



R.J. Wilson^{1,2*}, J. Gutiérrez Illán^{2,3}, D. Gutiérrez²

¹College of Life and Environmental Sciences, University of Exeter, Exeter EX4 4PS, Reino Unido

²Área de Biodiversidad y Conservación, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Universidad Rey Juan Carlos, Tulipán s/n, Móstoles, Madrid E28933

³Department of Forest Ecosystems and Society, Oregon State University, Corvallis, OR 97331, EEUU

* Correo electrónico: R.J.Wilson@exeter.ac.uk

12

Cambios experimentados por los lepidópteros de la Sierra de Guadarrama entre los periodos 1967-1973 y 2004-2005

Resultados clave

- La temperatura media anual en la Sierra de Guadarrama sufrió un aumento de 1,3°C a lo largo de un periodo de treinta años.
- Los límites altitudinales inferiores de varias especies de mariposas se desplazaron hacia zonas más elevadas, teniendo como consecuencia una reducción en su área de distribución regional.
- Se produjo una disminución de la riqueza de especies en las localidades situadas por debajo de los 1200 m de altitud. Por encima de los 1200 m, algunas especies de amplia distribución llegaron a colonizar zonas más altas.
- En la actualidad, muchas especies han desaparecido de las zonas bajas donde sus plantas hospedadoras están todavía presentes. Esto apoya la idea de que el principal factor responsable de los cambios observados haya sido la variación climática y no las modificaciones en los usos del suelo.

Contexto

Numerosos estudios indican que las variables climáticas tienen una importancia crucial a la hora de explicar los límites de distribución actuales de las especies y los patrones globales de biodiversidad (Gaston 2000; Soberón & Nakamura 2009). Esta relación se ha utilizado para predecir el riesgo de extinción de las especies en las diferentes situaciones de cambio climático futuro (Thomas et al. 2004). Las predicciones de los modelos elaborados pueden contrastarse con evidencia empírica de los cambios en la distribución de los organismos debidos a cambios climáticos recientes (Macleán & Wilson 2011).

Con el aumento de la temperatura, se espera que las especies reajusten su distribución, desplazando sus poblaciones hacia latitudes más elevadas (Thomas 2010). Diversas evidencias indican que en la actualidad un gran número de especies ha expandido su distribución en sus límites latitudinales superiores (Parmesan & Yohe 2003; Hickling et al. 2006; Parmesan 2006), con tasas de desplazamiento más rápidas en aquellas zonas en las que el calentamiento ha sido mayor (Chen et al. 2011). Sin embargo, son mucho más escasos los estudios que reflejan una retracción en los límites latitudinales inferiores asociada a subidas de temperatura (Parmesan et al. 1999; Sunday et al. 2012).

En el caso de España, el estudio de los cambios en los límites latitudinales inferiores de distribución es crucial a la hora de comprender los efectos del cambio climático en la biodiversidad. Durante los periodos glaciales, muchas especies europeas se acantonaron en refugios situados en la península ibérica (Huntley & Birks 1983). Con el aumento progresivo de la temperatura durante el Holoceno, algunas de esas especies expandieron su distribución hacia zonas más septentrionales de Europa, sin experimentar aparentemente ningún cambio latitudinal en las áreas de montaña de la península ibérica. Por su parte, otras especies se han diversificado taxonómicamente en los refugios glaciales situados en los macizos montañosos, pero no han llegado a expandir su distribución hacia latitudes más septentrionales (Hewitt 2004). Debido a toda esta serie de fenómenos, los macizos montañosos de la península ibérica albergan una elevada diversidad de especies, que figura entre las más altas de Europa. Además, las poblaciones situadas en los límites de distribución más meridionales han estado expuestas, y todavía lo están, a una amplia variabilidad climatológica glacial e interglacial (López-García et al. 2010). Por ello, presentan una elevada diversidad genética intraespecífica,

lo que les convierte en importantes objetivos de conservación (Hampe & Petit 2006). Según los modelos bioclimáticos que se han llevado a cabo, esas poblaciones podrían llegar a ser muy vulnerables si el cambio climático se produce a una tasa relativamente elevada (Araújo et al. 2006; Settele et al. 2008).

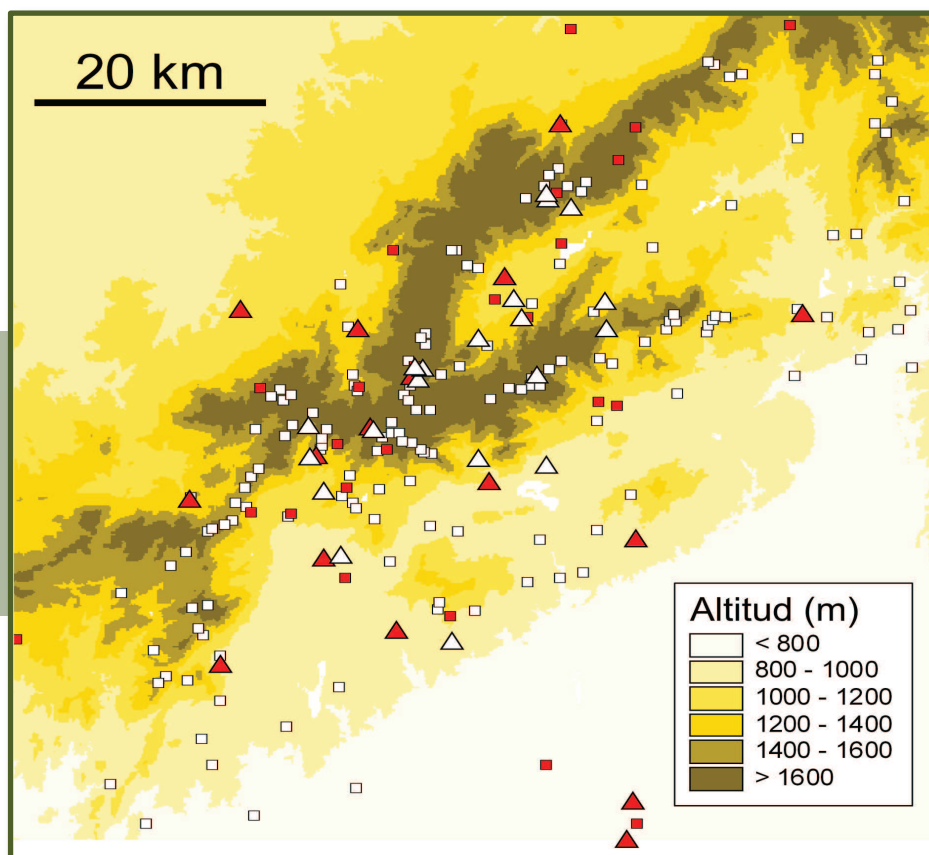
El hecho de que existan pocos casos de contracción en los límites latitudinales inferiores se debe posiblemente a que, dentro de una determinada región, las especies suelen mostrar una reducción gradual de su abundancia, persistiendo durante algún tiempo en los fragmentos de hábitat más favorables (Wilson et al. 2004). Estos refugios pueden localizarse en zonas de montaña, donde la forma más evidente de dicho declive es el desplazamiento sistemático hacia altitudes más elevadas debido a la extinción de poblaciones situadas en las áreas más bajas (Thomas et al. 2006). Durante la última década, varios estudios indican que las especies son capaces de desplazar su distribución altitudinal hacia zonas más elevadas como respuesta al cambio climático, y por ello se han empezado a evaluar las posibles consecuencias que podrían tener dichos desplazamientos sobre la biodiversidad (Colwell et al. 2008; Chen et al. 2011; Wilson y Gutiérrez 2011; Tingley et al. 2012).

Los lepidópteros constituyen un grupo ideal para abordar este tipo de estudios. Para poder detectar los cambios en la distribución altitudinal de una especie

hay que partir de una serie de datos históricos con una resolución espacial fina y con un error de observación no demasiado grande. Las mariposas constituyen un grupo taxonómico del que existe información histórica relativamente detallada y cuyas poblaciones son susceptibles a los cambios en las condiciones térmicas (Roy et al. 2001). Además, muchas de las especies están asociadas a plantas hospedadoras o hábitats concretos, lo que constituye información adicional crucial para discernir si los desplazamientos de la distribución son debidos a cambios en las condiciones climáticas o más bien a cambios en la vegetación o usos del suelo (Franco et al. 2006). Por su parte, las mariposas son indicadores de la biodiversidad y de la "salud" general de los ecosistemas terrestres (Thomas 2005). Los lepidópteros proporcionan servicios ecosistémicos como polinizadores (Herrera 1987), y constituyen una fuente de alimento para otros organismos (Vaughan 1997; Wilson et al. 1999). Además, éstos insectos representan un componente importante del valor estético de los ecosistemas (González-Bernáldez 1981), que puede incluso traducirse en bienes económicos por medio del comercio o del turismo (Morgan-Brown et al. 2010).

La Sierra de Guadarrama, localizada en el Sistema Central, es una zona con una elevada diversidad de mariposas, muchas de las cuales están restringidas a las montañas del centro y del sur de la península ibérica (García Barros et al. 2004). Gracias a la aplicación de

■ **Figura 1.**



▲ **Figura 1.** Mapa de la Sierra de Guadarrama en el que se muestra la altitud y las localidades de muestreo de mariposas. La intensidad del color hace referencia a los intervalos de altitud de 200 m, desde la más clara (<800 m) hasta la más oscura (≥ 1600 m). Localidades: símbolos rojos - 1967-1973; símbolos blancos - 2004-2005; triángulos grandes - localidades muestreadas intensivamente utilizadas para los análisis de riqueza y composición local de especies; cuadrados pequeños - localidades adicionales muestreadas para el análisis regional. Los intervalos altitudinales representan el 25,4% (<800 m), 28,1% (800-1000 m), 20,6% (1000-1200 m), 10,8% (1200-1400 m), 7,4% (1400-1600 m), y 7,7% (≥ 1600 m) de la superficie total del rectángulo de 6.400 km². En la Tabla 1 se encuentra un resumen de la información sobre las localidades de muestreo en cada periodo de estudio.

Fuente: Elaborado a partir de Wilson et al. (2007).

Tabla 1. Resumen de los sistemas de estudio utilizados para examinar los cambios en la fauna de mariposas de la Sierra de Guadarrama entre 1967-1973 (Monserrat 1976) y 2004-2005 (Wilson et al. 2005, 2007). El superíndice junto al número de localidades indica el número de sitios en los que se realizó un mayor esfuerzo de muestreo y que se utilizaron para el análisis de la riqueza y composición local de especies.

Período	Número de localidades	Altitud mínima (m)	Altitud máxima (m)	Número total de visitas
1967-1973	44 ¹⁷	620	2040	928
2004-2005	181 ²⁰	605	2320	1212

modelos bioclimáticos, se ha determinado que una elevada proporción de esas especies podría verse amenazada por el cambio climático proyectado para las próximas décadas (Settele et al. 2008). Durante el periodo 1967-1973, se realizó un estudio detallado de la fauna de mariposas de la Sierra de Guadarrama en 44 localidades situadas entre los 600 y 2100 m de altitud (Monserrat 1976; Figura 1, Tabla 1). El presente trabajo describe los cambios observados en la distribución y diversidad de mariposas a lo largo del gradiente altitudinal de la Sierra de Guadarrama a partir del año 2004, comparándolos con el trabajo efectuado en 1967-1973.

Resultados y discusión

Cambios en las condiciones meteorológicas

La temperatura media anual en la Sierra de Guadarrama sufrió un incremento de 1,3 °C en treinta años (intervalo entre los periodos 1967-1973 y 1997-2003; Tabla 2, Figura 2a). En los dos periodos, la temperatura media anual disminuyó aproximadamente 6 °C por cada 1000 m de ascenso en altitud. Por lo tanto, un incremento en la temperatura media de 1,3 °C supuso que era necesario ascender unos 225 m para tener en 1997-2003

Figura 2.

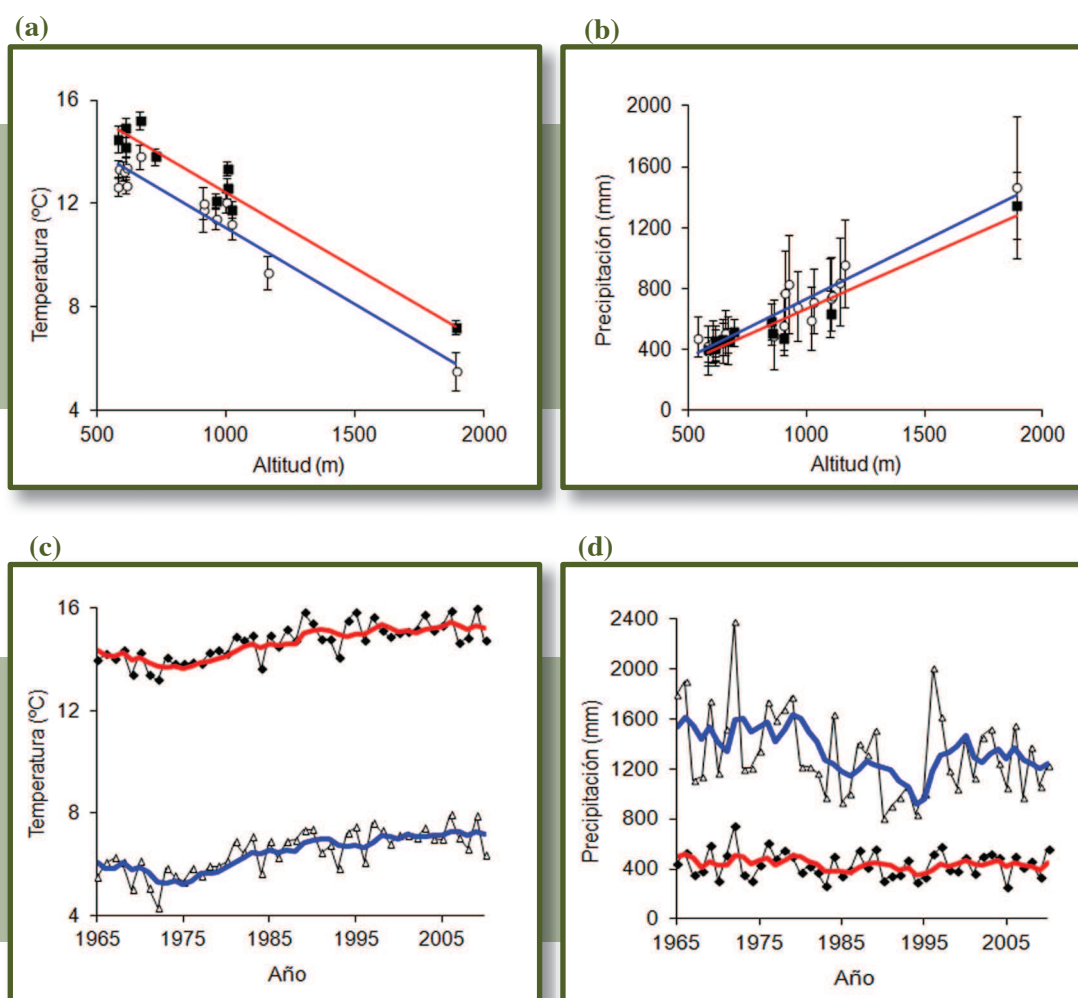


Figura 2. Cambios temporales en las condiciones meteorológicas de la Sierra de Guadarrama. a) Temperatura media anual registrada en las estaciones meteorológicas frente a la altitud en 1967-1973 (símbolos blancos, línea azul) y en 1997-2003 (símbolos negros, línea roja); b) precipitación anual. c) Temperatura media anual y d) precipitación anual de las estaciones meteorológicas del Puerto de Navacerrada (1.894 m, triángulos, línea azul) y Madrid Retiro (667 m, rombos, línea roja) entre 1965 y 2010. Los símbolos unidos por líneas indican el valor anual y las líneas de color las medias móviles con un intervalo de 5 años. En (a) y (b) las barras de error indican la desviación típica de la media anual.

Fuente: Elaboración propia (datos procedentes de la Agencia Estatal de Meteorología, www.aemet.es).

Tabla 2. Regresiones lineales de a) la temperatura media anual (°C) y b) la precipitación anual (mm) frente a la altitud (km) en 1967-1973 y 1997-2003.

Período	R ²	N ¹	F	B ₀ ²	±EE	B ₁ ³	±EE
a) Temperatura (°C)							
1967-1973	0,93	13	155,7***	16,9	0,5	-5,9	0,5
1997-2003	0,94	10	132,6***	18,2	0,5	-5,8	0,5
b) Precipitación (mm)							
1967-1973	0,91	21	180,4***	-32,9	53,2	766,7	57,1
1997-2003	0,94	11	140,1***	16,3	53,5	683,2	57,7

¹Número de estaciones meteorológicas. ²Las unidades del parámetro corresponden a unidades de temperatura o precipitación. ³Temperatura media anual o precipitación = B₀ + B₁ · Altitud (km). Significación: *** P < 0.001.

unas condiciones térmicas similares a las de 1967-1973. La precipitación media anual se incrementó con la altitud en ambos periodos, pero no se observaron diferencias significativas entre ellos (Tabla 2, Figura 2b). No obstante, tanto las medias anuales de temperatura como de precipitación en los últimos 50 años han mostrado hasta la fecha una amplia variabilidad interanual, tal y como se manifiesta en dos localidades de la provincia de Madrid de las que se dispone de registros a largo plazo (Figura 2c, d). La temperatura media anual se ha incrementado con una tasa de unos 0,4 °C por década en Madrid Retiro (667 m de altitud, 0,36 °C por década) y en el Puerto de Navacerrada (1894 m; 0,42 °C por década). La precipitación anual ha descendido con una tasa de 73 mm por década en el Puerto de Navacerrada pero no ha mostrado una tendencia significativa en Madrid Retiro.

Los cambios experimentados por la fauna de mariposas de la Sierra de Guadarrama fueron consistentes con lo esperable según el aumento de temperaturas en la zona. Estos cambios se observaron tanto a nivel de distribución de especies individuales como de riqueza y composición de las comunidades de mariposas.

Cambios en la distribución de especies

De las 23 especies de mariposas estudiadas con mayor detalle entre 1967-1973 y 2004, hubo 19 que presentaron un óptimo altitudinal (altitud en la que la probabilidad de presencia de una especie fue máxima, estimada mediante regresión logística) dentro del rango de altitudes estudiadas en la Sierra de Guadarrama. La comparación entre los óptimos altitudinales de ambos periodos mostró que estas especies experimentaron un cambio medio de +119 m, con 14 especies cuyos óptimos altitudinales sufrieron un ascenso, y 5 que sufrieron un descenso.

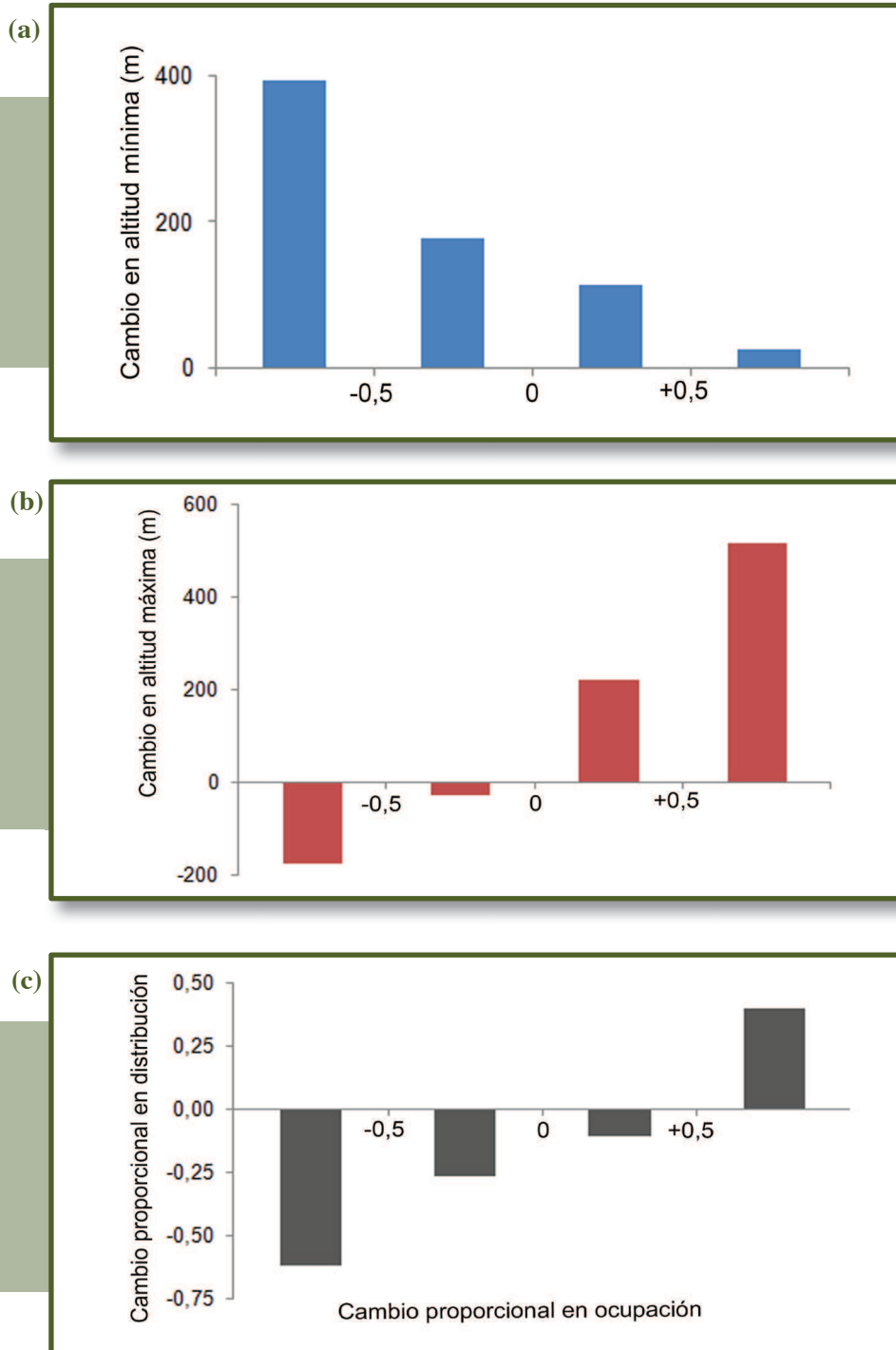
El proceso dominante en los cambios en la fauna de mariposas de la Sierra de Guadarrama fue la extinción de especies en zonas bajas y no la colonización de zonas elevadas. En 17 de las 23 especies, los límites altitudinales

inferiores se desplazaron hacia mayores altitudes entre los dos periodos de estudio (cambio medio +134 m). No obstante, hay que tener en cuenta que los desplazamientos de los límites de distribución podían haber sido causados por los cambios en su área de distribución, debido a que las especies en expansión podían haber colonizado las altitudes superiores e inferiores, mientras que las especies en retracción podían haber desaparecido de dichas altitudes. En el caso de las 16 especies de montaña (restringidas a altitudes superiores a los 800 metros), el incremento de los límites altitudinales inferiores no fue sólo el resultado de una posible expansión o retracción (estimada como cambios en ocupación), ya que en ambos casos desaparecieron de las altitudes bajas (Figura 3a). Así, un análisis de regresión lineal indicó que los límites inferiores ascendieron 212 m una vez que se tuvo en cuenta el efecto de los cambios en ocupación (Wilson et al. 2005). Por el contrario, en el caso de las 7 especies de zonas bajas (aquellas con poblaciones por debajo de los 800 m), los límites altitudinales inferiores no cambiaron significativamente. En cuanto a los límites altitudinales superiores, el ascenso observado en 12 de las 23 especies no representó un cambio significativo una vez que se tuvo en cuenta el efecto de los cambios en ocupación. La Figura 3b muestra que las especies en retracción sufrieron un descenso de su límite altitudinal superior, mientras que las especies en expansión experimentaron un ascenso.

Los desplazamientos de la distribución de las especies hacia altitudes más elevadas supusieron una reducción del 22% de la extensión del hábitat de las 16 especies de montaña. Esto se debe a que las montañas tienen una forma cónica, y por lo tanto su área se reduce según se asciende en altitud (Figura 4). Como resultado de este fenómeno, algunas especies en expansión y la mayoría de las especies en retracción sufrieron una reducción en la extensión de su hábitat (Figura 3c).

En un análisis más amplio que comprendía 54 especies, se comparó la distribución altitudinal entre los dos periodos de estudio (en este caso 1967-1973 y 2004-2005) utilizando intervalos de altitud de 200 m.

■ **Figura 3.**



▲ **Figura 3.** Cambios en la distribución de las 16 especies de montaña en la Sierra de Guadarrama entre 1967-1973 y 2004. a) Cambio medio en el límite altitudinal inferior (m); b) cambio medio en el límite altitudinal superior (m); c) cambio proporcional del área habitable con $\geq 20\%$ de probabilidad de ocupación de acuerdo con los modelos de distribución. El eje de abscisas de cada figura indica el cambio proporcional en el número de localidades de estudio ocupadas por las especies entre 1967-1973 y 2004. Las especies están agrupadas según la tasa de su cambio de ocupación. Retracción fuerte (<-0.5): *Erebia meolans*, *Melanargia russiae*, *Melitaea cinxia*, *Parnassius apollo*, *Satyrus actaea*. Retracción leve (-0.5-0): *Argynnis adippe*, *Argynnis aglaja*, *Coenonympha arcania*, *Erebia triaria*, *Lycaena alciphron*. Expansión leve (0-0.5): *Argynnis paphia*, *Hesperia comma*, *Lycaena virgaureae*. Expansión fuerte (>0.5): *Hipparchia alcyone*, *Hyponephele lycaon*, *Pyronia tithonus*.

Fuente: Elaboración propia

Veintiséis de las especies mostraron un desplazamiento hacia altitudes más elevadas, 14 hacia altitudes más bajas y otras 14 no sufrieron ningún cambio (Tabla 3; Wilson & Gutiérrez 2011). De las 26 especies que ascendieron en altitud, 19 de ellas mostraron un desplazamiento de los límites altitudinales inferiores, mientras que 9 especies lo presentaron en los superiores.

Cambios en las comunidades

Los cambios en la distribución de especies mencionados anteriormente supusieron un desplazamiento hacia altitudes más elevadas de los patrones de riqueza y composición específica de las comunidades a lo largo del gradiente altitudinal. En ambos periodos, la riqueza de especies mostró un máximo a altitudes intermedias

Figura 4.

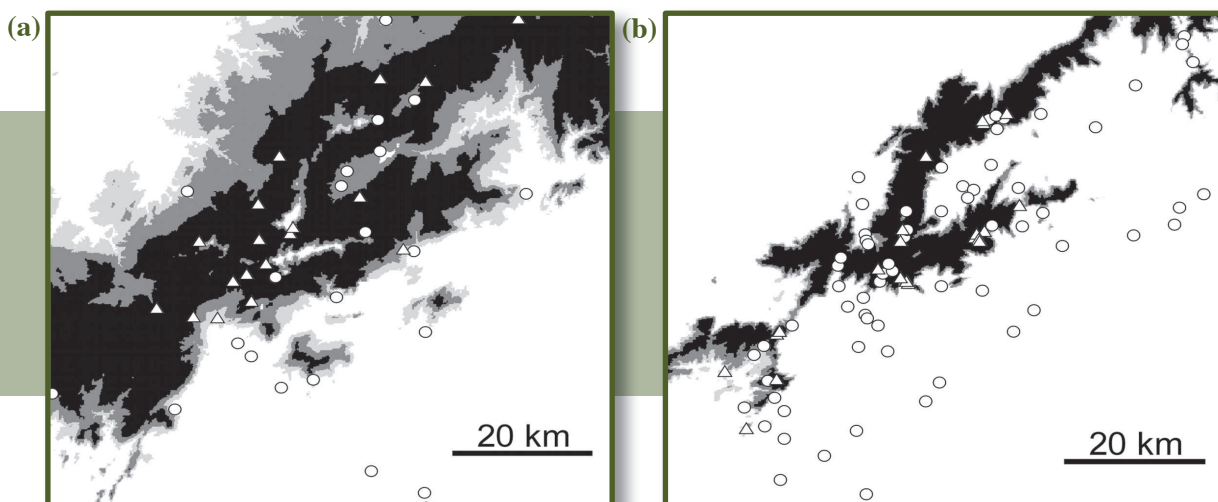


Figura 4. Cambios en la distribución de la mariposa *Satyrus actaea* entre los periodos a) 1967-1973 y b) 2004. Se modelizó el área habitable ocupada con una probabilidad de $\geq 10\%$ (gris claro), $\geq 20\%$ (gris oscuro) o $\geq 50\%$ (negro) mediante regresión logística utilizando los registros de presencia (triángulos) y ausencia (círculos) frente a la altitud. En este caso, el límite inferior se desplazó desde una altitud de 990 m en el periodo 1967-1973 hasta 1450 m en el año 2004. La especie sufrió una disminución correspondiente a un 70% en la extensión de su hábitat.

Fuente: Elaborado a partir de Wilson et al. (2005).

Tabla 3.

		Límite superior		
		Descenso altitudinal	Sin cambios	Expansión de distribución
		Descenso		Ascenso
Límite inferior	Descenso	<i>Euphydryas aurinia</i> <i>Lysandra albicans</i>	<i>Cynthia cardui</i> <i>Limnitis reducta</i> <i>Lycaena virgaureae</i> <i>Pseudophilotes panoptes</i> <i>Thecla quercus</i>	<i>Hyponephele lycaon</i> <i>Kanetisa circe</i> <i>Pyronia tithonus</i>
	Sin cambios	<i>Cupido minimus</i> <i>Glaucopsyche alexis</i> <i>Glaucopsyche melanops</i> <i>Laeosopis roboris</i> <i>Melitaea cinxia</i> <i>Nymphalis polychloros</i> <u><i>Pyronia cecilia</i></u>	<i>Erebia meolans</i> <u><i>Hipparchia stalinus</i></u> <i>Lycaena tityrus</i> <i>Melanargia russiae</i> <u><i>Melitaea phoebe</i></u> <i>Polygonia c-album</i> <i>Polyommatus icarus</i> <u><i>Pyronia bathseba</i></u> <i>Zerynthia rumina</i>	<i>Celastrina argiolus</i> <i>Coenonympha arcania</i> <i>Hipparchia alcyone</i> <i>Iphiclidus podalirius</i> <i>Lasiommata megera</i> <u><i>Maniola jurtina</i></u> <i>Papilio machaon</i>
	Ascenso	<i>Anthocharis cardamines</i> <i>Cyaniris semiargus</i>	<i>Aglais urticae</i> <i>Anthocharis belia</i> <i>Aporia crataegi</i> <i>Argynnis adippe</i> <i>Argynnis aglaja</i> <i>Brenthis daphne</i> <i>Erebia triaria</i> <i>Hesperia comma</i> <i>Inachis io</i> <i>Lasiommata maera</i> <i>Lycaena alciphron</i> <i>Melitaea trivia</i> <i>Pararge aegeria</i> <i>Parnassius apollo</i> <i>Pieris napi</i> <i>Satyrus actaea</i> <i>Vanessa atalanta</i>	<i>Argynnis paphia</i> <i>Melanargia ines</i>
		Contracción de distribución		Ascenso altitudinal

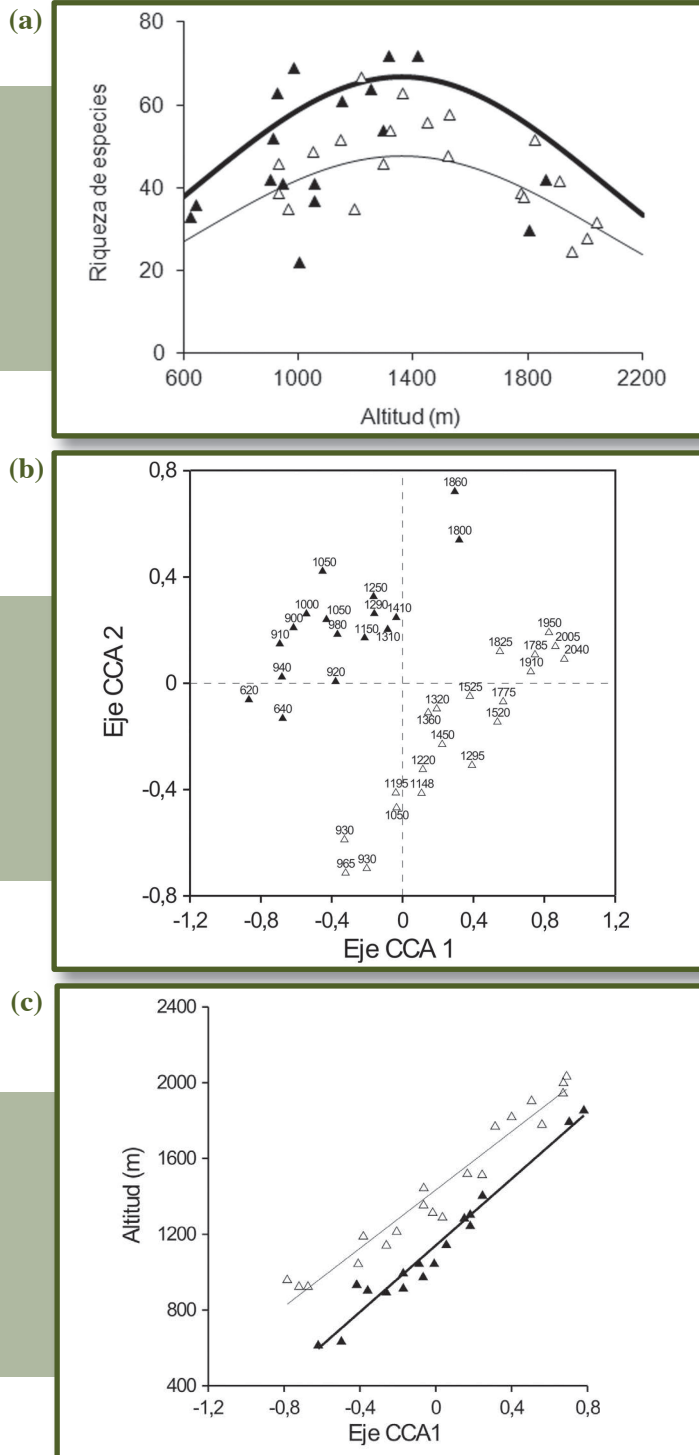
Tabla 3. Cambios en las altitudes máximas y mínimas de 54 especies de mariposas entre 1967-1973 y 2004-2005. La tabla muestra los intervalos de altitud (máximo y mínimo) de 200 m en los que se registraron las especies teniendo en cuenta las variaciones en el esfuerzo de muestreo (Wilson & Gutiérrez 2011). Las 54 especies incluidas son aquellas para las que se registraron al menos 20 individuos. Los nombres que aparecen resaltados corresponden a las 16 especies de montaña (registradas por encima de 800 m, negrita) y a las 7 especies registradas por debajo de 800 m (subrayado) analizadas en Wilson et al. (2005). Se observaron 12 especies adicionales que estaban presentes en todos los intervalos de 200 m en ambos periodos (como *Melanargia lachesis*) y que no se incluyen en la tabla. El sombreado oscuro ■ señala a aquellas especies cuya distribución altitudinal ha ascendido y el sombreado claro ■ aquellas en las que ha descendido.

(Figura 5a). Sin embargo, la comparación de los patrones de riqueza entre ambos periodos mostró una reducción de la misma en 2004-2005 con respecto a 1967-1973, sobre todo en las localidades situadas por debajo de los 1200 m de altitud. La riqueza media de especies de las localidades fue 49 en 1967-1973 ($n = 17$ localidades) y 45 en 2004-2005 ($n = 20$ localidades).

La composición local de especies estuvo

claramente ligada a la altitud en ambos periodos de estudio (Figura 5b). En 2004-2005, para encontrar comunidades de composición similar a las de 1967-1973, había que ascender del orden de 293 m en el gradiente altitudinal (Figura 5c). Es muy probable que la disminución en riqueza, particularmente en altitudes bajas, y el desplazamiento de la composición de especies a altitudes superiores, se haya debido a la desaparición de las especies de montaña en las zonas bajas y a la

■ **Figura 5.**



▲ **Figura 5.** Riqueza y composición de especies de las localidades con muestreo intensivo en 1967-1973 (triángulos negros, línea gruesa) y 2004-2005 (triángulos blancos, línea fina). a) Las curvas de la figura muestran el modelo de mejor ajuste, con una riqueza significativamente menor en 2004-2005 ($P < 0,001$ para el efecto del periodo de muestreo). b) Patrones de composición de especies representados en un diagrama de CCA. Las 37 localidades están ordenadas de acuerdo con su altitud a lo largo del eje CCA 1, mientras que las localidades visitadas en distintos periodos están separadas por los dos ejes. c) Relación entre la altitud y el eje CCA 1 para las 37 localidades, indicando el periodo en el que fueron muestreadas. En el análisis, la diferencia entre los puntos de corte de $0,293 \pm 0,026$ kilómetros indica que las localidades muestreadas en 1967-1973 tenían comunidades de mariposas similares a las de las localidades situadas 293 m más arriba en 2004-2005.

Fuente: Elaborado a partir de Wilson et al. (2007).

colonización de las zonas altas por las especies de amplia distribución (Wilson et al. 2007).

Atribución de los impactos observados al cambio climático

Existe una elevada probabilidad de que el cambio climático haya sido responsable, al menos en parte, de los cambios altitudinales observados a nivel de distribución de especies individuales y de comunidad. Los ascensos de los límites altitudinales inferiores (+212 m para 16 especies de montaña) y de la composición específica de las comunidades (+293 m) se aproximaron bastante a los cambios esperables de acuerdo con el incremento en la temperatura media anual entre los dos periodos (+1,3°C \approx 225 m). No obstante, en la Sierra de Guadarrama, la influencia antrópica sobre el paisaje ha sido más importante en las zonas bajas que en las altas, al igual que en otras zonas de montaña (Nogués-Bravo et al. 2008). Este hecho dificulta en cierta medida la separación de los efectos asociados a los cambios en los usos del suelo de los relacionados con el cambio climático.

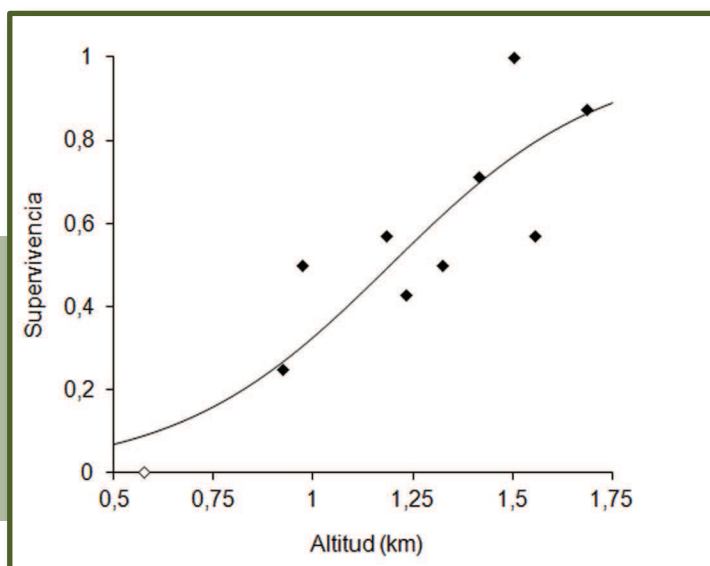
Varias evidencias apuntan a que los cambios bióticos observados responden más a factores climáticos que a cambios en los usos del suelo. La distribución de especies (Gutiérrez Illán et al. 2010a) y la riqueza y composición de las comunidades de mariposas (Gutiérrez Illán et al. 2010b) están más relacionadas con factores ambientales ligados a la topografía (por ejemplo, altitud, radiación solar) que con la cobertura vegetal del terreno. Este resultado sugiere que la vegetación adecuada puede aún estar presente en la Sierra de Guadarrama en cantidad y calidad suficientes para las especies de mariposas de estudio, pero que los cambios en el clima pueden haber modificado las condiciones en determinadas altitudes de forma que ahora no sean apropiadas para estas especies. Por ejemplo, en las extensas áreas protegidas de la región, como el Parque Regional de la Cuenca Alta del Manzanares (PRCAM), menos del 10% de la

cobertura del suelo es urbano o de cultivo (De las Heras et al. 2011), que son los dos tipos de cobertura de suelo menos favorables para la mayor parte de las especies de mariposas. En el área de estudio, la cobertura de hábitats naturales y semi-naturales, como bosques, matorrales y pastizales sigue representando el 51,8% de la superficie total (Gutiérrez Illán et al. 2010a). La cobertura de bosques y matorrales ha aumentado en las últimas décadas en el PRCAM debido al abandono de las zonas rurales (De las Heras et al. 2011; López-Estébanez et al. 2012), aunque éste hecho no parece suficiente para explicar los cambios sistemáticos en la distribución altitudinal de mariposas que se describen en este estudio.

La desaparición de poblaciones de algunas especies de mariposas, sobre todo las situadas en los límites altitudinales inferiores de su distribución, es muy probable que esté relacionada con el cambio climático. Las poblaciones de esas mariposas están restringidas a aquellas localidades en las que están presentes las plantas hospedadoras de sus larvas. Sin embargo, los ascensos altitudinales se observaron en varias especies que tienen plantas hospedadoras con amplia distribución (Tolman & Lewington 1997). Algunas de ellas están restringidas a zonas altas (*Argynnis adippe*, *A. aglaja*, *Lycaena alciphron*, *L. virgaureae*), a pesar de que otras mariposas emparentadas que utilizan las mismas plantas hospedadoras son comunes en todas las altitudes (*Argynnis pandora*, *Lycaena phlaeas*). Esto indica que la distribución de las especies no sólo responde a la ubicación de los hábitats en los que se encuentran las plantas hospedadoras.

Es posible que los cambios en las condiciones climáticas puedan haber aumentado la tasa de mortalidad de algunas especies en las altitudes bajas. Por ejemplo, la mariposa *Aporia crataegi* ha desaparecido en varias localidades por debajo de los 900 m en las que las plantas hospedadoras, *Crataegus monogyna* y *Prunus spinosa*, son aún relativamente abundantes (Merrill et al. 2008). Un experimento de translocación de huevos de esta

■ Figura 6.



▲ Figura 6. La supervivencia estival de los huevos de la mariposa *Aporia crataegi* se incrementa según aumenta la altitud. La figura muestra la supervivencia de puestas de huevos trasplantadas a diferentes altitudes en julio de 2006 dentro del rango altitudinal de *A. crataegi* (n = 8 puestas trasplantadas por localidad, símbolos negros) o por debajo de su límite altitudinal inferior (4 puestas en una única localidad, símbolo blanco). La línea muestra el ajuste de un modelo lineal generalizado ($F_{1,8} = 11,61$, $P = 0,009$, $n = 10$). Para más detalles, véase Merrill et al. (2008).

Fuente: Elaborado a partir de Merrill et al. (2008).

especie mostró que la supervivencia juvenil durante la época estival se incrementaba según se ascendía en altitud (Figura 6). Por lo tanto, es muy probable que un aumento en mortalidad juvenil asociado a temperaturas más altas haya sido el responsable de la desaparición de esta especie de las zonas situadas por debajo de los 900 m (Merrill et al. 2008).

El cambio climático es también la explicación más plausible del ascenso del límite superior de la distribución altitudinal de las especies, debido a que, entre otras razones, las temperaturas más altas pueden favorecer la supervivencia a la hibernación, prolongar la estación de crecimiento (Gutiérrez Illán et al. 2012), o incrementar la fecundidad de los individuos que habitan en localidades que antes eran más frías. El abandono de las actividades tradicionales de pastoreo en las zonas más altas también podría dar lugar a un mayor crecimiento de la vegetación arbustiva y arbórea (Sanz-Elorza et al. 2003), lo que aumentaría la calidad del hábitat para las especies que se asocian con éstos hábitats más frondosos, como *Argynnis paphia*, *Hipparchia alcyone* o *Celastrina argiolus* (Tabla 3). Sin embargo, las plantas hospedadoras de algunas especies (como *Aporia crataegi*) tienen límites altitudinales superiores en la Sierra de Guadarrama, lo que a su vez impone un límite superior a la distribución de las mariposas, y por lo tanto restringe el potencial aumento de la riqueza de especies a estas altitudes. Si el cambio climático está desplazando la distribución de las mariposas fuera del rango altitudinal en el que aparecen sus plantas hospedadoras, el resultado final sería una disminución del solapamiento entre las áreas de ambas especies, y en consecuencia, una reducción en el área de distribución de las mariposas.

La denominada hipótesis “especies-energía” predice que el cambio climático provocará una disminución de la biodiversidad en las latitudes más bajas a medida que esas regiones, ahora relativamente templadas y húmedas, se vuelvan más calurosas y secas (Hawkins et al. 2003). En la península ibérica, la diversidad de especies de mariposas es menor en latitudes y altitudes bajas (Hawkins & Porter 2003; Stefanescu et al. 2004). En consecuencia, hay una “fuente” limitada de especies susceptibles de colonizar las altitudes y latitudes más altas, que podría no ser suficiente para compensar las pérdidas de biodiversidad sufridas como consecuencia del cambio climático (Ibáñez et al. 2006). Por otra parte, las especies asociadas con zonas bajas representan una reducida parte de la fauna regional de mariposas y es poco probable que algunas de ellas colonicen la Sierra de Guadarrama debido a que sus plantas hospedadoras tienen una distribución muy fragmentada o a que están ausentes de las zonas montañosas (p. e., Rabasa et al. 2005). Esta incapacidad de las especies adaptadas a altas temperaturas para colonizar las comunidades en las que se han perdido especies adaptadas a temperaturas más frías es un ejemplo de “deserción biótica de zonas bajas”, que se ha propuesto como una posible amenaza para la biodiversidad en los trópicos (Colwell et al. 2008), pero que puede también ser importante, como se ha indicado aquí, en ecosistemas mediterráneos.

■ Recomendaciones para la adaptación

a) La designación y la gestión de áreas protegidas, tales como el Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama,

deben incorporar medidas para restringir el desarrollo urbanístico, la agricultura intensiva o el aumento excesivo de infraestructuras, de modo que las especies puedan desplazar su distribución en altitud a medida que el clima se haga más cálido. La protección del hábitat en las zonas bajas circundantes es importante para salvaguardar las poblaciones en sus límites altitudinales inferiores de distribución, así como para facilitar la colonización por parte de las especies de las laderas bajas de las montañas.

b) La reforestación mediante el uso de especies nativas puede ser una medida apropiada para mitigar localmente el incremento de temperaturas. Sin embargo, lo que beneficia a la comunidad de mariposas es tener una elevada heterogeneidad de hábitats. Por lo tanto, la reforestación se ha de evitar si ésta impide los desplazamientos altitudinales de las especies (Roland et al. 2000) o si constituye una amenaza para las comunidades asociadas con praderas de montaña (Tasser & Tappeiner 2002, Van Swaay et al. 2006, Becker et al. 2007). Los usos ganaderos tradicionales pueden ser beneficiosos, pero se debería evitar un exceso de pastoreo (Thompson & Brown 1992).

c) Los planes de conservación deben asegurar que las áreas protegidas de montaña tengan suficiente heterogeneidad topográfica y de cobertura del terreno a lo largo del gradiente altitudinal. Esto puede favorecer que los microclimas adecuados para las especies estén disponibles, incluso si los requerimientos cambian a lo largo del gradiente. Por ejemplo, la mariposa *Parnassius apollo* está asociada con hábitat arbustivo en las zonas bajas y con hábitat más abierto a mayores altitudes (Ashton et al. 2009, Gutiérrez et al. 2013).

d) Las áreas protegidas pueden ejercer un papel importante reduciendo el impacto de la urbanización (p. ej. De las Heras et al. 2011), pero la fauna y la flora de estas áreas deben ser objeto de seguimientos detallados para asegurarse de que las condiciones continúan siendo adecuadas para la conservación de especies y comunidades prioritarias. Así mismo, se deben mantener seguimientos a largo plazo de las poblaciones a lo largo de gradientes altitudinales para poder evaluar la respuesta de los sistemas biológicos al cambio ambiental (Tingley & Beissinger 2009).

■ Material suplementario

La Sierra de Guadarrama es una cadena montañosa de unos 100 km de longitud, que recorre el noroeste de la comunidad de Madrid desde la posición 40° 30' N 4° 20' O en el suroeste, hasta la 41° 10' N 3° 30' O en el noreste. La altitud máxima se encuentra en el pico Peñalara (2.428 m), y la sierra está rodeada por mesetas con altitudes de ≥ 500 m (hacia el sur) y ≥ 700 m (hacia el norte) (Figura 1).

Los análisis de la temperatura y precipitación se realizaron a partir de datos de estaciones meteorológicas regionales que tenían registros completos para los periodos 1967-1973 y 1997-2003. Para cada periodo de siete años, se efectuaron regresiones lineales de la temperatura media anual y las precipitaciones con respecto a la altitud (km) (Tabla 2).

Las poblaciones de mariposas se muestrearon en hábitats abiertos (pastizales, prados y claros de bosque) en dos periodos, 1967-1973 (Montserrat 1976) y 2004-2005 (Tabla 1). En 1967-1973, se tomó una muestra de individuos de todas las especies que se observaron en cada visita, pero el número de visitas a cada localidad y la duración de las mismas fue variable. En 2004-2005, se muestrearon 20 localidades cada dos semanas entre mayo y octubre, 80 localidades en 2004 cada tres semanas entre mayo y agosto y 81 localidades en 2005 cada tres semanas entre mayo y agosto. En todos los casos, las mariposas se registraron a lo largo de transectos estandarizados de 500 m de longitud en condiciones adecuadas para la actividad de estos insectos (Pollard & Yates 1993). La distancia media entre las localidades más próximas fue de 6,2 km en 1967-1973, y de 1,9 km en 2004-2005.

Para controlar las diferencias en el esfuerzo de muestreo entre los dos periodos de estudio, las localidades de 2004-2005 se dividieron de acuerdo con 6 intervalos de altitud de 200 m, cada uno de las cuales cubría más del 7% de la superficie de la región (Figura 1). Los datos fueron re-muestreados en grupos aleatorios de visitas a las localidades para tener el mismo número de visitas en cada intervalo de altitud en los dos periodos. El proceso de re-muestreo se explica con mayor detalle en Wilson et al. (2005, 2007). La Tabla 3 resume los datos re-muestreados para aquellas especies que tuvieron más de 20 individuos observados en ambos periodos de estudio, excluyendo doce especies que aparecieron en los 6 intervalos de altitud de 200 m en los dos periodos (Wilson & Gutiérrez 2011).

El análisis de los cambios en la distribución de las especies de mariposas a lo largo del gradiente altitudinal se describe en Wilson et al. (2005). Los análisis se limitaron a aquellas especies que cumplieron con una serie de criterios que permitieron afirmar con bastante fiabilidad que se había registrado con precisión su distribución altitudinal: 1) especies presentes en $\geq 10\%$ y $\leq 90\%$ de las localidades; 2) especies con un solo periodo de vuelo anual y con un máximo de abundancia entre finales de mayo y agosto; 3) especies de zonas abiertas y con plantas hospedadoras herbáceas (Tolman & Lewington 1997); 4) especies no migratorias. Para evitar la inclusión de individuos divagantes en los análisis, se consideró que una especie estaba “presente” en una localidad sólo si se observaban dos o más individuos.

La altitud óptima se modelizó para 23 especies (que cumplieron los criterios de análisis) mediante regresión logística, usando la presencia-ausencia frente a la altitud. Los modelos de regresión logística obtenidos para 1967-1973 y 2004 se utilizaron para calcular la probabilidad de ocupación de cada especie en un área rectangular de 6.400 km² centrada en la Sierra de Guadarrama (coordenadas UTM: ángulo suroeste 30TUK8575, ángulo noreste 30TVL6555), tomando como base un modelo digital del terreno con una resolución de 100 x 100 m (Farr et al. 2007). Para cada especie y periodo de estudio, se determinó el cambio en el área habitable ocupada con una probabilidad $\geq 20\%$.

Los desplazamientos de los límites de distribución de las especies podrían haber sido causados por cambios en su área de distribución: las especies en

expansión podrían haber colonizado altitudes superiores e inferiores mientras que las especies en retracción podrían haber desaparecido de altitudes altas y bajas (Thomas & Lennon 1999; Hill et al. 2002). Para controlar estos efectos, se llevaron a cabo regresiones entre los cambios en altitud mínima y máxima frente al cambio en la ocupación (proporción de localidades ocupadas por una especie) entre los dos periodos: los puntos de corte de estas regresiones indican la magnitud del desplazamiento de los límites altitudinales una vez que se han controlado los efectos de los cambios en ocupación. El cambio de ocupación se calculó como la diferencia entre la proporción media de localidades ocupadas en las muestras aleatorias de 2004 y la proporción de localidades ocupadas en 1967-1973, dividida por la proporción de localidades ocupadas en 1967-1973.

Para determinar los cambios temporales en los patrones de riqueza y composición de especies de las comunidades con la altitud, se realizaron análisis con aquellas localidades en las que se llevó a cabo un mayor esfuerzo de muestreo, cuantificado mediante el software libre EstimateS (Colwell 2005). Los criterios de selección de localidades para los análisis se detallan en Wilson et al. (2007), que se cumplieron en 17 de las localidades muestreadas en 1967-1973 y en 20 de las estudiadas en 2004-2005.

La riqueza de especies observada se calculó como el número total de especies registradas en todas las visitas. Para analizar la relación entre la riqueza de especies y la altitud y el periodo de estudio (1967-1973 respecto a 2004-2005), se realizaron modelos lineales generalizados (GLMs) con la riqueza de especies como variable dependiente, y como independientes la altitud (km) y su término cuadrático (altitud²), el periodo de estudio (1967-1973 o 2004-2005) y el esfuerzo de muestreo (la tasa final de acumulación de especies calculada con el programa EstimateS; para más información, véase Wilson et al. 2007).

La composición de especies (presencia-ausencia) se analizó mediante métodos de ordenación restringida (análisis de correspondencia canónica -CCA-, y CCA parcial) realizados con el programa CANOCO (ter Braak & Šmilauer 2002). Los CCAs se llevaron a cabo incluyendo la matriz de especies* muestras y dos variables ambientales (altitud y periodo de estudio). La altitud fue tratada como una variable continua y el periodo como una variable nominal con dos categorías, 1967-1973 y 2004-2005. Los posibles cambios en la composición de especies entre los dos periodos de estudio se examinaron mediante la representación gráfica de la altitud de cada localidad frente a sus puntuaciones del primer eje del CCA parcial (Figura 5b, c). Así mismo, se realizó un ANCOVA (análisis de covarianza) con la altitud como variable dependiente y, como independientes, el periodo de estudio, las puntuaciones del CCA y la interacción entre ambos factores. Se encontró un cambio sistemático en la composición de especies a lo largo del gradiente altitudinal reflejado en los efectos significativos del periodo y la altitud y la ausencia de una interacción significativa entre ambas variables. El ANCOVA con la altitud como variable dependiente y las puntuaciones obtenidas para eje CCA 1 y el periodo de estudio como independientes dio como resultado una diferencia entre los puntos de corte de $0,293 \pm 0,026$ kilómetros.

■ Referencias bibliográficas

- Araújo MB, Thuiller W, Pearson RG (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33: 1712-1728
- Ashton S, Gutiérrez D, Wilson RJ (2009) Effects of temperature and elevation on habitat use by a rare mountain butterfly: implications for species responses to climate change. *Ecological Entomology* 34: 437-446
- Becker A, Körner C, Brun J-J, Guisan A, Tappeiner U (2007) Ecological and land use studies along elevational gradients. *Mountain Research and Development* 27:58-65
- Chen I, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333:1024-1026
- Colwell RK (2005) EstimateS: *Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 7.5. User's Guide and application at: <http://purl.oclc.org/estimates>. Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, CT.
- Colwell RK, Brehm G, Cardelús CL, Gilman AC, Longino JT (2008) Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322:258-261
- De las Heras P, Fernández-Sañudo P, López-Estébanez N, Roldán MJ (2011) Territorial dynamics and boundary effects in a protected area of the Central Iberian Peninsula. *Central European Journal of Geosciences* 3:1-11
- Farr TG, Rosen PA, Caro E, Crippen R, Duren R, Hensley S, Kobrick M, Paller M, Rodriguez E, Roth L, Seal D, Shaffer S, Shimada J, Umland J, Werner M, Oskin M, Burbank D, Alsdorf D (2007) The Shuttle Radar Topography Mission. *Reviews of Geophysics* 45: RG2004
- Franco AMA, Hill JK, Kitchke C, Collingham YC, Roy DB, Fox R, Huntley B, Thomas CD (2006) Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. *Global Change Biology* 12:1545-1553
- García-Barros E, Munguira ML, Martín Cano J, Romo Benito H, García-Pereira P, Maravalhas ES (2004) *Atlas de las Mariposas diurnas de la Península Ibérica e islas Baleares (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea)*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, 212 pp.
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227
- González-Bernáldez F (1981) *Ecología y Paisaje*. Blume, Madrid. 250 pp.
- Gutiérrez D, Harcourt J, Díez SB, Gutiérrez Illán J, Wilson RJ (2013) Models of presence-absence estimate abundance as well as (or even better than) models of abundance: the case of the butterfly *Parnassius apollo*. *Landscape Ecology* 28: 401-413
- Gutiérrez Illán J, Gutiérrez D, Wilson RJ (2010a) The contributions of topoclimate and land cover to species distributions and abundance: fine resolution tests for a mountain butterfly fauna. *Global Ecology and Biogeography* 19: 159-173
- Gutiérrez Illán J, Gutiérrez D, Wilson RJ (2010b) Fine scale determinants of butterfly species richness and composition in a mountain region. *Journal of Biogeography* 37: 1706-1720
- Gutiérrez Illán J, Gutiérrez D, Díez SB, Wilson RJ (2012) Elevational trends in butterfly phenology: implications for species responses to climate change. *Ecological Entomology* 37:134-144
- Hampe A, Petit RJ (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8:461-467
- Hawkins BA, Porter EE (2003) Water-energy balance and the geographic pattern of species richness of western Palearctic butterflies. *Ecological Entomology* 28: 678-686
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guégan J-F, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Porter EE, Turner JRG (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105-3117
- Herrera CM (1987) Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50:79-90
- Hewitt GM (2004) Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359:183-195
- Hickling R, Roy DB, Hill JK, Fox R, Thomas CD (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology* 12:450-455
- Hill JK, Thomas CD, Fox R, Telfer MG, Willis SG, Asher J, Huntley B (2002) Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 2163-2171
- Huntley B, Birks HJB (1983) *An atlas of past and present pollen maps for Europe*. Cambridge University Press. 667 pp.
- Ibáñez I, Clark JS, Dietze MC, Feeley K, Hersh M, LaDeau S, McBride A, Welch NE, Wolosin MS (2006) Predicting biodiversity change: outside the climate envelope, beyond the species-area curve. *Ecology* 87: 1896-1906
- López-García JM, Blain H-A, Allué E, Bañuls S, Bargalló A, Martín P, Morales JI, Pedro M, Rodríguez A, Solé A, Oms FX (2010) First fossil evidence of an "interglacial refugium" in the Pyrenean region. *Naturwissenschaften* 97:753-761

- López-Estébanez N, Allende F, Fernández-Sañudo P, Roldán Martín MJ, De Las Heras P (2012) Cartography of landscape dynamics in Central Spain. En: Bateira C, editor. *Cartography - A Tool for Spatial Analysis*. In Tech, www.intechopen.com. pp. 227-250
- Maclean I, Wilson RJ (2011) Recent ecological responses to climate change support predictions of high extinction risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:12337-12342
- Merrill RM, Gutiérrez D, Lewis OT, Gutiérrez J, Diez SB, Wilson RJ (2008) Combined effects of climate and biotic interactions on the elevational range of a phytophagous insect. *Journal of Animal Ecology* 77:145-155
- Montserrat VJ (1976) *La distribución ecológica de las mariposas diurnas del Guadarrama*. Tesis, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 376 pp.
- Morgan-Brown T, Jacobson SK, Wald K, Child B (2010) Quantitative assessment of a Tanzanian integrated conservation and development project involving butterfly farming. *Conservation Biology* 24:563-572
- Nogués-Bravo D, Araújo MB, Romdal T, Rahbek C (2008) Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature* 453:216-220
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 37:637-669
- Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK, Thomas CD, Descimon H, Huntley B, Kaila L, Kullberg J, Tammaru T, Tennent WJ, Thomas JA, Warren M (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399:579-583
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42
- Pollard E, Yates TJ (1993) *Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation*. Chapman & Hall, London, 174 pp.
- Rabasa SG, Gutiérrez D, Escudero A (2005) Egg laying by a butterfly on a fragmented host plant: a multi-level approach. *Ecography* 28: 629-639
- Roland J, Keyghobadi N, Fownes S (2000) Alpine *Parnassius* butterfly dispersal: effects of landscape and population size. *Ecology* 81:1642-1653
- Roy DB, Rothery P, Moss D, Pollard E, Thomas JA (2001) Butterfly numbers and weather: predicting historical trends in abundance and the future effects of climate change. *Journal of Animal Ecology* 70: 201-217
- Sanz-Elorza M, Dana ED, González A, Sobrino E (2003) Changes in the high-mountain vegetation of the Central Iberian Peninsula as a probable sign of climate warming. *Annals of Botany* 92:273-280
- Settele J, Kudrna O, Harpke A et al (2008) *Climatic Risk Atlas of European Butterflies*. BioRisk 1 special issue. Pensoft, Sofia-Moscow, 710 pp.
- Soberón J, Nakamura M (2009) Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:19644-19650
- Stefanescu C, Herrando S, Páramo F (2004) Butterfly species richness in the north-west Mediterranean Basin: the role of natural and human-induced factors. *Journal of Biogeography* 31: 905-915
- Sunday JM, Bates AE, Dulvy NK (2012) Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change* 2: 686-690
- Tasser E, Tappeiner, U (2002) Impact of land use changes on mountain vegetation. *Applied Vegetation Science* 5:173-184
- ter Braak CJF, Šmilauer J (2002) *CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination* (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, New York, 500 pp.
- Thomas CD (2010) Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions* 16:488-495
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, de Siqueira MF, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson AT, Phillips OL, Williams SE (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148
- Thomas CD, Franco A, Hill JK (2006) Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends in Ecology and Evolution* 21:415-416
- Thomas CD, Lennon JJ (1999) Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399:213
- Thomas JA (2005) Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B-Biological Sciences* 360:339-357
- Thompson DBA, Brown A (1992) Biodiversity in montane Britain: habitat variation, vegetation diversity and some objectives for conservation. *Biodiversity and Conservation* 1:179-208
- Tingley MW, Beissinger SR (2009) Detecting range shifts from historical species occurrences: new perspectives on old data. *Trends in Ecology and Evolution* 24:625-633
- Tingley MW, Koo MS, Moritz C, Rush AC, Beissinger SR (2012) The push and pull of climate change causes heterogeneous shifts in avian elevational ranges. *Global Change Biology* 18:3279-3290

- Tolman T, Lewington R (1997) *Butterflies of Britain and Europe*. HarperCollins, London, 320 pp.
- Van Swaay C, Warren MS, Lois G (2006) Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insect Conservation* 10:189-209
- Vaughan N (1997) The diets of British bats (Chiroptera). *Mammal Review* 27:77-94
- Wilson JD, Morris AJ, Arroyo BE, Clark SC, Bradbury RB (1999) A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 75:13-30
- Wilson RJ, Thomas CD, Fox R, Roy DB, Kunin WE (2004) Spatial patterns in species distributions reveal biodiversity change. *Nature* 432: 394-396
- Wilson RJ, Gutiérrez D, Gutiérrez J, Martínez D, Agudo R, Monserrat VJ (2005) Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters* 8:1138-1146
- Wilson RJ, Gutiérrez D, Gutiérrez J, Monserrat VJ (2007) An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology* 13:1873-1887
- Wilson RJ, Gutiérrez D (2011) Effects of climate change on the elevational limits of species ranges. En: Beever EA, Belant JL, editores. *Ecological Consequences of Climate Change: Mechanisms, Conservation and Management*. CRC Press, Taylor & Francis, Boca Raton. pp. 107-132