sup>1</sup>

## RESUMEN

A pesar de la protección que les ampara, los Parques Nacionales de montaña no escapan a la dinámica impuesta por algunos de los actuales motores de cambio global como el cambio climático y los cambios de usos del suelo, lo que puede tener importantes consecuencias para la gran biodiversidad que albergan. Nuestro proyecto se centra en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, y ha perseguido dar una visión general sobre los cambios temporales o la vulnerabilidad potencial a dichos cambios en tres contextos: 1) analizando el paisaje durante los últimos 60 años, 2) documentando la variabilidad actual de dos importantes elementos estructurales de la biodiversidad (comunidades de plantas vasculares y microbiomas edáficos) y su asociación a variables ambientales susceptibles de cambio en el futuro, y 3) estimando las tendencias y la dinámica de algunas de las especies de plantas más sensibles y/o estructurales de la rica flora que contiene.

La comparación y análisis de ortofotografías aéreas ha revelado un aumento de la superficie dominada por bosques, especialmente bajo su límite altitudinal actual, y una pérdida de diversidad paisajística que sin embargo no parece haber afectado a las especies de plantas amenazadas por el particular tipo de hábitat que ocupan. El estudio comparativo de la composición y diversidad evolutiva de comunidades de plantas vasculares y microbianas edáficas en ambientes contrastados ha revelado su relación con las variables ambientales y cierta correlación entre las estructuras de ambas comunidades, aunque, generalmente no responden a patrones de diversidad paralelos. La temperatura afecta la diversidad de ambas comunidades en pastos, mientras que la estructura y composición del suelo ha sido más significativa en los bosques. Finalmente, los seguimientos demográficos en 66 poblaciones de plantas de interés (amenazadas, endemismos y alpinas entre otras), han mostrado una gran estabilidad en su dinámica, de forma que, en promedio, dichas poblaciones están aumentando muy ligeramente, y sin que se hayan detectado diferencias entre especies amenazadas y resto de especies.

**Palabras clave:** Microbioma edáfico, *ibuttons*, censos, plantas y hábitats prioritarios, diversidad evolutiva, ortofotos aéreas, variables abióticas, hábitats.

---

<sup>1</sup> Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). Avda. Montañana, 1005; 50059 Zaragoza. mariab@ipe.csic.es

<sup>2</sup> Centro de Estudios Avanzados de Blanes (CSIC). Acc Cala St Francesc 14; 17300 Blanes (Girona)

<sup>3</sup> Geoforest-IUCA, Dpto. de Geografía y Ordenación del Territorio, Universidad de Zaragoza. CL San Juan Bosco 7, 50009 Zaragoza

<sup>4</sup> Systematics and Evolution of Vascular Plants (UAB) - Associated Unit to CSIC, Departament de Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia, Facultat de Biociències, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra

# DYNAMICS OF BIODIVERSITY IN THE MOUNTAINS. SPECIES AND HABITAT MONITORING NETWORK TO ASSESS THE EFFECTS OF GLOBAL CHANGE

## ABSTRACT

Despite they are protected areas, mountain National Parks do not escape the dynamics imposed by some of the current drivers of global change such as climate change and changes in land use, which can have important consequences for the great biodiversity they harbor. Our project focuses on the Ordesa and Monte Perdido National Park, and has sought to provide an overview of temporary changes and potential vulnerability to such changes in three contexts: 1) analyzing the landscape during the last 60 years, 2) documenting the current variability of two important structural elements of biodiversity (vascular plant communities and edaphic microbiomes) and their association with environmental variables susceptible to change in the future, and 3) estimating trends and dynamics of some of the most sensitive and / or structural plant species of the rich flora it shelters.

The comparison and analysis of aerial orthophotographs has revealed an increase in the area dominated by forests, especially below its current altitudinal limit. Also a loss of landscape diversity that, however, does not seem to have affected threatened plant species because of the particular type of habitat they occur. The comparative study of the composition and evolutionary diversity of edaphic microbial and vascular plant communities in contrasted environments has revealed their relationship with environmental variables and a certain correlation between the structures of both communities, although their diversity patterns not always run in parallel. Temperature affects the diversity of both communities in pastures, while the structure and composition of the soil has been more significant in forests. Finally, the demographic monitoring of 66 populations of plants of interest (threatened, endemic and alpine among others), have shown great stability in their dynamics. On average, these populations are increasing very slightly, with no differences between threatened species and other species.

**Keywords:** Edaphic microbiome, ibuttons, censuses, priority plants and habitats, evolutionary diversity, aerial orthophotos, abiotic variables, habitats.

## INTRODUCCION

La huella humana sobre la Tierra es actualmente tan poderosa que ya se habla de una nueva era, el "Antropoceno" (Lewis & Maslin 2015), y de la "sexta extinción masiva" (Kolbert 2014). Una época de especial preocupación por la pérdida de diversidad asociada a motores de cambio global como el cambio climático o el de usos del suelo (Sala *et al.* 2000, Newbold *et al.* 2015). Los cambios globales actuales no son nuevos, pero sí lo es la velocidad a la que acontecen y la dramáti-

ca pérdida de biodiversidad que implican según demuestran recurrentemente informes globales como el de IPBES (2019). De ahí la urgencia y necesidad de trazar dichos cambios, valorar las pérdidas tanto reales como potenciales, y promover medidas y gestiones adaptativas para frenar procesos irreversibles y extinciones de especies (Lindenmayer & Likens 2009, Tilman *et al.* 2017).

Las fotografías antiguas y las imágenes aéreas nos muestran cómo están cambiando los paisajes en las últimas décadas, y sabemos que cuan-

do cambia el paisaje cambia también el séquito de organismos asociados a sus comunidades, modificándose la riqueza, la composición, y la diversidad funcional y evolutiva de la comunidad. El primer paso para valorar lo que se pierde cuando los hábitats o los paisajes cambian es inventariar los componentes, su variabilidad espacial y su vulnerabilidad. Valorar su vulnerabilidad requiere conocer su abundancia y su dinámica, y en qué medida ésta puede desestabilizarse por los cambios ambientales a los que están expuestos. Documentar la dinámica de especies, hábitats y paisajes requiere de programas de monitoreo ambiciosos y continuados en el tiempo, muy escasos dada la complejidad e incertidumbre que suelen conllevar (Pereira & Cooper 2006).

Las montañas constituyen lugares muy adecuados para evaluar el efecto del “Cambio Global” en los sistemas ecológicos, ya que ocupan una quinta parte de la superficie de la tierra y constituyen puntos calientes de biodiversidad. Se caracterizan por alta variabilidad a escala local (Körner 2007) que se traduce en mosaicos edáficos, climáticos y de diversidad. Esta heterogeneidad ambiental no sólo es clave para entender el patrón actual de diversidad, sino que podría ser clave para la persistencia de gran parte de la biota frente a los cambios globales que experimentan (Graae *et al.* 2018), ya que implica mayor probabilidad de encontrar un nuevo nicho próximo o de sobrevivir en microrrefugios. La existencia de mosaicos térmicos, por ejemplo, parece haber jugado un papel decisivo en la supervivencia de especies durante los avatares climáticos y ayuda a explicar la actual presencia de enclaves de alta y singular diversidad (por ej., Médail & Diadema 2009). Diversos estudios han alertado en la última década sobre la rápida extinción de organismos en un futuro próximo, especialmente acusada en áreas de montaña del Sur de Europa (por ej. Engler *et al.* 2011). Los modelos predictivos basados en la distribución actual de las especies y las previsiones de cambio climático según el IPCC, sin embargo, muestran la necesidad de incorporar o considerar información como la de cambios de uso del suelo o la variación microclimática a pequeña escala (por ej. Radin *et al.* 2009, Niskanen *et al.* 2017). Aun con la mejora de los modelos, sus predicciones han de ser observa-

das con cautela, pues seguimos desconociendo en gran medida la dinámica real, tanto pasada como presente, de muchos de nuestros sistemas y especies, y por tanto su resistencia y resiliencia a corto o medio plazo frente a cambios globales (Ehrlén & Morris 2015).

Los Parques Nacionales de montaña no sólo se caracterizan por constituir reservorios de biodiversidad, sino también porque la legislación en la que se amparan garantiza la ausencia de factores que desencadenan pérdida, deterioro o fragmentación de los hábitats (tala de bosques, obras públicas...). Sin embargo, ello no impide que estén sometidos a una lenta dinámica conducida por los actuales motores de cambio global, cuyos efectos a largo plazo podrían ser similares a los de áreas no protegidas (Araujo *et al.* 2011). Aunque estos parques pueden parecer paisajes prístinos, no podrían entenderse sin la acción humana en el pasado y los recientes cambios socioeconómicos de las zonas rurales próximas, desencadenantes de transformaciones paisajísticas probablemente sin precedentes en la historia. Por ello, los Parques Nacionales son lugares especialmente adecuados para realizar seguimientos ecológicos a largo plazo en redes temáticas como LTER (*Long Term Ecological Research*; Nichols & Williams 2006). Ofrecen una oportunidad única para el estudio controlado de los principales motores de cambio global en ambientes altamente diversos y bien preservados donde explorar y cuantificar la magnitud y la velocidad a la que tienen lugar las pérdidas o declives de especies, transformaciones de hábitats, o simplificación de ecosistemas.

En el caso concreto del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP), un parque de montaña en la vertiente sur del Pirineo con una elevada diversidad paisajística y biológica, en las últimas décadas se viene observando una lenta transformación del paisaje debido a la subida del límite del bosque y la matorralización de extensas áreas de solana (Camarero & Gutiérrez 2004, Alados *et al.* 2015), habiéndose identificado también cambios en la diversidad de plantas en cumbres asociadas al cambio climático (Gottfried *et al.* 2012). Explorar este espacio protegido con una visión integradora ha sido el principal objetivo del presente proyecto,

estableciendo las bases para un eficiente sistema de monitoreo de su diversidad. Aunque no sea esperable que los recursos biológicos se desequilibren de forma abrupta en un sistema tan poco intervenido por el ser humano (excepto en la parte alta del Parque, donde se mantiene el uso tradicional ganadero durante el verano), es más que pertinente mantener una vigilancia con el fin de detectar “señales de alarma”. En este contexto, el proyecto ha pretendido: 1) documentar cambios a nivel de paisaje en el pasado reciente y cómo éstos han podido afectar a las especies de flora amenazada, 2) comparar la variabilidad actual de dos importantes elementos estructurales de la biodiversidad -comunidades de plantas vasculares y microbiomas edáficos-, y su asociación con variables ambientales que pueden cambiar en el futuro (formación vegetal, características físico-químicas del suelo, temperatura), y 3) determinar la dinámica de las especies de plantas más vulnerables, sensibles y/o estructurales de entre la rica flora que contiene, promoviendo la implicación del personal del parque en el monitoreo.

## MATERIAL Y MÉTODOS

El PNOMP es un parque de montaña situado en el Pirineo central español, que muestra una abrupta orografía debido al fuerte desnivel altitudinal existente en los 4 profundos valles que radian del macizo calizo más alto de Europa (rango altitudinal: 650-3355 m). Contiene distintos tipos de bosques (pinar, abetal, hayedo, quejigar, carrascal, bosque galería...), matorrales, pastos supraforestales, y grandes extensiones de roquedos. Alberga casi 1400 plantas vasculares autóctonas, aproximadamente una quinta parte del total de la flora estimada para la península ibérica en menos del 0.1% de dicha superficie, y más del 10% de la flora europea (Pardo *et al.* 2017). Cuenta con un plan de seguimiento ecológico propio desde 2007, en el que participa el Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC), a través del diseño de protocolos de seguimiento de flora y la validación anual de datos. Ambas instituciones constituyen actualmente el nodo “Ordesa” en la Red Española de Investigación Ecológica a Largo Plazo (nodo “Ordesa” de la LTER-España; <http://www.lter-spain.net/>).

### Cambios en el paisaje durante los últimos 60 años

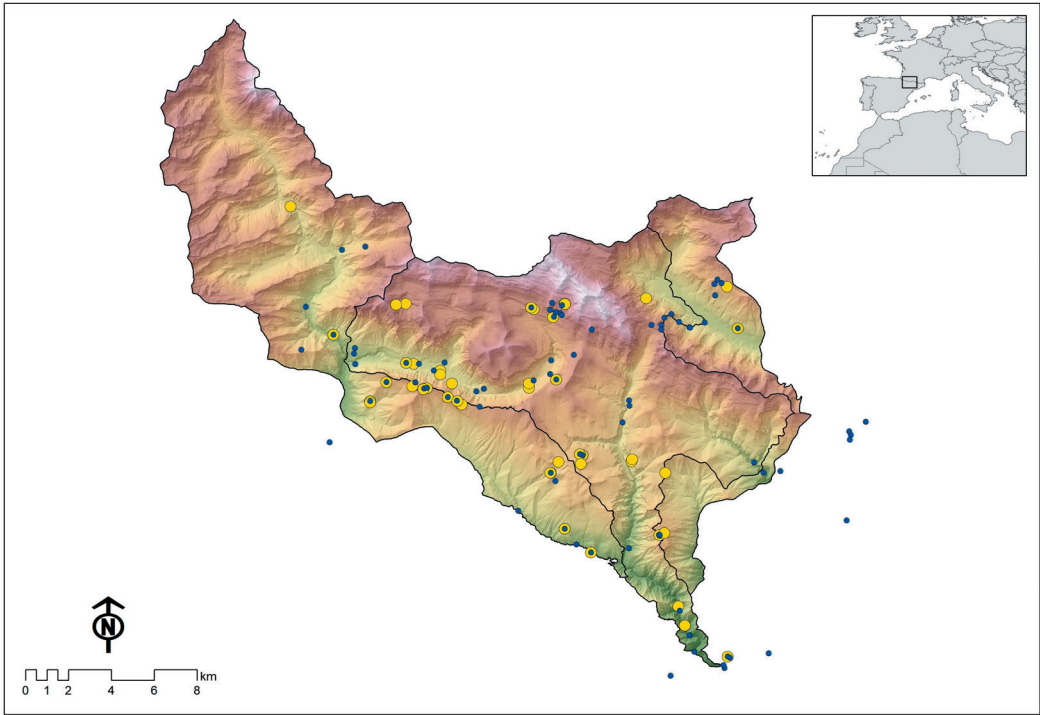
Para evaluar los cambios paisajísticos en las últimas décadas se compararon dos juegos de ortofotos aéreas, tomadas en 1956 (el conocido como vuelo americano) y en 2015, en las que se diferenciaron manualmente parches homogéneos agrupados en 7 tipos de vegetación con la ayuda del III Inventario Forestal Nacional (1997-2007; tipos: antrópico, pastos y roquedos por encima del límite del bosque, matorrales, bosques poco densos, bosques muy densos, vegetación riparia, y sin vegetación). A partir de los parches de hábitats identificados en las imágenes aéreas se calcularon las matrices de transición entre ambos años de acuerdo a las superficies ocupadas, así como métricas espaciales como el número de parches de cada tipo de hábitat, su tamaño medio, longitud del perímetro, y el índice de diversidad de Shannon para el paisaje. Este análisis se realizó mediante ZonalMetrics (Adamczyk *et al.* 2017) y Patch-Analyst 5.2 en ArcGIS, tanto por encima como por debajo de 2100 m, por considerarse un valor representativo del actual límite del bosque en el Parque.

Finalmente, se mapeó la localización de las especies amenazadas contenidas en el parque a partir de registros a escala de 1-km<sup>2</sup> recogidos en la base de datos FLORAGON (<http://floragon.ipe.csic.es>). Sobre ella se superpuso la capa de cambios del paisaje, obtenida según el proceso anterior, con el fin de determinar en qué medida las localizaciones de las plantas amenazadas se habían podido ver afectadas por dichos cambios en los últimos 60 años.

### Diversidad ambiental y de comunidades aéreas (plantas vasculares) y subterráneas (microbioma edáfico)

En un total de 85 lugares representativos de la variedad de ambientes del PNOMP (Fig. 1) se registró la siguiente información:

- **Localización y características generales:** Altitud, pendiente, orientación y hábitat. Cada lugar se caracterizó según 4 tipos de hábitat: bosque caducifolio, perennifolio, zonas abiertas con vegetación (principalmente pastos con



**Figura 1:** Distribución espacial de los mini-sensores de temperatura (*ibuttons*; círculo azul; N=85) y los seguimientos poblacionales de plantas o hábitats de interés (círculo amarillo) en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido y su zona periférica. Los colores en la superficie del mapa corresponden a la altitud (blanco: valores máximos)

**Figure 1:** Spatial distribution of sensors of temperature (*ibuttons*; blue circles; N=85) and monitoring units of plants of interest (yellow circles) across the Ordesa and Monte Perdido National Park and peripheral zone. Colors of the map correspond to different altitudes (white: highest)

- algo de matorralización en algunos casos; nos referiremos a este ambiente como “pastos” de forma genérica), y roquedo (paredones, gleras y otras zonas rocosas alpinas con escasa vegetación).
- **Temperaturas.** Se instalaron y descargaron mini-sensores del tipo *ibutton* (*Maxim integrated*) tanto en aire como en suelo (5-10 cm de profundidad) para el registro de temperaturas cada 4 h. A estos datos se les aplicó un control de calidad como paso previo a la obtención de valores máximos, mínimos y medios diarios, mensuales, estacionales y anuales, así como rangos de temperatura (ver método detallado en Hoffrén 2019). Los registros de los años 2017-2019 (según disponibilidad) se promediaron para obtener valores correspondientes a un “año-tipo”.
  - **Inventarios de plantas vasculares.** Se realizaron inventarios de presencia y abundancia según el formato Braun-Blanquet. El tamaño del área inventariada fue variable y dependió del tipo de hábitat, siendo 10\*10 m la superficie más frecuente.
  - **Características físico-químicas de suelo.** Se recogieron 3 muestras en la zona de inventarios, que tras mezclarse y homogeneizarse se llevaron a laboratorio para determinar: porcentaje de arenas, limos, arcillas,  $\text{CO}_3\text{Ca}$ , C orgánico y total, N total, pH, textura y conductividad eléctrica ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ ). El análisis no fue posible en el caso de algunos ambientes de roquedos (por ejemplo, paredones donde apenas se puede recoger muestra de suelo en grietas) y falló también en algunos otros lugares, quedando la muestra restringida a 72 puntos.

- **Identificación del microbioma edáfico (bacterias y arqueas).** De las muestras de suelo anteriores se separó una muestra de 0.25 gramos para la extracción y purificación de ADN con el *PowerSoil DNA Isolation Kit* (MO BIO Laboratories). Posteriormente se secuenció la región V4 del gen ribosómico ARN 16S mediante NGS Illumina MiSeq 2x250 (instalaciones de secuenciación RTSF-MSU, Universidad Estatal de Michigan, EE. UU; <https://rtsf.natsci.msu.edu/>). Las secuencias obtenidas se analizaron con parámetros estándar en UPARSE y el algoritmo UNOISE, y se clasificaron con la base de datos SILVA SSU Ref NR 138 (ver método más detallado en Cáliz *et al.* 2018). El análisis permitió identificar ~34000 zOTUS (Unidades Taxonómicas Operativas con radio zero, es decir, agrupaciones de secuencias idénticas, biológicamente correctas). La tabla de abundancias de zOTUS se estandarizó mediante rarefacción a 20000 secuencias por muestra (suficiente para capturar la diversidad de cada muestra tal y como indicaron los valores de *good's coverage* cercano a 1; promedio entre muestras:  $0.92 \pm 0.04$ ).
- **Caracterización de las diversidades taxonómica y evolutiva de comunidades de plantas y microbiomas edáficos.** Se construyó una filogenia a nivel de género de la flora del Pirineo empleando el procedimiento descrito por Roquet *et al.* (2012). Para ello, se descargaron de GenBank tres regiones del cloroplasto conservadas (*rbcl*, *matK* y *ndhF*) así como la región ITS del ADN ribosomal del núcleo para algunas de las familias. A partir de estas secuencias se realizaron inferencias filogenéticas mediante RAxML (Stamatakis 2014) y se seleccionó el árbol con la mayor probabilidad, que fue calibrado empleando información fósil obtenida de Smith *et al.* (2010) y Hughes & McDougall (1990). Para tratar la falta de información dentro de cada género se simularon diez escenarios aleatorios de ramificación intragénero. Estos diez árboles suponen una distribución de las posibles hipótesis sobre las relaciones evolutivas de nuestros datos. Se han utilizado un total de 3517 especies pirenaicas autóctonas con distribución altitudinal superior a los 400 m, siendo 1238 las contenidas en la flora del PNOMP para este análisis.

La filogenia de las **comunidades microbianas de suelo** se realizó usando el árbol de referencia de SILVA (base de datos SSU Ref NR 138) y las herramientas implementadas en el programa ARB (Ludwig *et al.* 2004). Las secuencias parciales del gen ribosómico ARN 16S asociadas a los zOTUS se insertaron al árbol filogenético completo y optimizado de SILVA sin alterar su topología original, construida a partir de secuencias completas del gen ribosómico ARN 16S (Cáliz *et al.* 2015). Las secuencias parciales fueron previamente alineadas automáticamente con SINA v1.2.11 (Pruesse *et al.* 2012).

Las caracterizaciones de la estructura y composición de comunidades de plantas y microbiomas se realizaron por separado en cada uno de los 4 tipos de hábitats previamente definidos (bosque caducifolio, perennifolio, ambientes abiertos con vegetación - agrupa a pastos y matorrales-, y roquedos). Un análisis de similitud (ANOSIM) basado en 1000 permutaciones permitió determinar diferencias en la estructura de las comunidades según el hábitat, y un test de Mantel basado en 1000 permutaciones determinó el grado de correlación entre ambas comunidades.

Toda la información anterior se utilizó para explorar relaciones entre variables abióticas (temperatura y características físico-químicas del suelo) y bióticas (distintas métricas de diversidad ecológica y evolutiva), considerando el tipo de hábitat en el que se encontraban. Se calcularon dos índices de diversidad evolutiva, considerando todas las ramas del árbol (*Mean Pairwise Distance* estandarizada, MPD) o sólo las ramas terminales (*Mean Nearest Taxon Distance* estandarizada, MNNTD; Webb *et al.* 2002). Estos índices aportan información distinta y complementaria sobre la estructura filogenética de las comunidades (Tucker *et al.* 2017). Las correlaciones se basaron en índices de Spearman, y las diferencias de diversidad entre hábitats se analizaron mediante ANOVA. Alternativamente, se utilizó Kruskal Wallis (KW) cuando las variables no cumplían las asunciones de normalidad u homocedasticidad.

### Monitorización de plantas y hábitats

Durante el desarrollo del proyecto y hasta finales del 2020 se ha continuado o iniciado el

seguimiento poblacional de 66 poblaciones de plantas de interés tanto dentro del parque como en su zona periférica. De ellas, 28 corresponden a especies catalogadas por el Gobierno de Aragón, normativas nacionales (LESRPE) o listados en la Directiva hábitats, mientras que 23 son endémicas del Pirineo o la Península Ibérica. Las restantes especies están en límite de distribución norte o sur en Pirineos, son alpinas, indicadoras de cambio climático, características de hábitats de interés comunitario, o se trata de especies comunes acompañantes a las de interés (a modo de “control” de los cambios observados en ellas). Su monitoreo consistió en la realización de censos anuales de presencia, número de individuos, cobertura espacial en parcelas fijas o minicuadrados semipermanentes sobre transectos, siguiendo la metodología propuesta por García *et al.* (2019) y García *et al.* (2021). Los datos recogidos anualmente, tras ser validados para eliminar posibles errores, sirvieron para calcular el “cambio (%) en la abundancia poblacional” entre parejas de censos correspondientes a años consecutivos para cada población.

La tendencia en la abundancia se calculó como la media geométrica o aritmética (según el tipo de datos) de las tasas anuales de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) o de la presencia o cobertura a lo largo de la serie temporal de registros (García *et al.* 2021). Para las 56 poblaciones de las que a fecha de 2020 se dispuso de al menos una transición se realizó una ANCOVA con el fin de analizar posibles diferencias entre las tendencias de especies según su estatus de amenaza, carácter

endémico, y situación en el piso alpino, incluyendo el factor “número de transiciones” como covariable (a mayor número, mayor puede ser la “estabilización” de tendencias al diluirse el efecto de años con valores extremos).

## RESULTADOS

### El pasado: Dinámica del paisaje del PNOMP en las últimas décadas

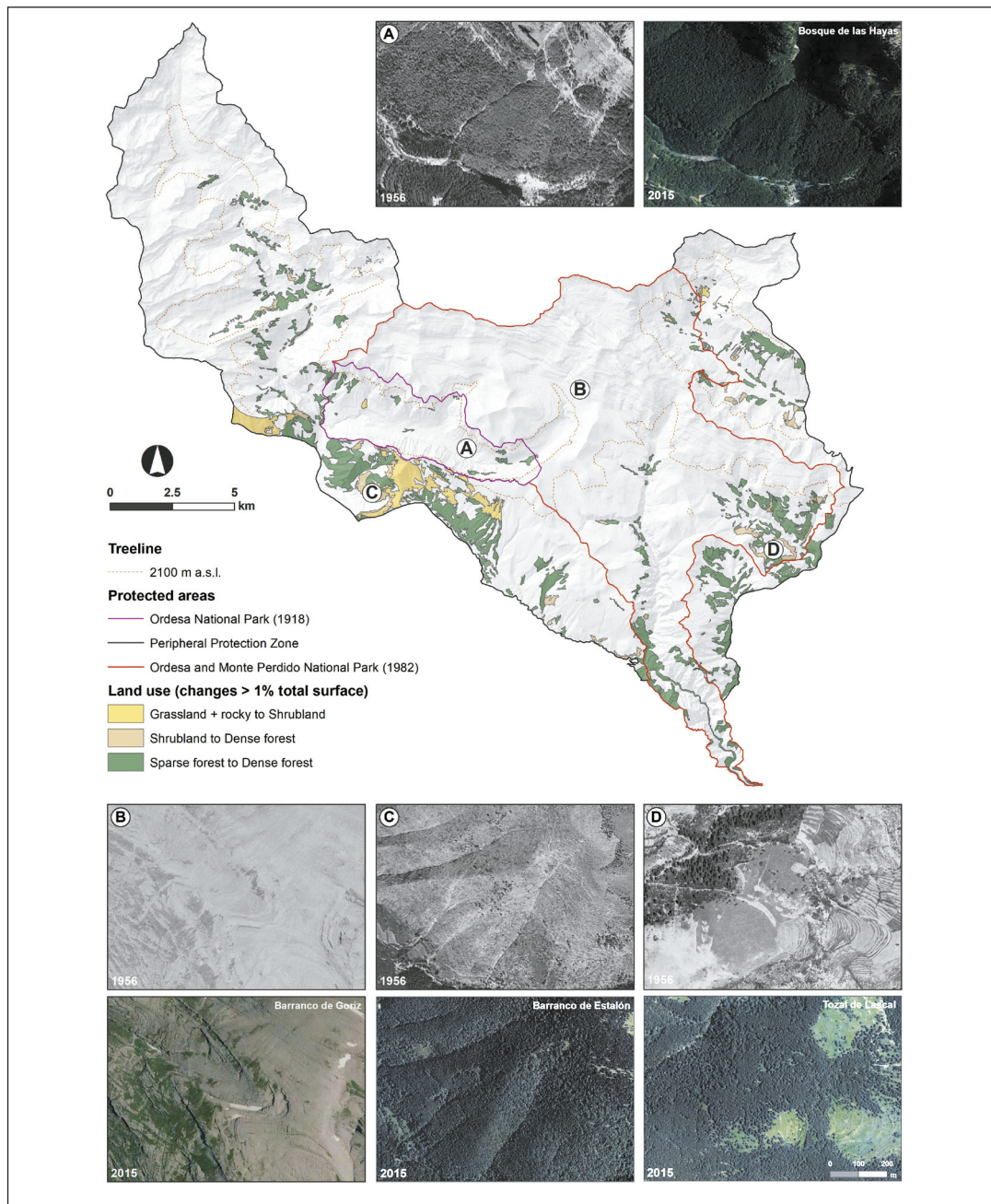
Los cambios en el paisaje durante los últimos 60 años han afectado al 20% de la superficie considerando el conjunto del parque y zona periférica, aunque tan sólo el 11% han ocurrido en el interior del parque (Fig. 2). La mayor parte de los cambios han afectado a la zona inferior del actual límite del bosque (~2100 m). El mayor cambio se ha producido en el antiguo bosque poco denso, que ha pasado a muy denso, así como en la unificación de fragmentos de bosque antes aislados. En conjunto se ha producido una homogeneización de hábitats y pérdida de diversidad paisajística al reducirse el índice de Shannon (Tabla 1).

Al sobreponer el mapa de cambios sobre el de la presencia de plantas amenazadas presentes en el parque y su zona periférica, hemos encontrado que las poblaciones de la mayor parte de las 23 plantas amenazadas se localizan en pastos, ambientes forestales, paredones y otros sustratos rocosos por encima del límite del bosque (Fig. 3), no viéndose apenas afectadas por tanto por los cambios registrados a nivel de paisaje.

	Borde (km)	Parches	Tamaño parche	Shannon
PNOMP 1956	1627	334	47	1.25
PNOMP 2015	1444	180	87	1.1
ZP 1956	2772	673	28	1.45
ZP 2015	2455	359	53	1.21

**Tabla 1:** Métricas de paisaje para estimar la evolución temporal de los parches de vegetación en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) y su zona periférica (ZP) entre 1956-2015. Parche se refiere a manchas homogéneas de un tipo de hábitat.

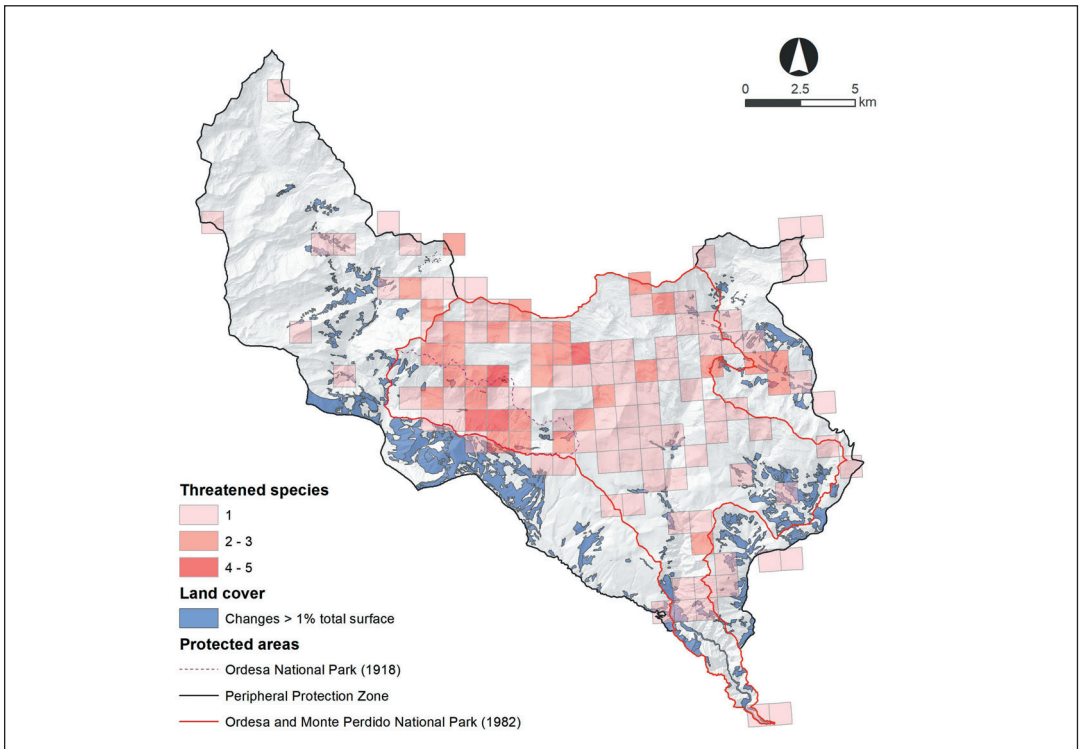
**Table 1:** Zonal statistics to assess temporal changes in the Ordesa and Monte Perdido National Park (PNOMP) and its peripheral zone (ZP) between 1956-2015. “Parche” refers to homogeneous patches corresponding to one kind of habitat.



**Figura 2:** Cambios en el paisaje dentro del PNOMP y su zona periférica entre 1956-2015 (sólo se mapearon parches con superficie >1% del total). La leyenda y paleta de colores muestra en qué dirección se han producido. Se ejemplifican estos cambios en 4 lugares mediante parejas de ortofotos.

**Figure 2:** Landscape changes inside the PNOMP and peripheral zone between 1956-2015 (only patches >1% of the total surface are mapped here). The legend and color palette show the direction of the changes. Four examples of changes are depicted by means of pairs of orthophotos.





**Figura 3:** Distribución y abundancia de plantas vasculares amenazadas en el interior del PNOMP (línea roja) y su zona periférica, según registros de la base de datos FLORAGON (los cuadrados corresponden a UTM's de 1 km<sup>2</sup>)

**Figure 3:** Abundance and distribution of vascular plants across the Ordesa and Monte Perdido National Park, according to records stored in the FLORAGON database (squares: 1-km<sup>2</sup> UTM)

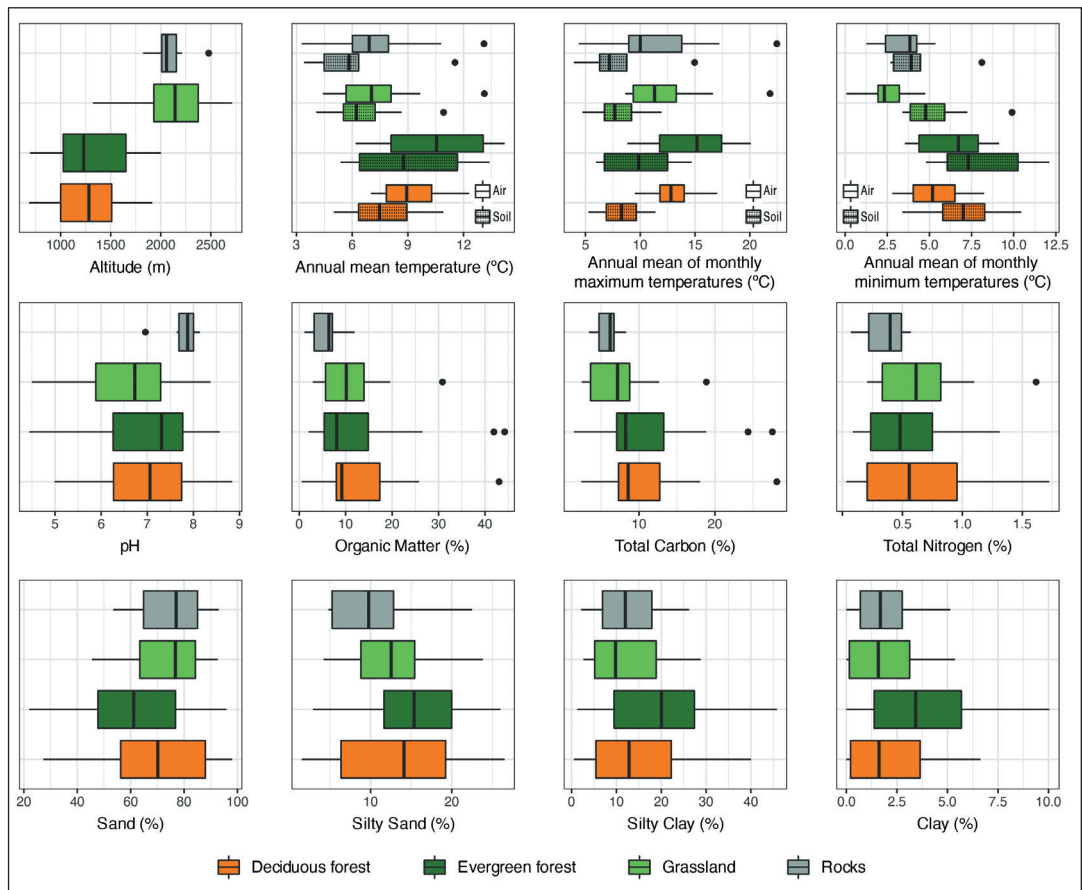
### El presente: conectando diversidad en aire, suelo y variables abióticas

La variabilidad asociada a las distintas variables abióticas registradas en los puntos de muestreo de biodiversidad se muestra en la Fig. 4. A destacar que las temperaturas de aire resultaron siempre más extremas que las de suelo y que, en términos de pH y nutrientes, los roquedos presentaron valores mucho más singulares y restringidos que el resto de ambientes considerados en el estudio.

En los 85 puntos de muestreo iniciales se han contabilizado un total de 653 plantas vasculares (rango en los inventarios fitosociológicos: 10-70). Esto supone casi la mitad de toda la flora del PNOMP y zona periférica (~ 1400 taxa) e indica que, a pesar de que el muestreo ha sido muy restringido (<0.002% de la superficie total) se ha

capturado una gran parte de la diversidad que contiene. La diversidad edáfica microbiana ha registrado ~34000 zOTUs en 72 puntos de muestreo (rango: 2500-5000), asignados mayoritariamente a bacterias (<1% de la abundancia relativa se ha asociado a arqueas).

Las comunidades de plantas se han segregado según los hábitats definidos de acuerdo con la caracterización de especies que se hizo en cada lugar (ANOSIM;  $R=0.56$ ,  $p>0.001$ ). Los bosques comparten un número mayor de especies en comparación con los pastos y roquedos (Fig. 5). Las comunidades edáficas también han mostrado una clara diferenciación asociada a los hábitats, aunque con un grado de solapamiento (composición de microorganismos compartidos) más elevado entre ellas (ANOSIM  $R=0.23$ ,  $p>0.001$ ; Fig. 5). De acuerdo con estas observaciones, las estructuras de ambas comunidades han muestra-



**Figura 4:** Heterogeneidad de las distintas variables abióticas registradas en los puntos de muestreo del PNOMP en los que se ha evaluado la diversidad ecológica y evolutiva de plantas vasculares y microorganismos edáficos.

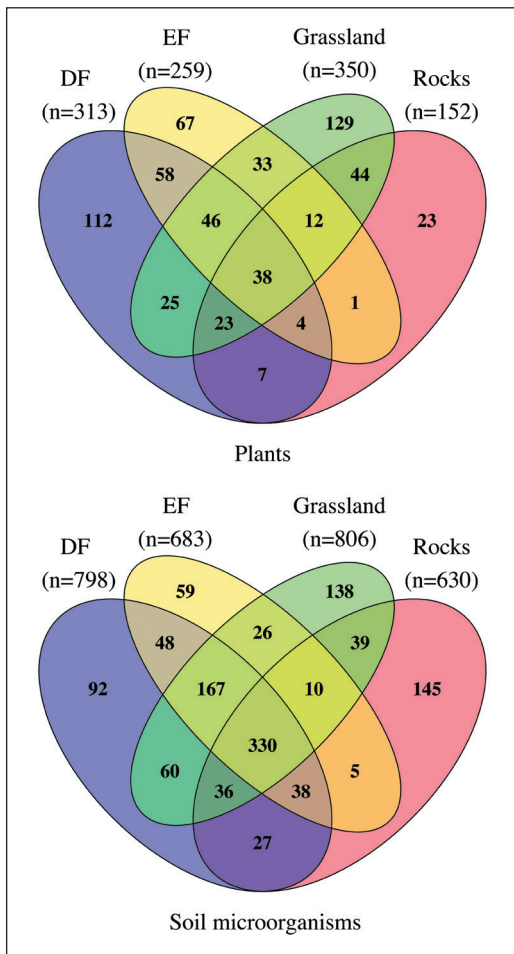
**Figure 4:** Heterogeneity of abiotic variables recorded in the sampling sites of the PNOMP where ecological and evolutive diversity were also estimated.

do un nivel de correlación medio (MANTEL test:  $r=0.32$ ,  $p>0.001$ ).

Plantas y microorganismos no han mostrado patrones de diversidad ecológica (riqueza e índice Shannon) o filogenética (MPD y MNTD) paralelos entre los distintos ambientes prospectados (Fig. 6). Únicamente se ha detectado asociación significativa entre riqueza de plantas y microorganismos en los bosques perennifolios ( $\rho$  Spearman = 0.60,  $p < 0.05$ ), y para diversidad filogenética en pastos ( $\rho$  Spearman MPD = 0.48,  $p < 0.05$ ). El tipo de hábitat ha tenido un efecto diferencial prácticamente nulo sobre la diversidad edáfica, ya que estas comunidades mantie-

nen una elevada diversidad ecológica en todos ellos y con gran agrupamiento filogenético (valores esencialmente negativos de los índices MPD y MNTD; Fig. 6). Por otro lado, las comunidades de plantas en los pastos han mostrado mayor diversidad ecológica considerando ambos índices de riqueza (ANOVA  $p < 0.05$ ) y Shannon (KW  $p < 0.001$ ), aunque formadas por plantas agrupadas filogenéticamente (ANOVA;  $p < 0.01$ ), en contraposición sobre todo con comunidades de bosque.

Las correlaciones entre temperatura, características físico-químicas del suelo, y diferentes tipos de diversidad según el hábitat se muestran en la



**Figura 5:** Diagrama de Venn mostrando los taxones compartidos entre los 4 hábitats para ambas comunidades de plantas o microorganismos (arriba plantas vasculares, abajo microorganismos; DF: bosques caducifolios, EF: bosques perennifolios). El análisis de taxones microbianos ha considerado sólo los zOTUs más relevantes: abundancias relativas >0.1% en alguna de las localizaciones, y ocurrencia >50% de los sitios incluidos en cada tipo de hábitat

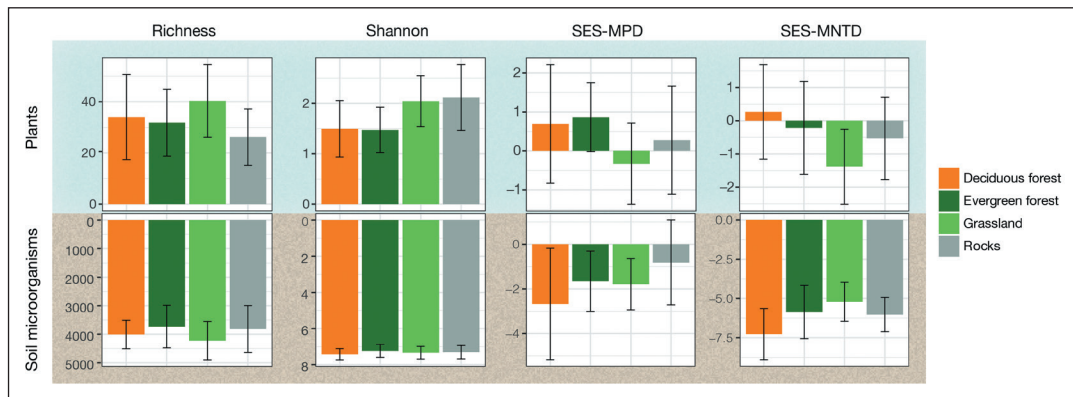
**Figure 5:** Venn diagram showing the number of plants (above) and microorganisms (below) shared between the 4 habitats considered (DF: deciduous forests, EF: evergreen forests). For microorganisms, only zOTUs whose relative abundance was >0.1% in sampled sites, and occurred in >50% sites of each habitat, were considered.

Fig. 7. En ella se puede ver un complejo mosaico de correlaciones positivas y negativas, en el que no es fácil encontrar patrones generales. Respecto a las temperaturas, tiende a haber una corre-

lación positiva de las anuales o la estación cálida con la diversidad ecológica de plantas (riqueza o índice de Shannon), excepto en roquedos, mientras que las temperaturas mínimas resultan en respuestas positivas y negativas según el hábitat. La temperatura del suelo también se ha correlacionado positivamente con la diversidad ecológica y filogenética edáfica de los pastos. La cantidad de nutrientes (materia orgánica, carbono y nitrógeno) se ha correlacionado principalmente con la diversidad de las comunidades de bosque: en perennifolios de forma positiva con la diversidad ecológica edáfica; en caducifolios de forma negativa para la diversidad filogenética de la comunidad edáfica, y positiva para la de plantas. El pH ha mostrado una relación no lineal principalmente con la diversidad ecológica edáfica, con máximos de diversidad a pH intermedio y mínimos en los extremos. La textura del suelo ha mostrado muy distintas correlaciones según el tipo de hábitat y comunidad. La textura más arcillosa se ha correlacionado negativamente con la diversidad ecológica de plantas en lugares abiertos, incluidos roquedos, y positivamente en los bosques caducifolios. También ha tenido un efecto negativo sobre la dispersión filogenética de plantas principalmente en los bosques perennifolios. Por otro lado, la textura más arcillosa se ha correlacionado negativamente con la diversidad ecológica edáfica en bosques principalmente. Por el contrario, ha tenido un efecto positivo sobre la dispersión filogenética solo en los bosques caducifolios.

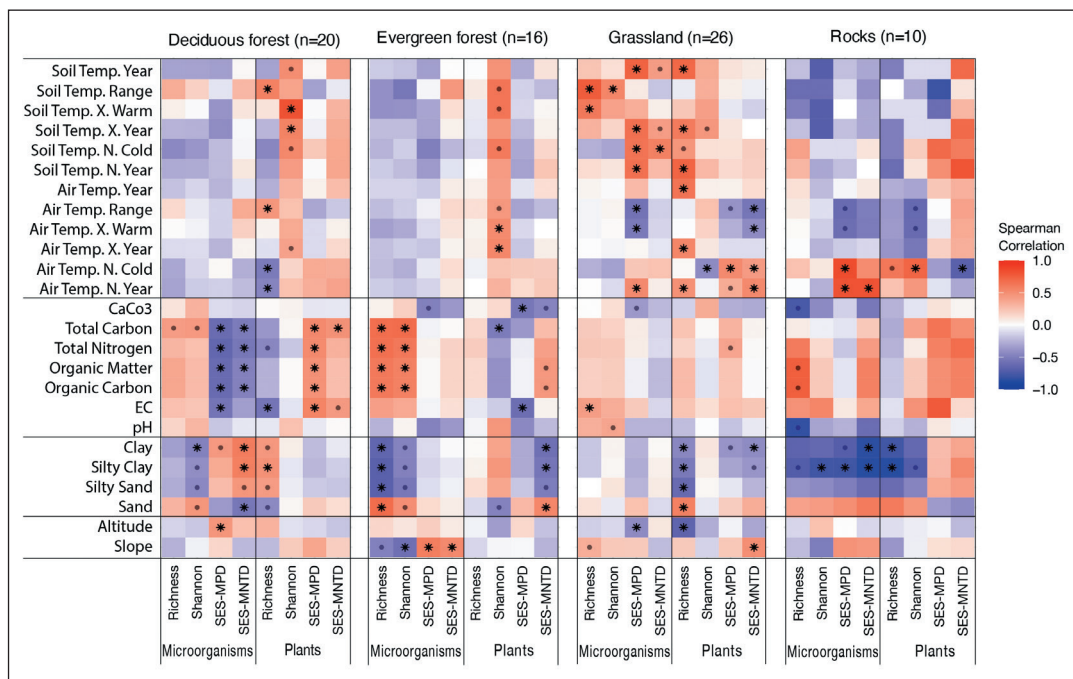
**El futuro: perspectivas de la flora y hábitats más singulares según las actuales tendencias poblacionales**

Los seguimientos de flora en el PNOMP durante los años 2014-2019 han involucrado a un total de 10 personas pertenecientes a tres colectivos: Agentes de Protección de la Naturaleza (APNs), personal de SARGA y voluntarios. Todos ellos, salvo por casos de rotación en puestos de trabajo, son ya autónomos para el seguimiento anual de un total de 66 poblaciones de plantas en 37 puntos del parque o zona periférica (Fig. 1). Se mantienen, además, seguimientos por parte de investigadores en otros 15 ambientes de pastos o ecotonos pasto-bosque donde el seguimiento es



**Figura 6:** Valores medios  $\pm$  desviación típica para la diversidad ecológica (riqueza e índice de Shannon) y filogenética (índices estandarizados MPD y MNTD), en cada tipo de hábitat y para comunidades de plantas vasculares y microorganismos.

**Figure 6:** Mean  $\pm$  standard deviation of ecological (richness and Shannon index) and phylogenetic diversity (standardized MPD and MNTD), in each habitat and for each kind of community analyzed: vascular plants and microorganisms.



**Figura 7:** Correlaciones de Spearman entre los índices de diversidad ecológica (riqueza y Shannon) y diversidad filogenética (índices estandarizados MPD y MNTD) con las variables de temperatura, físico-químicas del suelo (EC: conductividad eléctrica), y geográficas, para 4 tipos de hábitat y 2 tipos de comunidades (plantas vasculares y microorganismos). “Year” se refiere a valores medios anuales, “Warm” a verano, “Cold” a invierno, “X” a temperaturas máximas y “N” a mínimas.

**Figure 7:** Spearman correlations between the ecological diversity (richness, Shannon) and phylogenetic diversity (standardized MPD and MNTD), with temperature, physico-chemical soil variables (EC: electric conductivity), and geographic variables for 4 kinds of habitat and 2 biological communities (vascular plants and microorganisms). “Year” refers to mean values, “Warm” to summer, “Cold” to winter, “X” to maximum temperature and “N” to minimum temperature.

Dinámica de la biodiversidad en montaña. Red de seguimientos de especies y hábitats, para evaluar los efectos del cambio global

de periodicidad multianual y mas complejo por realizarse el censo de todas las especies (no se incluyen resultados en este estudio).

Las tendencias de las abundancias mostraron una dominancia de la estabilidad, aunque algunas poblaciones han crecido de forma significativa y unas pocas han disminuido de forma preocupante (Fig. 8). Es el caso de algunas poblaciones de dos orquídeas amenazadas: *Corallorhiza trifida*, conocida por ser altamente fluctuante y cuya tendencia cambia drásticamente entre años (no se incluye en

la Fig. 8 para facilitar la visualización del resto de tendencias), y una población de *Cypripedium calceolus*, de cuyo retroceso desconocemos la causa puesto que la población se descubrió recientemente y acaba de calcularse la primera transición. No obstante, y dado que ocupa un área muy extensa, podría deberse a errores de observación durante un año (2020) que ha sido muy complicado para el desarrollo de trabajos de campo por la afección de la pandemia COVID-19. Prácticamente todos los endemismos han mostrado tendencias estables o crecientes, al igual que las poblaciones situadas

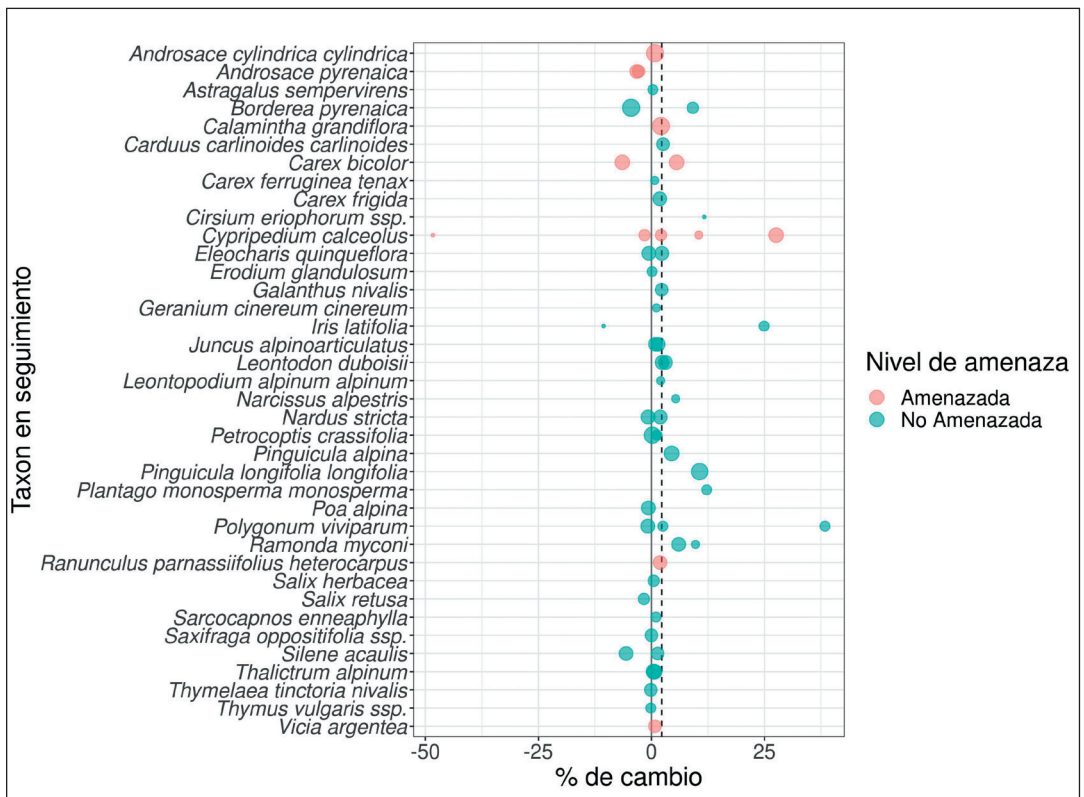


Figura 8: Tendencia media en la tasa anual de cambio en la abundancia para todas las poblaciones de plantas en seguimientos dentro del PNOMP y zona periférica. Nótese que una misma especie puede incluir varios puntos correspondientes a distintas poblaciones en seguimiento. El tamaño de los círculos representa el número de años en los que se ha basado el cálculo de la tendencia (2 a 10), y su color el estado de amenaza de la especie. La línea discontinua indica el valor medio de las tasas de crecimiento para el conjunto de poblaciones.

Figure 8: Mean trend in the change of abundance for all the plant populations under monitoring in the PNOMP and peripheral zone. Note that the same plant species may have more than one circle, each one corresponding to a different population. Circle size represents the number of years the mean is based on (2 to 10), and color indicates the conservation status (threatened or not). The dashed line corresponds to the mean change considering all populations together.

en el piso alpino. Las poblaciones en límite S de distribución tampoco presentaron una situación general peor que las que no están en límite o lo están en límite N.

La media de cambio en la abundancia de todas las poblaciones en seguimiento fue de  $+2.26\% \pm 10.45$  (N=56), no existiendo diferencias significativas atribuibles a la condición de amenaza (amenazadas:  $-0.86\%$ ; no amenazadas:  $+3.21\%$ ) ni siendo el número de transiciones registradas en cada caso un factor significativo según los resultados de la ANCOVA ( $p=0.22$  y  $p=0.62$  respectivamente). Tampoco se obtuvieron diferencias significativas al comparar endemismos frente a no endemismos, o poblaciones alpinas frente al resto. Todos estos resultados sugieren que las tendencias son estables o positivas salvo casos asociados probablemente a situaciones ambientales o biológicas particulares.

## DISCUSION

En el actual escenario de cambios globales en el que nos encontramos, al que no escapan los parques nacionales, es de vital importancia disponer de un completo inventario de la biodiversidad, y monitorizar los recursos biológicos más singulares y frágiles de los ecosistemas que albergan: especies, comunidades, hábitats, y paisaje en general. No sólo los cambios observados actualmente, sino también los que lleguen en un futuro no lejano, estarán influenciados por el legado de condiciones pretéritas, por la estructura y características actuales de los sistemas, y por la dinámica particular de los elementos que los componen. Nuestro proyecto ha pretendido contribuir al conocimiento de estos tres factores con el fin de comprender mejor los puntos más vulnerables y las potenciales consecuencias, porque sólo desde el conocimiento podremos realizar una gestión eficaz para mitigar disfunciones y evitar pérdidas irreversibles.

### El paisaje en el pasado reciente

A través del análisis comparativo de las imágenes aéreas más antiguas disponibles hemos puesto de manifiesto cómo los cambios producidos

en los últimos 60 años confirman la tendencia general al aumento de la biomasa, especialmente en bosques, a costa de la pérdida de pastos y cultivos de los fondos y laderas de los valles (García *et al.* 2019). Dicha tendencia corrobora las evidencias encontradas en periodos similares o más recientes en el PNOMP y en otras montañas europeas, principalmente como consecuencia de los cambios de uso del suelo y su actuación sinérgica con el cambio climático (por ej., Améztegui *et al.* 2010; Tattoni *et al.* 2011, Gartzia *et al.* 2014, Garbarino *et al.* 2014). La reducción de la heterogeneidad paisajística por agregación de parches de bosque se puede considerar *a priori* un problema por la concomitante reducción en la biodiversidad asociada y el aumento del riesgo de incendios. Pero por otro lado no es desdeñable la mejora de las masas boscosas de algunas especies como el abeto y el pino negro que se encuentran en límite sur de distribución, y la reducción de los negativos efectos que la fragmentación de bosques tiene sobre la diversidad (Haddad *et al.* 2015). A diferencia de los cambios que Sirami *et al.* (2010) encuentran y predicen en ambientes abiertos de la cuenca mediterránea, los cambios registrados en el PNOMP no parecen ser capaces de afectar de forma importante a los elementos más frágiles de su flora, las especies amenazadas, dada su asociación a ambientes de bosque, cuya situación hemos mostrado está mejorando, o rocosos que son altamente inalterables debido a su baja productividad (García *et al.* 2019). Por el contrario, estos cambios han podido beneficiar a algunas especies de plantas vinculadas a bosques, situadas en su límite sur de distribución.

### La diversidad en el presente

En el ámbito de la estructura, composición e interacciones entre los elementos actuales de los sistemas ecológicos del PNOMP, nuestro proyecto se ha centrado en documentar la variabilidad de ambientes climáticos y edáficos a pequeña escala, y su diversidad asociada en términos de plantas vasculares y microbiota subterránea. Estudios previos realizados en el parque han descrito la relación entre factores ambientales y las comunidades edáficas (Lanzén *et al.* 2016, Jiménez *et al.* 2019), aunque nuestro estudio considera por primera vez la variabilidad ambiental

del PNOMP y la diferenciación según el tipo de comunidad vegetal.

Las comunidades edáficas microbianas del parque han mostrado valores promedio de riqueza similares a la riqueza de los suelos en otros puntos del planeta que abarcan diferentes condiciones climáticas (tropical, templado, continental, polar y árido) y de vegetación (incluidos pastizales, matorrales y bosques) (Delgado-Baquerizo *et al.* 2020). A pesar de la elevada riqueza registrada, las comunidades del PNOMP mantienen un elevado grado de agrupamiento filogenético típico de comunidades microbianas de suelos (Lozupone & Knight 2007) asociado al filtrado ambiental que selecciona microorganismos con tolerancias ecológicas compartidas (Horner-Devine & Bohannan 2006). Esto refleja que las comunidades bacterianas son mucho más resilientes al grado de variación ambiental a nivel local, y que el rango de dichas variaciones es fácilmente tolerable por los microorganismos que forman linajes evolutivos concretos. No obstante, las comunidades difieren entre ellas a pesar de compartir un mismo hábitat, posiblemente debido al gradiente ambiental amplio ya sea a nivel físico (temperatura, estructura de los suelos) o por la capacidad de cada hábitat para la captación de nutrientes. Por lo tanto, aunque es probable que los futuros cambios en el paisaje modifiquen la diversidad edáfica a un nivel local, no parece *a priori* que puedan reducir de forma drástica su diversidad global en el PNOMP.

A pesar de que generalmente se han descrito relaciones positivas entre la diversidad de plantas y microorganismos del suelo debido a beneficios mutuos de tipo nutricional y de protección, este patrón no se ha generalizado e incluso se han encontrado relaciones opuestas posiblemente relacionadas con el contexto ambiental (Prober *et al.* 2015; Goberna *et al.* 2016). En el caso del PNOMP la diversidad de plantas y microorganismos edáficos ha mostrado mayor relación con factores ambientales (temperatura, nutrientes) que por posibles interacciones entre ambos tipos de comunidades, un patrón ya detectado en un estudio a lo largo de un transecto sobre pastos realizadas en un único valle del PNOMP (Lanzén *et al.* 2016). Sin embargo, se ha observado que la estructura de la comunidad edáfica tiende a guar-

dar un parecido mayor cuanto más parecida sea la vegetación sobre el suelo donde se encuentra.

La diversidad edáfica microbiana de los bosques no se ha visto afectada por los gradientes de temperaturas, una variable que sí ha afectado a los microbiomas de pastos, quizás debido al efecto de amortiguación térmica que realiza la cobertura vegetal. En pastos se ha asociado positivamente la diversidad filogenética de plantas con la edáfica, y su relación generalizada principalmente con la temperatura sugiere que éste es el factor central que controla a ambas. También es remarkable el hecho de que la temperatura media anual se ha relacionado negativamente con la riqueza bacteriana en comunidades edáficas de pastos a nivel intercontinental (Prober *et al.* 2015), un patrón contrario al observado en el PNOMP, aunque esta relación se ha descrito con rangos de temperatura superiores a los observados dentro del parque.

Por otro lado, hemos detectado que los nutrientes y la textura del suelo modulan claramente la diversidad del microbioma edáfico de los bosques, mientras que su efecto ha sido despreciable en pastos y roquedos. Dado que los hábitats muestran poca diferenciación en cantidad y rango de nutrientes (Fig. 4), consideramos que las diferencias en la diversidad edáfica se pueden atribuir a su efectiva disponibilidad para microorganismos. Por un lado, la diversidad filogenética en comunidades de plantas incrementa su productividad y, por lo tanto, la fertilización del suelo (Cadotte *et al.* 2008). Por el otro, la fertilidad en suelos se ha asociado con un incremento de la riqueza bacteriana, pero con una reducción de su diversidad filogenética debido a la dominancia competitiva de un linaje de acuerdo con sus aptitudes relativas (Goberna *et al.* 2016). Las comunidades edáficas de los bosques del PNOMP han respondido parcialmente a este patrón ya que, o bien los nutrientes han incrementado la diversidad ecológica en bosques perennifolios, o bien ha reducido su diversidad filogenética en los bosques caducifolios, pero sin el efecto correspondiente reverso en cada uno. Esto podría indicar que otras variables, tales como el pH del suelo, están actuando simultáneamente. De todos modos, la asociación positiva entre la diversidad de plantas y la edáfica, dirigida posiblemente por la

fertilidad de los suelos, se ha confirmado en los bosques caducifolios. Por lo tanto, cambios en el paisaje que forman este tipo de bosques podrían desencadenar efectos rebote sobre aspectos fisi-químicos y bióticos del ambiente edáfico, vulnerando la estabilidad de la diversidad de todo el sistema planta-suelo.

### **Mirando al futuro: tendencias poblacionales en plantas**

El programa de seguimiento utilizado en el PNOMP ha generado dos importantes resultados. El primero ha sido la consolidación de un sistema de monitoreo híbrido llevado a cabo por gestores-investigadores con participación ciudadana, lo que asegura su persistencia a largo plazo mientras exista una mínima coordinación. De hecho, se han alcanzado los 10 años de seguimiento en algunas poblaciones. Además, esta participación se incluye en un sistema de toma de datos estructurados (Bayraktarov *et al.* 2019), muy valioso, pero poco frecuente por la complejidad que suele implicar. El segundo ha sido la constatación de que la dinámica de plantas, tanto amenazadas como de interés por variadas razones (endemismos, alpinas, en límite de distribución, indicadoras de cambio climático), suele ser bastante estable (con media general positiva), lo que no significa que haya que dejar de vigilar de cerca las tendencias de las especies, especialmente las de menor tamaño poblacional por su mayor vulnerabilidad. Este resultado contrasta con el pesimista panorama que dibujan numerosos programas o estudios donde domina el declive de biodiversidad (e.g. IPBES 2019, Burns *et al.* 2018, Rosemberg *et al.* 2019). La diferencia se debe probablemente no sólo a que nos encontramos en un espacio protegido, sino también a que con frecuencia dichos programas monitorizan sólo una parte de la biodiversidad como son las especies de vertebrados, que quizás por ser

más atractivas socialmente copan la atención de gestores, científicos y aficionados. Nuestros resultados en el PNOMP están en consonancia con los obtenidos en el programa “Adopta una planta” de implantación regional (García *et al.* 2021), y evidencian que no se deben extrapolar las tendencias generales obtenidas entre distintos tipos de organismos (Knapp, 2011).

Los cambios futuros en la diversidad del PNOMP vendrán determinados por la dinámica de los elementos que los forman en respuesta a la evolución de los paisajes, principalmente los cambios en el paisaje, la extinción local de poblaciones y la aparición de nuevas a través de migraciones. En un lugar tan diverso y heterogéneo como el PNOMP es complicado realizar seguimientos detallados que cubran los elementos y procesos más esenciales sobre los que se configura la biodiversidad, pero el éxito que está teniendo el programa de seguimiento de plantas en el PNOMP convierte este lugar en un punto caliente de monitorización de la biodiversidad a nivel mundial.

## **AGRADECIMIENTOS**

Personal técnico del PNOMP (Manuel Montes, Elena Villagrasa, Ramón Castillo) por la facilitación de permisos y la disponibilidad de Agentes de Protección de la Naturaleza y personal de SARGA para la realización de seguimientos de plantas y descargas de minisensores de temperatura. Especial agradecimiento a P. Abadía, C. Benedé, J. Estradera, J. Fanlo, J. Gómez, M. Grasa, M. Jarne, R. Jiménez, J. M. Miranda, porque su labor y acompañamiento a menudo sobrepasó su horario laboral, así como a los voluntarios e investigadores que han realizado seguimientos (H. Bueno, S. Martínez, I. Pardo, M. Quintana, J. Villellas). Nuestro agradecimiento al OAPN por la financiación del proyecto Referencia 1656/2015).



## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMCZYK, J. & TIEDE, D. 2017. ZonalMetrics – a Python toolbox for zonal landscape structure analysis. *Computers & Geosciences*, 99 : 91-99. <http://doi.org/10.1016/j.cageo.2016.11.005>.
- AMÉZTEGUI, A., BROTONS, L., COLL, L. 2010. Land-use changes as major drivers of mountain pine (*Pinus uncinata* Ram.) expansion in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography* 19 : 632-641. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00550.x>.
- ARAÚJO, M. B., ALAGADOR, D., CABEZA, M., NOGUÉS-BRAVO, D., & THULLER, W. 2011. Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters*, 14 : 484-492.
- ALADOS, C. L., NUCHE, P., GARTZIA, M., SÁIZ, H., ESCÓS, J., FILLAT, F., KÉFI, S., PUEYO, Y. 2015. Dinámica de la interacción pasto-arbusto y su efecto en la conservación de las comunidades vegetales subalpinas del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. *Proyectos de investigación en Parques Nacionales 2010-2014*. OAPN
- BAYRAKTAROV, E., EHMKE, G., O'CONNOR, J., BURNS, E. L., NGUYEN, H. A., MCRAE, L., POSSINGHAM, H. P., & LINDENMAYER, D. B. 2019. Do big unstructured biodiversity data mean more knowledge? *Frontiers in Ecology and Evolution*. doi: 10.3389/fevo.2018.00239
- BURNS, F., EATON, M. A., HAYHOW, D. B., OUTHWAITE, C. L., FULAIJ, A. L., N., AUGUST, T. A., BOUGHEY, K. L., BRETON, T., BROWN, A., BULLOCK, D. J., GENT, T., HAYSOM, K. A., ISAAC, N. J. B., JOHNS, D. G., MACADAM, C. R., MATHEWS, F., NOBLE, D. G., POWNEY, G. D., SIMS, D. W., SMART, S. M., STROH, P., WALKER, K. J., WEBB, J. R., WEBB, T. J., & GREGORY, R. D. 2018. An assessment of the state of nature in the United Kingdom: A review of findings, methods and impact. *Ecological Indicators*, 94 : 226-236
- CÁLIZ, J., TRIADÓ-MARGARIT, X., CAMARERO, L. & CASAMAYOR, E.O. 2018. A long-term survey unveils strong seasonal patterns in the airborne microbiome coupled to general and regional atmospheric circulations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 115 : 12229-12234.
- CALIZ, J., MONTES-BORREGO, M., TRIADÓ-MARGARIT, X., METSIS, M., LANDA, B.B. & CASAMAYOR, E. O. 2015. Influence of Edaphic, Climatic, and Agronomic Factors on the Composition and Abundance of Nitrifying Microorganisms in the Rhizosphere of Commercial Olive Crops. *Plos One*, 10 : e0125787
- CAMARERO, J. J. & GUTIÉRREZ, E. 2004. Pace and Pattern of Recent Treeline Dynamics: Response of Ecotones to Climatic Variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change*, 63: 181-200
- CADOTTE M. W., CARDINALE B. J., & OAKLEY T. H. 2008. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105 : 17012-7. doi: 10.1073/pnas.0805962105.
- DELGADO-BAQUERIZO, M., REICH, P. B., TRIVEDI, C., ELDRIDGE, D. J., ABADES, S., ALFARO, F. D., BASTIDA, F., BERHE, A. A., CUTLER, N. A., GALLARDO, A., GARCÍA-VELÁZQUEZ, L., HART, S. C., HAYES, P. E., HE, J.-Z., HSEU, Z.-Y., HU, H.-W., KIRCHMAIR, M., NEUHAUSER, S., PÉREZ, C. A., REED, S. C., SANTOS, F., SULLIVAN, B. W., TRIVEDI, P., WANG, J.-T., WEBER-GRULLON, L., WILLIAMS, M. A. & SINGH, B. K. 2020. Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nature Ecology and Evolution* 4 : 210-220. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1084-y>
- EHLÉN, J., & MORRIS, W. F. 2015. Predicting changes in the distribution and abundance of species under environmental change. *Ecology Letters*, 18: 303-314.
- ENGLER, R., RANDIN, C. F., THULLER, 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. & GUISAN, A. 2011. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, 17 : 2330-2341.
- GARBARINO, M., SIBONA, E., LINGUA, E., & MOTTA, R. 2014. Decline of traditional landscape in a protected area of the southwestern Alps: The fate of enclosed pasture patches in the land mosaic shift. *Journal of Mountain Science* 11, 544-554. <https://doi.org/10.1007/s11629-013-2666-9>.
- GARCÍA, M. B., ERREA, P., GÓMEZ, D. & PIZARRO, M. 2019. Winners and losers of landscape changes over the last sixty years in one of the oldest and southernmost national parks of the European Alpine region: Ordesa and Monte Perdido. *Cuadernos de Investigación Geográfica*, 45 : 123.
- GARCÍA, M. B., SANZ, G., LÓPEZ, S., TEJERO, P., SILVA, J. L., PARDO, I., PIZARRO, M., GÓMEZ, D., FABREGAT, C., GARCÍA-GONZÁLEZ, R. & GUZMÁN, D. 2019. Manual de seguimiento para especies de flora de interés comunitario. Serie Naturaleza. Consejo de Protección de la Naturaleza.
- GARCÍA M. B., J. L. SILVA, P. TEJERO, I. PARDO. 2021. Detecting early warning-signals of concern in plant populations with a Citizen Science network. Are threatened and priority species for conservation performing worse? *Journal of Applied Ecology*, 58: 1388-1398. DOI:10.1111/1365-2664.13890

- GARTZIA, M., ALADOS, C. L., 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 :201-217. <https://doi.org/10.1177/0309133314524429>.
- GRAAE, B. J.; VANDVIK, V.; ARMBRUSTER, W. S.; EISERHARDT, W. L.; SVENNING, J. C.; HYLANDER, K.; EHLÉN, J.; SPEED, J. D. M.; KLANDERUD, K.; BRATHEN, K. A.; MILBAU, A.; OPEDAL, O. H.; ALSOS, I. G.; EJRNAES, R.; BRUUN, H. H.; BIRKS, H. J. B.; WESTERGAARD, K. B.; BIRKS, H. H. & LENOIR, J. 2018. Stay or go – how topographic complexity influences alpine plant population and community responses to climate change. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 30 : 41-50. doi: 10.1016/j.ppees.2017.09.008.
- GOBERNA, M., NAVARRO-CANO, J.A. & VERDÚ, M. 2016. Opposing phylogenetic diversity gradients of plant and soil bacterial communities. *Proceedings of the Royal Society B*. 283 : 2015.3003 <http://doi.org/10.1098/rspb.2015.3003>
- 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., PUŞÇAŞ, M., ROSSI, G., STANISCI, A., THEURILLAT, J.-P., TOMASELLI, M., VILLAR, L., VITTOZ, P., VOGIATZAKIS, I. & GRABHERR, G. 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change*, 2 : 111–115.
- HADDAD, N. M., BRUDVIG, L. A., CLOBERT, J., DAVIES, K. F., GONZALEZ, A., HOLT, R. D., LOVEJOY, T. E., SEXTON, J. O., AUSTIN, M. P., COLLINS, A. D., COOK, W. M., DAMSCHEN, E. I., EWERS, R. M., FOSTER, B. L., JENKINS, C. N., KING, A. J., LAURANCE, W. F., LEVEY, D. J., MARGULES, C. R., MELBOURNE, B. A., NICHOLLS, A. O., ORROCK, J. L., SONG, D. X. & TOWNSHEND, J. R. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1 : e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>.
- HOFRÉN, R. 2019. Identificación de micro-refugios mediante modelos topoclimáticos de alta resolución en el P.N. de Ordesa y Monte Perdido. Trabajo Fin de Master. <https://zaguan.unizar.es/record/84780/files/TAZ-TFM-2019-955.pdf>
- HORNER-DEVINE, M. C. & BOHANNAN, B. J. M. 2006. Phylogenetic clustering and overdispersion in bacterial communities. *Ecology*, 87 : S100–S108.
- HUGHES, N. F. & MCDUGALL, A. B. 1990. Barremian-Aptian angiosperm pollen records from southern England. *Review of Palaeobotany and Palynology* 65 : 145–151.
- IPBES 2019. Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, H. T. Ngo, Eds. (IPBES Secretariat, Bonn, Germany).
- JIMENEZ, J. J., IGUAL, J. M., VILLAR, L., BENITO-ALONSO, J. L. & ABADIAS-ULLOD, J. 2019. Hierarchical drivers of soil microbial community structure variability in 'Monte Perdido' Massif (Central Pyrenees). *Scientific reports*, 9 : 8768.
- KNAPP, S. 2011. Rarity, Species Richness, and the Threat of Extinction—Are Plants the Same as Animals? *Plos Biology* 9 : e1001067.
- KOLBERT, E. 2014. *The sixth extinction. An unnatural history.* Holt & Co., New York.
- KÖRNER, C. H. 2007. Alpine ecosystems. *Encyclopedia of Life Sciences*, John Wiley
- LEWIS, S. L. & MASLIN, M. A. 2015. Defining the Anthropocene. *Nature*, 519: 171–180.
- LINDENMAYER, D. B. & LIKENS, G. E. 2009. Adaptive monitoring: a new paradigm for long-term research and monitoring. *Trends in Ecology and Evolution*, 24 : 482–486.
- LANZÉN, A., EPELDE, L., BLANCO, F., MARTÍN, I., ARTETXE, U. & GARBISU, C. 2016. Multi-targeted metagenetic analysis of the influence of climate and environmental parameters on soil microbial communities along an elevational gradient. *Scientific reports*, 6 : 28257–13.
- LOZUPONE, C. A. & KNIGHT, R. 2007. Global patterns in bacterial diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104 : 11436–11440.
- LUDWIG, W., STRUNK, O., WESTRAM, R., RICHTER, L., MEIER, H., YADHUKUMAR, BUCHNER, A., LAI, T., STEPPI, S., JOBB, G., FÖRSTER, W., BREITSCHE, I., GERBER, S., GINHART, A. W., GROSS, O., GRUMANN, S., HERMANN, S., JOST, R., KÖNIG, A., LISS, T., LÜSSMANN, R., MAY, M., NONHOFF, B., REICHEL, B., STREHLOW, R., STAMATAKIS, A., STUCKMANN, N., VILBIG, A., LENKE, M., LUDWIG, T., BODE, A., & SCHLEIFER, K. H. 2004. ARB: a software environment for sequence data. *Nucleic Acids Research*. 32 : 1363-71. doi: 10.1093/nar/gkh293
- MEDAIL, F. & DIADEMA, K. 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36 : 1333-1345.
- NEWBOLD, T., HUDSON, L. N., HILL, S. L. L., CONTU, S., LYSENKO, I., SENIOR, R. A., BÖRGER, L., BENNETT, D. J., CHOIMES, A., COLLEN, B., DAY, J., DE PALMA, A., DÍAZ, S., ECHEVERRÍA-LONDOÑO, S., EDGAR, M. J., FELDMAN, A., GARON, M., HARRISON, M. L. K., ALHUSSEINI, T., INGRAM, D. J., ITESCU, Y., KATTGE, J., KEMP, V., KIRKPATRICK, L.,

- KLEYER, M., CORREIA, D. L. P., MARTIN, C. D., MEIRI, S., NOVOSOLOV, M., PAN, Y., PHILLIPS, H. R. P., PURVES, D. W., ROBINSON, A., SIMPSON, J., TUCK, S. L., WEIHER, E., WHITE, H. J., EWERS, R. M., MACE, G. M., SCHARLEMANN, J. P. W. & PURVIS, A. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520 : 45–50.
- NICHOLS, J. & WILLIAMS, B. 2006. Monitoring for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 21 : 668–673.
- NISKANEN, A.; LUOTO, M.; VÄRE, H. & HEIKKINEN, R. K. 2017. Models of Arctic-alpine refugia highlight importance of climatic and local topography. *Polar Biology* 40 : 489-502. doi: 10.1007/s00300-016-1973-3.
- PARDO, I., ROQUET, C., LAVERGNE, S., OLESEN, J. M., GÓMEZ, D. & GARCÍA, M. B. 2017. Spatial congruence between taxonomic, phylogenetic and functional hotspots: true pattern or methodological artefact? *Diversity and Distributions*, 23 : 209–220.
- PEREIRA, H. M. & COOPER, D. 2006. Towards the global monitoring of biodiversity change. *Trends in Ecology and Evolution*, 21 : 123–129.
- PROBER, S. M., LEFF, J. W., BATES, S. T., BORER, E. T., FIRN, J., HARPOLE, W. S., LIND, E. M., SEABLOOM, E. W., ADLER, P. B., BAKKER, J. D., CLELAND, E. E., DECRAPPEO, N. M., DELorenze, E., HAGENAH, N., HAUTIER, Y., HOFMOCKEL, K. S., KIRKMAN, K. P., KNOPS, J. M., LA PIERRE, K. J., MACDOUGALL, A. S., MCCULLEY, R. L., MITCHELL, C. E., RISCH, A. C., SCHUETZ, M., STEVENS, C. J., WILLIAMS, R. J., FIERER, N. Plant diversity predicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide. 2015. *Ecology Letters*, 18 : 85-95. doi: 10.1111/ele.12381.
- PRUESSE, E., PEPLIES, J., GLÖCKNER, F. O. (2012) SINA: accurate high-throughput multiple sequence alignment of ribosomal RNA genes. *Bioinformatics*, 28 : 1823–1829. doi: 10.1093/bioinformatics/bts252 PMID: 22556368
- RANDIN, C.F., JACCARD, H., VITTOZ, P., YOCOZ, N. G. & GUIGAN, A. 2009. Land use improves spatial predictions of mountain plant abundance but not presence-absence. *Journal of Vegetation Science*, 20 : 996–1008
- ROQUET, C., THULLER, W. & LAVERGNE, S. 2012. Building megaphylogenies for macroecology: taking up the challenge. *Ecography*, 36 : 013–026.
- ROSENBERG, K. V., DOKTER, A. M., BLANCHER, P. J., SAUER, J. R., SMITH, A. C., SMITH, P. A., STANTON, J. C., PANJABI, A., HELFT, L., PARR, M. & MARRA, P. P. 2019. Decline of the North American avifauna. *Science*, 366 : 120–124.
- SALA, O. E., CHAPIN, F. S., ARMESTO, J. J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L. F., JACKSON, R. B., KINZIG, A., LEEMANS, R., LODGE, D. M., MOONEY, H. A., OESTERHELD, M., POFF, N. L., SYKES, M. T., WALKER, B. H., WALKER, M. & WALL, D. H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287 : 1770–1774.
- SIRAMI, C., NESPOULOUS, A., CHEYLAN, J.-P., MARTY, P., HVENEGAARD, G. T., GENIEZ, P., SCHATZ, B. & MARTIN, J. L. 2010. Long-term anthropogenic and ecological dynamics of a Mediterranean landscape: Impacts on multiple taxa. *Landscape and Urban Planning* 96: 214-223. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.03.007>.
- SMITH, S. A., BEAULIEU, J. M., DONOGHUE, M. J. 2010. An uncorrelated relaxed-clock analysis suggests an earlier origin for flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 : 5897-5902. <https://doi.org/10.1073/pnas.1001225107>
- STAMATAKIS, A. 2014. RAXML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30 : 1312-1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- TATTONI, C., CIOLLI, M. & FERRETTI, F. 2011. The Fate of Priority Areas for Conservation in Protected Areas: A Fine-Scale Markov Chain Approach. *Environmental Management* 47 : 263-278. <https://doi.org/10.1007/s00267-010-9601-4>.
- TILMAN, D., CLARK, M., WILLIAMS, D. R., KIMMEL, K., POLASKY, S. & PACKER, C. 2017. Future threats to biodiversity and pathways to their prevention. *Nature*, 546 : 73–81.
- TUCKER, C. M., CADOTTE, M. W., CARVALHO, S. B., DAVIES, T. J., FERRIER, S., FRITZ, S. A., GRENYER, R., HELMUS, M. R., JIN, L. S., MOOERS, A. O., PAVOINE, S., PURSCHKE, O., REDDING, D. W., ROSAUER, D. F., WINTER, M. & MAZEL, F. 2017. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 92 : 698–715.
- WEBB, C. O., ACKERLY, D. D., MCPHEE, M. A., DONOGHUE, M. J. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33 : 475-505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>