



M. Sanz-Elorza

Investigador independiente

Correo electrónico: mario.sanz@catastro.minhap.es

5

Efectos del cambio climático sobre la vegetación de la península ibérica

Resultados clave

- El calentamiento está produciendo la expansión de especies termófilas hacia áreas donde antes no se encontraban debido a la existencia de barreras climáticas.
- También se ha detectado la naturalización en las áreas de clima más suave de nuestro territorio de especies alóctonas tropicales y subtropicales.
- Por último, se ha registrado la modificación de los límites de los pisos bioclimáticos, con ascenso hacia cotas altitudinales superiores de especies propias de los pisos inferiores.
- Para contribuir a paliar estos problemas se sugiere la utilización de especies autóctonas en jardinería y reforzar la protección de las áreas de alta montaña.

Impactos

Hoy en día, existe un consenso prácticamente unánime en cuanto a que el cambio climático reciente es principalmente la consecuencia de la acumulación en la atmósfera de gases con efecto invernadero (dióxido de carbono, metano, óxido nitroso, halocarbonos, etc.) derivados de la actividad humana o de fuentes naturales. En particular, la concentración de CO₂ en la atmósfera se ha incrementado desde 290 ppm, en el comienzo de la revolución industrial, hasta 315 ppm en 1958, llegando a las 400 ppm a comienzos del siglo XXI. Se ha estimado que durante el siglo XX, la temperatura media en Europa ha sufrido un incremento de 0,6 °C. No obstante, el calentamiento no se produce del mismo modo a lo largo de todo el planeta debido al efecto de los múltiples factores que afectan a los patrones de circulación

atmosférica y oceánica a escala planetaria. De hecho, los efectos del cambio climático pueden variar sensiblemente dependiendo del área geográfica. De acuerdo con Lines (1998), se espera que el calentamiento sea más acusado en las regiones polares que en las ecuatoriales.

Los efectos más directos del incremento de la concentración de CO₂ en la atmósfera sobre la vegetación son probablemente el incremento de la tasa fotosintética y la disminución del ratio de respiración. Estos efectos se producirían de forma más marcada en las plantas con metabolismo C₃ con respecto a las C₄, aunque la consecuente subida de la temperatura beneficiaría más a las plantas con fotosíntesis C₄ y CAM, más eficientes en ambientes cálidos, secos y soleados. A su vez, el aumento de la concentración de CO₂ mejora la eficiencia en la utilización del agua, del nitrógeno y de la luz (Wolfe et al. 1998). En general, podemos esperar un aumento del tamaño y del número de las distintas partes de la planta, a menos que exista alguna limitación ambiental que lo contrarreste, tal como la disponibilidad hídrica, los nutrientes o la radiación solar. No obstante, estos factores y la concentración de CO₂ interactúan de forma compleja y de cara a dilucidar cómo van a variar el crecimiento y la productividad vegetal es necesario estudiar el fenómeno en profundidad (Acok 1992).

Las comunidades biológicas son especialmente sensibles a los cambios de temperatura. Como hemos señalado, el aspecto donde más consenso existe sobre el cambio climático es en el incremento de la temperatura, resultando más problemático deducir un patrón de cambio tan evidente en la distribución de las lluvias, aunque ello no debe implicar subestimar su importancia. Los cambios producidos son especialmente intensos en ciertas biocenosis, tales como los arrecifes de coral (Buddmeier & Gatuso 2000). En general los animales, gracias a su capacidad de movimiento, pueden responder rápidamente

a los cambios ambientales, y de alguna manera evitar o bien tomar ventaja ante las nuevas situaciones. Diversos casos de rápidas colonizaciones por parte de especies animales han sido descritos, y entre ellos los de aves y peces parecen los más conocidos, debido a su mayor aptitud para el movimiento y para la superación de barreras migratorias. España no es una excepción. Baste el conocido ejemplo de la cigüeña (*Ciconia ciconia*), que ya no migra en invierno, como pone de manifiesto el dato de las 7.594 parejas sedentarias contabilizadas en el censo invernal de 1995 (Gómez-Manzanares 1997), o los no tan conocidos casos de anidada de especies africanas como *Elanus caeruleus* (Ferrero 1997), o su mera presencia esporádica, como ocurre con el maribú (*Leptostilos crumeniferus*) en las Marismas del Guadalquivir (Martín Rodríguez 2001). Análogamente, peces tropicales tales como *Capros aper* se han capturado en el Mediterráneo (Lloris 1999), y cambios en la distribución de especies marinas en el Atlántico nororiental y en las costas de África se han venido observando de un tiempo a esta parte (Lloris 1986). El calentamiento global puede también influir en la salud humana, al favorecer la expansión de mosquitos transmisores de enfermedades como la malaria, el dengue, la fiebre amarilla o diferentes tipos de encefalitis (Epstein 2000).

A pesar de los numerosos ejemplos que podemos encontrar en el Reino Animal, son las plantas fanerógamas las que sufren en mayor medida las consecuencias del clima, debido a su anclaje al suelo. Esta circunstancia las hace excelentes indicadores del clima, pues a veces su distribución puede estar relacionada con un complejo sistema de factores físicos y en otras puede ser explicada por un único factor limitante, como puede ser por ejemplo la temperatura. Tal sería el caso de *Ilex aquifolium*, cuyo límite norte en Europa se corresponde con la isoterma de 0 °C (Strasburger et al., 1986). Es probable que el cambio global vaya a influir en la vegetación de varias áreas de la tierra, pero los cambios ocurrirán predominantemente de manera gradual, sin perjuicio de que el aumento o recesión de ciertas especies sensibles a los cambios de temperatura como consecuencia de la expansión o retracción de sus áreas de distribución, pueda ocurrir mucho más rápidamente. Las especies termosensibles constituyen un recurso muy útil para monitorizar los cambios en el clima a gran escala, en contraste con las limitaciones impuestas por los datos recabados de los observatorios meteorológicos, cuya red es a menudo insuficiente.

En los últimos cuarenta años ha sido posible detectar cambios en los patrones de distribución de las especies en la península ibérica, tanto en lo relativo a sus rangos altitudinales de aparición como latitudinales y regionales, si bien en este caso debidos más a cambios en el uso del suelo que al efecto directo del clima. Concretamente, varias especies termófilas, tanto nativas como alóctonas tropicales y subtropicales han variado sus áreas de distribución (Sobrino et al., 2001). De acuerdo con estos autores, el calentamiento global ha permitido la expansión de especies autóctonas termófilas, como la olivarda (*Dittrichia viscosa*) o la cerraja (*Sonchus tenerrimus*), desde las zonas costeras hacia regiones frías del interior o más septentrionales, sin la aparente intervención directa del ser humano. La amplificación del área de distribución de la olivarda, especie de día corto y por tanto de floración estivo-automnal, y de la cerraja, con una floración indiferente al fotoperiodo, está principalmente relacionada con el incremento de la temperatura de los meses de invierno, lo que les permite la

floración en estaciones que eran anteriormente más frías. Por otra parte, la introducción y posterior naturalización de diversas especies alóctonas de origen tropical, tales como el miraguá (*Araujia sericifera*), la capuchina (*Tropaeolum majus*), la espumilla (*Ageratina adenophora*) o la margarita africana (*Arctotheca caléndula*) se han visto favorecidas por el incremento de las temperaturas, ya que les ha permitido romper barreras biogeográficas que antes les resultaban infranqueables. El estudio de la distribución de estas especies en el nordeste de la península ibérica y en las costas del Mediterráneo durante los últimos cuarenta años pone en evidencia los cambios en la distribución geográfica asociados al incremento de las temperaturas (Sobrino et al. 2001).

En ambos casos parece más determinante el efecto de suavización del clima en el sentido del aumento de las temperaturas mínimas que, en el caso de las especies termófilas, es su principal factor limitante. Estos incrementos de las temperaturas mínimas medias afectan a la frecuencia y distribución de las heladas, dando lugar, en general, a un incremento del periodo de actividad vegetativa (Inouye 2000). Parecen existir también interacciones entre la concentración de CO₂ en la atmósfera y la temperatura, que parecen influir en la resistencia de las plantas a las heladas (Wayne et al. 1998). El calentamiento global afecta también a la fenología (Peñuelas & Filella 2001), produciéndose en general un adelanto de la floración y de la brotación de las hojas y un retraso en la caída o en la marcescencia (Menzel & Estrella 2001; Defila & Clot 2001), si bien esto hace también a las plantas más susceptibles a los daños por helada (Molgaard & Christensen 1977; Williams et al. 1992).

En climas tropicales, el aumento de la temperatura acompañado de una reducción de la precipitación, disminuye el área de los bosques tropicales húmedos, favoreciendo a otras formaciones vegetales de temperamento más termoxerófilo, como son los bosques de *Eucalyptus* en el caso de Australia (Hilbert et al. 2001).

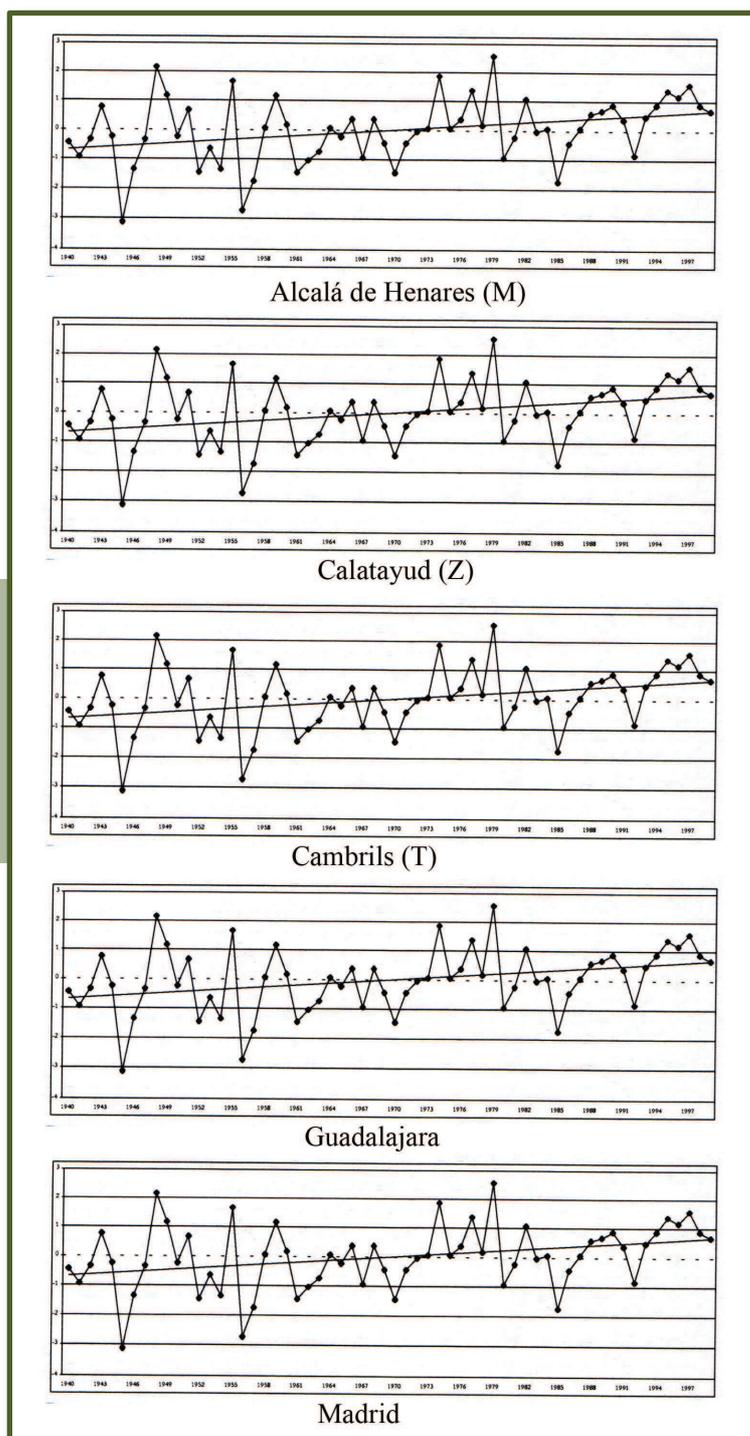
Especialmente sensibles al cambio climático parecen resultar las especies y comunidades vegetales de montaña (Erschbamer 2001; Pauli et al. 2001), sobre todo en los límites altitudinales inferiores (donde el aumento de las temperaturas es más acusado), en los límites superiores (donde la superficie ocupada por las especies es muy reducida y no existe posibilidad de ascender en altitud) y en las regiones mediterráneas (donde se prevén fuertes impactos del cambio climático). Tal es el caso de las montañas del centro de la península ibérica, donde en los últimos 50 años hemos observado una paulatina introgresión de la vegetación arbustiva supraforestal en los dominios de los pastos psicroxerófilos crioromediterráneos, que ocupan las zonas más elevadas. Situaciones parecidas se han observado también en otras cordilleras del Planeta, pudiéndose destacar en este sentido las variaciones altitudinales y demográficas de *Rhododendron arboreum* Sm. en el Himalaya (Vetaas 2000) y la migración hacia altitudes superiores de numerosas especies en los Alpes (Pauli et al. 2001).

Especies termófilas nativas que amplían su área de distribución hacia regiones continentales más frías o más elevadas:

Las especies nativas termófilas muestran un avance muy claro hacia el interior de la Península Ibérica, siguiendo los ejes Tarragona-Lérida-Zaragoza-Logroño, remontando el valle del Ebro, y Zaragoza-Calatayud-Guadalajara-Alcalá de Henares-Madrid-Majadahonda hasta alcanzar el mismo centro de la Península. Las Figuras 1 y 2 muestran la recta de regresión de las

temperaturas mínimas medias anuales de los últimos 70 años de las estaciones meteorológicas de Cambrils (Tarragona), Reus (Tarragona), Zaragoza, Calatayud (Zaragoza), Guadalajara, Alcalá de Henares y Madrid. En todos los casos se observa una tendencia hacia el incremento de la temperatura mínima en la serie estudiada, siendo este dato térmico el más relevante a la hora de explicar los patrones de expansión de las especies estudiadas, ya que hasta ahora, eran precisamente las frías temperaturas invernales las que impedían dicha expansión. Existe correlación entre los incrementos de

■ **Figura 1.**



▲ **Figura 1.** Serie de temperaturas mínimas medias anuales y recta de regresión de los observatorios de Alcalá de Henares (Madrid), Calatayud (Zaragoza), Cambrils (Tarragona), Guadalajara y Madrid.

Fuente: elaborado a partir de Sobrino et al. (2001).

Figura 2.

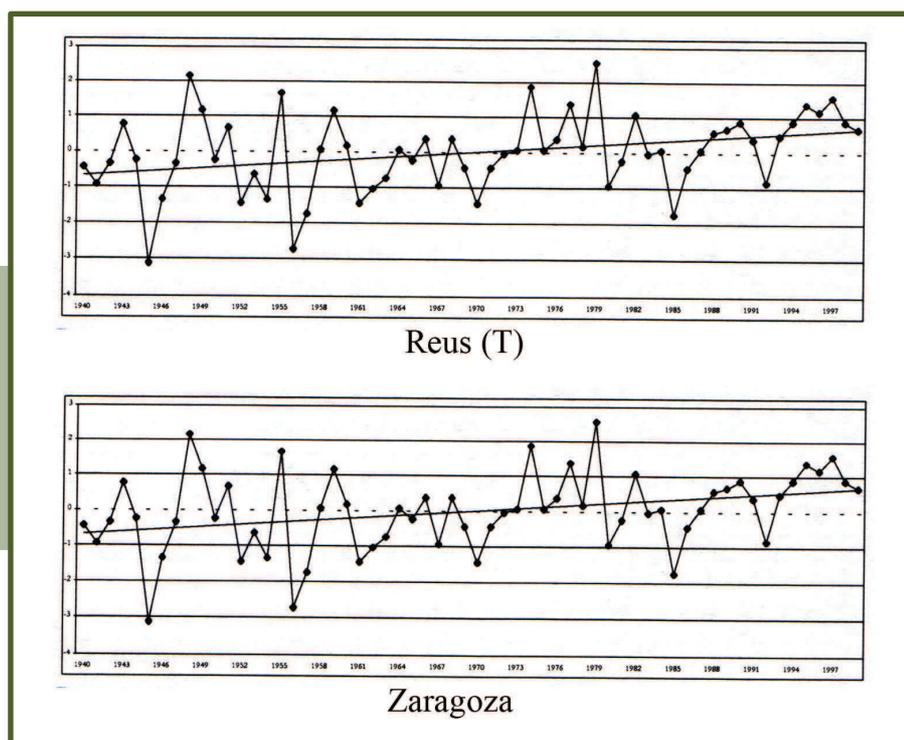


Figura 2. Serie de temperaturas mínimas medias anuales y recta de regresión de los observatorios de Reus (Tarragona) y Zaragoza.

Fuente: elaborado a partir de Sobrino et al. (2001).

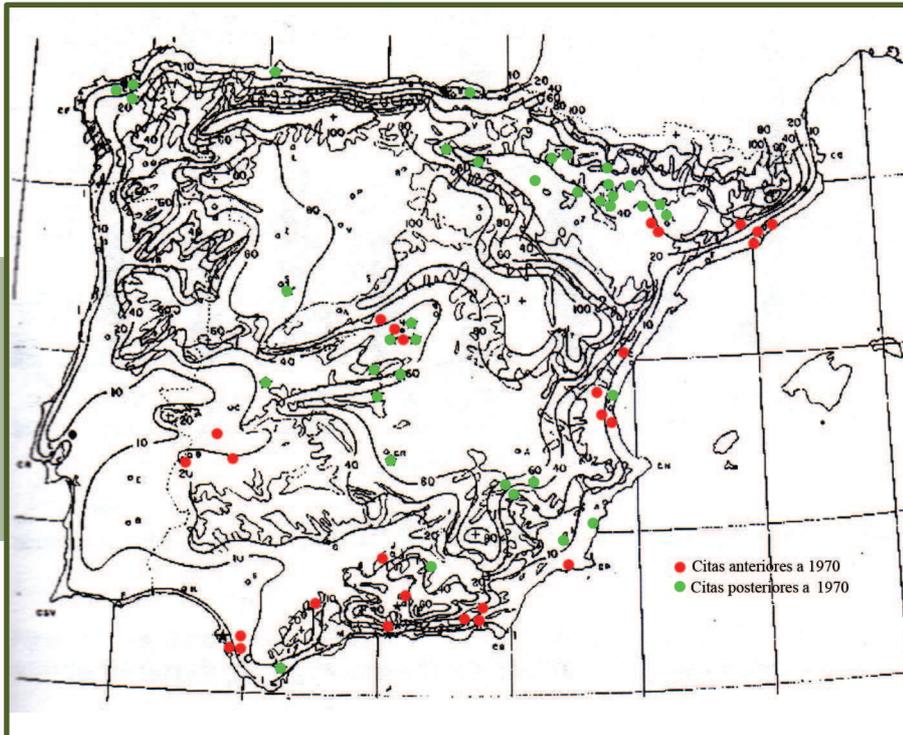
temperatura detectados en las series de datos climáticos correspondientes a los últimos 40 años y la expansión de especies nativas termófilas (*Sonchus tenerrimus*, *Dittrichia viscosa*) hacia áreas continentales más frías o más elevadas donde antes se encontraban ausentes. El incremento de las temperaturas mínimas atenúa la continentalidad, creando condiciones favorables para el desarrollo de estas especies.

Sonchus tenerrimus L.: terófito, más raramente caméfito, nativo, perteneciente a la familia de las compuestas, indiferente al fotoperiodo y que florece durante prácticamente todo el año, incluso en zonas del interior de la península donde se ha visto en floración en los meses de noviembre y diciembre. De acuerdo con Bolòs & Vigo (1995), Gallego (1987), Samo (1994) y Stübing & Peris (1998) habita en ambientes ruderales y viarios, así como en roquedos nitrificados, tanto naturales como artificiales. Los datos de herbario y las observaciones propias revelan que hasta 1970 esta especie mostraba un modelo de distribución costero (Figura 3) ajustado a la línea imaginaria que marca menos de 10 días de helada al año (Font-Tullot, 1983). La única cita anterior a 1970 fuera de dicha línea corresponde a un pliego de herbario (MA 139881) recolectado por C. Vicioso en Calatayud en 1906. No obstante, hemos observado como esta especie se ha extendido sobre todo a lo largo de las carreteras, presentando actualmente una distribución casi continua a lo largo de autovía A-2. En los últimos 20 años, ha sido citada o herborizada en las localidades de Lérida (1997), Tamarite de Litera (1999), Haro (1998), Zaragoza (1990), Calatayud (1999), Alcalá de Henares (2000) y Madrid (1999), y en fechas más recientes en lugares

tan insólitos como Torla en el Pirineo aragonés, a una altitud de 1.000 m. Los montes del Sistema Ibérico, entre Zaragoza y Calatayud, parecen constituir una barrera a su expansión, aunque reaparece en el valle del río Henares (Alcalá de Henares). La estrategia de dispersión de *Sonchus tenerrimus*, consistente en el crecimiento, floración y fructificación durante los meses del otoño y del invierno, encuentra unas oportunidades ideales en el nuevo escenario climático, donde las temperaturas de dichos meses son menos rigurosas y además no suelen producirse limitaciones hídricas, lo que explica el cambio en el patrón de distribución observado.

Dittrichia viscosa (L.) Greuter: planta sufruticosa, de tipo caméfito o nanofanerófito, también perteneciente a la familia de las compuestas, de floración exclusivamente otoñal e invernal, que habita principalmente en cunetas, cascajos fluviales y terrenos secos, alterados y removidos en general, con carácter pionero. Habita principalmente en los dominios de *Quercetalia ilicis* Br.-Bl. ex Molioner 1934 em. Rivas Martínez 1975, alcanzando ocasionalmente los de *Quercion pubescenti-sessiliflorae* Br.-Bl. 1932 en enclaves adecuados. Su rango altitudinal se considera comprendido entre 0 y 1.000 m, pero en las últimas décadas las citas a mayor altura aumentan dentro de dicho rango. Recientemente la hemos observado incluso por encima de los 1.000 m en algunas localidades de Segovia y Soria. El aumento de las temperaturas mínimas durante su periodo de floración, reduciendo la probabilidad de aparición de heladas tempranas, favorece la producción de diásporas en localidades cada vez más elevadas, haciendo posible su colonización.

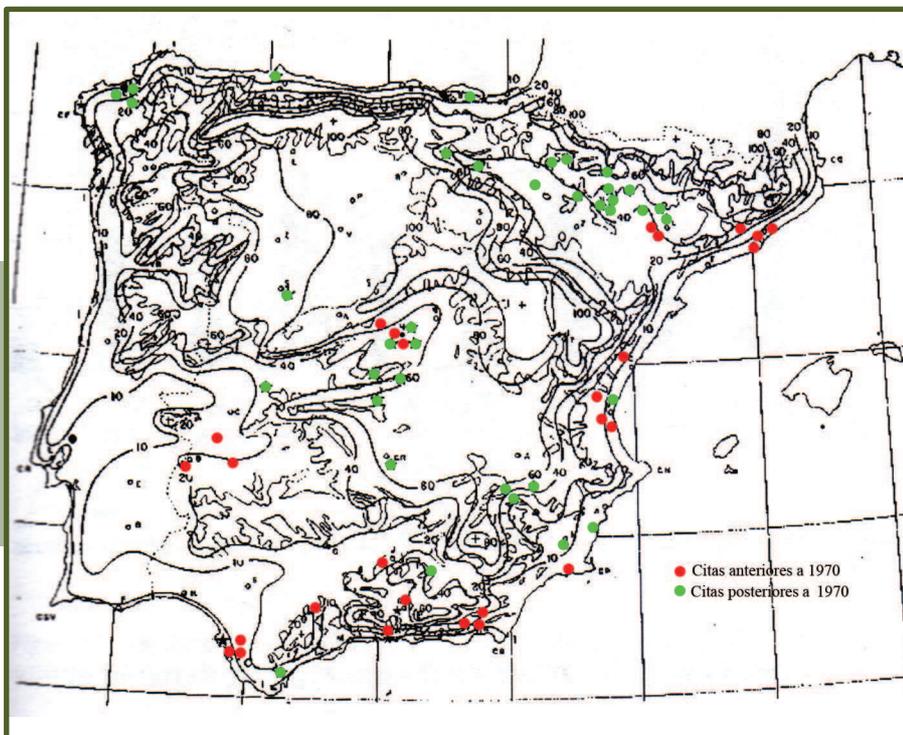
■ **Figura 3.**



▲ **Figura 3.** Distribución de *Sonchus tenerrimus* en la Península Ibérica sobre el mapa de isolíneas de número días de helada al año ● anteriores a 1970/ ● posteriores a 1970.

Fuente: elaborado a partir de Sobrino et al. (2001).

■ **Figura 4.**



▲ **Figura 4.** Distribución de *Dittrichia viscosa* en la Península Ibérica sobre el mapa de isolíneas de número de días de helada al año ● anteriores a 1970/ ● posteriores a 1970.

Fuente: elaborado a partir de Sobrino et al. (2001).

Especies exóticas tropicales y capenses en expansión

Diversas especies alóctonas tropicales han extendido su ámbito de aparición en las regiones costeras en las últimas cuatro décadas, gracias al incremento de las temperaturas mínimas, lo que les ha permitido sobrevivir al suponer la desaparición de unas condiciones que antes les resultaban limitantes. Ello acarrea, sin duda, un alto riesgo de aparición de procesos de invasión biológica, con las negativas consecuencias ambientales derivadas.

Ageratina adenophora (Spreng.) King. & H. Rob.: compuesta nativa de México, introducida en España y naturalizada, mostrando carácter invasor en la costa de Málaga y Granada y en las islas Canarias occidentales, donde se considera una amenaza a la flora nativa (Gómez Campo 1996). Coloniza riberas y cascajos fluviales sometidos a fuerte o moderada influencia antropozoógena. Su presencia en la Península es bastante creciente, encontrándose en fase de expansión (Figura 5).

Araujia sericifera Brot.: liana perteneciente a la familia *Asclepiadaceae*, originaria de América del Sur, conocida en Cataluña como miraguá, introducida en Europa como planta ornamental y textil (el fruto contiene fibra). Se encuentra naturalizada en numerosas áreas de la costa mediterránea (Figura 6), desde Gerona hasta Almería, y en el País Vasco (Herrera & Campos, 2010), adaptándose a hábitats muy variados, como cercas y alambradas, troncos de árboles, jardines abandonados, plantaciones de agrios, etc. Con anterioridad a 1980 sólo se la había citado en dos localidades, Port Bou (Malagarriga 1976) y el Delta del Ebro (Balada & Folch 1977).

Teniendo en cuenta que hace décadas que no se usa en jardinería ni se cultiva con otros fines, parece que su reciente y explosiva expansión está relacionada con el incremento de las temperaturas mínimas. El éxito de la dispersión de esta especie neotropical no parece radicar en la floración, ya que ésta tiene lugar en verano. En su expansión, iniciada en la costa catalana, no parece haber intervenido el ser humano, aunque sí parece decisiva la suavización de las temperaturas invernales, que favorecen la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas.

Tropaeolum majus L.: planta herbácea anual o perenne, muy termófila, conocida popularmente como capuchina, originaria del este de América del Sur (Perú, Ecuador, Colombia) e introducida en Europa por los conquistadores españoles para su cultivo en jardinería. A menudo escapa y aparece naturalizada cerca de los lugares habitados. En la Figura 7 se muestra su distribución en la península ibérica, siendo la mayoría de sus citas posteriores a 1970, representando otro caso de expansión relacionada con el incremento de las temperaturas mínimas invernales.

Arctotheca calendula (L.) Levyns: compuesta anual de origen sudafricano, introducida en la península ibérica (sur de Portugal) a principios del siglo XX (Coutinho, 1913). Hasta 1978 su presencia ha sido testimonial y restringida a unas pocas localidades (Cádiz, L'Ametlla de Mar). Desde entonces, sus focos de aparición se han ido disparando tanto por las costas del Mediterráneo como por las del Cantábrico y del Atlántico (Figura 8). En todos los casos, se naturaliza en arenales con fuerte influencia marítima.

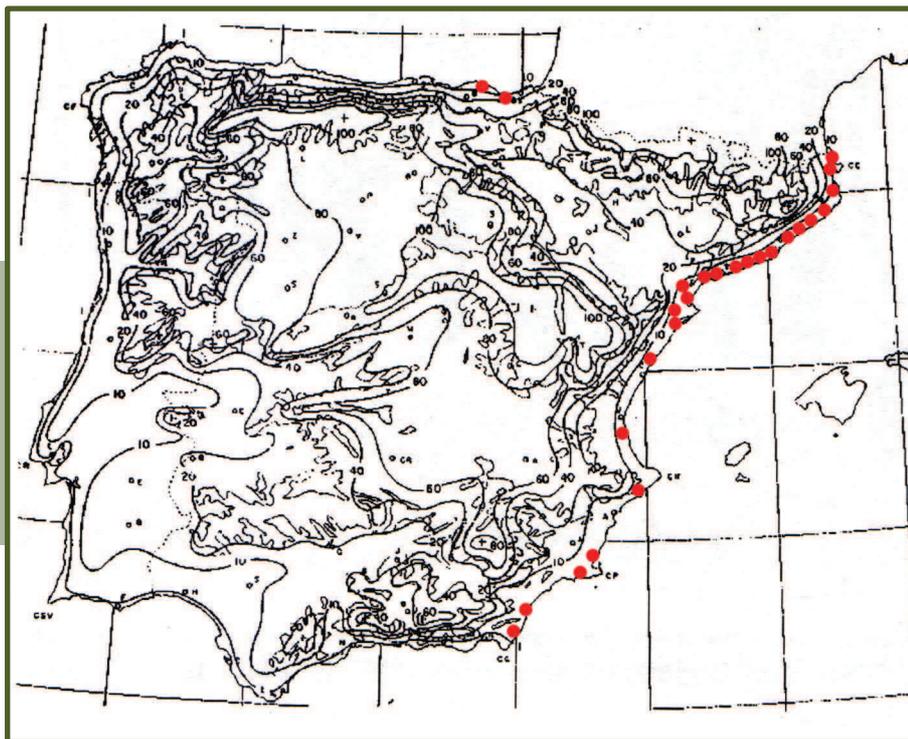
■ Figura 5.



▲ Figura 5. Distribución de *Ageratina adenophora* en la Península Ibérica sobre el mapa de isoclinas de número de días de helada al año.

Fuente: elaborado a partir de Sobrino et al. (2001).

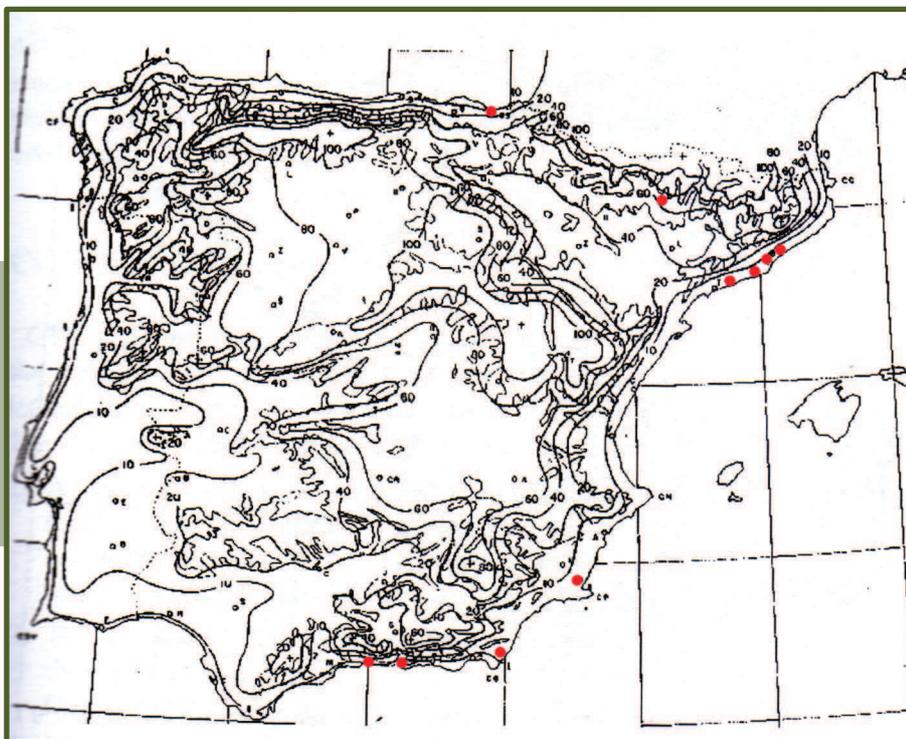
■ Figura 6.



▲ Figura 6. Distribución de *Araujia sericifera* en la Península Ibérica sobre el mapa de isolíneas de número de días de helada al año.

Fuente: elaborado a partir de Sobrino et al. (2001).

■ Figura 7.



▲ Figura 7. Distribución de *Tropaeolum majus* en la Península Ibérica sobre el mapa de isolíneas de número de días de helada al año.

Fuente: elaborado a partir de Sobrino et al. (2001).

Figura 8.

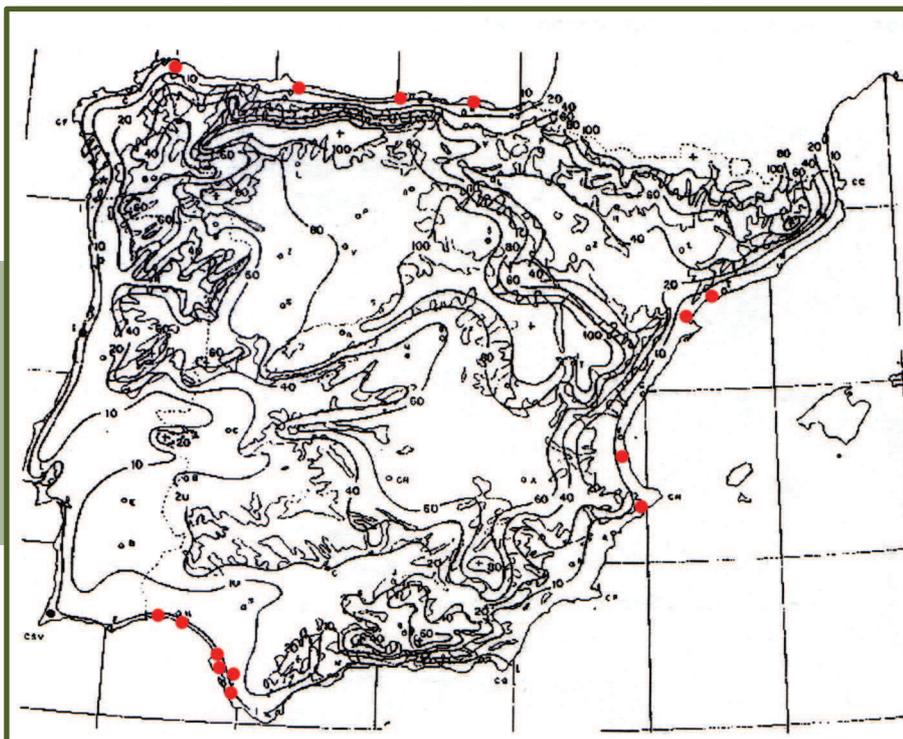


Figura 8. Distribución de *Arctotheca calendula* en la Península Ibérica sobre el mapa de isolinias de número de días de helada al año.

Fuente: elaborado a partir de Sobrino et al. (2001).

Alteraciones altitudinales de los pisos bioclimáticos de vegetación

Para la exposición de este efecto, vamos a basarnos en las observaciones realizadas en la vegetación del Sistema Central español, las cuales nos han permitido constatar los siguientes fenómenos (Sanz-Elorza et al 2003):

- 1) Como consecuencia del cambio climático, se ha producido una introgresión de la vegetación arbustiva supraforestal (piso oromediterráneo) en el piso superior correspondiente al de los pastos psicroxerófilos (piso criomediterráneo). En concreto, ha tenido lugar la expansión de los arbustos *Cytisus oromediterraneus* Rivas Martínez y *Juniperus communis* L. subsp. *alpina* (Suter) Celak hacia cotas superiores.
- 2) La ascensión de estos arbustos oromediterráneos, que actúan como bioindicadores, está provocando la desaparición del piso criomediterráneo en el Sistema Central español, simplificándose y empobreciéndose la cliserie de vegetación de estas montañas.

El Sistema Central español constituye una larga cadena montañosa de aproximadamente 500 km de longitud, situada en el centro de la península ibérica, que divide la meseta ibérica en dos unidades: la submeseta norte y la submeseta sur (Muñoz and Sanz-Herráiz, 1995). Su estructura, ubicación y orientación transversa (ENE-OSO) quedaron condicionadas en primera instancia por el plegamiento hercínico y posteriormente

por la orogenia alpina, que elevó la cordillera en su configuración actual. En las cotas superiores se produjo una activa erosión glacial durante el Cuaternario.

La litología del Sistema Central está dominada por materiales silíceos paleozoicos: granitos, gneises, pizarras, esquistos, cuarcitas, etc., existiendo algunos afloramientos calcáreos, igualmente paleozoicos, de muy reducida dimensión, que sin embargo albergan una interesante flora basófila (Pérez Badia et al., 1998). Desde una perspectiva geográfica, el Sistema Central se divide en varias sierras, que de este a oeste son: Ayllón (Pico del Lobo, 2273 m), Guadarrama (Peñalara, 2428 m), Gredos (Almanzor, 2592 m), Gata (1723 m) y finalmente, ya en territorio Portugués, la Sierra de Estrela (1993 m).

La Sierra de Guadarrama se sitúa prácticamente en el centro de la península ibérica, compartida entre las provincias de Madrid y Segovia. Las cumbres más elevadas de esta sierra se encuentran en el llamado Macizo de Peñalara, donde se conservan importantes restos de relieve glacial (lagunas, circos, morrenas, etc.). Por sus condiciones climáticas y edáficas, la Sierra de Guadarrama ha constituido tradicionalmente un área de montaña con una economía basada fundamentalmente en la ganadería y en la silvicultura. Los cambios socioeconómicos de las últimas décadas han desplazado paulatinamente el uso silvopastoral del territorio a favor de los servicios, del ocio (deportes de invierno) y del uso urbano como residencia veraniega. Este último impacto se ha acusado más intensamente en la vertiente madrileña de la sierra. El 30 de septiembre de 1930 se declararon Sitios Naturales de Interés Nacional varios enclaves de la Sierra de Guadarrama, entre ellos el Macizo de Peñalara

(Hernández-Pacheco, 1931), en reconocimiento a la singular belleza de su paisaje y de su abrupto modelado glaciar, y también por constituir el sector más alpino de toda la Sierra de Guadarrama, donde es posible el desarrollo de hábitats de alta montaña poco representados fuera de este espacio. En el año 1990 se recalificó para actualizar su figura de protección al marco normativo vigente, pasando a denominarse Parque Natural de la Cumbre, Circo y Lagunas de Peñalara. Finalmente, en el año 2013, después de un largo periodo de discusiones y desencuentros políticos, se consiguió el máximo nivel de protección para estas montañas al quedar incluidas dentro del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama (Ley 7/2013, de 25 de junio). Gracias a sus inestimables valores naturales, fueron el escenario donde se dieron los primeros pasos de la Ecología y la Geología en España, en las postrimerías del siglo XIX y principios del XX (Casado 2000).

La flora y la vegetación de la Sierra de Guadarrama, y del macizo de Peñalara en particular, han sido objeto de numerosos trabajos desde el punto de vista bioclimático (Huguet del Villar 1927; Rivas-Martínez 1963; Rivas-Martínez et al. 1987; Fernández-González 1988; Rivas-Martínez et al. 1990; Rivas-Martínez et al. 1999). De manera que, de acuerdo con la tipología bioclimática de Rivas-Martínez & Loidi (1999), en el Macizo de Peñalara se encuentran presentes tres pisos bioclimáticos o termotipos (supramediterráneo, oromediterráneo y crioromediterráneo).

Estos termotipos, combinados con los tres ombrotipos presentes en el Macizo de Peñalara, delimitan bioclimáticamente los diferentes dominios de vegetación presentes. El esquema teórico de vegetación climatofila del Macizo de Peñalara, establece la existencia de un piso crioromediterráneo subhúmedo inferior, cuyo límite inferior se sitúa entre 2150 y 2250 m de altitud, dependiendo de la orientación, que ocupa las áreas más elevadas del macizo, sometidas a fuertes vientos y a intensos procesos de crioturación. La vegetación potencial climatofila de este piso corresponde a un pastizal psicroxerófilo, dominado por gramíneas vivaces duras, en el que abundan ciertos nanocaméfitos pulviniformes de muy pequeñas dimensiones. En cuanto a su composición florística, las especies más abundantes y destacables son *Festuca indigesta* Boiss. subsp. *aragonensis* (Willk.) Kerguélen, *Hieracium vahlii* Froelich subsp. *myriademum* (Boiss. & Reuter) Zahn, *Thymus bracteatus* Lange ex Cutanda subsp. *bracteatus*, *Minuartia recurva* (All.) Schinz & Thell., *Plantago alpina* L., *Armeria caespitosa* (Gómez Ortega) Boiss., *Jurinea humilis* (Desf.) DC., *Jasione sessiliflora* Boiss. & Reuter, *Linaria elegans* Cav., *Leucanthemopsis alpina* (L.) Heywood, *Avenula marginata* (Lowe) J. Holub subsp. *sulcata* (Gay ex Delastre) Franco, *Koeleria crassipes* Lange, *Sedum brevifolium* DC., etc. En estos pastizales se encuentran también presentes varias reliquias boreo-alpinas, como *Phyteuma hemisphaericum* L. y *Agrostis rupestris* All., y algunos endemismos de la alta montaña ibérica, como la propia *Linaria elegans* Cav., *Senecio boissieri* DC., *Luzula hispanica* Chrtek & Krisa, *Veronica fruticans* Jacq. subsp. *cantabrica* Lainz, *Erysimum humile* Pers. subsp. *penyalarensis* (Pau) Rivas-Martínez ex G. López, etc. En situaciones topográficas que favorecen la acumulación y persistencia de la nieve se desarrollan pastizales quionófilos de *Nardus stricta* L. Sobre las gleras o pedregales, bastante frecuentes en el Macizo de Peñalara, aparecen comunidades permanentes

edafófilas con *Cryptogramma crispa* (L.) R. Br. ex Hook., *Dryopteris oreades* Fomin, *Linaria saxatilis* (L.) Chaz., *Senecio carpetanus* Boiss. & Reuter, *Digitalis purpurea* L. var. *carpetana* Rivas Mateos, *Doronicum carpetanum* Boiss. & Reuter ex Willk., *Arrhenatherum elatius* (L.) Beauv. ex J. & C. Presl subsp. *carpetanum* Rivas-Martínez ex Fernández-González, *Coincya monensis* (L.) Greuter & Burdet subsp. *orophila* (Franco) Aedo, Leadlay & Muñoz Garm., etc. Sobre los roquedos sometidos a escorrentías tras la fusión de la nieve, prosperan comunidades presididas por *Allium schoenoprasum* L. subsp. *latiorifolium* (Pau) Rivas-Martínez, Fernández-González & Sánchez-Mata, junto con diversos geófitos y hemipterofitos adaptados a soportar la hidromorfía temporal. Finalmente, en las fisuras y grietas de las paredes verticales, muy desarrolladas en la vertiente sur del macizo, aparecen especies como *Saxifraga pentadactylis* Lapeyr. subsp. *willkommiana* (Boiss. ex Willk.) Rivas-Martínez, *Alchemilla saxatilis* Buser, *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. subsp. *septentrionale*, *Murbeckiella boryi* (Boiss.) Rothm., *Sedum hirsutum* All., *Hieracium amplexicaule* L., *Silene boryi* Boiss. subsp. *penyalarensis* (Pau) Rivas-Martínez, etc.

Inmediatamente por debajo del piso crioromediterráneo, aparece el piso oromediterráneo superior, cuyo límite inferior se sitúa entre 1900 y 2000 m de altitud. Su vegetación potencial climatofila corresponde a un matorral almohadillado, favorecido por el fuego, dominado por *Cytisus oromediterraneus* Rivas-Martínez y *Juniperus communis* L. subsp. *alpina* (Suter) Celak., a los que suelen acompañar *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., *Luzula lactea* Link ex E.H.F. Meyer, *Arenaria montana* L., *Senecio carpetanus* Boiss. & Reuter, *Ranunculus ollisiponensis* Pers. subsp. *alpinus* (Boiss. & Reuter) Grau, etc. *Juniperus communis* subsp. *alpina* a veces avanza hacia el piso crioromediterráneo sobre substratos rocosos o bien en situaciones topográficas que no favorecen la acumulación y persistencia de la nieve. Por debajo de este piso, y hasta una altitud aproximada de 1700 m, se extiende el piso oromediterráneo húmedo y superhúmedo inferior, cuya vegetación potencial corresponde a un pinar de *Pinus sylvestris* L. var. *iberica* Svob., con *Deschampsia flexuosa*, *Juniperus communis* subsp. *alpina*, *Adenocarpus hispanicus* (Lam.) DC., *Jasione laevis* Lam. subsp. *carpetana* (Boiss. & Reuter) Rivas-Martínez, *Linaria nivea* Boiss. & Reuter, *Luzula lactea* Link ex E.H.F. Meyer, *Rumex acetosella* L. subsp. *angiocarpus* (Murb.) Murb., *Cerastium ramosissimum* Boiss., etc.

Inmediatamente debajo, y hasta los 1400-1500 m de altitud, aparece el piso supramediterráneo húmedo superior, cuya vegetación potencial corresponde también a un pinar de *Pinus sylvestris* var. *iberica*, pero con diferente cortejo florístico. Entre las especies que lo forman destacan *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Juniperus communis* L. subsp. *hemisphaerica* (C. Presl) Nyman, *Galium rotundifolium* L., *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., *Holcus mollis* L., *Arenaria montana* L., *Luzula forsteri* (Sm.) DC., etc. Finalmente, por debajo de los 1400-1500 m aparece el piso supramediterráneo subhúmedo inferior. Su vegetación potencial climatofila es un robledal marcescente de *Quercus pyrenaica* Willd., al que suelen acompañar en el sotobosque *Luzula lactea* Link ex E.H.F. Meyer, *Linaria nivea* Boiss. & Reuter, *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., *Aristolochia paucinervis* Pomel, *Arenaria montana* L., *Brachypodium*

sylvaticum (Hudson) Beauv., *Lathyrus niger* (L.) Bernh., *Moehringia trinervia* (L.) Chairv., *Vicia tenuifolia* Roth, *Silene latifolia* Poir., *Sanicula europaea* L., *Primula veris* L. subsp. *veris*, *Potentilla micrantha* Ramond ex DC., *Cruciata glabra* (L.) Ehrend., *Conopodium pyrenaicum* (Loisel) Miégeville, *Crategus monogyna* Jacq., etc. y diversas leguminosas arbustivas en sus claros y orlas, como *Genista cinerascens* Lange y *Cytisus oromediterraneus*.

Los cambios producidos en la vegetación de alta montaña del Macizo de Peñalara en la segunda mitad del siglo XX, se evidencian comparando el estado en el que se encontraba en los años 1957 y 1991, utilizando técnicas de fotogrametría aérea y fotointerpretación. Con el objeto de cuantificar la proliferación y expansión de los arbustos oromediterráneos (*Cytisus oromediterraneus* y *Juniperus communis* subsp. *alpina*) en el piso crioromediterráneo, Sanz-Elorza et al. (2003) establecieron dos transectos, uno siguiendo la dirección SO-NE y otro la O-E, desde la cota situada a 2300 m hasta la cima del pico Peñalara (2428 m). Sobre el eje de cada transecto se delimitó una sucesión de 22 y 15 parcelas circulares respectivamente, tangentes entre sí, de 1000 m² de superficie cada una, procediéndose a contar el número de arbustos o rodales continuos existentes en cada parcela, tanto en la fotografía aérea de 1957 como en el ortofotomapa de 1991, por procedimientos informáticos previa digitalización de la cartografía. Así mismo, se contó el número total de arbustos y rodales continuos existentes por encima de 2400 m de altitud y entre 2300 y 2400 m en ambas fechas. Paralelamente se estudió la evolución de las temperaturas en el entorno del Macizo de Peñalara durante la segunda mitad del siglo XX utilizando los datos del observatorio meteorológico del Puerto de Navacerrada (1890 m), situado a 8 km en línea recta de la cumbre de Peñalara, en

el piso oromediterráneo húmedo e hiperhúmedo inferior.

El estado de la vegetación del Macizo de Peñalara en el año 1957 (Figura 9), muestra un escaso número de rodales de arbustos e individuos aislados existentes por el punteado oscuro de la imagen. Del mismo modo, en el año 1991 se aprecia perfectamente que la densidad del punteado es mayor a partir de la isolínea de 2200 m de altitud, límite teórico inferior del piso crioromediterráneo (Rivas-Martínez et al. 1990). Los resultados del transecto SO-NE se muestran en la Figura 10, donde puede apreciarse el número sensiblemente superior de arbustos en cada parcela del transecto en el año 1991 con respecto al año 1957. El mínimo relativo alcanzado en torno a los 2390 m de altitud se debe a la existencia de un afloramiento rocoso en dicha cota que prácticamente impide el desarrollo de los arbustos. Lo mismo ocurre en los alrededores de la cima de Peñalara. Resultados muy parecidos se obtuvieron en el transecto O-E (Figura 10), tendiendo a converger las curvas en la cota 2400 debido igualmente a presencia de rocas. En ambos casos, como es de esperar, el número de arbustos va decreciendo con la altura, tendiendo a 0, pero sin alcanzar la convergencia más que en la cumbre, situándose la curva del año 1991 siempre por encima de la correspondiente a 1957. En cuanto al número total de arbustos situados por encima de la cota 2300 en el conjunto del Macizo de Peñalara, los resultados obtenidos muestran igualmente una neta superioridad a favor del año 1991, en el que se contabilizaron 2644 arbustos y rodales continuos entre las cotas 2300 y 2400, y 486 por encima de los 2400 m de altitud, frente a los 1215 arbustos y rodales continuos existentes entre 2300 y 2400 m y los tan solo 24 por encima de 2400 m que existían en el año 1957.

Figura 9.

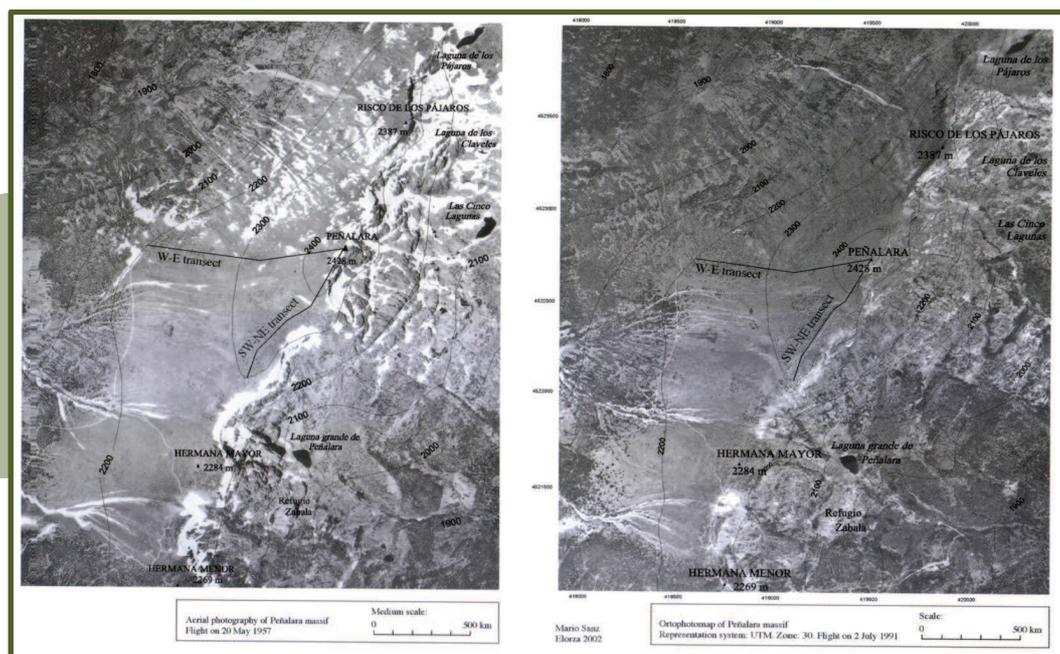


Figura 9. Fotografías aéreas del Macizo de Peñalara (arriba 1991 y abajo 1957) mostrando los transectos estudiados.

Fuente: elaborado a partir de Sanz-Elorza et al. (2003).

Figura 10.

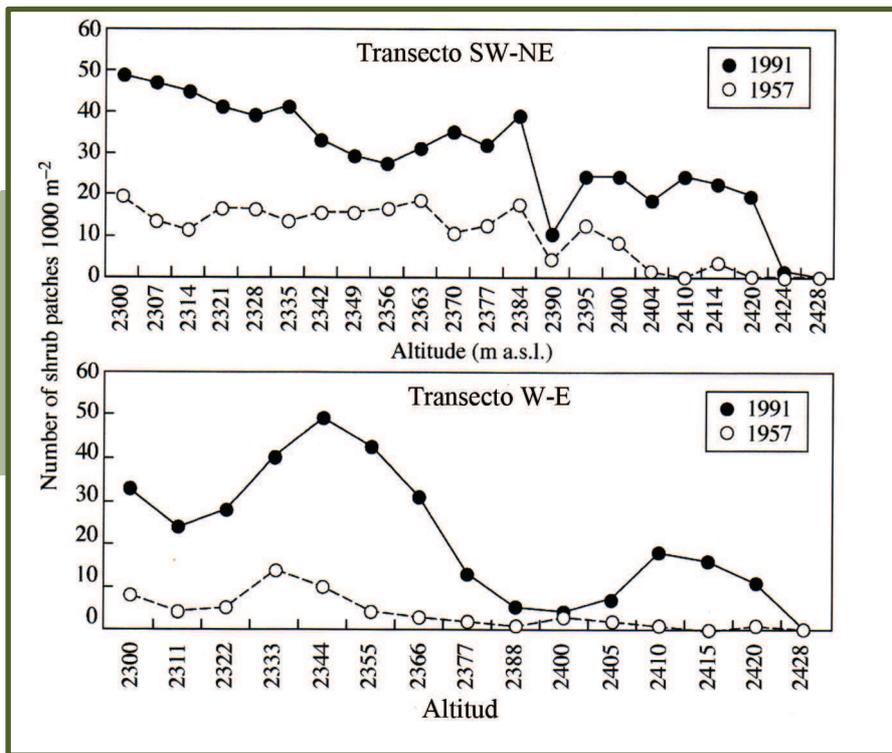


Figura 10. Número de rodales de arbustos (y de individuos aislados) a lo largo de los dos transectos, en los años 1957 y 1991.

Fuente: elaborado a partir de Sanz-Elorza et al. (2003).

Figura 11.

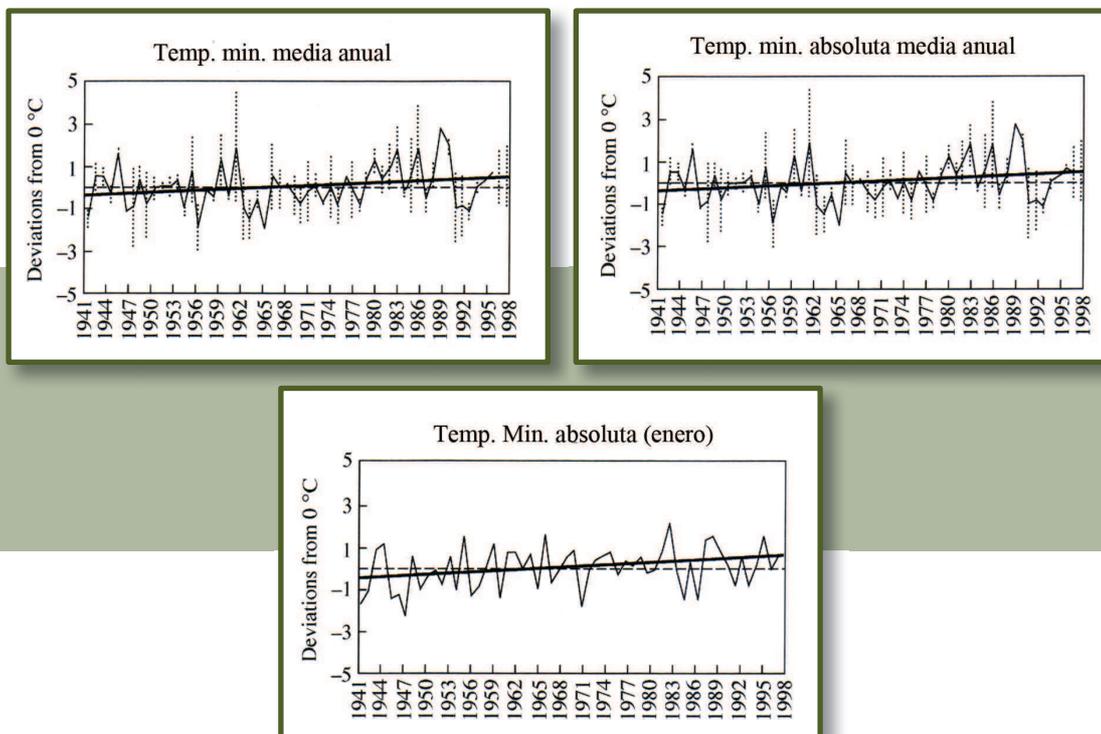


Figura 11. Anomalías de temperaturas mínimas del observatorio del Puerto de Navacerrada y sus rectas de regresión. R² significativo para el 5 % de probabilidad.

Fuente: elaborado a partir de Sanz-Elorza et al. (2003).

Figura 11.

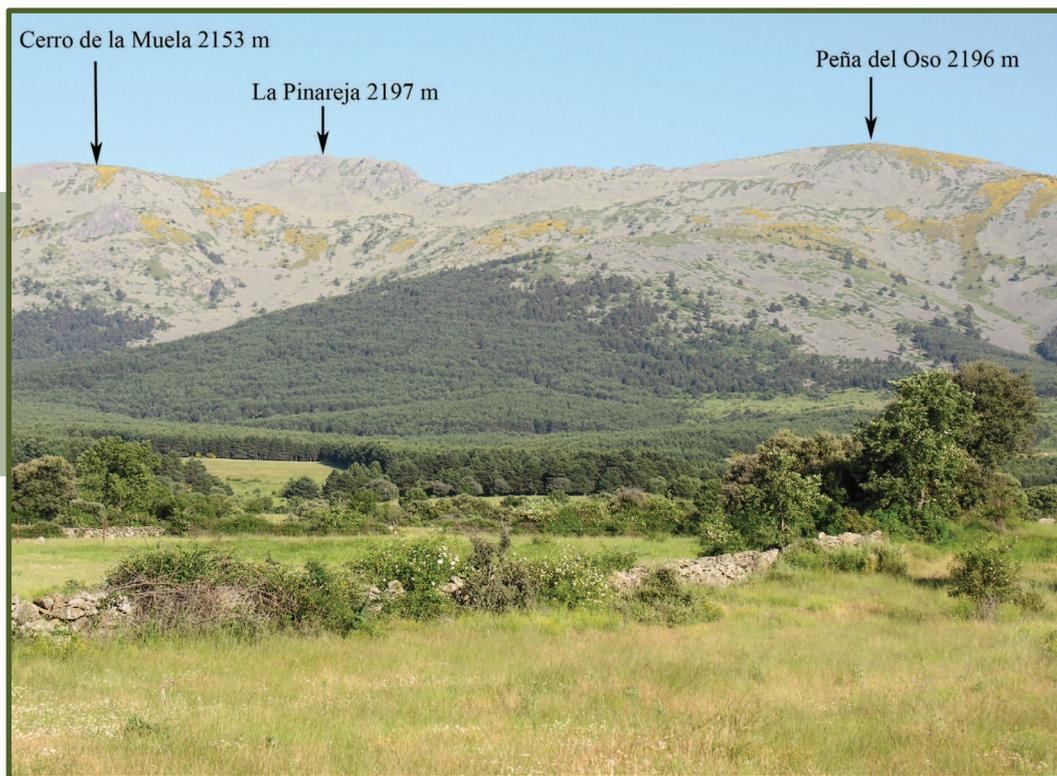


Figura 11. Sierra de la Mujer Muerta (Segovia). *Cytisus oromediterraneus* (flores amarillas) asciende por encima de la cota de 2150 m, límite teórico inferior del piso crioromediterráneo, salvo donde aflora la roca desnuda (fuente elaboración propia).

Fuente: Mario Sanz-Elorza.

Del análisis de las series de temperaturas por años resulta el cálculo de las rectas de regresión de las temperaturas mínimas absolutas anuales, de la media de temperaturas mínimas absolutas anuales y de las medias de las temperaturas mínimas anuales (Figura 11).

En cuanto al número de días de nieve, la tendencia es a aumentar ligeramente, según el número de años considerados, si bien el incremento de las temperaturas mínimas trae como consecuencia un periodo de innivación del suelo más corto.

En el periodo de tiempo estudiado (1957-1991), el análisis de las imágenes de terreno y la cuantificación del número de arbustos con respecto a la altura demuestran una sensible expansión de la vegetación oromediterránea hacia el piso crioromediterráneo en el Macizo de Peñalara. Entre las causas que han propiciado el fenómeno cabe descartar en primer lugar las debidas a la disminución del pastoreo, pues desde principios del siglo XX dejaron de pastar en estas montañas los rebaños de ovejas y cabras que tradicionalmente subían a las cumbres del Sistema Central para aprovechar los pastos supraforestales de verano, siguiendo un sistema trashumante típico mediterráneo, que obligaba a largos desplazamientos del ganado durante el estío buscando el frescor de los pastos de la alta montaña (Vías, 2001). Desde entonces, tan sólo son aprovechados los pastos del Macizo de Peñalara por vacas de raza avileña, utilizando cargas ganaderas bajas, que consumen en verano los pastos de *Nardus stricta* (Montserrat & Fillat, 1990) desarrollados sobre las cubetas hidromorfas, bastante frecuentes en la vertiente suroriental. Además, tanto *Cytisus oromediterraneus* como *Juniperus communis*

subsp. *alpina* resultan muy poco palatables, siendo rechazadas por el ganado. Por lo tanto, en el periodo de tiempo considerado, la intensidad del pastoreo y en consecuencia la presión ejercida por el ganado sobre la vegetación ha sido la misma.

Paralelamente a los cambios tangibles en la vegetación de alta montaña del Macizo de Peñalara, se ha producido un incremento de las temperaturas mínimas, que en las áreas montañosas frías constituyen el principal factor climático limitante para la vida de las plantas. El incremento de las temperaturas mínimas reduce la importancia de los daños por frío, amplía el periodo libre de heladas y, en consecuencia, aumenta el tiempo en que es posible la actividad vegetativa. Ello favorece la colonización ascendente de especies propias de cotas más bajas, menos psicrófilas y menos quionófilas, que en el caso del piso crioromediterráneo del macizo de Peñalara son *Cytisus oromediterraneus* y *Juniperus communis* subsp. *alpina*. Por otra parte, la expansión de la vegetación leñosa y arbustiva contribuye, a su vez, a su propia consolidación, al aumentar la temperatura como consecuencia de la mayor capacidad de absorción de la radiación solar con respecto a la cubierta vegetal herbácea, o lo que es lo mismo, al hecho de que el albedo de un matorral o de un bosque es generalmente inferior al de un pastizal, sobre todo cuando el suelo está cubierto de nieve (Betts, 2000).

Estos cambios producidos en la vegetación del Sistema Central español sugieren la necesidad de replantearse los límites altitudinales anteriormente establecidos para los pisos bioclimáticos, al menos en la región mediterránea (Figura 12). El piso

crioromediterráneo ya a mediados del siglo XX ocupaba un área reducida en el Sistema Central español, dada la relativamente baja altitud de estas montañas y su posición geográfica meridional. Esta circunstancia lo hace mucho más frágil y vulnerable a cualquier alteración ambiental, en particular a los efectos del aumento de la temperatura sobre la vegetación. En general, lo observado en estas montañas del centro de la península ibérica evidencia la gran susceptibilidad a sufrir los estragos del cambio climático que tienen los ecosistemas de pequeña extensión, relicticos o finícolas (extinciones, cambios en la composición florística, etc.). Cabe, por tanto, predecir severas reducciones de biodiversidad en el futuro si las temperaturas siguen progresando en su tendencia al alza. La desaparición del piso crioromediterráneo en las montañas del centro de la península ibérica supone, de momento, una homogeneización simplificadora de los paisajes vegetales de montaña, más que una pérdida de diversidad y riqueza florística, ya que la mayoría de las especies de este piso se encuentran presentes también en los inferiores. Posiblemente, en cordilleras más elevadas, aunque los efectos del cambio climático sobre la vegetación también son palpables, las consecuencias sobre el paisaje no resulten tan drásticas al no afectar al piso superior de vegetación en su totalidad. Resultarán, por tanto, más afectadas aquellas áreas de montaña de altitud más modesta y menor extensión que, sin embargo, dentro del ámbito biogeográfico mediterráneo suelen albergar biocenosis de gran valor por su carácter relictico o finícola y su alto índice de endemidad.

■ Recomendaciones para la adaptación

Para evitar la expansión de especies termófilas, deben reformularse los criterios y principios aplicados en la jardinería actual, adoptándose un nuevo paradigma, en el que se prioricen las especies autóctonas propias de cada zona, y se restrinja el uso de especies alóctonas con potencial invasor demostrado. Queda absolutamente desaconsejada la introducción de nuevas especies ornamentales exóticas cuyo comportamiento invasor se desconoce, en un mundo cuyas condiciones ambientales son tan cambiantes. Debe prohibirse el vertido al medio ambiente de residuos de jardinería que contengan material vegetal susceptible de convertirse en diáspora de especies potencialmente invasoras. Para aminorar o retrasar los cambios en la distribución altitudinal de las especies deben aplicarse a las zonas de alta montaña, sobre todo mediterráneas, las medidas de conservación más estrictas, con el objeto de que otras circunstancias o actividades causantes de impactos, como la excesiva presión antropozoógena, no refuercen los efectos del calentamiento global.

■ Referencias bibliográficas

- Acok B (1992) Effects of carbon dioxide on photosynthesis, plant growth and other processes. En: BA Kimball, N Roseberg & L. Hartwell, editors. *Impact of carbon dioxide, trace gases and climate changes on global agriculture*. CSSA, SSA. Madison, pp. 249-280
- Balada R, Folch R (1977) Catàleg floristic del delta de l'Ebre. *Treballs de la Institució Catalana de Historia Natural* 8:69-101
- Betts RA (2000) Offset of the potential carbon sink from boreal forestation by decreases in surface albedo. *Nature* 408:187-190
- Bolòs O, Vigo J (1995) *Flora dels Països Catalans*. Vol. 3. Ed. Barcino, Barcelona
- Buddmeier RW & Gatuso JP (2000) Degradación de los arrecifes coralinos. *Mundo Científico* 217:44-48
- Casado S (2000) *Los primeros pasos de la Ecología en España*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid
- Coutinho J (1913) *A Flora de Portugal*. París, Lisboa, Río de Janeiro
- Delila C, Clot B (2001) Phytophenological trends in different seasons, regions and altitudes in Switzerland. En: Walther GR, Burga CA, Edwards PJ, editores. *Fingerprints of climate change. Adapted behaviour and shifting species range*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York. pp. 113-121
- Epstein PR (2000) Salud y calentamiento global de la atmósfera y océano. *Investigación y ciencia* 289:16-24
- Erschbamer B (2001) Responses of some Austrian glacier foreland plants to experimentally changed microclimatic conditions. En: Walther GR, Burga CA, Edwards PJ, editores. *Fingerprints of climate change. Adapted behaviour and shifting species range*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York. pp. 263-279
- Fernández-González F (1988) *Estudio florístico y fitosociológico del valle del Paular (Madrid)*. Tesis doctoral. Universidad Complutense, Madrid
- Ferrero JJ (1997) El elanio azul, la rapaz que llegó de África. *Biológica (Madrid)* 15:36-42
- Font-Tullot I (1983) *Climatología de España y Portugal*. Instituto Nacional de Meteorología, Madrid
- Gallego MJ (1987) *Sonchus L*. En: Valdés B, Talavera, S & Fernández-Galiano E, editores. *Flora Vascular de Andalucía Occidental* 3. Ketres, Barcelona. pp. 85-88
- Gómez Campo C (1996) *Libro rojo de especies vegetales amenazadas de las islas Canarias*. Gobierno de Canarias, Tenerife
- Gómez-Manzaneque A (1997) Cigüeña blanca, cada vez más cerca del hombre. *Biológica (Madrid)* 8:28-39

- Hernández Pacheco E (1931) *Guías de los Sitios Naturales de Interés Nacional I: La Sierra de Guadarrama*. Junta de Parques Nacionales y Patronato Nacional de Turismo, Madrid
- Herrera M & Campos JA (2010) *Flora alóctona invasora en Bizkaia*. Instituto para la sostenibilidad en Bizkaia. Diputación Foral de Bizkaia
- Hilbert DW, Ostendorf B & Hopkins MS (2001) Sensitivity of tropical forests to climate change in the humid tropics of north Queensland. *Austral Ecology* 26:590-603
- Huguet del Villar E (1927) Una ojeada a la cliserie de la Sierra de Guadarrama. *Ibérica* 693:1-8
- Inouye DW (2000) The ecological and evolutionary significance of frost in the context of climate change. *Ecology letters* 3:457-463
- Lines A (1998) Síntesis acerca del efecto invernadero y sus efectos. En: Instituto de Ingeniería de España, editor. *Energía y cambio climático*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. pp. 5-42
- Lloris D (1986) Ictiofauna demersal y aspectos biogeográficos de la costa sudoccidental de África. *Monograf. Biol. Mar.* 1:9-432
- Lloris D (1999) Cambio climático ¿actividad humana o natural? *Mundo científico* 197:61-65.
- Malagarriga HT (1976) Catálogo de las plantas superiores de l'Alt Empordà. *Acta Phytotaxonomica Barcinonensis* 18:26-65
- Menzel A, Estrela N (2001) Plant phenological changes. En: Walther GR, Burga CA, Edwards PJ, editores. *Fingerprints of climate change. Adapted behaviour and shifting species range*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York. pp.123-137
- Molgaard P, Christensen K (1997) Response to experimental warming in a population of *Papaver radicum* in Greenland. *Global Change Biology* 3:116-124
- Montserrat P, Fillat F (1990) The systems of grassland management in Spain. En: Breymeyer AI, editor. *Managed grassland: regional studies*. Elsevier, Amsterdam. pp. 37-70
- Muñoz J, Sanz-Herráiz C (1995) *Guía física de España 5: Las montañas*. Alianza Editorial, Madrid
- Pauli H, Gottfried M, Grabherr G (2001) High summits of the Alps in a changing climate. The oldest observation series on high mountain plant diversity in Europe. En: Walther GR, Burga CA, Edwards PJ, editores. *Fingerprints of climate change. Adapted behaviour and shifting species range*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York. pp. 139-149
- Peñuelas J, Filella I (2001) Phenology: responses to a warming world. *Science* 294:793-795
- Pérez Badía R, Gavilán R, Fernández-González F (1998) *Astragalus sempervirens* subsp. *muticus* (Pau) Lainz y otras novedades florísticas para la Sierra de Guadarrama descubiertas en los mármoles del Macizo de Peñalara. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 56:397-398
- Rivas-Martínez S (1963) Estudio de la vegetación y flora de las Sierras de Guadarrama y Gredos. *Anales del Instituto Botánico A.J. Cavanilles* 21:5-325
- Rivas-Martínez S, Loidi J (1999) Bioclimatology of the Iberian Peninsula. *Itinera geobotanica* 13:41-47
- Rivas-Martínez S, Fernández-González F, Sánchez-Mata D (1987) El Sistema Central: de la Sierra de Ayllón a Serra da Estrela. En: Rivas-Martínez S, Peinado M, editores. *La vegetación de España*. Universidad de Alcalá de Henares, Madrid. pp. 419-451
- Rivas-Martínez S, Fernández-González F, Sánchez-Mata D, Pizarro JM (1990) Vegetación de la Sierra de Guadarrama. *Itinera geobotanica* 4:3-132
- Rivas-Martínez S, Cantó P, Fernández-González F, Molina JA, Pizarro JM, Puente E (1999) Synopsis of the Sierra de Guadarrama vegetation. *Itinera geobotanica* 13:189-260
- Samo AJ (1994) *Catálogo florístico de la provincia de Castellón*. Servei de Publicacions. Diputació de Castelló
- 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 global warming. *Annals of Botany* 92:273-280
- Sobrino E, González Moreno A, Sanz-Elorza M, Dana ED, Sánchez Mata D, Gavilán R (2001) The expansion of thermophilic plants in the Iberian Peninsula as a sign of climatic change. En: Walther GR, Burga CA, Edwards PJ, editores. *Fingerprints of climate change*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York. pp. 163-184
- Strasburger E, Nol F, Schenk H, Shimper AFW, von Denffer D, Bresinky A, Ehrendorfer F, Ziegler JB (1986) *Tratado de Botánica*. Ed. Marín. Barcelona
- Stübing G, Peris JB (1998) *Plantas silvestres de la Comunidad Valenciana*. Jaguar, Madrid
- Vetaas OR (2000) Comparing species temperature response curves: population density versus second-hand data. *Journal of Vegetation Science* 11:659-666
- Vías J (2001) *Memorias del Guadarrama. Historia del descubrimiento de unas montañas*. La Librería, Madrid
- Wayne PM, Reekie EG, Bazzaz FA (1998) Elevated CO₂ ameliorates birch response to high temperature and frost stress: implications for modeling climate-induced geographic range shifts. *Oecologia* 114:335-342
- Williams W, Cifuentes S, Delaguila V, Pérez R (1992). Rejuvenation of a peach orchard in the highlands of Guatemala through integrated management. *Journal of Tropical Agriculture* 69:341-346
- Wolfe DW, Gifford RM, Hilbert DW, Luo Y (1998) Integration of photosynthetic acclimation to CO₂ at the whole-plant level. *Global Change Biology* 4:879-893