



J.D. Miranda<sup>1,2\*</sup>, F.I. Pugnaire<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Estación Experimental de Zonas Áridas (CSIC). Carretera de Sacramento s/n, La Cañada de San Urbano, 04120 Almería

<sup>2</sup> Dirección Actual: Centro de Tecnología Repsol. Carretera de Extremadura, A-5, km18, 28935 Móstoles (Madrid)

\* Correo electrónico: juande.miranda@gmail.com

17

## Efecto del cambio de los patrones de precipitación sobre las comunidades vegetales semiáridas

### Resultados clave

- La gran variabilidad climática inter- e intra-anual propia de las zonas áridas sugiere una elevada resiliencia de las comunidades vegetales frente a cambios en la precipitación.
- Son necesarias reducciones drásticas en la precipitación, o largos periodos de manipulación, para observar efectos cuantificables en estas comunidades cuando son sometidas a manipulaciones experimentales.
- Por tanto, se hacen necesarios experimentos y seguimientos a largo plazo, ya que años de altas precipitaciones pueden “poner a cero” el sistema, cancelando las diferencias a corto plazo entre tratamientos.

### Contexto

Los cambios en el clima y en los usos del suelo provocados por la actividad humana afectan a la productividad, régimen hídrico y biodiversidad, provocando cambios en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Fay et al. 2000, Rustad & Norby 2002). Es probable que estas alteraciones se intensifiquen en un futuro cercano (Sala et al. 1999). Hay numerosas publicaciones que analizan los efectos potenciales del aumento de los gases de efecto invernadero en la atmósfera sobre la función y servicios de los ecosistemas. Sin embargo, una característica del cambio climático casi inexplorada, pero importante, es la alteración de los patrones de precipitación, con un aumento probable en su variabilidad (IPCC 2007, 2013). Los Modelos de Circulación General atmosférica predicen una mayor frecuencia de eventos de precipitación extrema, un número menor de días de lluvia, y periodos de sequía más largos en un futuro próximo (IPCC 2007, 2013, Rind et al. 1989). Estas alteraciones pueden tener

importantes consecuencias en procesos como el ciclo de nutrientes, el crecimiento de las plantas, o la dinámica de poblaciones y comunidades vegetales (Weltzin et al. 2003). Las evidencias actuales demuestran que la estructura y función de los ecosistemas terrestres son vulnerables a las modificaciones hidrológicas, incluso en la ausencia de cambios en la precipitación media anual (IPCC 2007, 2013, Knapp et al. 2002, Mearns et al. 1997). Por tanto, el análisis del cambio climático no debería centrarse únicamente en escenarios basados en medias climáticas (Katz & Brown 1992), sino que deben incorporar cambios estacionales en la cantidad y la frecuencia de la precipitación (Mearns et al. 1997) para poder predecir con precisión la respuesta de los ecosistemas a los futuros cambios en los regímenes de precipitación.

Los ecosistemas mediterráneos son especialmente sensibles al cambio climático debido a su elevada complejidad topográfica y heterogeneidad de usos del suelo, así como por sus marcados gradientes de disponibilidad hídrica (Lavorel et al. 1998). Los matorrales mediterráneos son en cierta medida vulnerables a la subida de las temperaturas y la disminución de disponibilidad hídrica previstos (Usedomenech et al. 1995). Regiones ya de por sí secas, como las de la cuenca Mediterránea, sufrirán con casi toda probabilidad serias consecuencias tras estos cambios (IPCC 2007). Las predicciones de lluvia a nivel regional son, sin embargo, extremadamente complejas; al contrario que el aumento de CO<sub>2</sub>, que ocurre de manera uniforme, el cambio de precipitaciones es muy dependiente de las condiciones locales (IPCC 2007, 2013).

En la cuenca Mediterránea la precipitación ha disminuido un 20% de media durante el siglo XX, aunque no de manera uniforme en todas las localidades (Esteban-Parra et al. 1998, Piñol et al. 1998). En el SE

de la Península Ibérica se espera que las condiciones del siglo XXI sean significativamente más secas que el periodo 1961-1990 (Esteban-Parra et al. 1998). Algunos estudios predicen un incremento en la precipitación invernal, principalmente en forma de eventos de gran intensidad (Frei et al. 1998), lo cual junto con un descenso de la precipitación en primavera y otoño puede tener importantes consecuencias para el funcionamiento de los ecosistemas. Se pueden acelerar, por ejemplo los procesos de desertificación (Rodrigo 2002) y reducir la productividad de los ecosistemas. Cambios estacionales en la precipitación pueden afectar la dinámica de poblaciones de ciertas especies que podrían extinguirse localmente (Pugnaire et al. 2004). Pueden tener también un profundo impacto en las interacciones planta-planta y planta-animal conduciendo a cambios en la estructura y composición de comunidades enteras (Suttle et al. 2007). Por ejemplo, la germinación de semillas en otoño podría verse dramáticamente reducida, de manera que el reclutamiento de algunas especies podría verse amenazado y podrían desaparecer en el medio plazo (Miranda et al. 2009a). En resumen, cambios en la precipitación podrían implicar una alteración del nicho de regeneración, afectando a la dinámica de poblaciones, y podrían implicar la pérdida de riqueza de especies, ya que solo las especies con una tolerancia ambiental amplia serán capaces de responder a la nueva situación ecológica (Cramer et al. 2001, Jump & Peñuelas 2005).

La mayoría de los estudios de cambio climático se han llevado a cabo en ecosistemas templados del hemisferio norte y en el Ártico, pero las respuestas pueden ser muy diferentes en ambientes más secos y cálidos (Llorens et al. 2003). Hasta donde sabemos, muy pocos experimentos han estudiado los cambios en los patrones estacionales de lluvia en ecosistemas áridos y semiáridos, y ninguno en la región Mediterránea. Por tanto, aquí presentamos el único experimento desarrollado en un ambiente semiárido Mediterráneo, donde la cantidad de precipitación y la distribución estacional de las lluvias han sido manipuladas durante más de 8 años. Las hipótesis de partida de este experimento a largo plazo fueron que la reducción de lluvia reduciría la productividad vegetal neta (NPP) de las especies anuales y empeoraría el estado fisiológico de las especies leñosas, como consecuencia de una disponibilidad hídrica menor para las plantas, mientras que un incremento en la precipitación de invierno no produciría efectos negativos. Además se presentan otros estudios realizados en los mismos ecosistemas sobre el efecto de la variación de la precipitación en la vegetación semiárida del SE ibérico. Entre ellos destacar un experimento desarrollado sobre 3 comunidades vegetales dominadas por especies anuales (Miranda et al. 2009).

La escasa precipitación en el SE es consecuencia directa de su aislamiento geográfico ocasionado por las cordilleras Béticas, un sistema montañoso formado durante la orogenia alpina que actúa como una barrera natural para la precipitación, bloqueando los frentes atlánticos que barren el resto de España, y que crea unas condiciones ambientales singulares (IGME 1999). La aridez ha sido una característica del SE Ibérico desde el Mioceno medio, hace 16 millones de años (Carrión et al. 2010). La precipitación actual está por debajo de los 350 mm en la mayor parte de esta área, y algunos sitios reciben menos de 200 mm (p. ej. Cabo de Gata, Almería). Las lluvias ocurren predominantemente en otoño y comienzos del invierno, entre septiembre y diciembre,

con un segundo pico al principio de la primavera. Existe además una marcada variabilidad inter-anual (hasta el 40%) que a menudo descarga en forma de eventos torrenciales (Lázaro et al. 2001) que pueden causar grandes inundaciones con un tremendo poder erosivo (Cantón et al. 2011, Machado et al. 2011).

Una característica común es la amplia presencia de suelos poco desarrollados con bajos niveles de materia orgánica, estabilidad de agregados y nutrientes, y baja capacidad de retención de agua, todo lo cual amplifica las condiciones de sequía para las plantas (Armas et al. 2011). De cualquier forma el SE Ibérico se encuentra entre las áreas más ricas en diversidad vegetal de Europa (~3000 especies), con abundantes endemismos locales o Ibero-Norteafricanos (Carrión et al. 2010).

## ■ Resultados y discusión

El experimento de manipulación de lluvia instalado en Tabernas (Figura 1) ha demostrado ser eficiente al excluir la precipitación de la manera prevista sin alterar las características microclimáticas (Miranda 2008, Miranda et al. 2011). Sin embargo los cambios en la cantidad de precipitación y la distribución estacional de las lluvias no produjeron respuestas consistentes a corto plazo en la vegetación, aunque sí se detectaron efectos aislados. Dos años después del inicio de la manipulación de lluvia se encontró que una de las especies anuales más abundante (*Stipa capensis*) tuvo una menor productividad anual en el tratamiento de reducción del 30% (Figura 2). Sin embargo, especies como *Asphodelus fistulosus*, *Medicago truncatula* o *Reichardia tingitana* no mostraron ningún cambio, evidenciando que las respuestas a las manipulaciones de lluvia son específicas para cada especie. Ni la productividad de la comunidad vegetal, ni el crecimiento de las especies leñosas cambió significativamente hasta cuatro años después del inicio de las manipulaciones. No obstante, se observaron respuestas en cuanto a producción de raíces y sus características a partir de los 5 años de exclusión (Padilla et al. Datos sin publicar). En resumen, podemos señalar que estos resultados sugieren una gran resiliencia (i.e. capacidad de recuperar la función y estructura después de una perturbación) de la comunidad semiárida, posiblemente adaptada a una gran variabilidad en el régimen de precipitaciones.

Dos años después del inicio de la manipulación de la lluvia los nutrientes y materia orgánica del suelo eran sólo ligeramente diferentes entre tratamientos. Se podía haber esperado que tales diferencias tuvieran un efecto directo en las comunidades vegetales, o también efectos indirectos mediante cambios en las comunidades microbianas del suelo y raíces. Sin embargo, estos cambios no se observaron. De manera similar, en un experimento realizado en Oregón (USA) sobre una estepa árida, los primeros cambios en las respuestas de la vegetación ocurrieron cuatro años después del inicio del experimento (Bates et al. 2006). La productividad de la comunidad fue mayor en el tratamiento en el que el 80% de la precipitación era distribuido en primavera (Abril-Julio). Tal retraso en la aparición de respuestas muestra una vez más la gran resiliencia de los ecosistemas áridos (Bates et al. 2006). En nuestro experimento de campo, ni una disminución de la precipitación en un 30%, ni los cambios en la distribución estacional de ésta produjeron

Figura 1



Figura 1. Ejemplo de una de las estructuras de exclusión de lluvia instaladas en Tabernas (Almería, SE España). Las bandas de policarbonato se encuentran en posición de intercepción de lluvia.

Fuente: Juan D. Miranda.

diferencias significativas en las variables medidas, probablemente porque las plantas están adaptadas a la característica variabilidad inter- e intra-anual propia de estos ambientes, donde tal variabilidad es la norma (Jump & Peñuelas 2005, Lázaro et al. 2001); en Tabernas, la variabilidad interanual puede alcanzar el 36%, y la intra-anual hasta el 207% (Capel-Molina 2000; Lázaro et al. 2001). La mayoría de las especies pueden tolerar esta variabilidad a corto plazo a través de mecanismos de plasticidad fenotípica, mediante los cuales pueden tolerar cambios en temperatura o disponibilidad de agua sin costes en su desarrollo o reproducción (Jump & Peñuelas 2005). Además, las lluvias escasas e impredecibles han modelado las comunidades vegetales adaptándolas a tales limitaciones, de forma que las plantas son capaces de utilizar los recursos obtenidos en periodos favorables para persistir en periodos más críticos (Cheson & Huntly

1989). Es particularmente llamativo sin embargo, que muchas especies leñosas que habitan en estos ambientes, son sólo moderadamente resistentes a la cavitación, y por tanto los caracteres y mecanismos asociados a una rápida y eficiente recuperación de la función fisiológica tras la sequía deben ser explorados (Miranda et al. 2010). Uno de esos mecanismos podría ser la habilidad de las plántulas para responder a la baja disponibilidad hídrica mediante un crecimiento mayor de raíces y un aumento de la superficie de absorción (Padilla et al. 2007). El crecimiento de raíces puede ser interpretado como una estrategia adaptativa para enfrentarse a un suelo seco y a una disminución de la humedad en el mismo, ya que raíces más largas permiten explorar un mayor volumen de suelo, lo cual puede garantizar la supervivencia debido a un acceso mayor a recursos hídricos permanentes (Padilla et al. 2007).

Figura 2

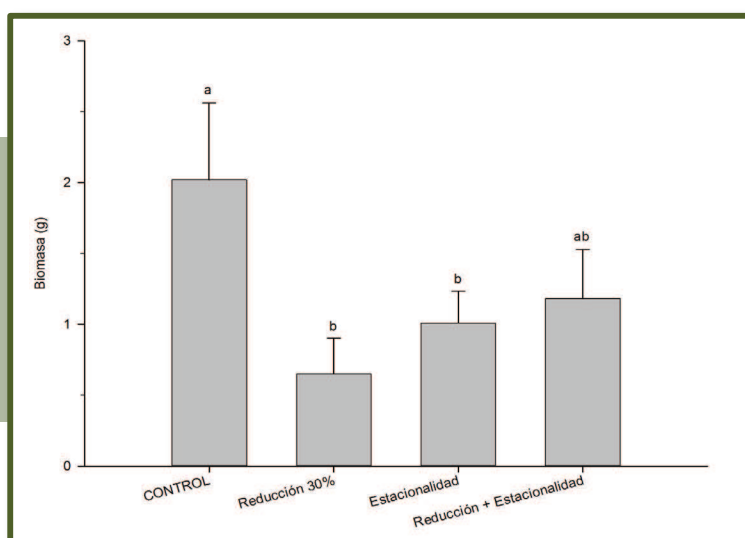


Figura 2. Productividad (biomasa total) de *Stipa capensis* en las diferentes parcelas de manipulación de lluvia. Las medidas se llevaron a cabo en mayo de 2007 cosechando todos los individuos de esta especie en dos subparcelas de 10 x 10 cm. Las columnas muestran valores medios  $\pm$  Error Estándar (n = 4). Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre tratamientos.

Fuente: Elaborado a partir de Miranda et al. (2011).

Por otro lado, es bien conocido que especies anuales y perennes en ecosistemas áridos son capaces de reanudar rápidamente el crecimiento tras un evento de lluvia (Sala & Lauenroth 1982, Pugnaire et al. 1996, Williams et al. 1998), un comportamiento que puede facilitar ventajas competitivas donde la lluvia es escasa e impredecible, tendiendo a estabilizar la biomasa en climas muy variables (Williams et al. 1998). En este sentido, Miranda et al. (2009b), con independencia del área estudiada, encontraron que una reducción del 50% en la precipitación durante un año redujo la productividad, la cobertura y la diversidad en 3 comunidades vegetales dominadas por especies anuales en el SE Ibérico (Figura 3). Sin embargo, ni una reducción del 25%, ni los cambios en la frecuencia de las lluvias (7, 14 o 28 días) parecieron afectar a estas comunidades (Figura 3). De manera similar, Yahdjian & Sala (2006) encontraron que la productividad primaria en una estepa semiárida disminuía conforme aumentaba la intercepción de lluvia. Esta relación estaba principalmente debida a la sensibilidad a la sequía de las especies herbáceas, y no de los arbustos, cuya productividad no estaba relacionada con la precipitación anual (Yahdjian & Sala 2006).

La falta de respuesta por parte de las plantas a reducciones de precipitación moderadas puede estar relacionada con la composición de la comunidad vegetal y su resistencia a la sequía. En praderas más mésicas, la productividad primaria, la fisiología y la diversidad vegetal están por lo general afectadas por la disminución de la precipitación y los cambios estacionales (Knapp et al. 2002; Fay et al. 2002). Estos cambios, sin embargo,

no afectan a las especies dominantes y subdominantes de la misma manera, ya que las dominantes suelen tener una mayor tolerancia a la variabilidad en la precipitación (Fay et al. 2003). En estos ecosistemas más mésicos se localizaron reducciones significativas en las tasas de respiración del suelo debido al incremento de los periodos de sequía, pero estas diferencias no se encontraron hasta pasados 3 años desde el inicio de las manipulaciones (Fay et al. 2000; Harper et al. 2005).

En un experimento de manipulación de lluvia en el NE de España, relativamente cercano a nuestros sitios de estudio si bien pertenece al mediterráneo subhúmedo y no semiárido como nuestra zona de estudio, tanto la temperatura como la precipitación fueron manipuladas (Beier et al. 2004). No se produjo un aumento en la productividad debido al calentamiento, pues la temperatura en este ecosistema está ya cercana al óptimo para la fotosíntesis (Peñuelas et al. 2004). Sin embargo este sitio presentó la respuesta más negativa a los tratamientos de sequía en comparación con otras 4 localidades distribuidas a lo largo de Europa incluidas en el estudio. Dos años después del comienzo de las manipulaciones, se produjo una disminución del 14% en la productividad vegetal en relación al control (Peñuelas et al. 2004), la producción de flores se redujo un 40% y el número de plántulas y la riqueza en especies también disminuyó (Lloret et al. 2004). También se produjo una reducción de la transpiración, la conductancia estomática y la tasa fotosintética en las principales especies arbustivas (Llorens et al. 2003). Por el contrario, en nuestro lugar de estudio de clima semiárido, no se detectó casi ninguna

Figura 3

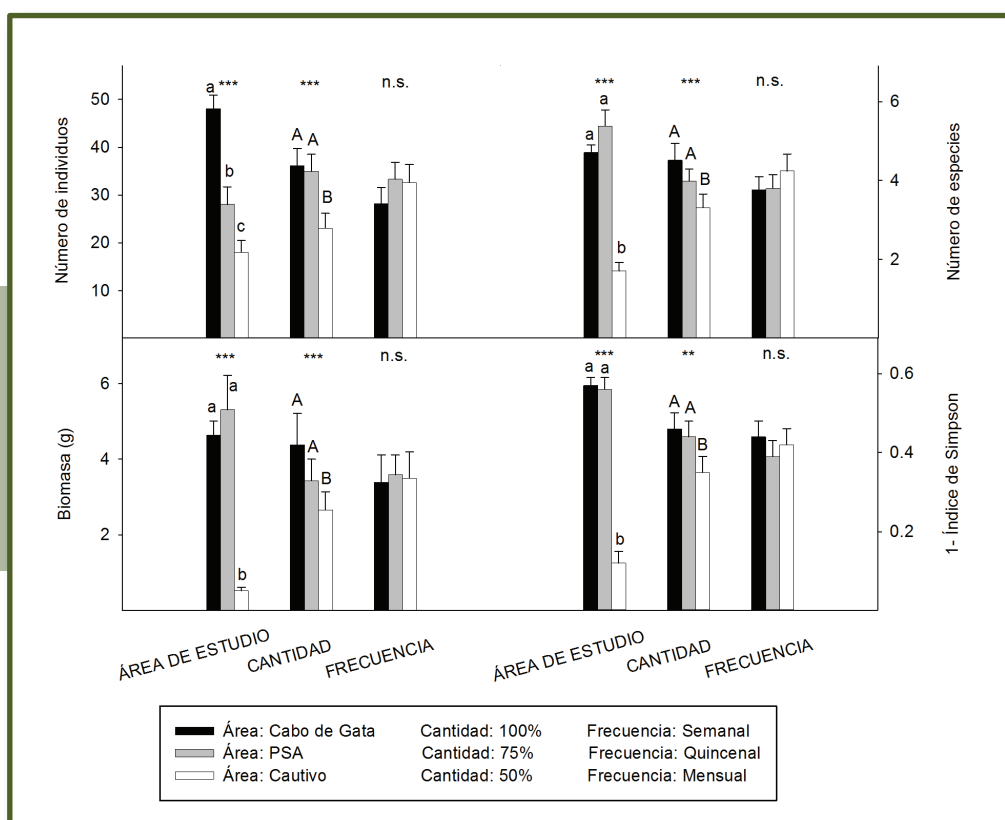


Figura 3. Efecto del área de estudio, la cantidad y frecuencia de la precipitación sobre la productividad y diversidad vegetal. Las columnas muestran valores medios  $\pm$  Error Estándar. No se detectaron interacciones de segundo o tercer orden (ANOVA factorial área x cantidad x frecuencia) lo que indica, entre otras cosas, que los patrones encontrados se repiten con independencia de la comunidad estudiada. El nivel de significación de cada factor principal se muestra por \* ( $p < 0.05$ ), \*\* ( $p < 0.01$ ), \*\*\* ( $p < 0.001$ ) y n.s. (no significativo). Letras diferentes en cada factor muestran diferencias significativas ( $p < 0.05$  Scheffé *post hoc*).

Fuente: Elaborado a partir de Miranda et al. (2009b).

respuesta a corto plazo en la vegetación a consecuencia de las manipulaciones de lluvia (Miranda et al. 2011).

La variabilidad inter- e intra-anual inherente a las zonas semiáridas hacen los estudios a largo plazo muy complicados, ya que años de precipitación excepcionales y muy superiores a la media pueden enturbiar la respuesta de la vegetación a la manipulación de lluvia, por lo que estudios a más largo plazo son necesarios.

En resumen, nuestros resultados muestran que la variabilidad de la precipitación inter e intraanual propia de los ecosistemas semiáridos hacen necesarios experimentos a largo plazo, ya que años de altas precipitaciones pueden “poner a cero” el sistema, cancelando las diferencias a corto plazo entre tratamientos. Sin embargo, podemos decir que los cambios en los patrones de lluvia, incluyendo reducciones de la cantidad, frecuencia y distribución estacional, afectan a las comunidades vegetales semiáridas del SE, y que esos cambios en la productividad y la fisiología a corto plazo solo tendrán un efecto si hay disminuciones elevadas de la precipitación o largos periodos de manipulación. Estas respuestas, unidas a los resultados encontrados para distintas comunidades de especies anuales en la misma región, apuntan a la gran resiliencia de estas comunidades

### ■ Recomendaciones para la adaptación

El cambio climático está induciendo modificaciones ambientales sutiles que pueden cambiar el nicho de regeneración de las especies que componen actualmente las comunidades vegetales semiáridas. La alta resiliencia de estas comunidades hace que los efectos sólo sean aparentes después de muchos años, cuando quizá sea tarde y dejen poco margen de maniobra. Los procesos afectados por el cambio climático pueden tener como consecuencia una sustitución de especies con efectos que actualmente desconocemos, pero que potencialmente pueden afectar al grado de cobertura del suelo, al tamaño de las plantas que lo ocupan, al tipo de enraizamiento y a la fenología de las mismas, con efectos sobre la dinámica de nutrientes, las erosión o el ciclo hidrológico. Se hace necesario, pues, mantener observatorios a largo plazo para mejorar nuestra capacidad de predicción y ser capaces de proponer medidas de adaptación.

### ■ Material suplementario

El único experimento a nivel mundial instalado en un ecosistema árido o semiárido y que manipula la cantidad de la precipitación así como la distribución estacional de las lluvias se ha llevado a cabo en Tabernas (Almería; 37.5°N 2.21°W, 500m.s.n.m.), en el SE Ibérico (Miranda 2008, Miranda et al. 2011), un ambiente semiárido caracterizado por una precipitación media anual de 242mm y un periodo seco sin lluvias que por lo general va desde junio a septiembre. La temperatura media anual es de unos 18°C, con una temperatura media máxima de 34.7°C en agosto. Las heladas, aunque posibles en invierno no son comunes (Lázaro et al. 2001). Los suelos más abundantes son arenosos procedentes de lechos de roca de micaesquistos y cuarcitas y la comunidad vegetal está dominada por arbustos como *Andryala ragusina* L., *Artemisa barrelieri* Besser, *Artemisia hispanica* L., y

*Phagnalon saxatile* (L.) Cass., y especies anuales como *Bromus rubens* L., *Medicago minima* L., *Reichardia tingitana* (L.) Roth, y *Stipa capensis* Thunb e individuos de *Retama sphaerocarpa* L. En el momento de la instalación del experimento, había al menos un individuo de *A. ragusina*, *A. barrelieri*, *A. hispanica*, y *P. saxatile* bajo cada estructura de manipulación de lluvia.

Este experimento se puso en marcha en 2005 en terrenos de la Plataforma Solar de Almería (PSA). Mediante un sistema móvil de exclusión de lluvia consistente en varias bandas de policarbonato de diferente tamaño dobladas en forma de “V”, la cantidad de la precipitación (natural o reducción del 30%) y su distribución estacional (normal o alterada en el que se aplicaba un 15% menos en primavera y otoño, y un 30% más de precipitación en invierno) era modificada con un diseño factorial completo y 4 réplicas. Tanto la cantidad como la distribución estacional eran modificadas en un tratamiento resultado de ambos tipos de modificaciones y que en adelante llamaremos “MIX”. Los toldos consisten en una estructura metálica (2x3m) que soporta un techo de bandas transparentes de policarbonato de 4mm (1,10 m de altura media y 20° de inclinación) anclada al suelo. Los lados abiertos maximizan el movimiento del aire y minimizan artefactos en la temperatura y humedad (Figura 1). Las bandas de policarbonato estaban dobladas 120°, y estaban dotadas de un sistema de giro de manera que la “V” apuntaba al suelo durante la lluvia, y al terminar ésta bandas se movían para minimizar posibles perturbaciones y mantener las condiciones ambientales lo más cercanas a lo natural. El movimiento de las placas está controlado automáticamente por un detector de lluvia. Las estructuras se instalaron con orientación norte para minimizar la sombra. Para excluir la cantidad deseada de lluvia, el número (5 a 9) y tamaño (6 a 16 cm) de las bandas de policarbonato es cambiado cada estación, adaptando ambas magnitudes a los tratamientos experimentales (Miranda et al. 2011). La precipitación excluida era recogida en un depósito (Figura 1) y con posterioridad se calcula el volumen recogido. La adición de agua durante el invierno se logra mediante un techo que representa el 30% de la superficie, con una canaleta de recogida de agua y distribución homogénea a través de un sistema de microtubos, consiguiendo crear eventos de lluvia más torrenciales en el momento en tiempo real y no bajo diferentes condiciones de mayor insolación, temperatura, etc. El sistema permite manipular la precipitación sin provocar alteraciones microclimáticas; de hecho no se detectaron diferencias en la radiación PAR (cantidad de radiación integrada del rango de longitudes de onda que son capaces de producir actividad fotosintética en las plantas y otros organismos fotosintéticos), ni en la temperatura de suelo y aire entre los tratamientos (Miranda 2008), lo cual unido a la gran efectividad en la exclusión de la cantidad deseada de precipitación, muestran un diseño apropiado para modificar la cantidad y distribución de las lluvias sin alterar otras características climáticas. El potencial hídrico en el suelo se midió usando psicrómetros instalados a 30 cm de profundidad en el centro de cada parcela. Debido a la eficiencia de la exclusión de lluvia, la humedad en el suelo fue diferente entre tratamientos (Miranda et al. 2011). Durante los inviernos húmedos (p.ej. diciembre 08- febrero 09) todas las parcelas tenían potenciales a 30 cm de profundidad cercanos a 0 MPa. Sin embargo, durante la primavera (marzo-mayo) y el verano (junio-agosto) las parcelas control mostraban los valores de potencial hídrico más altos, seguidos por las

parcelas donde la distribución estacional fue alterada. Las parcelas en los tratamientos de reducción y MIX (reducción + estacionalidad alterada) tuvieron los valores más bajos. Las diferencias entre el control y el tratamiento de reducción del 30% se hicieron mayores conforme el periodo de sequía avanzaba. Desde que comenzó la exclusión de lluvia, se han medido las diversas respuestas en suelo y plantas incluyendo nutrientes, respiración en el suelo, productividad primaria neta (NPP), contenido hídrico relativo (RWC), producción de frutos y semillas por las especies anuales más comunes, así como algunos caracteres funcionales (área específica foliar-SLA- y tasas de crecimiento) y medidas de estado del fotosistema y de intercambio gaseoso (Fv/Fm, tasa de intercambio de carbono) en las especies arbustivas dominantes en la comunidad. Un resumen de estas medidas puede verse en Miranda et al. 2011 (Tablas B1 y B2 Apéndice B; <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.022>).

De forma paralela a este experimento se han desarrollado otros trabajos centrados en la respuesta de la vegetación a los cambios de precipitación en el SE Ibérico, la región más árida de Europa. Entre ellos destaca un experimento desarrollado sobre 3 comunidades vegetales dominadas por especies anuales. En octubre de 2005 se instalaron cubiertas transparentes para la exclusión completa de lluvia en cada una de estas comunidades en la provincia de Almería, en el extremo semiárido de la Península Ibérica. Nos centramos en las especies anuales porque asumimos deben responder más rápido que las especies leñosas a los cambios de precipitación, y porque son a menudo una fracción importante de la biomasa en ambientes templados y semiáridos. Los sitios elegidos fueron un sistema dunar en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar, una zona de margas en el área del Cautivo, en la cuenca de Tabernas, y un terreno de cultivo abandonado en la zona de Tabernas, en la Plataforma Solar de Almería (PSA). La separación entre las localidades de estudio era de 10-30 km y representaban una amplia diversidad de hábitats y de usos del suelo repartidos sobre un gradiente ambiental donde las especies anuales son abundantes (Miranda et al. 2009b). El sitio del Cabo de Gata se encontraba en un área de dunas de arena estabilizadas cercano a la orilla del mar (36°49'N, 2°15'W, 5 m.s.n.m.), caracterizado por una precipitación media anual de 200 mm y temperaturas suaves (temperatura media anual 19°C, sin heladas; Capel-Molina 2000). El sitio localizado en el área del Cautivo se encuentra al pie de la Sierra Alhamilla, en el desierto de Tabernas (37°0'N, 2°26'W; 30 km hacia el interior y a 300 m.s.n.m.), sobre un suelo limosos y salino con yesos. La precipitación media anual se encuentra alrededor de los 230 mm y la temperatura media anual es de 18°C, con heladas infrecuentes (Lázaro et al. 2004). El sitio de la PSA es un área llana y arenosa, a 45 km de la costa, en el desierto de Tabernas (37°5'N, 2°21'W, 500 m.s.n.m.), con una precipitación ligeramente superior (250 mm/año) y una temperatura media anual de 17°C (Lázaro et al. 2001). Solamente unas pocas especies (*Bromus rubens*, *Reichardia tingitana* y *Stipa capensis*) eran comunes a los tres sitios. En los 3 se manipuló la cantidad de agua (precipitación media, reducción del 25% y del 50%) y la frecuencia de la misma (eventos separados 7, 14 ó 28 días) y se realizó un seguimiento durante un año de la productividad y diversidad en especies anuales. Los resultados obtenidos (ver arriba) fueron independientes del área o comunidad vegetal estudiada.

## ■ Referencias bibliográficas

- Armas C, Miranda JD, Padilla FM, Pugnaire FI (2011) Special Issue: The Iberian southeast. *Journal of Arid Environments* 75:1241-1243
- Bates JD, Svejcar T, Miller RF, Angell RA (2006) The effects of precipitation timing on sagebrush steppe vegetation. *Journal of Arid Environments* 64:670-697
- Beier C, Emmett B, Gundersen P, Tietema A, Peñuelas J, Estiarte M, Gordon C, Gorissen A, Llorens L, Roda F, Williams D (2004) Novel approaches to study climate change effects on terrestrial ecosystems in the field: drought and passive nighttime warming. *Ecosystems* 7:583-597
- Capel-Molina JJ (2000) *El clima de la Península Ibérica*. Ariel Geografía, Barcelona.
- Carrión JS, Fernández S, Jiménez-Moreno G, Fauquette S, Gil-Romera G, González-Sampériz P, Finlayson C (2010) The historical origins of aridity and vegetation degradation in southeastern Spain. *Journal of Arid Environments* 74:731-736
- Chesson P, Gebauer RE, Schwinning S, Huntly N, Wiegand K, Ernest MSK, Sher A, Novoplansky A, Weltzin JF (2004) Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141:236-253
- Cramer W, Bondeau A, Woodward FI, et al (2001) Carbon balance of the terrestrial biosphere in the twentieth century. *Global Biogeochemical Cycles* 15:183-206
- Esteban-Parra MJ, Rodrigo FS, Castro-Díez Y (1998) Spatial and temporal patterns of precipitation in Spain for the period 1880e1992. *International Journal of Climatology* 18:1557-1574
- Fay PA, Carlisle JD, Knapp AK, Blair JM, Collins SL (2000) Altering rainfall timing and quantity in a mesic grassland ecosystem: design and performance of rainfall manipulation shelters. *Ecosystems* 3:308-319
- Fay PA, Carlisle JD, Danner BT, Lett MS, Mccarron JK, Stewart C, Knapp AK, Blair JM, Collins SL (2002) Altered rainfall patterns, gas exchange, and growth in grasses and forbs. *International Journal of Plant Sciences* 163:549-557
- Fay PA, Carlisle JD, Knapp AK, Blair JM, Collins SL (2003) Productivity responses to altered rainfall patterns in C4- dominated grassland. *Oecologia* 137:245-251
- Fay PA, Kaufman DM, Nippert JB, Carlisle JD, Harper CW (2008) Changes in grassland ecosystem function due to extreme rainfall events: implications for responses to climate change. *Global Change Biology* 14:1600-1608
- Frei C, Schär C, Lüthi D, Davies HC (1998) Heavy Precipitation Processes in warmer climate. *Geophysical Research Letters* 25:1431-1434

- Harper CW, Blair JM, Fay PA, Knapp AK, Carlisle JD (2005) Increased rainfall variability and reduced rainfall amount decreases soil CO<sub>2</sub> flux in a grassland ecosystem. *Global Change Biology* 11:322-334
- IGME (1999) *Atlas del medio natural de la Región de Murcia*. Consejería de Política Territorial y Obras Públicas. Instituto Geológico y Minero, Madrid.
- IPCC (2007) *Intergovernmental Panel on Climate Change, Climate Change 2007: Synthesis Report, Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- IPCC (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge
- Jump AS, Peñuelas J (2005) Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8:1010-1020
- Katz RW, Brown BG (1992) Extreme events in a changing climate: variability is more important than averages. *Climatic Change* 21:289-302
- Knapp AK, Fay PA, Blair JM, Collins SL, Smith MD, Carlisle JD, Harper CW, Danner BT, Lett MS, Mccarron JK (2002) Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in mesic grassland. *Science* 298:2202-2205
- Lavorel S, Canadell J, Rambla S, Terradas J (1998) Mediterranean terrestrial ecosystems: research priorities on global change effects. *Global Ecology and Biogeography* 7:157-166
- Lázaro R (2004) Implications of precipitation on vegetation of water-limited lands. En: Pandalai SG, editor. *Recent research development in environmental biology, vol. I*. Research Signpost, Kerala. pp. 553-591
- Lázaro R, Rodrigo FS, Gutiérrez L, Domingo F (2001) Analysis of a 30-year rainfall record (1967–1997) in semi-arid SE Spain for implications on vegetation. *Journal of Arid Environments* 48:373-395
- Llorens L, Peñuelas J, Estiarte M (2003) Ecophysiological responses of two Mediterranean shrubs, *Erica multiflora* and *Globularia alypum*, to experimentally drier and warmer conditions. *Physiologia Plantarum* 119:231-243
- Lloret F, Peñuelas J, Estiarte M (2004) Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. *Global Change Biology* 10:248-258
- Machado MJ, Benito G, Barriendos M, Rodrigo FS (2011) 500 Years of rainfall variability and extreme hydrological events in southeastern Spain drylands. *Journal of Arid Environments* 75:1244-1253
- Mearns LO, Rosenzweig C, Goldberg R (1997) Mean and variance change in climate scenarios: methods, agricultural applications, and measures of uncertainty. *Climatic Change* 35:367-396
- Miranda JD (2008) *Cambio Climático y Patrones de Precipitación: efecto sobre las comunidades vegetales semiáridas*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada
- Miranda JD, Padilla FM, Pugnaire FI (2009a) Response of a Mediterranean semiarid community to changing patterns of water supply. *Perspectives in plant ecology. Evolution and Systematics* 11:255-266
- Miranda JD, Padilla FM, Lázaro R, Pugnaire FI (2009b) Do changes in rainfall patterns affect semiarid annual plant communities? *Journal of Vegetation Science* 20:269-276
- Miranda JD, Padilla FM, Martínez-Vilalta J, Pugnaire FI (2010) Woody species of a semiarid community are only moderately resistant to cavitation. *Functional Plant Biology* 37: 828-839
- Miranda JD, Armas C, Padilla, FM, Pugnaire FI (2011) Climatic change and rainfall patterns: Effects on semi-arid plant communities of the Iberian Southeast. *Journal of Arid Environments* 75:1302-1309
- Padilla FM, Miranda JD, Pugnaire FI (2007) Early root growth plasticity in seedlings of three Mediterranean woody species. *Plant and Soil* 296:103-113
- Padilla FM, Miranda JD, Armas C, Pugnaire FI (enviado) Effects of changes in seasonality and amount of rainfall on root dynamics in an arid shrub community. *Ecosystems*
- Peñuelas J, Gordon C, Llorens L, Nielsen T, Tietema A, Beier C, Bruna P, Emmett B, Estiarte M, Gorissen A (2004) Nonintrusive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites, seasons, and species in a North-South European gradient. *Ecosystems* 7:598-612
- Piñol J, Terradas J, Lloret F (1998) Climate warming, wildfire hazard and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climatic Change* 38:345-357
- Pugnaire FI, Armas C, Valladares F (2004) Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* 15:85-92
- Pugnaire FI, Haase P, Incoll LD, Clark SC (1996) Response of the tussock grass *Stipatenacissima* to watering in a semi-arid environment. *Functional Ecology* 10:265-274
- Rind D, Goldberg R, Ruedy R (1989) Change in climate variability in the 21<sup>st</sup> century. *Climatic Change* 14:537
- Rodrigo FS (2002) Cambio Climático y extremos pluviométricos. En: Contreras S, Piquer M, Cabello J, editores. *Agricultura. Agua y Sostenibilidad en la provincia de Almería*. Almería. pp. 283-299

- Rustad LE, Norby RJ (2002) Temperature increase: effects in terrestrial ecosystems. En: Mooney HA, Canadell JG, editores. *The Earth System: Biological and Ecological Dimensions of Global Environmental Change. Encyclopedia of Global Environmental Change, vol. 2*. John Wiley & Sons, Chichester. pp. 575-581
- Sala OE, Lauenroth WK (1982) Small rainfall events: an ecological role in semiarid regions. *Oecologia* 53:301-304
- Sala OE, Chapin III FS, Gardner RH, Lauenroth WK, Mooney HA, Ramakrishnan PS (1999) Global change, biodiversity and ecological complexity. En: Walker B, Steffen W, Canadell J, Ingram J, editores. *The Terrestrial Biosphere and Global Change e Implications for Natural and Managed Ecosystems*. Cambridge University Press. pp. 304-328
- Suttle KB, Thomsen MA, Power ME (2007) Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science* 315:640-642
- Usodomenech JL, Villacampaesteve Y, Stubingmartinez G, Karjalainen T, Ramo MP (1995) MARIOLA: a model for calculating the response of Mediterranean bush ecosystem to climatic variations. *Ecological Modelling* 80:113-129
- Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S, Williams DG, Fay PA, Haddad BM, Harte J, Huxman TE, Knapp AK, Lin G, Pockman WT, Shaw MR, Small EE, Smith MD, Smith SD, Tissue DT, Zak JC (2003) Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *BioScience* 53:941-952
- Williams KJ, Wilsey BJ, McNaughton SJ, Banyikwa FF (1998) Temporally variable rainfall does not limit yields of Serengeti grasses. *Oikos* 81:463-470
- Yahdjian L, Sala OE (2006) Vegetation structure constrains primary production response to water availability in the patagonian steppe. *Ecology* 87:952-962