



Vicerrectorado de Organización Académica

Universidad de Oviedo
Universidá d'Uviéu
University of Oviedo

Vicerrectoría d'Organización Académica
Vice-rectorate for Academic Organization

CENTRO INTERNACIONAL DE POSTGRADO

Máster en Biotecnología Aplicada a la Conservación y Gestión Sostenible de Recursos Vegetales

TRABAJO FIN DE MÁSTER

Patrones de dispersión de semillas en la flora alpina de la Cordillera Cantábrica



Samuel Cabiedas Sánchez
Julio 2021

Máster en Biotecnología Aplicada a la Conservación y
Gestión Sostenible de Recursos Vegetales

TRABAJO FIN DE MÁSTER

**Patrones de dispersión de semillas en la flora alpina de
la Cordillera Cantábrica**

**Seed dispersal patterns in the alpine flora of the
Cantabrian Mountains**

Samuel Cabiedas Sánchez

TUTOR

Francisco de Borja Jiménez-Alfaro González

ÍNDICE

| | |
|-----------------------------|----|
| RESUMEN..... | 4 |
| INTRODUCCIÓN..... | 5 |
| MÉTODO..... | 6 |
| Área de estudio..... | 6 |
| Datos de vegetación..... | 8 |
| Caracteres funcionales..... | 8 |
| Análisis de datos..... | 11 |
| RESULTADOS..... | 12 |
| DISCUSIÓN..... | 16 |
| CONCLUSIÓN..... | 17 |
| BIBLIOGRAFÍA..... | 17 |

RESUMEN

El estudio se ha centrado en dar respuesta a la estimación de la abundancia local y ocupación regional de las especies de flora de alta montaña dentro de 20 áreas alpinas de la Cordillera Cantábrica. Estas áreas presentan unas formaciones calcáreas o silíceas en las que se encuentran especies especialistas de los sistemas alpinos y especies no especialistas.

Se han recogido para ello una serie de traits (variables independientes) que pueden tener una relación directa con la abundancia local y ocupación regional (variables dependientes). A partir del paquete DispeRsal del programa estadístico Rstudio se han desarrollado unos modelos de regresión lineal para intentar explicar si existe correlaciones significativas entre las variables dependientes e independientes. A su vez, se ha tenido en cuenta una diferenciación entre las especies especialistas y las no especialistas para comprobar si hay diferencias entre ambos tipos de especies.

Los resultados obtenidos en el estudio señalan que existe cierta correlación entre las variables de ocupación regional y altura de la planta para las especies no especialistas. Además, la abundancia local presenta cierta correlación con el peso de la semilla, aunque esta relación no hace distinción entre especies especialista y no especialistas por lo que sigue un patrón general. Los resultados generales muestran que aunque las relaciones entre las variables son débiles puede existir cierta influencia de alguno de los traits para la abundancia local y la ocupación regional por lo que se puede asumir que en algunos casos puede llegar a existir cierta limitación por dispersión, no obstante, los resultados sugieren que la distribución espacial de las especies está en gran parte moldeadas también por procesos del ecosistema.

ABSTRACT

The study has focused on responding to the estimation of the local abundance and regional occupation of high mountain flora species within 20 alpine areas of the Cantabrian Mountains. These areas present calcareous or siliceous formations in which specialist species of the alpine systems and non-specialist species are found.

For this purpose, a series of traits (independent variables) have been collected that may have a direct relationship with local abundance and regional occupation (dependent variables). From the DispeRsal package of the Rstudio statistical program, linear regression models have been developed to try to explain whether there are significant correlations between the dependent and independent variables. In turn, a differentiation between specialist and non-specialist species has been taken into account to check if there are differences between both types of species.

The results obtained in the study indicate that there is a certain correlation between the variables of regional occupation and plant height for non-specialist species. In addition, local abundance shows a certain correlation with the weight of the seed, although this relationship does not distinguish between specialist and non-specialist species, therefore it follows a general pattern. The general results show that although the relationships between the variables are weak, there may be a certain influence of some of the traits for local abundance and regional occupation, so it can be assumed that in some cases there may be a certain limitation due to dispersion, however, the results suggest that the spatial distribution of species is largely shaped by ecosystem processes too.

1. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas alpinos se definen como la zona biótica de las montañas que se encuentra por encima del límite del bosque, dominada principalmente por arbustos de pequeño tamaño y plantas herbáceas (Körner, 1995). Estos ecosistemas montañosos están distribuidos de forma global, en áreas delimitadas por la latitud, el clima y la temperatura (Nagy & Grabherr, 2009). Durante el pleistoceno, la mayor parte de las áreas alpinas de latitudes medias estaban cubiertas por una capa continua de hielo intercalada con zonas de afloramientos (nunataks) permitiendo que muchas especies vegetales sobrevivieran (Schönswetter et al. 2005). De hecho, la distribución y diversidad de la flora alpina ha ido siempre evolucionando de la mano del cambio climático (Harris, 2007), reduciendo su extensión geográfica desde el último máximo glacial hasta un aislamiento biogeográfico que se hace especialmente evidente en las regiones templadas del sur de Europa. Este aislamiento ha repercutido en procesos de extinción local y especiación que configuran la diversidad de plantas alpinas o de alta montaña actualmente presentes por encima del límite natural de los árboles (Taberlet et al. 1998). Un buen ejemplo son las montañas de la Península Ibérica, donde estos procesos han dado lugar a la diferenciación de comunidades vegetales relictas (Jiménez-Alfaro et al. 2012), con poblaciones de plantas alpinas sobreviviendo en refugios topográficos (Jiménez-Alfaro et al., 2006).

La dispersión por semillas juega un papel clave en la supervivencia local de las especies (Clobert et al. 2012) y el flujo de genes dentro y entre poblaciones (Matthysen, 2012). En las plantas alpinas, esta dispersión es particularmente relevante ya que sus hábitats están naturalmente fragmentados (Flantua et al. 2019). Los cambios en las condiciones ambientales debido al cambio climático (Vuille et al., 2018) también podrían hacer que la dispersión sea menos efectiva para ciertas especies (Zimmer et al., 2018). Todo esto sumado a que las plantas que crecen en comunidades naturales normalmente lo hacen dentro de un rango limitado de condiciones abióticas (Wamelink et al., 2005), definiendo una respuesta ecológica que puede expresarse como el óptimo ecológico para la regeneración y crecimiento de cada especie (Ellenberg et al., 1991).

Las estrategias de dispersión de las plantas se basan en diferentes rasgos funcionales (Bonte et al., 2012). Uno de estos rasgos es el modo de dispersión, que depende de las estructuras morfológicas de la diáspora. Existe dispersión por viento (anemocoria) (van der Pijl, 1982); por animales que transportan las semillas al ingerirlas o al adherirse en su pelaje (zoocoria) (van der Pijl, 1982); por hormigas, las cuales son atraídas por ciertas plantas que poseen un apéndice denominado eleosoma, cuya función principal es la de atraer a estos animales dispersadores (Bacchetta et al., 2008); y la balística, donde se produce una liberación explosiva de energía elástica, almacenada en el interior del fruto de la planta, dispersando así las semillas de su interior (Deegan, 2012). Otros rasgos, como la forma de crecimiento y la altura de la planta, también influyen en las distancias de dispersión, ya que las especies con mayor altura alcanzan distancias de dispersión más largas (Tamme et al., 2014; Thomson et al., 2010). Además, hay que tener en cuenta otros rasgos como la masa de la semilla y la velocidad terminal de cada diáspora, que junto a la forma de crecimiento permiten hacer predicciones razonables sobre las distancias máximas de dispersión (Tamme et al., 2014).

La capacidad de dispersión de especies alpinas puede ayudar a conocer sus patrones de rareza y amenaza. De hecho, la evaluación de la distribución espacial de especies raras es una de las principales cuestiones a resolver para la planificación y gestión de la conservación (Rondinini et al., 2006). Definir rareza no es un tema trivial, cada investigador tiene su propia definición en función del marco ecológico y espacial (Gaston 1994). El hecho de que estudios anteriores no hayan identificado una causa única de rareza puede deberse a las muchas formas que la rareza puede adoptar en la naturaleza

(Broennimann et al., 2005). La forma más sencilla de evaluar el grado de rareza de una especie es cuantificar su distribución geográfica, pudiendo evaluarse a escala regional como mundial, lo cual puede conducir a diferentes prioridades para la conservación de la biodiversidad regional y mundial (Broennimann et al., 2005). Rabinowitz (1981) propuso siete tipos de rarezas basados en rango geográfico, especificidad de hábitat y tamaño local de la población de una especie. De este modo, las especies son raras si tienen un rango restringido, si están presentes en uno o pocos hábitats específicos, y/o si sus poblaciones son siempre pequeñas (Rabinowitz, 1981). La capacidad de dispersión de cada especie puede influir en estos patrones de rareza, especialmente en sistemas alpinos que se comportan como islas terrestres donde las características funcionales de las especies determinan su persistencia o extinción (Flather, 2007). Sin embargo, existen aún pocos estudios que analicen las relaciones entre rareza y características funcionales relacionadas con la dispersión en especies alpinas.

El objetivo general de este estudio es evaluar si existe una relación entre caracteres funcionales de la flora alpina de la Cordillera Cantábrica con la abundancia local y la ocupación regional de estas especies. Esta relación va a estar condicionada por una serie de caracteres funcionales o predictores biológicos de las plantas relacionados con su capacidad de dispersión a diferentes escalas. Un segundo objetivo del presente trabajo es; evaluar la diferencia de esta relación entre especies especialistas, es decir, que viven únicamente en la región alpina y especies no-especialistas, aquellas que pueden vivir tanto en la región alpina como en regiones más generalistas.

2. MÉTODOS

2.1. Área de estudio

El estudio se ha llevado a cabo en 20 áreas alpinas de la Cordillera Cantábrica (*Figura 1*). Estas áreas presentan unas formaciones calcáreas o silíceas (*Figura 2*), donde la geomorfología está influenciada por las glaciaciones del Pleistoceno, la Pequeña Edad del Hielo y por procesos periglaciales actuales (Moreno et al. 2010).

En el presente estudio se analiza el índice de ocupación regional de diversas especies en los distintos macizos que componen la Cordillera Cantábrica, para así entender como de rara es una especie. Algunos de estos macizos como los Picos de Europa se caracterizan por una elevada variación topográfica que da lugar a una gran diversidad de hábitats lo que se traduce en una fuerte variación en cuanto a composición de especies (Jiménez-Alfaro et al. 2014).

Por encima del límite natural de los árboles, que en el área de estudio se corresponde con 1750 m de altitud, se localizan las comunidades alpinas objeto de estudio, formadas por pastizales de alta montaña definidas por los hábitats E4.3 (Pastizales ácidos alpinos y subalpino) y E4.4 (Pastizales calcáreos alpinos y subalpinos) de la clasificación europea EUNIS (2019). Estas comunidades se disponen formando parches interconectados interrumpidos por matorrales y rocas escarpadas. Dichas comunidades se encuentran biogeográficamente conectadas con el sistema montañoso europeo (Nava 1988; Peyre & Fuente 2011), albergando el mayor número de especies endémicas del norte de la Península Ibérica (Jiménez-Alfaro et al. 2008).

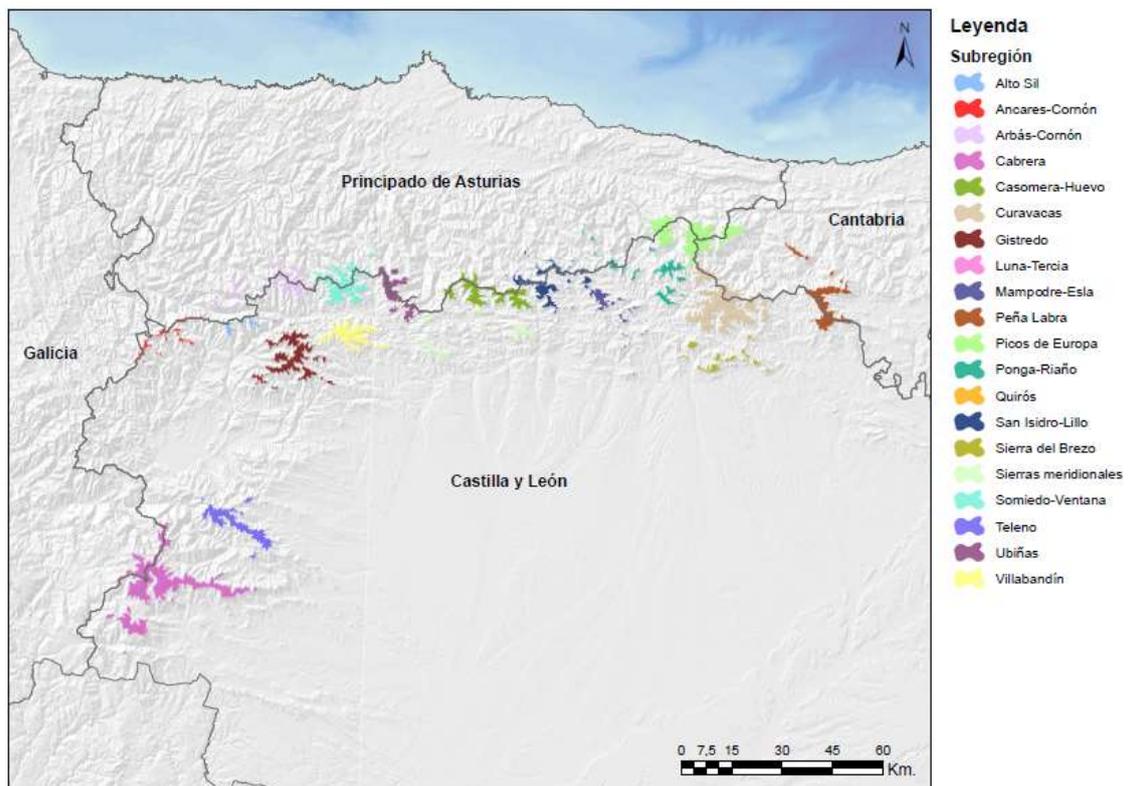


Figura 1. Mapa realizado con Qgis a partir de modelos digitales del terreno, definiendo áreas a más de 1700 metros de altura.

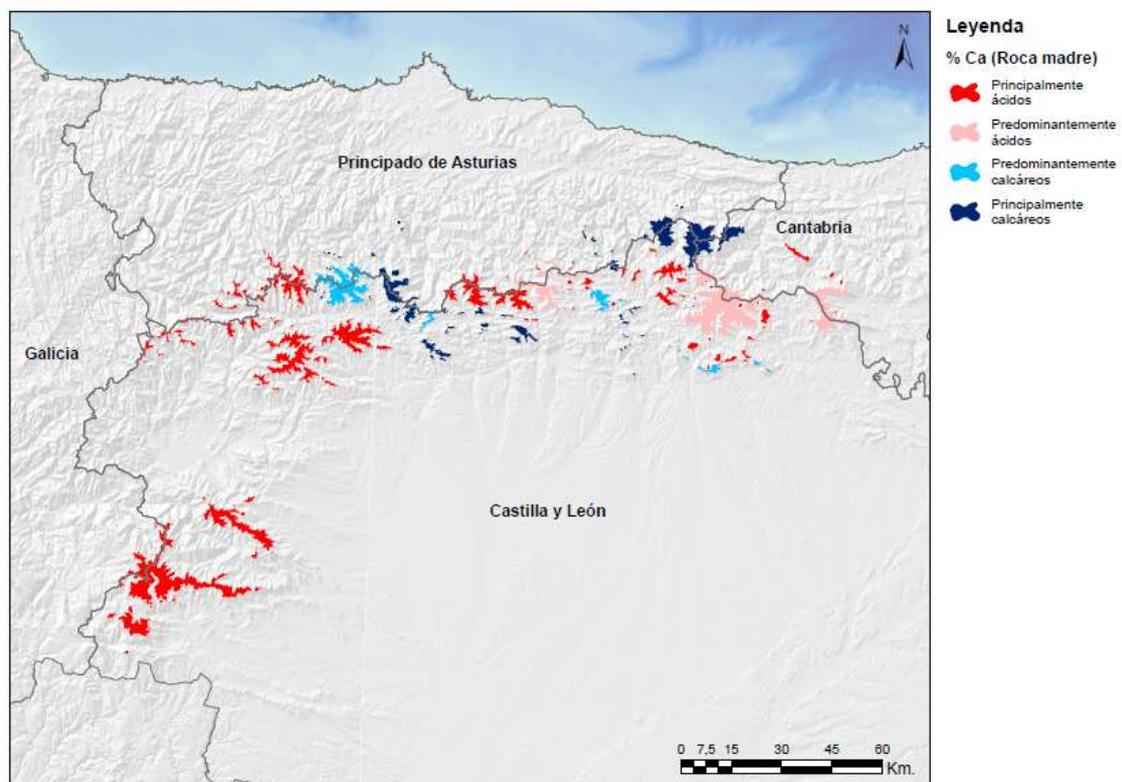


Figura 2. Mapa obtenido con Qgis para el área de estudio y una estimación de la tipología de suelo dominante, interpretado a partir de mapas litológicos y geológicos.

2.2. Datos de vegetación

Los datos utilizados en este estudio provienen de la base de datos SIVIM centrada en parcelas de vegetación de pastizales alpinos de la península ibérica (Jiménez-Alfaro & Font 2020). A partir de los nombres taxonómicos indicados en dicha base de datos, la nomenclatura de referencia usada se corresponde con el criterio utilizado en la base de datos Euro + Med (<https://www.emplantbase.org/home.html>).

A partir de esta base de datos, se ha realizado una recopilación de la vegetación de alta montaña, que corresponde a los hábitats E4.3 y E4.4 denominados como “Pastizales acidófilos alpinos y subalpinos” y “Pastizales calcáreos alpinos y subalpinos ” respectivamente (EUNIS, 2019), obteniéndose un total, de 528 especies y 812 inventarios.

La abundancia local de cada especie se ha calculado a partir del valor medio de cobertura sobre todos los inventarios en que aparece la especie. Los valores de cobertura originales se basan en una estimación del área cubierta por cada especie en el área de muestreo, variando generalmente entre 4 y 20 m².

El valor de ocupación regional para cada una de las especies se ha calculado a partir del número de subregiones en que aparece una especie, dividido por el total de regiones.

El número total de regiones es de 19 de las cuales 16 son para especies con preferencia silíceas y 6 para especies con preferencia calcárea (*Figura 2*). La preferencia de sustrato se ha calculado a partir de la matriz de inventarios, dividiendo todo en dos grupos con el método TWINSpan, el cual sirve para clasificar la vegetación perteneciente a grupos similares, diferenciando grupos homogéneos como en este caso la vegetación silícea y la calcárea. Posteriormente se ha evaluado la afinidad de cada especie por uno de los dos grupos mediante el índice de Fisher. Cuando una especie mostraba una afinidad significativa por un grupo ($P < 0.05$) se ha denominado como "silícea" o "calcárea". Las especies que no presentaban afinidad estadísticamente significativa con un tipo de hábitat/sustrato se han identificado como "indiferente".

Por otro lado, se ha diferenciado entre plantas especialistas (131 especies) y no especialistas (397 especies), para ello se ha valorado si la especie podía vivir en un amplio rango de condiciones ambientales (no especialistas) o si por el contrario su rango era muy estrecho (especies especialistas) pudiendo vivir únicamente en ambientes específicos, en este caso en regiones alpinas.

2.3. Caracteres funcionales

Teniendo en cuenta estudios similares (Tovar et al 2020), se han recopilado caracteres funcionales o “traits” (*tabla 1*) con el objetivo de conocer diferentes rasgos que pueden influir en las estrategias de dispersión de las plantas.

Tabla 1. Traits recopilados

| Traits |
|---------------------------|
| Altura de liberación (AL) |
| Altura de la planta (AP) |
| Forma de crecimiento (FC) |
| Forma de vida (FV) |
| Hábitat (H) |
| Modo de dispersión (MD) |
| Masa de la semilla (MS) |
| Velocidad terminal (VT) |

Estos rasgos se han identificado como rasgos clave para determinar la distancia de dispersión de las plantas. (Tamme et al., 2014). Basados en el modo de dispersión (*tabla 2*), la masa y la altura de liberación de la diáspora junto a su velocidad terminal y la forma de crecimiento de la planta. Los traits que se presentan en este estudio se han recogido a partir de cuatro fuentes; (García-Gutiérrez et al., 2018), (Ladouceur et al 2019), (Royal Botanic Gardens Kew, 2021) y (The LEDA Traitbase, 2008). Las dos primeras fuentes de referencia corresponden a trabajos previos de máster o doctorado. Por otra parte, los datos de Kew son una compilación de datos de rasgos biológicos de semillas de las colecciones del MSBP (Millennium Seed Bank Partnership). Por último, “The LEDA Traitbase” es una base de datos de los rasgos de vida de la flora del noroeste de Europa. Se ha creado por tanto una base de datos que recopila todos los traits mencionados, los cuales se han ido actualizando a partir de las diferentes fuentes citadas. En algunos casos solo fue posible la recopilación de ciertos traits para algunas especies, al no disponer de datos para todas ellas.

Los traits (AL, FC, MD, PS y VT) se han introducido en el programa estadístico Rstudio y a partir del modelo implementado del paquete DispeRsal se ha estimado la variable de distancia máxima de dispersión (DMD) para cada una de las especies. Finalmente las variables utilizadas para los análisis y el diseño de los modelos de regresión lineal han sido las variables independientes (AP, DMD, FC, PS) y las variables dependientes (Abundancia local y ocupación regional) (*tabla 3*).

Tabla 2. Descripción de las categorías de modos de dispersión presentes en el estudio.

| Modo de dispersión | Agente de dispersión | Adaptaciones morfológicas | Ejemplo |
|--------------------|---|---|--|
| Autocoria | Dispersado por la gravedad (barocoria) o por dispersión balística | Fruto en cápsula que se abre por poros laterales o basales. | <p><i>Campanula glomerata</i></p>  |
| Hemerocoria | Dispersado por animales | Semillas / frutos / apéndices comestibles | <p><i>Ribes alpinum</i></p>  |
| Zoocoria | Dispersado por hormigas | Apéndice denominado eleosoma el cual contiene una serie de sustancias nutritivas en el exterior de la semilla cuya función es la de atraer a estos animales dispersadores | <p><i>Euphorbia angulata</i></p>  |
| Meteorocoria | Dispersado por el viento | Fruto en cápsula, provisto de numerosas semillas, ovales, comprimidas y aladas. | <p><i>Gentiana lutea</i> <i>subsp. Lutea</i></p>  |

Tabla 3. Variables dependientes e independientes utilizadas en el análisis de los modelos de regresión lineal.

| Variables dependientes | | Variables independientes y posibles efectos | |
|------------------------|--|---|---|
| Abundancia local | Representa el valor medio de cobertura de cada una de las especies en las comunidades muestreadas. | Peso de la semilla | Rasgo funcional. El peso de la semilla puede influir en la distancia de dispersión, afectando de esta forma a la abundancia local y a la ocupación regional |
| | | Altura de la planta | Rasgo funcional a tener en cuenta ya que guarda una relación con la altura de liberación de la semilla y por tanto con la dispersión |
| Ocupación regional | Representa el porcentaje de macizos montañosos en el que está presente cada especie en función de sus requerimientos edáficos. | Forma de crecimiento | Rasgo funcional. La especie puede ser herbácea, arbustiva o arbórea, afectando al ciclo vital y a la capacidad de persistencia de cada especie. |
| | | Distancia máxima de dispersión | Rasgo funcional estimado a partir del peso de la semilla, altura de liberación, forma de vida y velocidad terminal. |

2.4. Análisis de datos

Para examinar las relaciones de ocupación regional y abundancia local (variables dependientes) frente a las traits (variables independientes), se han diseñado modelos de regresión lineal.

Los datos utilizados para el estudio provienen de los traits anteriormente citados, recopilados en la base de datos de elaboración propia. Estos valores se han cargado en el programa estadístico DispeRsal junto a las variables dependientes de abundancia local y ocupación regional las cuales se han transformado logarítmicamente para hacer más simétrica la distribución de los datos.

Se ha examinado la variación para la abundancia local y para la ocupación regional en función del peso de la semilla, de la altura de la planta, de la forma de vida y de la distancia máxima de dispersión.

En primer lugar, se han ajustado modelos que explican cómo se ven afectadas las especies de una forma conjunta, sin hacer distinción sobre su especialidad en el área. En estos modelos el número de especies estudiadas ha sido de 528.

Para el resto de modelos se han incluido en la base de datos dos conjuntos de datos que hacen distinción entre las especies especialistas y no especialistas de los hábitats alpinos de interés. La identificación de especialistas se ha basado en la evaluación de las mismas especies a escala europea (Jiménez-Alfaro et al. 2021).

En el segundo caso, se han ajustado modelos para explicar cómo se ven afectadas ante las variables dependientes e independientes las especies especialistas, es decir, aquellas que están presente en un estrecho rango de condiciones ambientales y, por tanto, su nicho potencial es de un tamaño más reducido. Las especies estudiadas en estos modelos han sido 131 de las 528 especies totales.

Por último se han diseñado modelos para explicar cómo se ven influenciadas las especies no especialistas, aquellas que son capaces de desarrollarse en un amplio rango de condiciones ambientales y que pueden estar presentes tanto en las zonas de alta como de baja montaña. Las especies estudiadas en este modelo han sido 397 de las 528 especies totales.

3. RESULTADOS

Los histogramas obtenidos para la abundancia local (*figura 4*) y para la ocupación regional (*figura 5*) muestran una tendencia similar. En el caso de la abundancia local la mayor frecuencia de especies se sitúa entre unos valores de 0-5%, lo cual representa la dificultad de que una especie domine sobre un área determinada. Bien es cierto que existen ciertas especies que llegan a presentar valores de entre el 17-20% e incluso del 25%, estas especies suelen ser generalistas, aquellas que abarcan un rango más amplio de condiciones ambientales. Respecto a la ocupación regional se observan unos resultados similares, en este caso, la mayor frecuencia de las especies se sitúa entre valores de 0 - 0,1%, lo cual refleja también la dificultad de que una especie esté presente en un gran número de regiones.

Por otra parte, se ha recogido el modo de dispersión para 250 especies de las 528 totales (*figura 6*), ya que para las 278 especies restantes no fue posible saber con seguridad su tipo de dispersión. De estas 250 especies el modo de dispersión más común ha sido el de autocoria con 113 especies y un 45,2%, seguido de zoocoria con 64 especies y un 25,6%, de hemerocoria con 48 especies y un 19,2% y por último de meteorocoria con 18 especies y un 7,2%. 7 de estas especies el 2,8%, presentaban otro tipo de dispersión que no fue posible de especificar ya que no lo reconocía el paquete de DispeRsal.

En un análisis global de las especies estudiadas (*tabla 4*) se ha observado que la variable dependiente “ocupación regional” tiene una alta correlación con la variable independiente “altura de la planta”. A pesar de que R^2 presenta un valor bajo (0,08), el valor de P value; (0 ****) ofrece una alta correlación entre ambas variables. Se ha observado también cierta correlación entre la variable dependiente “abundancia local” y la variable independiente “peso de la semilla”, con un valor de P value de; (0,021 ***). De la misma forma ocurre entre la variable dependiente “abundancia local” y la variable independiente “altura de la planta” con un valor de P value de (0,06 “.”). Ambas relaciones presentan un efecto muy reducido y por tanto una relación débil.

En el análisis para las especies especialistas (*tabla 5*) se ha observado cierta correlación entre abundancia local y peso de la semilla, esta relación presenta un efecto reducido por lo que la relación es débil entre ambas variables. Respecto al resto de interacciones entre las distintas variables no se ha observado ningún tipo de relación, por lo que en el caso de las especies especialistas se puede confirmar que no existe una limitación por dispersión a partir de las variables propuestas.

Respecto al análisis para las especies no especialistas (*tabla 6*) se ha observado correlación entre la variable dependiente “altura de la planta” y la variable independiente “ocupación regional” por lo que le esta relación sería exclusiva para las especies no especialistas. A pesar de que R^2 presenta unos valores bajos (0,06), el valor de P value (0,001 “**”) ofrece una alta correlación entre ambas variables, por lo que se puede afirmar que esta relación limita de cierta manera la dispersión para las especies no especialistas. Se ha observado también en este análisis una correlación entre abundancia y peso de la semilla, pero esta relación sigue un patrón general ya que no hace distinción entre especies especialistas y no especialistas, por lo que únicamente da respuesta para el conjunto global de especies.

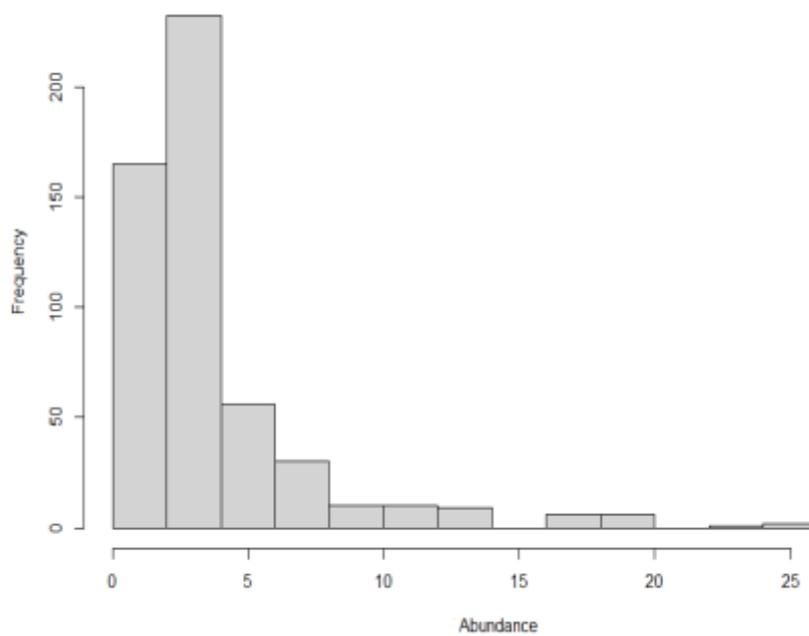


Figura 4. Histograma de abundancia local para el conjunto de especies estudiadas

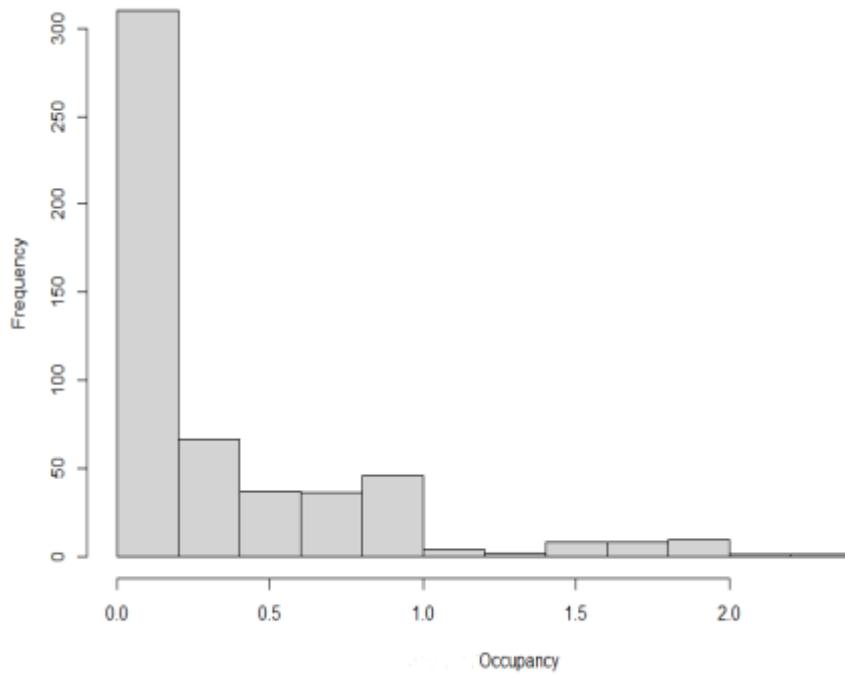


Figura 5. Histograma de ocupación regional para el conjunto de especies estudiadas

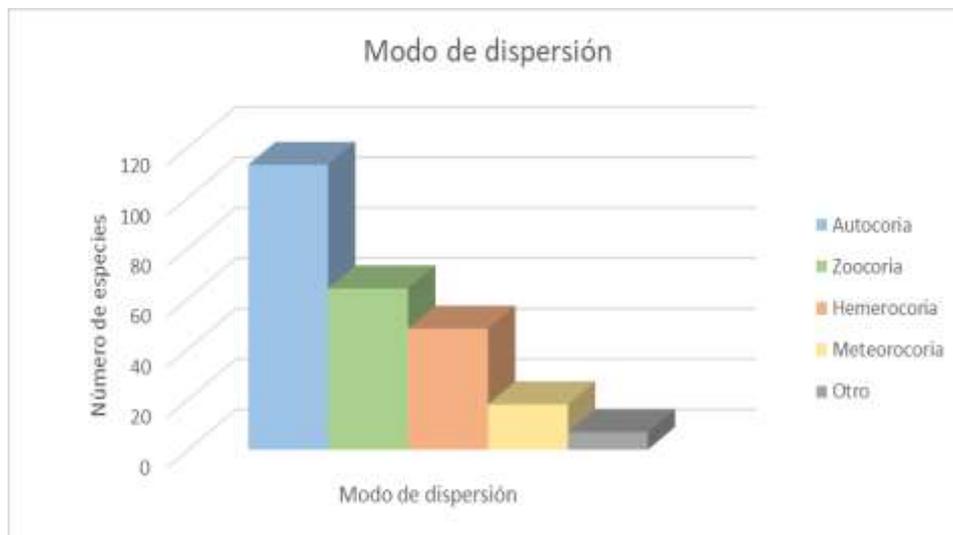


Figura 6. Modo de dispersión de las especies estudiadas.

Tabla 4. Resultados de los modelos de regresión lineal realizados para todas las especies localizadas en el piso alpino y subalpino de la Cordillera Cantábrica. n= número de especies para esa variable. (P< 0.001 '***', P< 0.01 '**', P< 0.05 '*', P< 0.1 '.', P> 0.1 (ns))

| | Global | | | |
|--|------------------|----------------|--------------------|----------------|
| | Abundancia local | | Ocupación regional | |
| | P value | R ² | P value | R ² |
| Peso de la semilla (n=401) | 0,021 (*) | 0,01 | 0,308 (ns) | 0 |
| Altura de la planta (n=232) | 0,060 (.) | 0,01 | 0 (***) | 0,08 |
| Forma de crecimiento (n=528) | 0,730 (ns) | 0 | 0,178 (ns) | 0 |
| Distancia máxima de dispersión (n=164) | 0,359 (ns) | 0 | 0,136 (ns) | 0,01 |

Tabla 5. Resultados de los modelos de regresión lineal realizados para las especies especialistas localizadas en el piso alpino y subalpino de la Cordillera Cantábrica. n= número de especies para esa variable. (P< 0.001 '***', P< 0.01 '**', P< 0.05 '*', P< 0.1 '.', P> 0.1 (ns))

| | Especialistas | | | |
|---------------------------------------|------------------|----------------|--------------------|----------------|
| | Abundancia local | | Ocupación regional | |
| | P value | R ² | P value | R ² |
| Peso de la semilla (n=99) | 0,032 (*) | 0,04 | 0,615 (ns) | 0 |
| Altura de la planta (n=63) | 0,614 (ns) | 0 | 0,114 (ns) | 0,04 |
| Forma de crecimiento (n=131) | 0,340 (ns) | 0,01 | 0,178 (ns) | 0 |
| Distancia máxima de dispersión (n=27) | 0,563 (ns) | 0,01 | 0,465 (ns) | 0,02 |

Tabla 6. Resultados de los modelos de regresión lineal realizados para las especies no especialistas localizadas en el piso alpino y subalpino de la Cordillera Cantábrica. n= número de especies para esa variable. (P< 0.001 '***', P< 0.01 '**', P< 0.05 '*', P< 0.1 '.', P> 0.1 (ns))

| | No especialistas | | | |
|--|------------------|----------------|--------------------|----------------|
| | Abundancia local | | Ocupación regional | |
| | P value | R ² | P value | R ² |
| Peso de la semilla (n=302) | 0,033 (*) | 0,01 | 0,441 (ns) | 0 |
| Altura de la planta (n=169) | 0,685 (ns) | 0 | 0,001 (**) | 0,06 |
| Forma de crecimiento (n=397) | 0,245 (ns) | 0,01 | 0,085 (ns) | 0,01 |
| Distancia máxima de dispersión (n=137) | 0,253 (ns) | 0 | 0,434 (ns) | 0 |

4. DISCUSIÓN

En el histograma de la abundancia se ha observado como un gran número de las especies estudiadas presentaba un porcentaje muy bajo, el resultado de este histograma sigue la lógica, ya que en la mayor parte de los ecosistemas solamente abunda un bajo número de especies, mientras que la mayor parte de las especies son poco abundantes y por tanto raras. (Preston, 1948). Las especies más abundantes se corresponden en la gran mayoría de los casos con especies no especialistas, mientras que las especies raras, es decir, especialistas presentan valores de abundancia menores. Por lo que los valores más altos de abundancia deberían de pertenecer en mayor medida a las especies no especialistas. Estas especies al ocupar una mayor cobertura es probable que tenga una mayor cantidad de descendencia, lo cual se convierte en un proceso de retroalimentación positiva. De esta forma, solo unas pocas especies estarán ampliamente extendidas en una región determinada mientras que la mayor parte de las especies (especialistas) tendrán una presencia más escasa en la zona (Verberk, 2011). El histograma de la ocupación sigue una tendencia similar al de abundancia, ya que para especies estrechamente relacionadas y ecológicamente parecidas, la ocupación regional se correlaciona positivamente con la abundancia local (Brown, 1984).

La dispersión por autocoria ha sido la mayoritaria, la cual se basa en dispersar las semillas sin ninguna ayuda externa. Esta dispersión puede producirse por la acción de la gravedad o de la balística donde las semillas son expulsadas de forma explosiva por dehiscencia del fruto (Vittoz y Engler, 2007). Este método limita la distancia de dispersión ganando en abundancia local pero no en ocupación regional. (Vittoz y Engler, 2007). Por lo que en las regiones estudiadas es probable que exista una alta densidad de especies, pero también que exista una mayor dificultad a la hora de llegar a nuevos macizos montañosos.

La relación obtenida en el análisis global entre la variable dependiente “ocupación regional” y la variable independiente “altura de la planta” puede deberse a que, a mayor altura de la planta, mayor altura en la liberación de las semillas, aumentando de esta forma la distancia de dispersión y por tanto facilitando la colonización de nuevas regiones más alejadas (Tamme et al., 2014; Thomson et al., 2010). Por otra parte, se observa una relación entre abundancia local y semilla, lo cual indica que cuanto mayor sea el peso de la semilla mayor dificultad existirá para una mayor dispersión, por lo que las semillas van a quedar cerca de la planta madre, formando comunidades y aumentando por tanto la abundancia local de esa especie. En cuanto a la forma de crecimiento no existe ninguna correlación significativa para ninguna de las variables dependientes, esto puede deberse a que esta variable afecta más al ciclo vital y a la capacidad de persistencia de cada especie que a la dispersión. Para la variable de distancia máxima de dispersión tampoco se ha obtenido ninguna correlación, siendo algo a tener en cuenta ya que a priori debería de presentar algún tipo de relación con ambas variables dependientes, sin embargo, en este análisis no ha ocurrido. Esto puede deberse a la falta de datos del trait “velocidad terminal” el cual fue uno de los rasgos funcionales empleados para estimar esta variable, pero el cual no fue posible recopilar para un gran número de especies. Además, los valores que si fueron recopilados podrían estar sesgados hacia especies situadas más en la parte de Centro Europa.

En el análisis de las especies especialistas se observa una correlación significativa con la variable dependiente “abundancia local” y la variable independiente “peso de la semilla”, esta relación sigue la misma tónica que en el análisis global. La relación entre ambas variables muestra que cuanto mayor sea el peso de la semilla mayor será la abundancia local de la especie ya que estará más limitada a la hora de dispersar a distancias más alejadas sus semillas.

Respecto al análisis de las especies no especialistas, se observa una alta correlación entre la variable dependiente “altura de la planta” y la variable independiente “ocupación regional” por lo que le esta relación sería específica para las especies no especialistas, diferenciándolas por tanto en este aspecto de las especialistas. Por lo que se puede afirmar que para esta relación existe una limitación por dispersión para las especies no especialistas. Al igual que para las especialistas se ha observado también cierta correlación entre abundancia local y peso de la semilla, pero esta relación sigue un patrón general ya que no hace distinción entre especies especialistas y no especialistas, por lo que es una relación a tener en cuenta de forma global.

En conjunto, los resultados reflejan una diferenciación entre especialistas y no especialistas para la correlación entre las variables de ocupación regional y altura de la planta. De tal modo que son las especies no especialistas a partir de la relación entre ocupación regional y altura de la planta las que ocuparán un mayor número de regiones. El resto de correlaciones existentes son débiles, aun así se puede dictaminar que algunos de los traits propuestos tienen cierta relación directa con la abundancia local o la ocupación regional de las especies estudiadas, existiendo por tanto en algunos casos limitación en la dispersión.

5. CONCLUSIÓN

El estudio ha tratado de dar respuesta a la pregunta inicial sobre si la capacidad de dispersión de las especies alpinas puede ayudar a conocer sus patrones de rareza y amenaza, siendo esta una de las principales cuestiones a resolver para la planificación y gestión de la conservación. Por tanto, el objetivo general del estudio se ha centrado en evaluar si existía una relación entre caracteres funcionales de la flora alpina de la Cordillera Cantábrica con la abundancia local y la ocupación regional, ya que la forma más sencilla de evaluar el grado de rareza de una especie es cuantificar su distribución geográfica (Broennimann et al., 2005).

De esta forma, los resultados obtenidos en el análisis han mostrado que los patrones de abundancia local y de ocupación regional están débilmente asociados con factores deterministas, únicamente muestran cierta correlación con la altura de la planta y el peso de la semilla, lo que sugiere que la distribución espacial de las especies está en gran parte moldeadas principalmente por procesos de ecosistema y nicho, y no tanto por rasgos asociados con la capacidad de dispersión, por lo que la integración de factores ecológicos se debe considerar un paso fundamental hacia una comprensión más mecanicista de los patrones de ocupación regional y abundancia local de las especies (Blackburn et al., 2006). Sería, por tanto, oportuna la realización de más estudios con un mayor número de especies y de datos que puedan llegar a aportar nuevos resultados o a confirmar los obtenidos en el presente estudio.

6. BIBLIOGRAFÍA

Albert, M. J., Bañares, Á., Copete, M. Á., Escudero, A., Ferrandis, P., Iriondo, J. M., ... & Torres, E. (2011). Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España. Manual de metodología del trabajo corológico y demográfico. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.

Alvarez, M., Moeseler, B. M., & San Martín, C. (2013). Tendency and distribution indices for ordinal variables applied to Ellenberg indicator values. *Gayana Botanica*, 70(2), 225-233.

Bacchetta G., Bueno Sánchez A., Fenu G., Jiménez-Alfaro B., Mattana E., Piotto B. & Virevaire M. (eds). 2008. Conservación ex situ de plantas silvestres. Principado de Asturias / La Caixa. 378 pp.

Baguette, Michel, Tim G. Benton, and James M. Bullock. Dispersal ecology and evolution. Oxford University Press, 2012.

Blackburn, Tim M., Phillip Cassey, and Kevin J. Gaston. "Variations on a theme: sources of heterogeneity in the form of the interspecific relationship between abundance and distribution." *Journal of Animal Ecology* 75.6 (2006): 1426-1439.

Bonte, Dries, et al. "Costs of dispersal." *Biological reviews* 87.2 (2012): 290-312.

Broennimann, O., Vittoz, P., Moser, D., & Guisan, A. (2005). Rarity types among plant species with high conservation priority in Switzerland. *Botanica Helvetica*, 115(2), 95-108.

Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The american naturalist*, 124(2), 255-279.

Craven, D., Weigelt, P., Wolkis, D., & Kreft, H. (2021). Niche properties constrain occupancy but not abundance patterns of native and alien woody species across Hawaiian forests. *Journal of Vegetation Science*, e13025.

Deegan, R. D. (2012). Finessing the fracture energy barrier in ballistic seed dispersal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(14), 5166-5169.

Diekmann, M. (2003). Species indicator values as an important tool in applied plant ecology—a review. *Basic and applied ecology*, 4(6), 493-506.

Dittes, J. C., & Guardino, J. L. (2002). Rare plants. *Wildlife and Rare Plant Ecology of Eastern Merced County's Vernal Pool Grassland*. Vollmar Consulting, Berkeley, CA, 55-120.

Ellenberg, H. (1991). Zeigerwerte von pflanzen in Mitteleuropa. *Scr geobot*, 18, 1-248.

EUNIS. habitat classification (2019). <https://eunis.eea.europa.eu/habitats-code-browser.jsp>

Flantua, Suzette GA, et al. "The flickering connectivity system of the north Andean páramos." *Journal of Biogeography* 46.8 (2019): 1808-1825.

Flather, C. H., & Sieg, C. H. (2007). Species rarity: definition, causes and classification. *Conservation of rare or little-known species: Biological, social, and economic considerations*, 40-66.

García-Gutiérrez, T., Jiménez-Alfaro, B., Fernández-Pascual, E., & Müller, J. V. (2018). Functional diversity and ecological requirements of alpine vegetation types in a biogeographical transition zone. *Phytocoenologia*, 48(1), 77-89.

Gaston, K. J. (1994). What is rarity? In *Rarity* (pp. 1-21). Springer, Dordrecht.

Harris, S. A. (2007). Biodiversity of the Alpine Vascular Flora of the NW North American Cordillera: The Evidence from Phyto-Geography (Biodiversität der alpinen

Gefäßpflanzenflora der nordwestlichen nordamerikanischen Kordillere: Belege einer vegetationsgeographischen Betrachtung). *Erdkunde*, 344-357.

Jiménez-Alfaro, B., Bueno Sánchez, A., Fernández Prieto, J.A., 2006. *Empetrum nigrum* subsp. *nigrum*. In: Bañares, Á., Blanca, G., Güemes, J., Moreno, J.C. and Ortiz, S. (Eds.), *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España. Agenda 2006*. Dirección General para la Biodiversidad-Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas, Madrid, 92 pp.

Jiménez-Alfaro B., Bueno A. & Fernández Prieto J.A. (2008). Flora vascular endémica y subendémica orocantábrica. Pp.145-164. In: Llamas F. & Acedo, C. (eds). *Botánica Pirenaico-Cantábrica en el siglo XXI*. Área Publicaciones Universidad de León. León.

Jiménez-Alfaro, B., Fernández Pascual, E., Díaz González, T.E., Pérez Haase, A. & Ninot, J.M. (2012). Diversity of fen vegetation and related plant specialists in mountain refugia of the Iberian Peninsula. *Folia Geobotanica* 47: 403-419.

Jiménez-Alfaro, B., Marcenó, C., Bueno, A., Gavilán, R. & Obeso, J.R. (2014). Biogeographic deconstruction of alpine plant communities along altitudinal and topographic gradients. *Journal of Vegetation Science* 25: 160–171.

Jiménez-Alfaro B, Font X (2020) SIVIM Alpine – Database of high-mountain grasslands in the Iberian Peninsula. *Vegetation Classification and Survey* 1: 219-220. <https://doi.org/10.3897/VCS/2020/62232>

Jiménez-Alfaro, B., Abdulhak, S., Atorre, F., Bergamini, A., Carranza, M. L., Chiarucci, A., ... & Winkler, M. (2021). Post-glacial determinants of regional species pools in alpine grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 30(5), 1101-1115.

Kleyer, M., Bekker, R. M., Knevel, I. C., Bakker, J. P., Thompson, K., Sonnenschein, M., ... & Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of ecology*, 96(6), 1266-1274.

Körner, C. H. (1995). Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. In *Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences* (pp. 45-62). Springer, Berlin, Heidelberg.

Ladouceur, E., Bonomi, C., Bruelheide, H., Klimešová, J., Burrascano, S., Poschlod, P., ... & Jiménez-Alfaro, B. (2019). The functional trait spectrum of European temperate grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 30(5), 777-788.

Matthysen, E., et al. "Dispersal ecology and evolution." (2012).

Moreno, A., Valero-Garcés, B.L., Jiménez-Sánchez, M., Domínguez-Cuesta, M.J., Mata, M.P., Navas, A., González-Sampériz, P., Stoll, H., Farias, P., Morellón, M., Corella, J.P. & Rico, M. (2010). The last deglaciation in the Picos de Europa National Park Cantabrian Mountains, northern Spain. *Journal of Quaternary Science* 25: 1076–1091

Nagy, L. & Grabherr, G. (2009). *The Biology of Alpine Habitats*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Nava, H.S. (1988). Flora y vegetación orófila de los Picos de Europa. *Ruizia* 6: 1–243.

Peyre, G. & Font, X. (2011). Syntaxonomic revision and floristic characterization of the phytosociological alliances corresponding to subalpine and alpine grasslands of the

- Pyrenees and Cantabrian Mountains classes *Caricetea curvulae*, *Carici- Kobresietea*, and *Festuco-Seslerietea*. *Plant Biosystems* 145: 220– 232.
- Preston, F. W. (1948). The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, 29(3), 254-283.
- Rabinowitz, D. (1981). Seven forms of rarity In Synge H. (Ed.), *The biological aspects of rare plant conservation* (pp. 205–217). New York, NY: John Wiley & Sons Ltd.
- Randin, C. F., Engler, R., Normand, S., Zappa, M., Zimmermann, N. E., Pearman, P. B., ... & Guisan, A. (2009). Climate change and plant distribution: local models predict high-elevation persistence. *Global change biology*, 15(6), 1557-1569.
- Rondinini, C., Wilson, K. A., Boitani, L., Grantham, H., & Possingham, H. P. (2006). Tradeoffs of different types of species occurrence data for use in systematic conservation planning. *Ecology letters*, 9(10), 1136-1145.
- Royal Botanic Gardens Kew. (2021) Seed Information Database (SID). Version 7.1. Available from: <http://data.kew.org/sid/> (May 2021)
- Schönswetter, P., Stehlik, I., Holderegger, R., & Tribsch, A. (2005). Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology*, 14(11), 3547-3555.
- Seastedt, W. D. B. T. R. (2001). *Structure and function of an alpine ecosystem: Niwot Ridge, Colorado*. Oxford University Press.
- Skinner, M. W., & Pavlik, B. M. (1994). *California Native Plant Society's inventory of rare and endangered vascular plants of California*
- Taberlet, P., Fumagalli, L., WUST-SAUCY, A. G., & COSSON, J. F. (1998). Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular ecology*, 7(4), 453-464.
- Tamme, Riin, et al. "Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits." *Ecology* 95.2 (2014): 505-513.
- Thomson, Fiona J., et al. "Chasing the unknown: predicting seed dispersal mechanisms from plant traits." *Journal of Ecology* 98.6 (2010): 1310-1318.
- Tovar, C., Melcher, I., Kusumoto, B., Cuesta, F., Cleef, A., Meneses, R. I., ... & Carilla, J. (2020). Plant dispersal strategies of high tropical alpine communities across the Andes. *Journal of Ecology*, 108(5), 1910-1922.
- Van der Pijl, L. "Principles of dispersal." Berlin: SpringerVerlag (1982).
- Verberk, W. C. E. P. (2011). Explaining general patterns in species abundance and distributions. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 38.
- Vittoz, P., & Engler, R. (2007). Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, 117(2), 109-124.
- Vuille, Mathias, et al. "Rapid decline of snow and ice in the tropical Andes—Impacts, uncertainties and challenges ahead." *Earth-Science Reviews* 176 (2018): 195-213.

Wamelink, G. W., Goedhart, P. W., Van Dobben, H. F., & Berendse, F. (2005). Plant species as predictors of soil pH: replacing expert judgement with measurements. *Journal of vegetation science*, 16(4), 461-470.

Zimmer, Anaïs, et al. "Time lag between glacial retreat and upward migration alters tropical alpine communities." *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 30 (2018): 89-102.