

2. IMPACTOS SOBRE LOS ECOSISTEMAS TERRESTRES

Fernando Valladares, Josep Peñuelas y Estanislao de Luis Calabuig

Contribuyentes

J. J. Camarero, M. Estiarte, I. Filella, C. Gracia, F. Lloret, E. Gutiérrez Merino,
R. Ogaya, R. Pérez-Obiol, S. Sabaté, M. T. Sebastiá

Revisores

I. Alonso, J. S. Carrión, P. Castro, J. Cortina, A. Escudero, M. Génova, F. Maestre,
D. Morales, F. Ojeda, B. Peco, F. Pugnaire, F. Pulido, J. M. Rey-Benayas,
S. Rivas-Martínez, F. Rodá, J. C. Rodríguez-Murillo, B. Sánchez, J. J. Sanz,
M. Segur, J. Terradas, M. Vila, R. Zamora, M. A. Zavala

J. Pereira, P. Canadell

RESUMEN

España presenta una gran variedad de ecosistemas terrestres, muchos de ellos únicos y todos ellos proporcionando un amplio número de bienes y servicios. Estos ecosistemas han estado sometidos a intensos cambios climáticos en el pasado pero el ritmo de estos cambios se ha acelerado de forma excepcional. El cambio climático acelerado está dando lugar a un abanico de efectos directos e indirectos que se ven acentuados por la interacción con otros motores del cambio global (cambios de uso del territorio, contaminación, intercambio biótico). Los efectos difieren para los ecosistemas de la región Atlántica, limitados por temperatura, y para los de la región Mediterránea, limitados por agua. Mientras la productividad podría aumentar con el cambio climático en los primeros, posiblemente disminuya en los segundos.

Los ecosistemas que se encuentran en su límite ecológico o geográfico (formaciones cuyo balance hídrico es cero, ecosistemas dominados por especies relictas de climas pasados, ecosistemas de alta montaña, ciertas formaciones de zonas áridas) son los que se verán más afectados por el cambio climático.

Existe evidencia científica de que el cambio climático afectará a la fenología y las interacciones entre especies, favorecerá la expansión de especies invasoras y plagas, provocará cambios en la dominancia, estructura y composición de las comunidades, y aumentará el impacto de perturbaciones como el fuego. Con el cambio climático disminuirá la capacidad de secuestro de carbono atmosférico de los ecosistemas y se producirán migraciones altitudinales de especies así como extinciones locales.

Por el contrario, es actualmente incierto si las especies serán capaces de evolucionar y adaptarse a tiempo al cambio climático, si las plantas aumentarán la eficiencia en el uso del agua con la sequía y el calentamiento, y si estos procesos acelerarán los ciclos biogeoquímicos.

Las zonas y sistemas más vulnerables al cambio climático son las islas en sentido amplio (incluyendo islas edáficas y ecosistemas de alta montaña) y los ecotonos o zonas de transición entre sistemas. La situación espacial de estos últimos podrá servir de indicador integrado y posiblemente temprano del cambio climático.

La gestión de los ecosistemas terrestres debe implicar a la sociedad en su conjunto y buscar fórmulas creativas para la financiación de actividades de mitigación de efectos, restauración e investigación. La conservación de los ecosistemas terrestres en un escenario de cambio climático entra en conflicto con numerosas actividades humanas sobre todo en relación al uso de recursos naturales como el agua. Esta conservación es poco reconciliable con la gestión encaminada a maximizar la producción o a secuestrar el carbono atmosférico.

Entre las principales necesidades de investigación destaca la consolidación de redes de seguimiento ecológico a largo plazo, aprovechando en lo posible las ya existentes y favoreciendo la participación interdisciplinar de la comunidad científica, el estudio de las interacciones tanto entre factores ambientales como entre especies y niveles tróficos, y la determinación de valores mínimos de tolerancia (climáticos, estructurales, funcionales) en sistemas vulnerables al cambio climático.

2.1. INTRODUCCIÓN

2.1.1. Influencia humana en los ecosistemas terrestres: los efectos múltiples de una especie en expansión

El ser humano está modificando a velocidad creciente la distribución espacial y el funcionamiento de los ecosistemas. Dicha modificación tiene lugar a escala local, regional y global de forma que hoy en día la gran mayoría de ecosistemas terrestres presentan un cierto grado de degradación o alteración atribuible a las actividades humanas (Vitousek *et al.* 1997). Además, estas actividades están cambiando las propiedades biofísicas de la atmósfera y el clima, y hay evidencia irrefutable de que los ecosistemas están respondiendo a todos estos cambios (Hulme *et al.* 1999, Hughes 2000). Aunque muchas de estas evidencias se apoyan en respuestas de especies particularmente sensibles, hay cada vez más resultados que muestran efectos a nivel de todo el ecosistema. Si bien dichos efectos no son apreciables fácilmente, tienen en general un plazo temporal de varias décadas y se ven con frecuencia influidos por las condiciones locales (Vitousek *et al.* 1997, Parmesan y Yohe 2003).

2.1.2. La diversidad de los ecosistemas terrestres españoles

Debido en buena medida a su posición geográfica y a su compleja orografía, España presenta una gran variedad de ecosistemas terrestres, una de las mayores de Europa. De las seis regiones biogeográficas contempladas por la Directiva Hábitats, cuatro están representadas en España (las regiones Atlántica, Mediterránea, Alpina y Macaronésica) abarcando 141 tipos distintos de hábitats terrestres de entre un total de 264. Esta extraordinaria variedad de ecosistemas terrestres junto con la particular historia evolutiva de nuestra región ha dado lugar a una elevada diversidad de especies, de recursos naturales y de sistemas biológicos únicos que ha conducido a la protección de 536 espacios naturales en todo el país. Aproximadamente un 20% de los cincuenta millones de hectáreas (Mha) del País corresponde a ecosistemas forestales en sentido amplio (las cifras oscilan según la definición de ecosistema forestal). La región Mediterránea es la más extensa, con 43 Mha, de los cuales 3 Mha son bosques, 2,9 Mha son matorrales y brezales, y 2,6 Mha son pastizales naturales o seminaturales. La región Atlántica ocupa 5,5 Mha, de los que destacan los 1,1 Mha de matorrales y brezales, y los 0,5 Mha de bosques. La región Alpina ocupa 0,9 Mha y está dominada por pastizales naturales y seminaturales (0,2 Mha) y por bosques (0,2 Mha). La región de menor tamaño es la Macaronésica (0,7 Mha) y en ella los bosques y matorrales suman 0,1 Mha (Reyero 2002). Además de los rasgos climáticos y biogeográficos, el grado y extensión temporal de la intervención humana son otras características intrínsecas que deben ser tenidas muy en cuenta en la descripción de los ecosistemas terrestres españoles. La intervención humana varía de intensa y prolongada en las regiones Mediterránea y Atlántica, a moderada y relativamente más reciente en las regiones Alpina y Macaronésica. La extensión de la región Mediterránea española representa el 17,3% de toda la región Mediterránea en sentido estricto, la cual se reparte entre 18 países, siendo sólo superada por Turquía (20,8% del total).

Así pues, los ecosistemas terrestres españoles están expuestos a una gran variabilidad climática natural, y son el resultado de una notable complejidad topográfica y litológica, unos marcados gradientes en los usos del suelo y en la disponibilidad de agua, y albergan con frecuencia una elevada biodiversidad. Como veremos, estas y otras características hacen que muchos de estos ecosistemas sean especialmente sensibles a los cambios atmosféricos y climáticos. La comprensión de los efectos del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres es crucial para tomar las medidas que permitan asegurar los múltiples bienes y servicios que nos prestan, muchos de los cuales son imprescindibles para nuestra propia existencia.

2.1.3. Bienes y servicios de los ecosistemas terrestres

Desde el punto de vista antropocéntrico, los ecosistemas terrestres son sistemas que cumplen tres tipos generales de funciones: productivas, ambientales y sociales (Rodá *et al.* 2003). En su función productiva, suministran bienes naturales renovables, como los alimentos, los productos de interés farmacológico, los productos madereros y los no madereros (pastos, corcho, piñas, caza, setas, etc.). Entre las funciones ambientales y ecológicas destacan los servicios ecosistémicos prestados gratuitamente, como el mantenimiento de la biodiversidad, la regulación de la composición atmosférica y del clima, la regulación de los ciclos biogeoquímicos, la conservación del suelo (e.g. prevención de la erosión), la regulación del ciclo del agua y el almacenaje de carbono. Entre las funciones sociales, las más relevantes son los usos recreativos, educativos y de ocio, las oportunidades para la investigación, sus valores tradicionales culturales y emocionales, funciones que dan pie a actividades económicas importantes como el turismo y el excursionismo. Está claro que las alteraciones que producen los cambios climático y atmosférico tendrán un impacto sobre muchos de estos bienes y servicios y, por lo tanto, impactos sobre los sistemas socioeconómicos (Winnet 1998). Entre las funciones y servicios ecosistémicos destaca el secuestro y almacenaje del carbono atmosférico por ser la base de la producción vegetal que sustenta los ecosistemas y por tener implicaciones directas en el balance de CO₂ atmosférico, uno de los principales agentes del cambio climático. Otros servicios ecosistémicos incluyen la provisión de polinizadores y el control de plagas.

Los ecosistemas terrestres se consideran importantes reguladores del clima tanto global como local, influyendo decisivamente en los ciclos biogeoquímicos y en las características de la atmósfera. Ciertos ecosistemas terrestres como los bosques afectan a la humedad relativa e incluso al régimen de precipitaciones local, pudiendo dar lugar a un ciclo de retroalimentación en el que el bosque favorece las condiciones hídricas para que se mantenga el propio bosque. Si bien es un hecho constatado en numerosas ocasiones que cuando la cobertura vegetal es alta (cuando aumenta el índice de área foliar o LAI) hay menos agua disponible en el ecosistema al aumentar la transpiración (Rambal y Debussche 1995), el bosque puede actuar como captador de agua en ciertas condiciones mediterráneas. Datos experimentales y simulaciones numéricas indican que la presencia de masas arboladas en las laderas de las montañas costeras favorece significativamente la formación de tormentas de verano y la captura del agua que en forma de nieblas más o menos densas se eleva desde el mar (Millán 2002). Si bien estos efectos locales del bosque sobre el microclima y la precipitación son notables y están bien probados, la influencia en el clima regional (macroclima) es menos clara. En simulaciones del efecto de una deforestación extensa en España y Francia se ha obtenido que el bosque sólo favorece las lluvias cuando éstas se dan en verano mediante nubes de desarrollo vertical, en cuya formación puede intervenir activamente la transpiración del bosque (Gaertner *et al.* 2001).

2.1.4. El impacto humano en los ecosistemas españoles

La intensa intervención humana es una característica propia de la mayoría de los ecosistemas terrestres españoles. Estos ecosistemas han sido muy modificados por el ser humano desde comienzos del Neolítico, y sobre todo a partir de la Edad del Bronce, provocando en general una reducción del área original de los ecosistemas forestales (Pons y Suc 1980, Reille y Pons 1992). Dentro de este proceso de intervención se han creado algunos ecosistemas seminaturales cualitativamente nuevos y relativamente estables como las dehesas de especies de *Quercus* (Stevenson y Harrison 1992). La acción antrópica durante los últimos milenios es un elemento crítico que determina cambios en las especies dominantes y conlleva cambios radicales en la diversidad y la cobertura arbórea y arbustiva, y en definitiva en la estructura y funcionamiento de muchos ecosistemas terrestres. Carrión *et al.* (2003) reconstruyen la historia de la vegetación en la Sierra de Gádor en el sureste de la península Ibérica a través de un

registro paleoecológico, mostrando cambios significativos en la abundancia de especies vegetales, con el relevo de dominancia de *Quercus caducifolios* por *Pinus* y *Quercus perennifolios* hace unos 3940 años AP, el máximo apogeo de *Pinus* en detrimento de los bosques, acompañado de un incremento de heliófitas hasta 1160 años AP. Entre los factores de control del cambio en la vegetación durante la segunda mitad del Holoceno se incluye la ocurrencia y frecuencia de fuegos, la actividad humana, el cambio climático y la interrelación entre ellos. Desde entonces, clima y actividad humana se ven inextricablemente relacionados.

En un marco temporal más reciente, en la España de comienzos del siglo XX, se inician grandes programas de repoblación forestal con fines productivistas que coinciden con la crisis del mundo rural y el abandono de los campos que son recolonizados por comunidades vegetales leñosas. El abandono de cultivos de suelos pobres, de proporciones importantes en la península Ibérica, ha supuesto un cambio evidente en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas con un incremento de la diversidad florística y faunística, una mejora de la calidad del suelo y del ciclo hidrológico y una reducción de la erosión del suelo. Pero el abandono de muchas prácticas tradicionales lleva a la crisis de sistemas productivos de gran valor natural por su elevada biodiversidad como la dehesa y a un envejecimiento del monte bajo de especies de *Quercus*, que al pasarse de turno pierde vigor y se vuelve más sensible a perturbaciones abióticas (sequía y extremos climáticos) y bióticas (plagas y enfermedades). A su vez, la acumulación de biomasa favorece los incendios. La superficie arbolada general aumenta en el último tercio del siglo XX y se incrementa el número de espacios naturales protegidos, al extenderse una visión ecológica del bosque y de los hábitats terrestres. Se observa una recuperación natural de encinares y alcornoques en áreas marginales submediterráneas menos secas, pero se acrecienta el deterioro ambiental del aire y las aguas, y el ritmo del cambio climático. La protección de espacios naturales fuera de áreas de montaña o lugares históricos o emblemáticos es escasa y los bosques, matorrales y pastizales quedan fragmentados y desconectados (Costa *et al.* 1990, Valladares 2004a). Asimismo existen zonas (ciertos campos de cultivo abandonados, espartales y matorrales afectados por sobrepastoreo), en las que, pese al abandono de las prácticas tradicionales, el grado de degradación alcanzado, combinado con ciclos climáticos poco favorables, han dificultado considerablemente la recuperación espontánea de la vegetación.

2.1.5. Cambios en el balance de carbono, causa y consecuencia del cambio climático

El balance de carbono de los ecosistemas terrestres es el resultado de procesos que capturan el CO₂ atmosférico (e.g. fotosíntesis) y procesos que liberan CO₂ (e.g. respiración, incendios). Un aspecto crucial en la actualidad es determinar hasta qué punto los ecosistemas terrestres pueden actuar como sumideros de carbono y atenuar así el calentamiento global. Pero cerrar el balance de carbono al detalle no es una tarea fácil, y más cuando intervienen en el análisis escalas de tiempo y espacio diferentes. Existen numerosas incertidumbres sobre cómo afectan las condiciones ambientales que interaccionan con los diversos procesos implicados. Además, para entender los flujos de carbono es importante cuantificar las cantidades de carbono que tenemos en los ecosistemas. Para la parte aérea se disponen de buenas bases de datos como las proporcionadas por los inventarios forestales, aunque faltan datos sobre ecosistemas no contemplados en esta iniciativa. La parte menos conocida corresponde a la biomasa subterránea, que en los ecosistemas mediterráneos es muy importante y puede ser en el caso de un encinar más del 50 por ciento de la biomasa total. A este carbono debemos añadir el carbono almacenado en los suelos y la necromasa acumulada en el suelo, que frecuentemente es superior al carbono total de la biomasa, aunque la información al respecto es escasa.

Análisis a partir de los inventarios forestales nacionales revelan que los bosques españoles han actuado durante buena parte del siglo XX como sumideros de carbono y que todas las

comunidades autónomas españolas acumularon carbono en sus bosques durante el periodo 1990-1998, aumentando la cantidad de carbono acumulado en relación al periodo 1974-1987 (Rodríguez-Murillo 1997, 1999). La acumulación osciló entre 4,5 ton de carbono por hectárea y año en Galicia (2,0 en el periodo anterior) a 1,1 en Murcia (0,27 en el periodo anterior). Este efecto se atribuye a las repoblaciones realizadas desde los años 40 del siglo XX y a los cambios más recientes en usos agrícolas y ganaderos, que han contribuido al aumento de las superficies arboladas y de la densidad de masa de los bosques (Rodríguez-Murillo 1999). Respecto a las emisiones de gases de efecto invernadero (CO_2 , CH_4 , CO , N_2O y CFC NO_x) – JP- procedentes de incendios forestales en el periodo 1970-2001 el valor promedio es de $21,5 \cdot 10^6$ toneladas en el conjunto del Estado español para las emisiones directas; las emisiones diferidas son, en promedio, 3,8 veces superiores a éstas (Prieto y Rodríguez-Murillo 2003). Galicia fue la comunidad autónoma que más contribuyó a las emisiones totales de gases con efecto invernadero como consecuencia de los incendios forestales. De todas formas es preciso hacer constar que los datos de las emisiones totales estimadas de CO_2 procedentes de incendios forestales suponen sólo un 1% del total de las emisiones estimadas en el Estado español de dicho gas. El balance de carbono de los ecosistemas forestales no es comparable al de los demás ecosistemas terrestres, pero es de estos ecosistemas de los que se dispone información más precisa.

2.1.6. Métodos de estudio de los efectos del cambio climático

El estudio de los efectos que el cambio climático tiene sobre nuestros ecosistemas terrestres se lleva a cabo mediante cinco tipos de actividades que recorren diferentes escalas temporales: (1) el estudio paleoecológico de testigos sedimentarios datables, a través de indicadores biológicos y geoquímicos (miles a millones de años), (2) el estudio de material histórico diverso, como por ejemplo especímenes de herbario, piezas de museo, archivos, anillos de los árboles (últimos siglos), (3) el estudio de los cambios ecofisiológicos, biogeoquímicos y demográficos de nuestros ecosistemas en respuesta a las cambiantes condiciones climáticas (últimas décadas y años), (4) el estudio experimental de nuestros ecosistemas bajo condiciones más o menos controladas, simuladoras de los cambios previstos para las próximas décadas por los modelos climáticos y, finalmente, (5) la modelización de los cambios pasados y futuros, en el espacio y en el tiempo. Aparte de emplear herramientas paleoecológicas e históricas para movernos en el tiempo, los estudios del cambio climático y de sus efectos requieren ir ascendiendo sucesivamente en la escala espacial desde la hoja hasta el ecosistema, la región y el globo entero, combinándose las herramientas de modelización con las de teledetección. No obstante, es preciso destacar que las influencias del cambio climático son difíciles de separar de las de los otros componentes del cambio global como los cambios en los ciclos biogeoquímicos, o los cambios en los usos del suelo.

2.1.7. Contenido del capítulo y aclaraciones

Dada la amplitud de aspectos que quedan incluidos en este capítulo es inevitable un cierto solapamiento con otros capítulos, especialmente con los dedicados al sector forestal (Cap. 9), biodiversidad vegetal (Cap. 5) y animal (Cap. 6), y recursos edáficos (Cap. 8). Para minimizar este solapamiento se ha profundizado en aspectos ecofisiológicos de la vegetación y en procesos que operan a nivel de comunidad y ecosistema. Se hará particular hincapié en la región mediterránea por ser la región mayoritaria de la península Ibérica y sobre la que existe más información sobre su sensibilidad al cambio climático. De hecho, esta región contiene formaciones que se encuentran ya al límite de sus posibilidades, con balances hídricos en los que la precipitación es igualada por la evapotranspiración. Los sistemas dulceacuícolas y costeros son tratados en otros capítulos (Caps. 3 y 11 respectivamente). Con el término incremento de aridez nos referiremos conjuntamente a la disminución de las precipitaciones,

que se vuelven a su vez más irregulares, y al incremento de la evapotranspiración que lleva consigo el aumento de temperatura.

2.2. SENSIBILIDAD AL CLIMA ACTUAL

2.2.1. Historia del cambio climático y de la influencia antropogénica en los ecosistemas

Nuestro país, como todo el planeta, está instalado en el cambio, un cambio que ha sido muy espectacular en diversas fases de la historia de la Tierra, pero que actualmente está ocurriendo a un ritmo particularmente acelerado (IPCC 2001). Los ecosistemas terrestres europeos han experimentado cambios múltiples y profundos relacionados con cambios climáticos no menos profundos que se han visto acompañados en tiempos más recientes con alteraciones en el régimen de perturbaciones (e.g. pastoreo, fuego, carboneo y extracción de leña). Es preciso recalcar que las características adaptativas y competitivas de las especies y los procesos estocásticos han sido tan importantes o más que la conclusión de las fases glaciares y los cambios climáticos del Holoceno en el establecimiento de las especies dominantes después de cada crisis (Carrión 2003).

La península Ibérica y las islas Baleares han tenido un gran valor biogeográfico para el estudio de los cambios climáticos durante el último ciclo glacial-interglacial. Después del denominado interglacial eemense o Riss-Würm, entre unos 120.000 y 80.000 años antes del presente, los registros polínicos sugieren la expansión de los paisajes esteparios que responden a bajas precipitaciones y temperaturas (Pérez-Obiol y Julià 1994). No obstante, algunas áreas montañosas y litorales del sur de la Península mantuvieron durante las últimas crisis glaciares un carácter climático más cálido y húmedo que representa una singularidad importante en el ámbito peninsular y refleja un paisaje eventualmente más forestal con la inclusión de especies mesófilas y termófilas (Carrión 2002, Carrión *et al.* 2003). El conocimiento más resaltante sobre las pulsaciones centenarias y milenarias del último ciclo glacial-interglacial se da a partir del período llamado Tardiglacial, que comienza hace unos 14-15.000 años. Este período implica una mejora climática global, coherente con el proceso de deglaciación, que favoreció el desarrollo de formaciones arbustivas y arbóreas en muchas regiones peninsulares, aunque el carácter de estas colonizaciones es latitudinalmente transgresivo. Posteriormente, entre los 11000 y los 10400 años, se produjo una anomalía climática que supuso un retorno de unas cuantas centurias a las condiciones frías y áridas de los pleniglaciares. Nos referimos al denominado Dryas reciente (en referencia a la rosácea alpina *Dryas octopetala*). El final del Dryas reciente constituirá el punto de partida del presente interglacial (Holoceno) que se caracteriza por un rápido aumento de temperatura y humedad que alcanzará su óptimo en torno los 8500-5500 años antes del presente. A partir de los 5000-4500 años, los parámetros climáticos adquieren un carácter mediterráneo en el sur, el este y en las islas Baleares (Yll *et al.* 1997) y se observa una mayor estacionalidad y un paisaje más xérico en muchos puntos de la Iberia oriental. En el oeste y norte peninsular este cambio climático no se materializa de una forma tan abrupta pero los bioindicadores nos permiten afirmar la existencia de un descenso en las precipitaciones. Los últimos 3000 años se caracterizan por fenómenos de deforestación generalizada, sobre todo en contexto termomediterráneo, provocados por la mencionada sinergia del clima y la acción antrópica.

Aunque la mayoría de las secuencias polínicas no alcanzan la resolución adecuada para dilucidar cuestiones por debajo del cambio multimilenario, algunas sugieren que los cambios de vegetación pueden llegar a ocurrir en pocos siglos o incluso décadas, como consecuencia de cambios climáticos abruptos. En la Península Ibérica, sólo una secuencia polínica holocena evidencia esta dinámica de respuesta vegetal al cambio climático, la de la Cañada de la Cruz, en el límite forestal superior de la Sierra de Segura (Jaén) (Carrión *et al.* 2001). Estos cambios han forzado migraciones altitudinales o latitudinales relativamente rápidas de diversas especies. En escalas temporales aún más cortas, los estudios de material de herbario revelan

que en los últimos dos siglos la densidad estomática ha disminuido en un 21% y la discriminación del ^{13}C en un 5.2%, sugiriendo la existencia de un proceso de adaptación (incremento en la eficiencia de uso del agua) como respuesta a variaciones en la presión selectiva determinadas por las condiciones más cálidas y áridas de la actualidad (Peñuelas y Matamala 1990, Peñuelas y Azcon-Bieto 1992).

Conviene destacar que, durante los últimos años, se han descubierto también evidencias de respuesta biótica rápida (décadas-centurias) a los cambios climáticos abruptos que tienen lugar en el seno de las fases glaciares (los denominados eventos Heinrich y Dansgaard-Oeschger verificables en los testigos de hielo antártico y groenlandés). Estas respuestas parecen incluir a la vegetación continental del sur peninsular, como se ha evidenciado en algunas secuencias marinas de Alborán y la costa atlántica ibérica y norteafricana (D'Errico y Sánchez Goñi 2003). Muy recientemente, se ha comprobado que la señal de cambio climático aparece también en la geoquímica de espeleotemas (Genty *et al.* 2003). Dado que las secuencias marinas reflejan una lluvia pluvial de incierto control espacial y tienen una tafonomía complicada, conviene esperar a la aparición de registros continentales que confirmen o refuten que los cambios de vegetación a los eventos intraglaciares han sido igualmente bruscos. Los informes preliminares sobre la paleovegetación europea durante el estadio isotópico del oxígeno marino 3 (*OIS 3 Project*) no son concluyentes a este respecto (Huntley *et al.* 2003).

Entre los ecosistemas terrestres del país, los bosques y matorrales se han extendido en las últimas décadas como resultado del aumento de temperatura, del aumento de CO_2 , y/o del aumento de fertilizantes en el ambiente (eutrofización difusa), pero sobre todo como resultado de dos procesos de origen antrópico: la sucesión secundaria a partir de pastos y campos de cultivo abandonados, y la superposición de perturbaciones severas sucesivas sobre los ecosistemas terrestres (Mesa-Jimenez 2002, Costa *et al.* 1998). Los diferentes usos que los humanos hemos hecho de ellos han producido un mosaico de ecosistemas con distintos grados de madurez, formando paisajes heterogéneos que favorecen el mantenimiento de la diversidad.

2.2.2. Las “huellas” del cambio climático en los árboles de la Península Ibérica

Los anillos de crecimiento de la madera de los árboles revelan grandes oscilaciones interanuales en respuesta a los cambios climáticos experimentados en los últimos siglos, aunque estas oscilaciones difieren entre especies. Las especies tolerantes de la sequía pero que pueden aprovechar el agua freática, como la encina (*Quercus ilex*), muestran oscilaciones menores que las especies elusivas de la sequía y que dependen más directamente de las precipitaciones como el pino carrasco (*Pinus halepensis*) (Ferrio *et al.* 2003). A lo largo del siglo XX, los árboles, los bosques y los ecosistemas han estado respondiendo a los efectos del cambio climático tales como el aumento de CO_2 , el calentamiento global y la variabilidad climática. La respuesta de los árboles a estos efectos ha sido analizada en más de 60 bosques de coníferas de diferentes características ambientales a lo largo de toda la mitad este de la Península. La mayoría de las variables dendrocronológicas (basadas en el grosor de los anillos anuales, su composición isotópica y en cambios en la anatomía y densidad de la madera) presentaron una variabilidad creciente durante la segunda mitad del s.XX reflejando el aumento de la variabilidad climática y de la frecuencia de eventos extremos (Tardif *et al.* 2003, Camarero y Gutiérrez 2004). El cambio climático ha restringido las posibilidades de respuesta de los árboles, los cuales muestran una mayor sincronización de su crecimiento, tanto entre árboles individuales como entre especies. Esto significa una reducción de las diferencias entre localidades debidas a causas locales (pendiente, orientación, sustrato, o influencia de un determinado tipo de clima), las cuales pasan a tener una importancia secundaria durante las últimas décadas. Estos efectos han sido observados para diferentes escalas espaciales y temporales. Se ha detectado: a) un aumento en la variabilidad intra-anual en el crecimiento en

grosor de especies de árboles mediterráneos, por ejemplo en *Pinus halepensis*, relacionado con un alargamiento del periodo de crecimiento; y b) un aumento de la variabilidad inter-anual e inter-decadal en las series del grosor de los anillos y de composición isotópica en poblaciones de árboles subalpinos a escala local y regional (Camarero y Gutiérrez 2004).

Durante el siglo XX se han descrito dos periodos muy contrastados en base al crecimiento radial de *Pinus uncinata* en los Pirineos centrales: (i) la primera mitad del siglo pasado mostró una baja frecuencia de anillos de crecimiento anchos y estrechos, una baja sensibilidad media y una baja proporción de varianza común entre árboles, mientras que (ii) la segunda mitad mostró las características opuestas (Tardif *et al.* 2003). La menor variabilidad del crecimiento entre 1900 y 1950 se ha asociado a una “relajación” del gradiente térmico altitudinal debida al mayor calentamiento regional observado durante estas décadas y a una menor variabilidad climática interanual de las temperaturas. Más arriba, en el límite superior del bosque, el reciente aumento de esta variabilidad climática a partir de 1950 ha provocado que no ascendiera el límite altitudinal del árbol (Camarero y Gutiérrez 2004). Por el contrario, en el periodo climáticamente cálido y estable de 1900-1950 se observó una ascensión clara del límite del árbol. El aumento de la variabilidad climática a partir de 1950 ha frenado este ascenso, favoreciendo el aumento de la densidad dentro del ecotono bosque subalpino-pastos alpinos.

2.2.3. Sensibilidad a la temperatura y respuestas directas de organismos y sistemas

La actividad de todos los organismos vivos está fuertemente influida por la temperatura. Por tanto, no podemos esperar otra cosa que alteraciones de esta actividad. Y el primer tipo de cambio que el calentamiento trae consigo es en los ciclos vitales de plantas y animales (Peñuelas y Filella 2001). Estos cambios fenológicos se han convertido en el síntoma más claro de que el cambio climático ya afecta a la vida (Fig. 2.1). A nivel individual, el efecto fisiológico más directo del incremento de la temperatura es el rápido aumento de la tasa de respiración. La respiración de todo el ecosistema, de la cual el componente principal es la respiración de las plantas, es el proceso determinante del balance de carbono, al menos en ecosistemas forestales europeos donde ha sido estudiado con suficiente precisión (Valentini *et al.* 2000). Las altas temperaturas afectan a la fotosíntesis de las plantas, pero estas son capaces de aclimatarse y crecer incluso a temperaturas extremas siempre que el agua no sea limitante. Las temperaturas altas aumentan el déficit de presión de vapor aumentando la transpiración de las plantas. Pero el cierre de estomas, con frecuencia exacerbado por la combinación de altas temperaturas con sequía y altos niveles de CO₂, hace que la transpiración llegue incluso a disminuir (Kirschbaum 2004). La capacidad de las plantas para aclimatarse a distintas temperaturas, particularmente durante su desarrollo, hace que la respiración no se vea incrementada tan rápidamente con la temperatura como cabría esperarse, pero a pesar del gran impacto de la respiración vegetal en la productividad de los ecosistemas, aún existen numerosas incertidumbres fisiológicas (Atkin y Tjoelker 2003).

Pero no sólo los organismos sino también los procesos ecosistémicos se ven afectados por el calentamiento. Dado que los procesos biogeoquímicos dependen de la temperatura, la eutrofización o enriquecimiento en nutrientes, sobre todo nitratos, un proceso tan preocupante a nivel internacional, es sensible al calentamiento. Aunque en general la eutrofización está asociada al aporte puntual o difuso de nutrientes (e.g. exceso de purines, fertilizantes), el aumento de temperatura y las sequías ejercen una gran influencia en la dinámica de nutrientes ya que el calentamiento aumenta la mineralización, y la sequía impide el uso de nutrientes por parte de las plantas y facilita las pérdidas del sistema cuando llegan las lluvias. Otra alteración biogeoquímica similar la tenemos en la estimulación de la descomposición de la materia orgánica por el calentamiento (vease capítulo sobre recursos edáficos). La falta de agua, por el contrario, la retarda. Se trata pues de una situación en la que dos factores implicados en el

cambio climático ejercen efectos diferentes (incluso antagónicos) sobre el ciclo de la materia y el funcionamiento de nuestros ecosistemas (Emmet *et al.* 2004). En pastos del Pirineo catalán no limitados hídricamente se ha visto que el calentamiento aumenta la productividad y acelera la descomposición de la materia orgánica (Sebastiá *et al.* 2004).

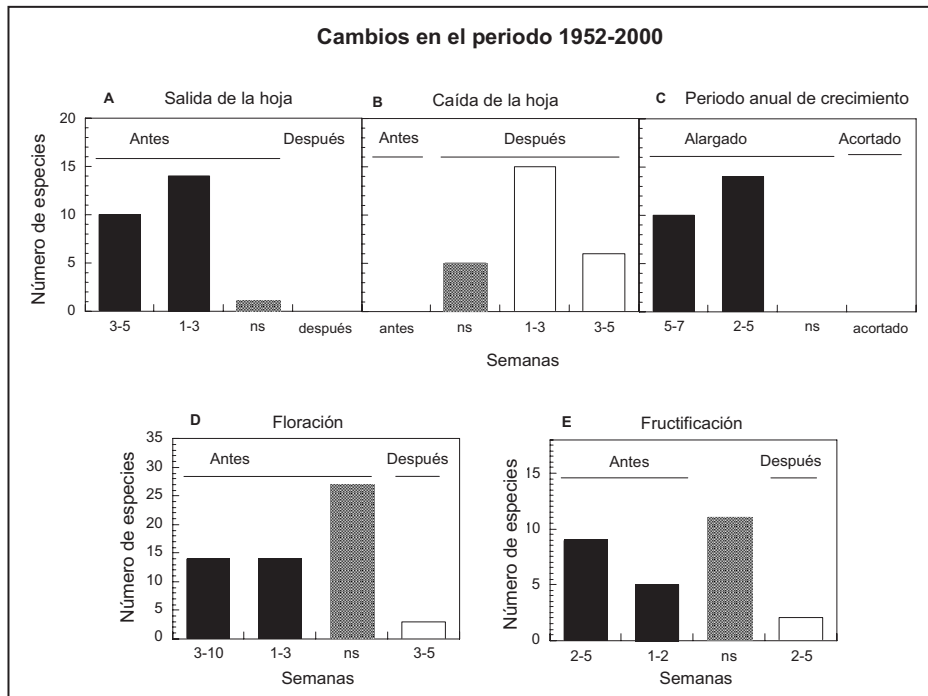


Fig. 2.1. Frecuencia de especies vegetales con ciclos de vida alterados durante las últimas cinco décadas (desde el 1952 al 2000) en Cardedeu (Vallès Oriental, Barcelona). Antes y después aluden al momento del evento, es decir si se adelanta y retrasa respectivamente durante el periodo estudiado; ns = no significativo. (Elaborado de Peñuelas *et al.* 2002).

2.2.4. Cambios fenológicos y desincronización entre niveles tróficos en un mundo que se calienta

Nuestro país, por su situación y topografía, es uno de los sitios dónde se espera que los cambios fenológicos sean más importantes. El ciclo biológico de numerosas plantas comunes, aves migradoras y especies de mariposas está cambiando de forma significativa y el cambio climático parece ser la causa más importante de tal alteración (Fig. 2.1). En Cataluña las hojas de los árboles salen ahora por término medio unos 20 días antes que hace unos cincuenta años. El manzano, el olmo o la higuera parece que anticipan el brote de las hojas en un mes, y el almendro y el chopo, unos quince días, aunque hay otros árboles, como el castaño, que parecen inmutables al cambio de temperatura por ser más dependientes de otros factores como el fotoperiodo o la disponibilidad hídrica (Peñuelas *et al.* 2002). Por otro lado, las plantas también están floreciendo y fructificando por término medio 10 días antes que hace 30 años (Fig. 2.1). Y los ciclos vitales de los animales también están alterados. Por ejemplo, la aparición de insectos que pasan por los diferentes estadios larvarios más rápidamente en respuesta al calentamiento, se ha adelantado en promedio 11 días (Stefanescu *et al.* 2004). Toda esta actividad prematura de plantas y animales puede ponerlos en peligro por las heladas tardías. Pero también la frecuencia de estas heladas ha cambiado, en general disminuyendo en un ambiente cada vez más caliente. Por ejemplo, en Cardedeu (Barcelona) tenían del orden de 60 heladas anuales hace cincuenta años y ahora han pasado a tener del orden de 20 (Peñuelas *et al.* 2002). Respuestas similares en el adelantamiento de las fenofases de plantas y animales (invertebrados, anfibios, aves, ...), de unos 3-4 días por década en primavera, han sido

descritas últimamente en muchos otros lugares del planeta (Peñuelas y Filella 2001, Walther *et al.* 2002, Parmesan y Yohe 2003), de manera que éste parece ser un fenómeno general, con la variabilidad regional, local y específica propia de todo fenómeno biológico. Todos estos cambios fenológicos no son simples indicadores del cambio climático. Tienen una importancia ecológica crítica puesto que afectan a la capacidad competitiva de las diferentes especies, su conservación, y, por lo tanto, a la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas. Como la naturaleza no es homogénea, las respuestas al calentamiento son diferentes dependiendo de la especie e incluso de los individuos.

Estas respuestas tan heterogéneas al cambio climático pueden producir importantes desincronizaciones en las interacciones entre las especies, por ejemplo entre las plantas y sus polinizadores, como es el caso estudiado por Santandreu y Lloret (1999), o entre las plantas y sus herbívoros, y alterar así la estructura de las comunidades. Un ejemplo paradigmático de las desincronizaciones entre niveles tróficos lo tenemos en lo que les pasa a las aves migratorias. Dado el adelantamiento en la floración y fructificación de las plantas y en la aparición de los insectos y, por lo tanto, el adelantamiento en la disponibilidad de comida para las aves, se esperaría una llegada más temprana de las aves migratorias. Y no es así ya que la llegada de algunas aves tan comunes y populares como el ruiseñor, la golondrina, el cuco o la codorniz parece que se está retrasando en algunos lugares por término medio dos semanas respecto a hace treinta años (Peñuelas *et al.* 2002). El retraso seguramente viene determinado por el cambio climático del sitio desde donde parten, las regiones subsaharianas, o el de las regiones que cruzan en su ruta migratoria. No obstante, estudios actualmente en curso revelan un patrón espacial complejo, con zonas del País donde la llegada de las aves se adelanta (ver capítulo de biodiversidad animal).

Cuando observamos los cambios fenológicos a escala global se observan alteraciones tan importantes como por ejemplo el aumento en un 20% de la actividad biológica de nuestro planeta en los últimos 30 años debido en gran parte a este alargamiento fenológico del periodo productivo (Peñuelas y Filella 2001). Este aumento lo apreciamos tanto en las imágenes de los satélites de observación de la Tierra, como en los datos de concentración atmosférica de CO₂. Los datos del índice de vegetación normalizado (NDVI) corroboran los datos fenológicos de los observadores terrestres y muestra como en los últimos 20 años la estación de crecimiento de los vegetales se ha alargado 18 días en Eurasia y esto se ha traducido en un aumento de la biomasa verde, al menos en latitudes superiores a los 40° (Myneni *et al.* 1997). El incremento en la productividad vegetal de las últimas décadas que se había atribuido al efecto fertilizador del CO₂ y de las deposiciones de nitrógeno, puede ser debido también en parte a este aumento de temperatura y a este alargamiento de la estación de crecimiento (actividad vegetativa). Todo esto viene corroborado por los datos de concentración atmosférica de CO₂, que nos muestran un aumento de la amplitud de la oscilación estacional de CO₂ en las últimas décadas debido a la mayor disminución primaveral de la concentración de CO₂ (Keeling *et al.* 1996).

2.2.5. Otro efecto del calentamiento: más emisión de compuestos orgánicos volátiles

El aumento de temperatura tiene diversos efectos directos sobre la actividad de los organismos vivos. Uno importante ambientalmente es el aumento exponencial de la emisión biogénica de compuestos orgánicos volátiles (VOC). Estas emisiones afectan a la química atmosférica, no solamente con respecto al ciclo del carbono (emisiones de unas 1500 Tg C año⁻¹) y a la formación de aerosoles, sino por su papel en el equilibrio oxidativo del aire (niveles de OH, NO_x y O₃) (Peñuelas y Llusià 2001). Las emisiones de VOC están controladas por los factores que alteran la concentración tisular de estos compuestos, la presión de vapor y la resistencia a la difusión hacia la atmósfera. La temperatura incrementa exponencialmente la emisión de los VOC al activar su síntesis enzimática y su presión de vapor y al disminuir la resistencia a la emisión. Sin embargo, la sequía reduce las emisiones como consecuencia de la falta de

carbohidratos y ATP, y de la disminución de la permeabilidad de la cutícula al intercambio gaseoso. Hoy por hoy, es difícil estimar el resultado final de este antagonismo entre calentamiento y sequía.

Otros factores ligados al cambio global como el incremento del ozono troposférico también afectan a las emisiones de VOC. Dado que el ozono es uno de los productos resultantes de estos VOC, existe un fenómeno de retroalimentación positiva de la contaminación por ozono, el cual requiere mayor atención para su correcta valoración (Llusia *et al.* 2002). Una de las funciones más importantes que parecen tener algunos de estos VOC, como el isopreno y los terpenos, es la de actuar como termoprotectores. *Quercus ilex* emplearía estos compuestos como estabilizadores de las membranas celulares y también como desactivadores de los radicales oxidados para protegerse de las altas temperaturas del verano (Peñuelas y Llusia 2002). Además, estas emisiones de VOC podrían retroalimentar negativamente el calentamiento de la propia atmósfera, al actuar como aerosoles que disminuyen la irradiancia, aunque también podrían retroalimentar positivamente el calentamiento a través de su efecto invernadero directo, al absorber la radiación infrarroja, e indirecto, al alargar la vida del metano y de otros gases invernadero (Peñuelas y Llusia 2003).

2.2.6. Sensibilidad y respuestas a la sequía

La disponibilidad hídrica es un factor crítico para evaluar los efectos del cambio climático sobre la mayoría de los ecosistemas terrestres. Calentamiento y sequía deben contemplarse simultáneamente. En efecto, tanto el alargamiento de la vida de las hojas de los caducifolios como la aceleración de la renovación de las hojas de los perennifolios, fenómenos asociados al incremento de la temperatura (Gracia *et al.* 2001, Sabaté *et al.* 2002), comportarán un aumento del agua transpirada que se añade a la mayor evaporación potencial resultante del aumento de temperatura. En aquellos sitios donde el bosque dispone de agua suficiente para compensar esta mayor demanda hídrica, es de prever que aumente la producción forestal. Ahora bien, en los sitios con déficit hídrico, que representan la mayor parte de los ecosistemas terrestres de España, se pueden esperar cambios que van desde la reducción de la densidad de árboles hasta alteraciones de la distribución de especies (Sabaté *et al.* 2002). Pero también habría que tener en cuenta la respuesta fotosintética positiva al aumento de CO₂ atmosférico, que puede aliviar parcialmente el efecto negativo del aumento de sequía.

Las sequías pueden ser moderadas o extremas, crónicas o agudas, recurrentes o esporádicas, y las respuestas de una misma especie pueden variar dependiendo de estas características de la sequía así como del momento y la rapidez con que se establece. Las predicciones sobre el cambio climático apuntan hacia un aumento de la duración e intensidad de las sequías durante el s. XXI, asociadas con un régimen más irregular de las precipitaciones y con temperaturas más extremas y en general más cálidas (IPCC 2001). La heterogeneidad espacial de estas variables, especialmente de las relacionadas con el régimen de lluvias, es elevada, por lo que actualmente resulta difícil hacer predicciones para áreas concretas. No hay duda de que este cambio climático dará lugar a extinciones locales y cambios en la dominancia de las especies de muchos ecosistemas terrestres. La sequía limita el crecimiento y la supervivencia vegetal, actuando de filtro selectivo de especies según su tolerancia al estrés hídrico. Además afecta negativamente a la reproducción y altera los ritmos de producción de hojas, tallos, flores y frutos (fenología). A pesar de la aparente recuperación de las coberturas arbóreas tras las sequías inusualmente intensas, existen indicios de que las secas generalizadas dejan secuelas que persisten durante varios años (Peñuelas *et al.* 2000). La repetición cada vez más frecuente de los episodios de sequía puede acelerar estos cambios a nivel de comunidad (Valladares *et al.* 2004c).

En un estudio comparativo de la arquitectura hidráulica de nueve especies leñosas, se comprobó que mientras *Ilex aquifolium*, *Phillyrea latifolia* y *Juniperus oxycedrus* fueron resistentes a la cavitación del xilema provocada por la sequía, especies como *Quercus ilex*, *Arbutus unedo* y *Acer monspessulanum* fueron mucho más vulnerables (Martinez-Vilalta *et al.* 2002b). Se observó además que esta diferente vulnerabilidad a la cavitación estuvo correlacionada con los potenciales hídricos que cada especie mostraba en el campo, confirmando la existencia de estrategias hídricas diferentes que hacen que especies que crecen juntas pasen la sequía estival con distintos niveles de estrés y con márgenes de seguridad ante embolias también diferentes. Análogas diferencias se han observado en *Quercus coccifera* y *Pistacia lentiscus* (Vilagrosa *et al.* 2003).

De los efectos de periodos cálidos y secos tenemos ejemplos como los del verano de 1994. Este verano dañó severamente muchos bosques y matorrales de la península Ibérica (80% de las 190 localidades peninsulares estudiadas presentaban especies dañadas (Peñuelas *et al.* 2001). Las encinas, por ejemplo, se secaron en muchas localidades (Lloret y Siscart 1995). En zonas del sistema Ibérico aragonés, se observaron defoliaciones intensas y cambios drásticos en la anatomía y el crecimiento, pero las encinas se recuperaron tras la sequía (Corcuera *et al.* 2004). Estudios isotópicos con ^{13}C y ^{15}N mostraron que durante los años posteriores estos encinares permanecieron afectados, de manera que presentaron un menor uso del agua que tenían disponible, y se favoreció la pérdida de los nutrientes del suelo (Peñuelas *et al.* 2000), una consecuencia secundaria grave teniendo en cuenta que estos ecosistemas suelen estar limitados por nutrientes (Rodá *et al.* 1999). La distinta severidad de los efectos sobre los diferentes bosques del país vino determinada entre otros factores por 1) la orientación de las pendientes (mayor daño en las solanas) (Peñuelas *et al.* 2001), 2) la litología del suelo (menor daño en los suelos profundos y penetrables por las raíces, como, por ejemplo, suelos sobre esquistos) (Lloret y Siscart 1995), 3) la especie dominante (Peñuelas *et al.* 1998), 4) la gestión forestal (bosques aclarados resultan menos afectados que los densos) (Gracia *et al.* 1999), 5) la existencia de incendios (especies rebrotadoras quemadas soportaron mejor la sequía que las adultas sin quemar) (Moreno *et al.* en prensa). El grado de daño fue diferente dependiendo del tipo funcional y de la historia evolutiva de las distintas especies (Peñuelas *et al.* 2001). Los géneros mediterráneos, *Lavandula*, *Erica*, *Genista*, *Cistus* y *Rosmarinus*, en su mayoría arbustivos y que se han diversificado bajo las condiciones climáticas mediterráneas, es decir, posteriormente a los 3.2 millones de años del Plioceno, fueron inicialmente más afectados por la sequía que los géneros evolucionados con anterioridad, *Pistacia*, *Olea*, *Juniperus*, *Pinus* y *Quercus*, mayoritariamente árboles, pero se recuperaron mucho mejor tras unos años de mayor disponibilidad hídrica. Un género alóctono como *Eucalyptus* fue fuertemente dañado por la sequía y no se recuperó en los años sucesivos. Las especies mediterráneas post-Pliocénicas parecen pues más resilientes a un ambiente difícilmente predecible con una gran variabilidad estacional e interanual (Cruz y Moreno 1999) y sujeto a sequías frecuentes (Fig. 2.5). Entender estas respuestas es importante para prever la futura composición de las comunidades en un escenario de cambio climático.

2.2.7. La importancia de las perturbaciones y su interacción con el clima

Muchos ecosistemas terrestres y en especial los mediterráneos han estado y están típicamente expuestos a perturbaciones que pueden ser episódicas, como las sequías intensas e incendios, o crónicas, como la sobre-explotación y la herbivoría. El fuego y, más tarde, el pastoreo influyeron muy significativamente en la evolución de la vegetación durante la segunda mitad del Holoceno. El incremento de la aridez supuso en ciertos casos poco más que una influencia de fondo. Dada la frecuencia e intensidad de las perturbaciones sufridas por los ecosistemas mediterráneos, la sensibilidad diferencial de las especies a las mismas es un mecanismo muy importante en la composición y en la dinámica espacial y temporal de las comunidades vegetales y animales. Pero el clima puede hacer variar significativamente el efecto de las

perturbaciones sobre los ecosistemas. Por ejemplo, el efecto de la herbivoría puede cambiar drásticamente bajo condiciones más xéricas (Milchunas *et al.* 1988). El sobrepastoreo genera, a corto plazo, el consumo de gran parte de la productividad primaria, y acelera la erosión del suelo. A largo plazo se produce un incremento en la abundancia de especies no palatables, además de un colapso generalizado de la regeneración de especies leñosas arbóreas. Los daños por herbivoría en la vegetación leñosa dependen de la cantidad de precipitación anual, siendo mayor el impacto en años secos (Zamora *et al.* 2004).

Las condiciones más cálidas y áridas, junto con el incremento de biomasa y su inflamabilidad y fundamentalmente los cambios en los usos del suelo, como el abandono de tierras de cultivo seguido de un proceso de forestación y acumulación de combustible, aumentan la frecuencia e intensidad de los incendios forestales. Los bosques y matorrales mediterráneos, caracterizados por una fuerte sequía estival, son ecosistemas propensos a los incendios. Los incendios, que han aumentado a lo largo de la segunda mitad del siglo XX, constituyen ahora una de las perturbaciones más importantes en los ecosistemas de la vertiente norte mediterránea (Moreno *et al.* 1998, Piñol *et al.* 1998). Este incremento es en parte debido al abandono del campo y a la herencia de programas de reforestación con especies de pino que dan lugar a formaciones forestales muy combustibles. No obstante, la relación vegetación-fuego es compleja (Moreno y Vallejo 1999, Moreno *et al.* en prensa), Ojeda 2001; ver capítulo 12). El fuego es un importante factor ecológico que puede modificar intensamente la vegetación y el paisaje a escala histórica o evolutiva, ha actuado de filtro selectivo de especies vegetales y animales; a escala ecológica crea espacios abiertos, cambia la estructura del hábitat y la oferta alimenticia para la fauna, y determina mosaicos espaciales de regeneración que, según la escala espacial y la recurrencia de los incendios, pueden generar mayor diversidad. Se modifica la composición estructural de las especies y por lo tanto la de la comunidad en su conjunto, tal como se ha visto en la respuesta de especies vegetales mediterráneas bajo diferentes condicionantes de recurrencia de incendios simulada en el Parque Natural del Garraf en Cataluña (Lloret *et al.* 2003). Por otra parte, el aumento de la intensidad y frecuencia de los incendios y el efecto sinérgico de otras perturbaciones severas como el exceso de herbivoría ocasiona pérdidas de nutrientes del ecosistema, afecta negativamente a las especies de requerimientos forestales estrictos y a las que no tienen mecanismos adecuados de persistencia o dispersión, y puede producir finalmente una simplificación en la composición y la estructura de las comunidades (Ojeda 2001).

2.2.8. Efectos directos del aumento de CO₂ atmosférico

Todos estos factores ahora comentados, disponibilidad de agua, temperatura, incendios, VOC y nutrientes, interaccionan con el principal factor generador del cambio climático, el propio aumento de CO₂ atmosférico. Dado que el CO₂ es el sustrato de la fotosíntesis, sobre los efectos directos del aumento de CO₂ atmosférico se han llevado a cabo miles de estudios, en su mayoría realizados en escalas temporales cortas, condiciones controladas y con plantas jóvenes (Körner 2000). En general se observa un incremento de las tasas fotosintéticas, menores concentraciones tisulares de N y una reducción de la transpiración que conlleva una mayor eficiencia del uso del agua (Kirschbaum 2004). El efecto último del aumento de CO₂ depende, sin embargo, de la interacción con otros factores ambientales: temperatura, radiación, sequía, disponibilidad de nutrientes o presencia de contaminantes atmosféricos. Las respuestas al CO₂ son distintas dependiendo de las especies, e incluso de los genotipos (Castells *et al.* 2002), lo cual puede llevar a cambios a nivel de comunidad, a medida que aumenta la concentración de este gas. A nivel global, no hay duda de que el aumento de CO₂ estimulará la producción primaria neta, pero no hay consenso en la magnitud de ese efecto, ni en lo que puede pasar a largo plazo y menos aún en las complejas condiciones reales de los ecosistemas (Körner 1995, Körner 2000). Por ejemplo, las respuestas observadas podrían amortiguarse con el tiempo, y de hecho, en algunas plantas se ha constatado aclimatación de

la fotosíntesis y desaparición de las reducciones en las concentraciones de N tras seis años de crecimiento a alto CO₂ (Peñuelas *et al.* 1997). El incremento de CO₂ puede incrementar la síntesis de metabolitos secundarios en las plantas, lo cual podría dar protección contra plagas y patógenos, pero al aumentar la relación C/N podría estimular el consumo por herbívoros y empeorar la calidad de la materia orgánica del suelo (Sebastiá *et al.* 2003). En resumen, las tendencias esperables en las tasas fotosintéticas con un aumento de CO₂ se confirman en revisiones recientes, pero no así las tendencias sobre productividad primaria, la cual varía con la especie (Poorter y Navas 2003) e interacciona de forma compleja con otros recursos como el agua y el nitrógeno (Nowak *et al.* 2004). En el escalado al ecosistema la incertidumbre introducida por los diversos factores climáticos que operan junto al incremento de CO₂ aumenta (Norby y Luo 2004).

2.2.9. Capacidad de las especies de evolucionar y de adecuarse por plasticidad fenotípica

Desde un punto de vista evolutivo las especies tienden a hacerse conservadoras y a responder a las perturbaciones más con la migración que con la adaptación. Pero la migración en el paisaje fragmentado de la actualidad es poco probable. La lentitud de algunos procesos ecológicos, como los de la regeneración natural de ciertas especies del género *Quercus*, compromete la viabilidad a largo plazo del ecosistema ya que una de las características del cambio climático es la aceleración de las tasas de cambio. Los procesos microevolutivos pueden darse en plazos de tiempo cortos en sistemas dinámicos como las lagunas temporales y compensar así los efectos negativos de una tasa de cambio ambiental muy rápida. Pero estos procesos no son operativos para especies longevas y de lento crecimiento como encinas y robles, esenciales en muchos de nuestros ecosistemas terrestres (Rice y Emery 2003). La capacidad de adaptación ecofisiológica a las condiciones ambientales locales es notable en la mayoría de las especies vegetales, pero el problema es la rápida tasa de cambio ambiental, sobre todo para especies leñosas donde los ajustes evolutivos pueden requerir de 200 a 1200 años para ser efectivos, como ha sido estimado en *Pinus contorta* (Rehfeldt *et al.* 2001). Si las plantas no pueden seguir el cambio climático por evolución, pueden atenuar los efectos adversos de éste mediante respuestas a corto plazo (aclimatación, plasticidad fenotípica). Pero la plasticidad no ha sido en general maximizada durante la evolución en sistemas adversos (e.g. zonas áridas o pobres en nutrientes o sometidas a extremos climáticos) sino que las especies de estas zonas tienden a realizar un uso conservativo de los recursos que implica una plasticidad moderada (Valladares *et al.* 2002). Por ello cabe pensar que la capacidad de ajuste fisiológico y morfológico a nuevas condiciones climáticas está en principio limitada para ciertas especies o poblaciones de zonas mediterráneas y quizá también para algunas especies de alta montaña y de suelos oligotróficos.

2.2.10. Sensibilidad de los ecosistemas al cambio climático en un marco de interacciones

Los ecosistemas se caracterizan por la existencia de interacciones tanto entre factores bióticos y abióticos como entre las propias especies vegetales y animales que los componen. Si la información sobre la sensibilidad al cambio climático es deficitaria para muchas especies, aún lo es más si se quieren tener en cuenta estas interacciones. No obstante, estas interacciones son cruciales para interpretar la sensibilidad de los ecosistemas. Por ejemplo, si una determinada especie requiere de la intervención de otra especie para completar su ciclo vital (e.g. un polinizador para una planta), de poco nos sirve el conocimiento de la sensibilidad al clima de la primera si no sabemos la sensibilidad de la segunda. Los cambios en la fenología y la distribución de muchas especies contribuirán a separar en el espacio y/o en el tiempo a especies que hasta ahora coincidían en los mismos hábitats, pero también a poner en contacto a especies que hasta ahora no interactuaban. Es decir, el cambio climático está favoreciendo tanto la ruptura de interacciones como el establecimiento de nuevas interacciones. Un ejemplo

de nuevas interacciones se está observando en las montañas mediterráneas con el comportamiento de la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*), un defoliador de diversas especies de pino (Hódar y Zamora 2004). Las interacciones son cruciales para interpretar la sensibilidad de los ecosistemas al cambio climático ya que en el caso del pino silvestre (*Pinus sylvestris*) por ejemplo, las poblaciones autóctonas de la variedad endémica de Sierra Nevada parecen poder resistir bien los cambios climáticos recientes, pero el incremento de las temperaturas invernales está provocando que la procesionaria ascienda altitudinalmente, infestando a las poblaciones autóctonas de pino silvestre situadas en las zonas más altas (Hódar *et al.* 2003). Los estudios de las interacciones entre plantas revelan un patrón general de cambio de signo de negativo (competencia) en condiciones favorables a positivo (facilitación o mutualismo) en condiciones adversas o de estrés (Pugnaire y Luque 2001). En repoblaciones experimentales realizadas a lo largo de un amplio gradiente ambiental en Sierra Nevada se ha encontrado que la magnitud de la facilitación de arbustos pioneros sobre plántulas de especies leñosas se acrecienta a baja altitud y en exposiciones de solana, donde el estrés abiótico es mayor (Gómez-Aparicio *et al.* 2004). Por el contrario, a mayores altitudes y en exposiciones norte, con temperaturas más bajas durante el verano y sobre todo mayor precipitación, la facilitación del matorral es mucho menos evidente. Estudios recientes señalan que el tipo de interacción puede ser también negativo cuando el estrés es muy intenso y no sólo cuando las condiciones son favorables (Maestre y Cortina 2004) (Fig. 2.2).



Fig. 2.2. Interacción entre especies en función del estrés abiótico. Mientras diversos estudios muestran que a medida que el estrés aumenta la interacción entre distintas especies de plantas de una comunidad pasa de competencia a facilitación (flecha roja), en condiciones de estrés muy intenso puede darse competencia al igual que en condiciones de poco estrés. La línea negra indica el efecto relativo de *Stipa tenacissima* en la supervivencia de plántulas de *Pistacia lentiscus* en función de la lluvia caída en primavera y verano en el semiárido de Alicante (elaborado de Maestre y Cortina 2004). El cambio climático tiene, por tanto, efectos no sólo cuantitativos sino también cualitativos en las interacciones entre organismos (signo de la interacción).

Existen evidencias actuales de cambios temporales en la magnitud y sentido de las interacciones, por ejemplo entre *Pinus halepensis* y especies arbustivas rebrotadoras, que probablemente están relacionadas con la variación interanual de las condiciones climáticas (Maestre *et al.* 2003). En cualquier caso, es claro que el cambio climático afectará a la intensidad y al signo de la interacción entre especies y una fuente adicional de evidencias al

respecto son los estudios fenológicos que revelan ya desfases temporales entre niveles tróficos con consecuencias profundas pero impredecibles en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Fig. 2.3).

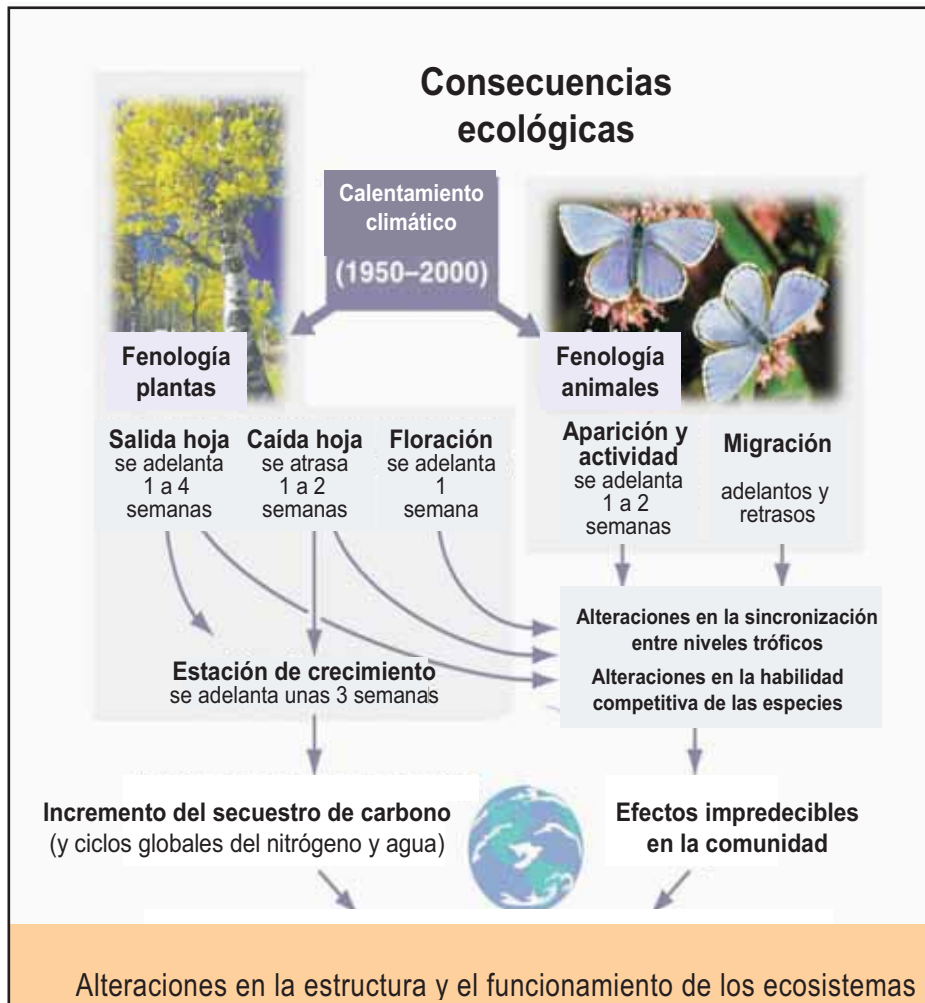


Fig. 2.3. Efectos ecológicos de los cambios fenológicos producidos por el cambio climático. (Tomado de Peñuelas y Filella 2001).

Pero no sólo las especies interaccionan, sino también los factores que influyen sobre los procesos. Los dos cambios climáticos principales, el incremento de la temperatura y la modificación del régimen de precipitaciones interaccionan dando lugar a sinergias, cuando ambos detienen o aceleran un proceso, pero con más frecuencia a antagonismos, cuando el efecto de uno tiene un signo contrario al del otro (e.g. sobre la productividad vegetal o la actividad microbiana del suelo, ya que mientras la temperatura incrementa la actividad, la sequía la disminuye). Otros factores que interaccionan y merecen particular atención son por ejemplo la radiación y la sequía. Con el abandono del campo y el oscurecimiento general de la atmósfera por el incremento de aerosoles y nubosidad, cada vez hay menos luz disponible para la regeneración y crecimiento de las plantas (Valladares *et al.* 2004a). La combinación de este oscurecimiento con el incremento de la sequía da lugar a una creciente frecuencia de sombras secas que imponen una doble limitación a la regeneración de muchas especies vegetales y sobre lo cual aún sabemos muy poco (Valladares y Pearcy 2002, Valladares 2003, Valladares *et al.* 2004b). Aunque hay que tener en cuenta que por debajo de un determinado umbral

hídrico, la cubierta vegetal disminuye dando paso a más radiación hacia el sotobosque o las capas inferiores del dosel.

2.2.11. Sensibilidad de los ecosistemas terrestres insulares

Los ecosistemas insulares terrestres sufren en general un mayor riesgo de extinciones y alteraciones funcionales que sus homólogos continentales, tanto mayor cuanto menor es la extensión de la isla. Los ecosistemas insulares españoles (principalmente las islas Baleares y Canarias) son ricos en especies endémicas, muchas de las cuales son sensibles a cambios ambientales bruscos. Algunos de estas especies como *Rhamnus ludovici-salvatoris* de Baleares, presentan una tolerancia escasa a la sequía y un rendimiento fotosintético pobre cuando se compara con especies no endémicas con las que coexiste como *R. alaternus*, *Quercus ilex*, *Q. humilis*, *Pistacia lentiscus* y *P. terebinthus*, lo cual se ha interpretado como consecuencia de su carácter relictivo y recesivo (Gulías *et al.* 2002). Las especies vegetales de la laurisilva canaria, un ecosistema que ocupa en la actualidad áreas pequeñas y fragmentadas, son relictos de climas menos áridos y por tanto su sensibilidad al cambio climático es en principio alta. De hecho algunas especies de la laurisilva como *Persea indica* pueden ser empleadas como indicadoras del cambio climático (Larcher *et al.* 1991). Varias de las principales especies de estas formaciones tienen una escasa capacidad para regular la pérdida de agua por transpiración, por lo que son muy sensibles a una disminución de la disponibilidad hídrica (Zohlen *et al.* 1995, Cermak *et al.* 2002). Los intensos cambios de uso, la presión sobre los ecosistemas debida al desarrollo del turismo y la reiterada introducción de especies exóticas, muchas de las cuales devienen invasoras, son amenazas importantes que hacen a los ecosistemas terrestres insulares más sensibles al cambio climático. Otros ecosistemas insulares que comparten hasta cierto punto los rasgos y sensibilidades mencionadas son los sistemas aislados o fragmentados en general y las denominadas islas edáficas en particular. Entre estas últimas cabe mencionar los ecosistemas de yesos, los de suelos serpentínicos y los de saladares. Estos sistemas son muy valiosos por su riqueza en endemismos y constituyen reservas naturales de biodiversidad que están amenazadas no sólo por la escasa protección que tienen y la nula concienciación sobre su importancia, si no por el propio cambio climático: estas ecosistemas están en cierta forma inmovilizados por su dependencia edáfica y cuentan con numerosas especies de dispersión poco eficaz (Escudero *et al.* 2000).

2.3. IMPACTOS PREVISIBLES DEL CAMBIO CLIMÁTICO

2.3.1. Migraciones altitudinales y latitudinales

La vegetación arbórea de Europa ha migrado latitudinal y altitudinalmente en los distintos periodos geológicos como respuesta a los cambios climáticos registrados. Las principales especies leñosas europeas migraron en latitud durante las glaciaciones con tasas de entre 50 y 500 metros por año, excepcionalmente más de un kilómetro al año en los géneros *Acer*, *Alnus*, *Carpinus* y *Ulmus* (Huntley y Webb III 1988). El límite superior del bosque, el que se encuentra limitado por temperatura, ha avanzado en los periodos más favorables del Holoceno entre uno y tres centímetros al año y en los Pirineos centrales se han registrado avances de entre 20 y 80 centímetros al año durante el último siglo (Camarero 1999). El cambio climático previsto permitiría la expansión de especies termófilas, pero la alteración en la manifestación de las precipitaciones con sequías fisiológicas recurrentes, frenaría este avance, comprometería a las especies poco tolerantes a la sequía y afectaría negativamente al límite inferior del bosque (limitado por disponibilidad hídrica). La vegetación leñosa podría extenderse hacia las zonas más altas de las montañas y las comunidades que ya se encuentran en estas zonas altas se extinguirían. En muchos casos, la única migración posible es hacia latitudes norteñas. Pero las tasas de migración no serían eficaces en el actual escenario de cambio global, ya que por un

lado el clima cambia demasiado deprisa y por otro lado el territorio se encuentra muy fragmentado, lo cual restringe significativamente la posibilidad real de migraciones latitudinales o altitudinales de la vegetación. También debe señalarse que la Península Ibérica es el límite sur para la distribución de muchas especies (e.g. *Pinus sylvestris*, *P. uncinata*) cuyas poblaciones relicticas meridionales están con frecuencia aisladas en macizos montañosos, pero en sentido contrario también es el límite septentrional de otras especies como *Abies pinsapo*.

En las montañas, las especies pueden responder al cambio climático migrando verticalmente distancias cortas (por ejemplo, son suficientes 500 m para contrarrestar un aumento de 3°C). En nuestro país y por lo general en todo el planeta, ya se han apreciado mediante estudios paleoecológicos numerosos desplazamientos de las áreas de distribución de algunas especies y formaciones vegetales en respuesta a cambios climáticos pretéritos. Pero todavía no hay demasiadas evidencias en respuesta al calentamiento actual. Recientemente se ha comparado la distribución de la vegetación actual del Montseny con la de 1945 y se ha podido apreciar una progresiva sustitución de los ecosistemas templados (e.g. hayedos) por los mediterráneos (e.g. encinares) (Peñuelas y Boada 2003) (Fig. 2.4). Además, han aumentado los hayedos en las altitudes máximas (1600-1700 m). También los brezales de *Calluna vulgaris* están siendo reemplazadas por las encinas a altitudes medias, de manera que la encina se encuentra ya hasta alturas tan inesperadas como los 1400 m (Peñuelas y Boada 2003). Algo similar se ha observado en el macizo de Peñalara, en la Sierra de Guadarrama, donde los arbustos (*Juniperus* y *Cytisus*) son cada vez más abundantes en altitudes donde antes predominaban los pastos (Sanz-Elorza *et al.* 2003) (Fig. 2.4). Es preciso recordar que con respecto a las montañas, la migración hacia mayores altitudes comporta una reducción concomitante en el área total de cada hábitat, por lo cual las especies con un mayor requerimiento de área pueden extinguirse. Sin embargo, estas observaciones de migraciones altitudinales de especies vegetales clave en los ecosistemas terrestres deben analizarse con cautela ya que los efectos no son sólo atribuibles al cambio climático. El descenso en la cabaña ganadera, con la consiguiente reducción de la presión de herbivoría, y otros cambios en el uso del territorio están hasta cierto punto implicados en estas migraciones.

Los análisis de las relaciones entre el crecimiento de los árboles y la composición isotópica de los anillos con el clima indican que el aumento observado en la variabilidad de esta relación está asociado con la tendencia hacia un aumento de la variabilidad de las oscilaciones meteorológicas a escala intra- e inter-anual, e inter-decadal (Camarero y Gutiérrez 2004). La respuesta sincrónica de los árboles a un número menor de variables ambientales se entiende como una reducción del número de variables climáticas limitantes, las cuales a su vez son más estresantes. Su efecto se traduce también en un menor establecimiento con éxito de los árboles por encima del límite del árbol en lugares no perturbados directamente por acciones antrópicas. Así, la relación negativa entre la tasa de avance del límite del árbol con la variabilidad de las temperaturas de algunos meses (e.g. marzo) sugiere que el ascenso de los árboles a cotas más altas por aumento de temperatura (en sitios concretos de los Pirineos para los que existe información) está limitado.

2.3.2. Expansión de plagas y especies invasoras

El cambio climático alterará las interacciones entre especies, poniendo en muchos en contacto especies que apenas interactuaban. Algunas de estas nuevas interacciones serán de parasitismo teniendo el cambio climático un impacto doble (*per se* y a través del parásito) en la especie huésped. En los escenarios previstos de cambio climático ciertas plagas termófilas como la procesionaria del pino podrán expandirse y en el caso de las montañas llegar a especies o poblaciones que nunca se habían visto afectada por ella. Por ejemplo, el impacto del cambio climático en las poblaciones autóctonas de pino silvestre en ciertas montañas

mediterráneas estaría mediado por la procesionaria, propia hasta ahora de altitudes inferiores, con la que la interacción es cada vez mas frecuente, y no tanto por los efectos directos del propio cambio climático en esta especie de pino (Hódar *et al.* 2003). Las especies invasoras son especies exóticas introducidas voluntaria o involuntariamente por el ser humano que son capaces de mantener sus poblaciones de forma autónoma, extenderse y alterar diversos procesos ecosistémicos clave (productividad, ciclos biogeoquímicos, etc.) (Mooney y Hobbs 2000).

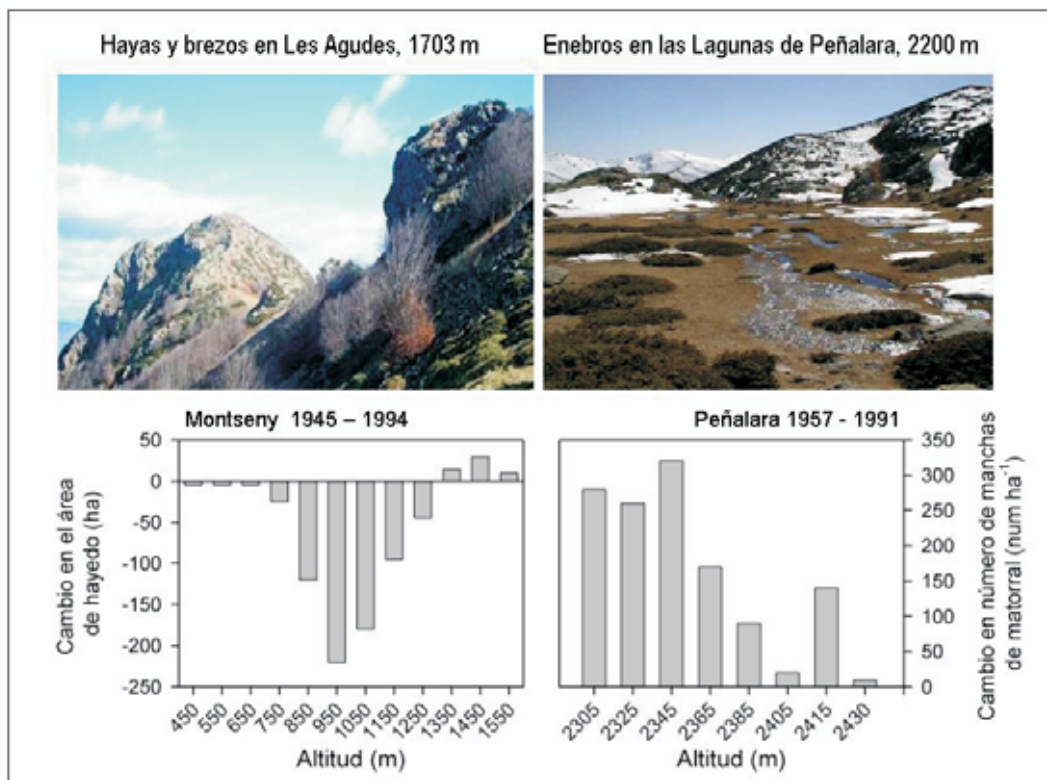


Fig. 2.4. Migración altitudinal de formaciones vegetales en dos montañas (Macizo del Montseny, Barcelona, y del Peñalara, Sierra de Guadarrama, Madrid) durante la segunda mitad del siglo XX. En Montseny se muestran los cambios en la superficie de los bosques de hayas para un periodo de 49 años de progresivo calentamiento y cambios en los usos del suelo (tomado de (Peñuelas y Boada 2003), mientras que en Peñalara se muestra el incremento en el número de manchas de arbustos por hectárea tras 34 años (elaborado a partir de promedios de los transectos SW-NE y W-E de Sanz-Elorza *et al.* 2003).

Las especies vegetales invasoras tienen un gran impacto potencial sobre la regeneración y dinámica natural de muchos ecosistemas terrestres pero existe poca información específica sobre el impacto que el cambio climático podría tener sobre las invasiones biológicas (Valladares *et al.* 2004a). Todo apunta no obstante a un recrudecimiento de estas invasiones (Dukes y Mooney 1999). Las alteraciones climáticas favorecerán aquellas especies invasoras que muestran un comportamiento más plástico que sus homólogas no invasoras. Se ha visto que ciertas especies o poblaciones invasoras presentan una mayor plasticidad fenotípica que las especies autóctonas con las que coexisten o que las poblaciones no invasoras de esas mismas especies. Esto se ha observado en comparaciones de poblaciones relictas de *Rhododendron ponticum* del sur de España y poblaciones invasoras en Europa central (Niinemets *et al.* 2003).

En ciertos casos, el cambio climático *per se*, y no su variabilidad, beneficiará a las especies invasoras. Es previsible una expansión de plantas invasoras tanto en claros como en sotobosques, particularmente si se dan condiciones de alto CO₂ y alto nitrógeno o cualquiera de ambas. Muchas plantas invasoras son eficaces colonizadoras de claros y zonas soleadas por su gran eficiencia fotosintética a pleno sol pudiendo desplazar activamente a las especies autóctonas en estas condiciones (Pattison *et al.* 1998), mientras que otras invaden eficazmente el sotobosque en parte porque se benefician proporcionalmente más de un incremento de CO₂ (Hattenschwiler y Korner 2003) o de nitrógeno en el suelo (Siemann y Rogers 2003) en condiciones de sombra que las especies nativas. Los efectos indirectos del cambio climático sobre las invasiones vía funcionamiento de los ecosistemas podrían favorecer selectivamente a las invasoras sobre las especies nativas aunque la información disponible es aún muy escasa. La tolerancia a la sequía de ciertas plantas invasoras podría darles ventajas competitivas también en condiciones de sombra seca (Valladares *et al.* 2004a).

2.3.3. Cambios en especies dominantes y disminución de la productividad con la sequía

Si es poco probable el movimiento de la vegetación en altitud y latitud, entonces la sequía y los extremos climáticos producirán cambios en las comunidades y podrán dar lugar a la extinción local de las especies peor adaptadas. Los cambios en las especies dominantes de una comunidad conllevan cambios en la productividad de la misma, como se ha visto en la productividad de las herbáceas que crecen bajo distintos arbustos en zonas semiáridas del sur de la Península Ibérica (Pugnaire *et al.* 2004). Por tanto, estos cambios pueden afectar significativamente al almacenamiento de carbono por la vegetación. La progresiva crisis hídrica se verifica ya en algunos encinares, y también en pinares y otros bosques mediterráneos, que se encuentran en su límite hídrico, con tasas de evapotranspiración iguales a las de precipitación (Peñuelas 2001). En estos bosques el recrudescimiento de la aridez durante el verano podría ser la causa última o, al menos, un factor de predisposición a la muerte masiva del arbolado. Ya hay claros indicios de que el aumento de la aridez y de la temperatura no sólo afectará negativamente a la productividad primaria neta de las especies vegetales ahora presentes sino que inducirá su sustitución por otras más resistentes a las nuevas condiciones climáticas (Peñuelas *et al.* 2001, Martínez-Vilalta *et al.* 2002a). Por ejemplo, el incremento de la aridez climática puede comprometer la supervivencia de varias poblaciones de *P. sylvestris* de la cuenca Mediterránea (Martínez-Vilalta y Piñol 2002) y especies como *Quercus coccifera* y *Q. ilex* podrían ir siendo desplazadas por especies más resistentes a la sequía como *Pistacia lentiscus* y *Phyllirea latifolia* (Filella *et al.* 1998, Ogaya y Peñuelas 2003, Vilagrosa *et al.* 2003). A partir de las estrategias hídricas de los principales grupos funcionales de plantas leñosas mediterráneas se plantea que las primeras extinciones locales amenazarían a los esclerófilos lauroides relictos del Terciario (e.g. *Myrtus*, *Arbutus*, *Viburnum*), seguidos por los esclerófilos arbóreos (e.g. especies de *Quercus*), mientras que los que se verían menos afectados o incluso favorecidos serían los caméfitos (e.g. tomillos), los malacófilos xerofíticos (e.g. jaras) y en general los arbustos caducifolios de verano (Fig. 2.5). En las zonas de la Península que ya se encuentran en el límite climático para formaciones vegetales como tomillares y salviares, el cambio climático puede implicar una desaparición permanente de la cubierta vegetal y una desertificación, como la que ya se empieza a observar en romerales semiáridos de Murcia donde no se ha registrado re-colonización diez años después de cortar la vegetación (Castillo *et al.* 1997). A más corto plazo que el remplazamiento de grupos funcionales, se registrarían cambios en las dominancias relativas de las especies leñosas del bosque, cambios que ya se están registrando y confirman las predicciones.

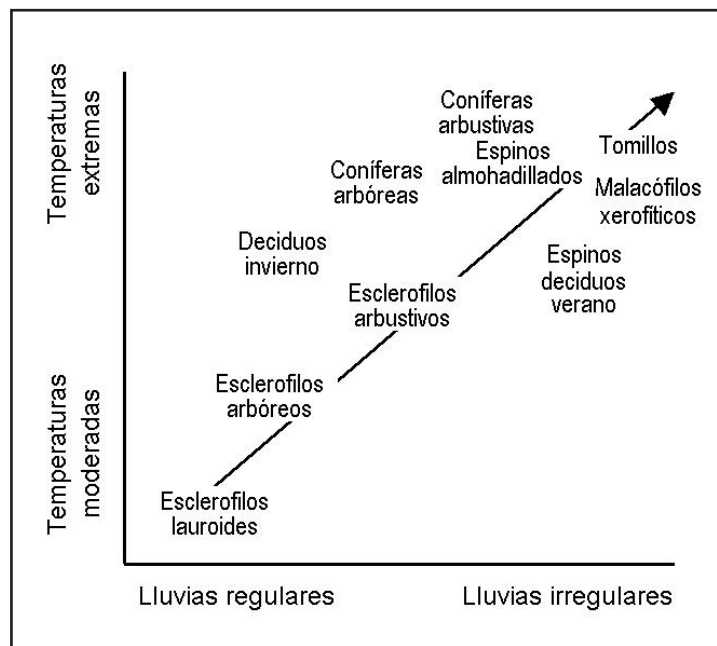


Fig. 2.5. Distribución de los principales grupos funcionales de plantas leñosas mediterráneas según condiciones climáticas e impacto relativo del cambio climático sobre sus poblaciones (flecha). La ordenación de estos grupos según la regularidad de las precipitaciones (correlacionada con la aridez) y los extremos térmicos (continentalidad, olas de calor) indica que los esclerófilos lauroides (relictos del Terciario) serían los primeros en verse afectados por el cambio climático llegando a desaparecer al menos localmente. Sin embargo, los caméfitos como los tomillos y los arbustos malacófilos como las jaras (aparecidos tras el establecimiento del clima mediterráneo en el Plioceno) serían los menos afectados. En situaciones de inviernos fríos, los esclerófilos sufrirán un impacto proporcionalmente mayor que las coníferas y los árboles y arbustos caducifolios. (Tomado de Valladares et al. 2004c).

Los experimentos de sequía y calentamiento llevados a cabo en el Garraf (Barcelona) indican que la sequía hace disminuir el número de plántulas y su respectiva riqueza de especies a corto plazo. Esta disminución también se da, pero en proporciones mucho menores, en el tratamiento de calentamiento en estos mismos experimentos. Este efecto se produce principalmente en la germinación, y una vez la plántula se ha establecido, su supervivencia está poco afectada por los tratamientos. Por lo general, las especies que actualmente producen menos plántulas son las que tendrían más probabilidades de desaparecer en un escenario climático más seco (Fig. 2.6). Sin embargo, cuando las condiciones son más severas, hay indicios de que la respuesta de las especies puede ser en algunos casos independiente de la abundancia actual de sus plántulas, es decir, idiosincrásica (Lloret et al. 2004).

En un experimento consistente en la exclusión parcial del agua de lluvia y de la escorrentía superficial, (disminución de un 15% de la humedad del suelo) se observaron respuestas diferenciales entre las especies dominantes, dentro de la tendencia general de reducción del crecimiento con la sequía en un bosque dominado por *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* y *Arbutus unedo*. La disminución de humedad edáfica retardó los ciclos del agua, del C, del N y del P, y afectó la ecofisiología y demografía de las especies. Algunas especies resultaron bastante sensibles como *Arbutus unedo* y *Quercus ilex*, mientras que otras como *Phillyrea latifolia* no experimentarían ninguna disminución apreciable en su crecimiento diametral (Ogaya y Peñuelas 2003, Ogaya et al. 2003). La mortalidad de los individuos mostró un patrón parecido, puesto que *Arbutus unedo* y *Quercus ilex* mostraron una mortalidad más elevada que *Phillyrea latifolia*. Bajo esas condiciones de sequía, la acumulación de biomasa aérea total del bosque menguó un 42%, poniendo de manifiesto que bajo condiciones más áridas que las actuales, los bosques mediterráneos pueden ver bastante disminuidas sus tasas de crecimiento. Además,

dato que no todas las especies vegetales resultarían igualmente afectadas, a largo plazo podría haber un cambio en la composición específica del bosque, resultando más favorecidas las especies más resistentes a la sequía. En este experimento, se ha estudiado también la aparición y supervivencia de nuevas plántulas de *Quercus ilex* y *Phillyrea latifolia*. Estas especies presentan distintas estrategias de reclutamiento en el bosque estudiado: plántulas de rebrote y de germinación de semilla, respectivamente. Los resultados indican que la aparición de nuevas plántulas de *Phillyrea latifolia* está más afectada por la sequía que el crecimiento de nuevos rebrotes de encina. Estas diferencias desaparecen, sin embargo, con el desarrollo de las nuevas plantas, de manera que la supervivencia de plántulas y rebrotes es parecida pocos años después. Estos resultados indican que los efectos de la sequía son más importantes en las fases iniciales del desarrollo. Aun así, las diferencias entre especies varían con la fase de desarrollo: los adultos de encina parecen menos resistentes a la sequía que los de *Phillyrea latifolia*, pero las pautas de reclutamiento son las contrarias. La cosa se complica todavía más si consideramos que la supervivencia de nuevas plántulas de muchas de estas especies, como por ejemplo la encina, depende de encontrar condiciones en las que no queden expuestas en exceso a la radiación, sobre todo en los estadios iniciales. Si disminuye mucho la cobertura arbórea debido al cambio climático, también puede que disminuya la disponibilidad de áreas donde las plántulas se puedan instalar.

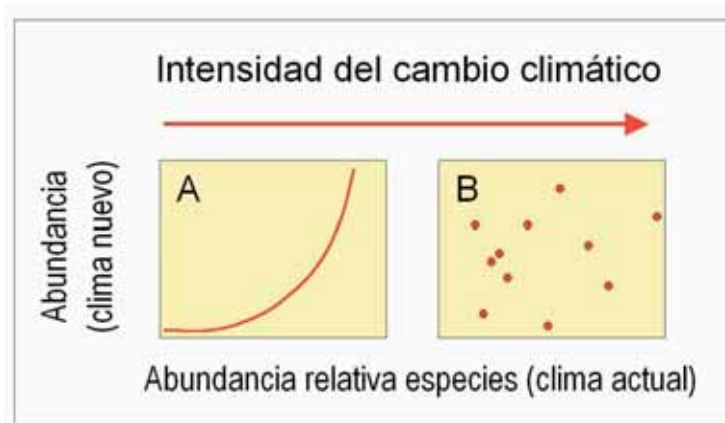


Fig. 2.6. Efectos del cambio climático sobre la diversidad de plántulas en simulaciones experimentales de sequía e incremento de temperatura en matorrales mediterráneos en El Garraf (Barcelona). Los resultados tras cuatro años indican que cuando el cambio climático es moderado (A) las especies más abundantes en condiciones climáticas actuales tienen mayor probabilidad de supervivencia que las especies poco abundantes dando lugar a un empobrecimiento predecible de las comunidades, mientras que cuando el cambio es más extremo (B) no existe relación entre la abundancia en el clima actual y la abundancia en las nuevas condiciones climáticas (Elaborado de Lloret et al. 2004).

Los estudios realizados mediante reducción de la precipitación y calentamiento nocturno pasivo de los ecosistemas revelan que la magnitud de la respuesta al calentamiento y a la sequía es muy diferente dependiendo de las condiciones del lugar de estudio. Los sitios fríos y húmedos, como son los del Norte de Europa, son más sensibles al calentamiento, mientras que nuestro país, más cálido y más seco, es más sensible a la sequía. También depende de la estación del año: los procesos son más sensibles al calentamiento en invierno que en verano, y una vez más las respuestas son también dependientes de la especie, e incluso del individuo (Peñuelas et al. 2004b). La sequía tendrá impactos similares en pastizales y comunidades herbáceas en general, donde la estacionalidad de las precipitaciones es tan o más importante que la cantidad de precipitación caída en el año. Se ha visto que la sequía, en particular la de otoño, condiciona la germinación diferencial de las especies y lleva a un empobrecimiento de las comunidades prateras, con efectos similares en comunidades de distintos estadios sucesionales y situaciones topográficas (Espigares y Peco 1995, Figueroa y Davy 1991). La

modelización de las tendencias y fluctuaciones de la diversidad de las comunidades herbáceas anuales mediterráneas revelan que aunque un 33% de las especies tienen un comportamiento sucesional, la gran mayoría responden a la heterogeneidad temporal asociada con las precipitaciones así como a la heterogeneidad espacial generada por la topografía (Peco *et al.* 1998). Las praderas subalpinas de los Pirineos también se verán afectadas por el cambio climático. Recientes estudios revelan que el calentamiento empobrece estas comunidades, alterando su funcionamiento y las relaciones competitivas entre las especies, favoreciendo cambios en la dominancia y un aumento de la productividad aérea pero no de la subterránea (Sebastiá *et al.* 2004).

2.3.4. Desajustes en los ciclos biogeoquímicos y en las reservas hídricas del suelo

A pesar de que a corto plazo la sequía retrasa la descomposición de la hojarasca, la descomposición no se ha visto afectada a largo plazo en experimentos de reducción de precipitación y calentamiento nocturno pasivo. Los cambios de temperatura y de humedad alteraron no sólo los ciclos del carbono, sino también los del N y los balances de energía (Peñuelas *et al.* 2004b). Las simulaciones más completas del efecto del cambio climático en sistemas forestales españoles se han realizado para formaciones mediterráneas (principalmente encinares) en Cataluña, con información estructural del bosque obtenida de Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña (Gracia *et al.* 2000). En simulaciones para los próximos cuarenta años, la producción neta del ecosistema variará poco pese a que sus componentes incrementarán considerablemente (la producción bruta en el año 2040 se incrementará en un 56% respecto a la actual y la respiración total lo hará en un 58%). Al incremento de la respiración contribuye el incremento de la producción de hojarasca, que aumentará un 84 %, en parte como consecuencia de la reducción de la vida media de las hojas de los perennifolios, que pasa del valor promedio actual de 2,6 años a un valor de 1,9 años en el 2040. Estos cambios fenológicos comportan importantes cambios fisiológicos y en particular un incremento de la transpiración anual. Como consecuencia, la reserva hídrica en los suelos forestales, que es hoy de 32 mm (l/m^2) cuando se considera el promedio anual en cada punto, pasa a ser de sólo 24 mm, lo que representa una disminución del 25% de la reserva hídrica; este hecho es particularmente crítico en un ambiente con déficit hídrico estival como es ahora la región mediterránea. A pesar de lo que han revelado los estudios ecofisiológicos a nivel foliar, la eficiencia en el uso del agua de todo el ecosistema disminuye con el estrés hídrico, debido principalmente a que la ganancia de carbono disminuye cerca de un 90% durante la sequía como ha sido determinado en diversos encinares europeos (Reichstein *et al.* 2002).

2.3.5. Disminución de la capacidad de secuestro de carbono

La estima del balance de carbono de los matorrales y bosques se hace más compleja por el efecto de la sequía, que altera en cascada diversos procesos ecofisiológicos y funcionales del dosel. Sequías inducidas experimentalmente en encinares han puesto de manifiesto que bajo condiciones más áridas que las actuales, los bosques mediterráneos menguarán bastante sus tasas de crecimiento y por lo tanto, su capacidad para secuestrar carbono atmosférico (Ogaya y Peñuelas 2003). A pesar de las incertidumbres existentes, parece claro que la eficiencia en el uso del agua de los bosques mediterráneos disminuirá con la sequía y que el balance de carbono tenderá a hacerse positivo (el bosque se vuelve fuente de CO_2) no sólo durante el verano, sino también en años secos y cálidos (Gracia *et al.* 2001, Joffre *et al.* 2001, Reichstein *et al.* 2002). Dado el importante papel de las condiciones hídricas y térmicas del suelo en la respiración del ecosistema, el balance neto de carbono durante los periodos secos dependerá de la duración e intensidad de la sequía y de la cantidad de agua disponible para las raíces de los árboles en las capas profundas del suelo (Pereira *et al.* 2002). Los resultados de la simulación del balance de carbono en escenarios de cambio climático para los bosques de Cataluña revelan que su papel como sumideros de carbono de nuestras formaciones forestales

puede verse seriamente comprometido durante las próximas décadas (ver Capítulo 9, Sector Forestal). Pero no sólo los bosques secuestran carbono. Aunque los bosques son los que mayor capacidad tienen de almacenar el carbono en la parte aérea, otras formaciones como los pastizales, tienen una gran capacidad de almacenar el carbono en la parte subterránea. En el caso de los pastizales pirenaicos se ha visto que el abandono de las prácticas tradicionales lleva a una disminución de su capacidad de secuestrar y almacenar carbono (Casals *et al.* 2004).

2.3.6. Incremento del impacto de las perturbaciones

Las perturbaciones ya sean crónicas o episódicas tendrán un impacto creciente debido a que tendrán lugar sobre ecosistemas sometidos a estrés por el cambio climático. La mayor frecuencia de perturbaciones episódicas, como las sequías intensas, en combinación con perturbaciones crónicas como la herbivoría, previsiblemente van a exacerbar la degradación de la vegetación mediterránea y acelerar los procesos de erosión (Zamora *et al.* 2004). La perturbación sobre la que hay más información y sobre la que se han realizado más modelizaciones y predicciones en la Península Ibérica es el fuego. La evolución climática hacia extremos más cálidos y áridos, con un incremento de biomasa y de inflamabilidad en respuesta al aumento de CO₂, unida al abandono de tierras de cultivo, la forestación y el acúmulo de combustible, incrementará la intensidad y, sobre todo, la frecuencia de los incendios, reestructurando el equilibrio del carbono (Peñuelas 1996). La capacidad de respuesta de las especies vegetales a estos cambios en el régimen de incendios determinará en buena medida la alteración de la estructura de los ecosistemas y su patrón de respuesta a cambios en el clima y en el régimen de perturbaciones. Si bien puede admitirse que muchas comunidades y plantas mediterráneas son resistentes a perturbaciones severas como el fuego o la roza (Cruz *et al.* 2003, Calvo *et al.* 2002), la capacidad de respuesta de las plantas varía mucho según el tipo y severidad del incendio, el tipo básico de regeneración de las especies constituyentes (e.g. rebrotadoras frente a germinadoras, Ojeda 2001) o el nivel de resistencia de los individuos (especies rebrotadoras) o de las poblaciones (especies germinadoras) a fuegos muy frecuentes o fuegos seguidos por una carga de herbivoría excesiva (Ojeda 2001). Así pues, una alteración en el régimen de frecuencia de perturbaciones puede producir cambios drásticos en la composición y estructura de comunidades aparentemente resistentes a las perturbaciones, como al parecer ha ocurrido en melojares (formaciones de *Quercus pyrenaica*, una especie rebrotadora (Luis-Calabuig *et al.* 2000) de la cuenca del Duero y como se ha puesto de manifiesto mediante el aumento experimental de la frecuencia de incendios (Calvo *et al.* 2002). En términos generales, el aumento de la frecuencia de incendios aumentará la expansión de especies netamente germinadoras y heliófilas, intolerantes a la sombra como las jaras (Luis-Calabuig *et al.* 2000) y disminuirá la presencia de esciófilas, forzando las comunidades a estadios sucesionales tempranos (Terradas 1996). En resumen, si bien algunas comunidades vegetales Mediterráneas podrían haber evolucionado con la presencia recurrente de incendios como presión selectiva, hasta el punto de llegar a ser el fuego un elemento inherente al sistema, el aumento de la frecuencia de los incendios como consecuencia del cambio climático tendrá consecuencias negativas y drásticas sobre la biodiversidad y estructura de estas comunidades (ver capítulo 12).

2.3.7. Impacto creciente de los eventos extremos

Los eventos climáticos extremos son difíciles de predecir, pero son muy importantes ya que su impacto ecológico y evolutivo es muy elevado (Gutschick y BassiriRad 2003). Tanto las sequías extremas como las olas de calor dejan profundos efectos en los ecosistemas que se notan durante años (Peñuelas *et al.* 2000, Groom *et al.* 2004). En una reciente revisión se muestra que son los eventos extremos los que determinan la evolución de muchas especies por selección direccional, y los rasgos funcionales que se seleccionan no son sólo aquellos que

confieren tolerancia a los eventos extremos sino también aquellos que optimizan la captación y utilización de recursos (Gutschick y BassiriRad 2003). El concepto de evento extremo debe, no obstante, ser tomado desde el punto de vista del organismo, incluyendo sus rasgos funcionales y su capacidad de aclimatación, y no desde el punto de vista ambiental, contemplando sólo la rareza estadística de un evento climático determinado. Es decir, una misma ola de calor puede tener un impacto notable en un organismo activo pero no aclimatado al calor y un impacto mínimo en un organismo que se encuentre en fase de resistencia o que esté bien aclimatado porque este evento haya estado precedido por un periodo de calentamiento progresivo. La recurrencia de eventos extremos (sequías y olas de calor) tiene un efecto acumulativo, llegando a situaciones umbral tras las cuales el impacto del clima es desproporcionadamente alto.

2.3.8. Impacto en ecosistemas terrestres insulares

El cambio climático tendrá un impacto previsiblemente mayor en los ecosistemas insulares que en sus homólogos continentales dada la limitación a la regeneración y recolonización natural que el aislamiento impone. Los impactos mencionados para los ecosistemas arbóreos y arbustivos de la región mediterránea se aplican a islas como las Baleares, pero teniendo en cuenta este efecto multiplicador debido al aislamiento que es directamente proporcional a la distancia al continente y inversamente proporcional al tamaño de la isla. Las islas Canarias mantienen una parte importante de la vegetación actual gracias a los vientos alisios que traen humedad y que son atrapados por las montañas en las islas con mayores alturas como Tenerife, Gran Canaria, La Palma y La Gomera. El cambio climático podría comprometer formaciones como la laurisilva que se sostienen mediante este fenómeno orográfico de captación de humedad. Sin embargo, estudios recientes revelan que las tendencias observadas y las predicciones emergentes son contrarias a lo esperado: las nubes bajas incrementan en frecuencia lo que hace que el área potencial para la laurisilva se extienda hacia cotas más bajas de altitud (Sperling *et al.* 2004). No obstante, dado que las zonas bajas están densamente pobladas es improbable que la laurisilva pueda llegar a extenderse. Las especies invasoras son particularmente problemáticas en los ecosistemas insulares españoles (Vilà y Muñoz 1999) y el cambio climático podría favorecer la expansión de alguna de estas especies (Dukes y Mooney 1999).

2.3.9. Corolario: prediciendo lo impredecible

Las simulaciones del impacto del cambio climático en las plantas revelan importantes diferencias según el grupo funcional al que pertenezca la especie (Fig. 2.7). Tanto la variabilidad climática natural como la debida al cambio climático y el propio cambio climático, simulado como un escenario de 25% de reducción de lluvia y un incremento de 4 °C, tuvieron efectos que variaron de nulos a muy importantes dependiendo de que se tratara de un esclerófilo mediterráneo (*Quercus coccifera*), un caméfito (*Thymus vulgaris*) o una herbácea perenne (*Stipa tenacissima*), y también dependiendo de que la variable de respuesta fuera la biomasa reproductora, el índice de área foliar (LAI) o el periodo de crecimiento (Fig. 2.7). El cambio climático *per se* y la variabilidad climática asociada a este cambio tuvieron efectos negativos en el periodo de crecimiento de *Q. coccifera* mientras que apenas afectó a este parámetro en las otras dos especies. Lo contrario ocurrió con LAI, que apenas se vio afectado en *Q. coccifera* mientras que varió mucho en *S. tenacissima*. El cambio climático tuvo un efecto potencial muy intenso reduciendo la biomasa reproductora en *Thymus vulgaris* (Mulligan *et al.* 2004). Sin embargo, el acortamiento del periodo de crecimiento de dos de las especies contrasta con las observaciones fenológicas obtenidas para diversas especies de árboles y arbustos para las que hay datos (Peñuelas *et al.* 2002). No obstante, estas simulaciones sugieren profundos efectos del cambio climático en el componente vegetal de los ecosistemas,

efectos que se manifiestan diferencialmente sobre la reproducción, la ecofisiología o el crecimiento y dependen de la especie.

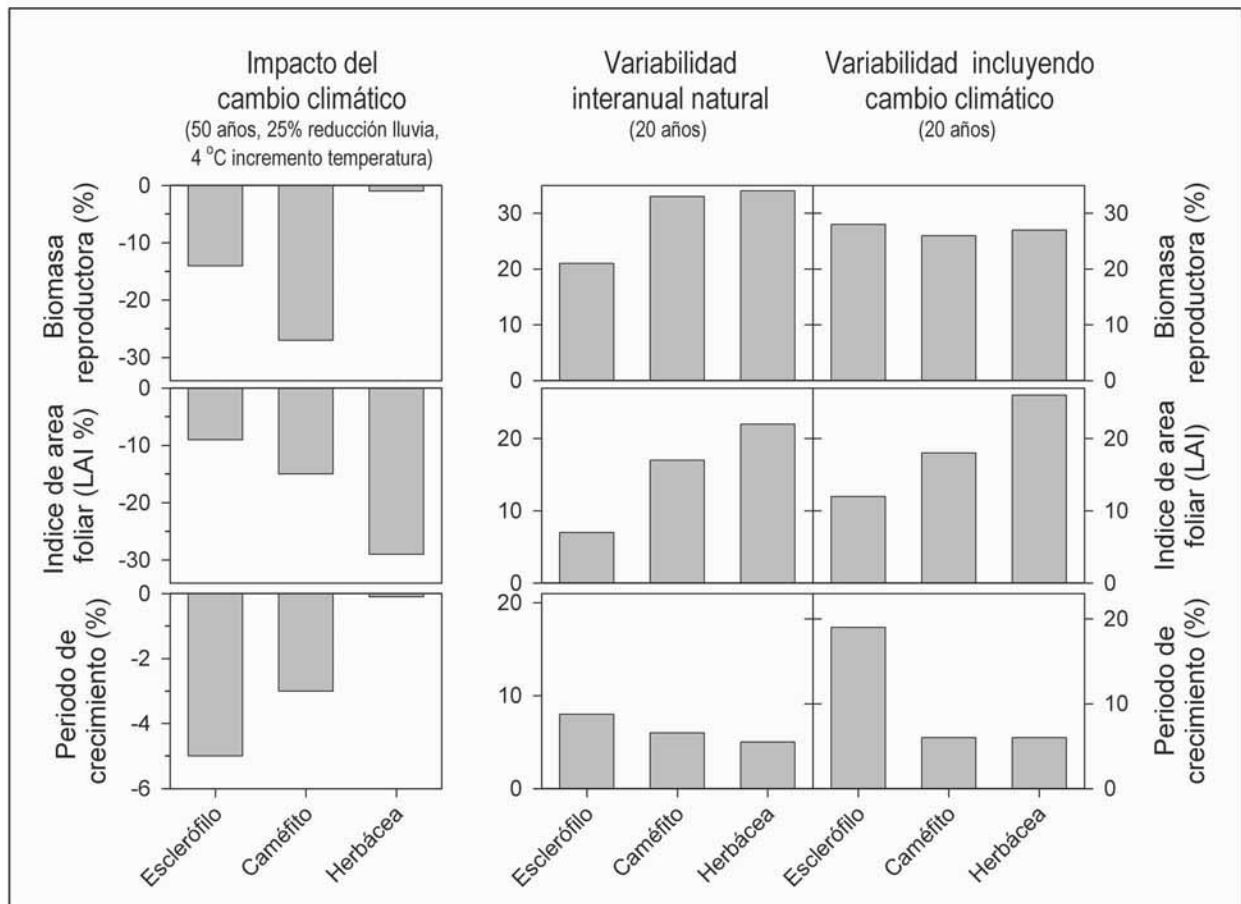


Fig. 2.7. Impacto de un cambio climático simulado (reducción de un 0.5% de precipitación anual e incremento anual de 0.08 oC durante 50 años) en la biomasa reproductora (Kg m⁻²), el índice de área foliar (LAI, m² m⁻²) y el periodo de crecimiento (meses año⁻¹) en tres especies vegetales (*Quercus coccifera* – esclerófilo-, *Thymus vulgaris* – caméfito-, y *Stipa tenacissima* –herbácea perenne-). En los seis gráficos de la derecha se muestra el efecto de la variabilidad climática interanual natural y la variabilidad incluyendo el cambio climático en un periodo de 20 años para estos mismos parámetros y especies. El impacto del cambio climático difiere significativamente entre especies de distinta forma de crecimiento, aunque en general provoca una disminución de la biomasa reproductora, del área foliar y de la duración del periodo de crecimiento. La influencia del cambio climático sobre la variabilidad interanual fue también diferente entre parámetros y especies, tendiendo a provocar un aumento en la variabilidad del área foliar pero una disminución de la variabilidad en la biomasa reproductora; destaca el incremento de la variabilidad con el cambio climático en la duración del periodo de crecimiento del arbusto esclerófilo. Los valores se expresan como porcentaje y se han calculado con el modelo PATTERN a partir de datos climáticos del periodo 1940-1990 de La Alberca de Záncara y con las condiciones y parámetros registradas en Belmonte (Cuenca). (Datos elaborados a partir de las tablas en Mulligan et al. 2004).

Pero en los sistemas naturales, las especies no están solas. La complejidad de efectos e interacciones entre cambio climático y procesos ecosistémicos no hace nada fácil predecir el sentido y la intensidad de las respuestas de los ecosistemas terrestres al cambio climático, aunque todos los estudios apuntan a que habrá efectos importantes. Lo que sí es cierto, es que las predicciones de la condición de los ecosistemas terrestres españoles en las décadas futuras requieren un mejor conocimiento de sus respuestas a los cambios climáticos y de predicciones regionalizadas del clima y usos del suelo. Esto todavía está lejos de estar

disponible debido a las inherentes variabilidad e impredecibilidad del sistema climático a nivel regional, y en especial en la región mediterránea. Conviene recordar que es muy probable que los cambios y las respuestas no sean simplemente lineales. Con la combinación de cambio climático y cambios en el uso de la tierra podemos prever que en las próximas décadas habrá más ecosistemas en estadios sucesionales tempranos y de menor complejidad ecológica. Las disminuciones de la productividad vegetal y de la reproducción en respuesta a la sequía (y en menor grado también al calentamiento) se traducen en una disminución de la materia orgánica que llega al suelo, y también del reclutamiento de nuevas plantas y del recubrimiento del suelo, todos ellos fenómenos que producen una disminución de la capacidad de éste para retener el agua. Si el contenido de agua del suelo mengua, disminuye la productividad de la vegetación, disminuyendo todavía más la entrada de materia orgánica en un círculo vicioso que se retroalimenta (Peñuelas *et al.* 2003). Las disminuciones del agua del suelo incrementan el riesgo de incendio y las disminuciones de la cubierta vegetal y de la materia orgánica del suelo incrementan, además, el riesgo de erosión.

Cuanto más árida es el área considerada, más tarda la vegetación en recuperarse tras sequías múltiples y prolongadas y /o incendios, tanto porque tarda mucho en construir nueva biomasa como porque a menudo tiene lugar una degradación del suelo, especialmente si hay sobreexplotación durante los periodos secos o si hay recurrencia de los incendios. Se facilita así la erosión y, en casos extremos, se puede llegar a la desertización, un problema presente ya en zonas donde los suelos de los ecosistemas degradados son incapaces de retener el agua proporcionada por las tormentas ocasionales y extremas del otoño, las cuales provocan avenidas y más erosión. En las zonas con terrazas de origen agrícola, la erosión es probablemente una amenaza menos inmediata que en zonas similares sin terrazas. Las áreas quemadas del Levante son susceptibles de padecer erosión porque en una gran proporción se localizan en campos generalmente sobre sustratos margosos muy sensibles a la erosión, donde la precipitación es limitada (350–600 mm, o menos) y principalmente concentrada en otoño, y, donde dado el uso agrícola previo, hay un menor número de especies rebrotadoras. Estas características agravarían los efectos directos de la sequía y llevarían el ecosistema a condiciones más áridas. El atractivo de estos ecosistemas para actividades recreativas como por ejemplo la observación de la naturaleza o la caza podría disminuir y la cantidad de carbono almacenada y absorbida también. Es decir, que los bienes y servicios de los ecosistemas pueden verse alterados profundamente.

Para dimensionar el papel que el cambio climático puede tener sobre los ecosistemas terrestres es importante recordar que todos los cambios descritos en las últimas décadas han tenido lugar con un calentamiento que es sólo un tercio o menos del previsto para finales del siglo XXI.

2.4. ZONAS MÁS VULNERABLES

Las zonas y los ecosistemas terrestres españoles más vulnerables al cambio climático son los ecotonos o zonas de contacto entre dos o más sistemas y las islas en sentido amplio (incluyendo ecosistemas aislados así como las islas edáficas –yesos, serpentinas y saladares especialmente-, y las zonas de alta montaña; véase la sección 2.2.11 para la vulnerabilidad de ecosistemas insulares). Lógicamente, no todas las especies de un ecosistema determinado son igualmente vulnerables. En estudios de pastizales de alta montaña en el Pirineo catalán se ha visto que los componentes boreo-alpinos son los más afectados por el calentamiento (Sebastiá *et al.* 2004). Los ecotonos son vulnerables por su gran sensibilidad a las condiciones ambientales, aunque más que el ecotono en sí, lo que es vulnerable al cambio climático es su situación geográfica o topográfica. Dada la fragmentación del territorio, no obstante, cualquier tensión climática que se ejerza sobre un ecotono no podrá aliviarse con el traslado del mismo a otras zonas, al estar esta movilidad muy restringida en la práctica. Entre los ecotonos, el límite

inferior del bosque determinado por la aridez es donde con mayor rapidez se podrán sentir los efectos del cambio climático. Las respuestas observadas en el límite altitudinal superior del bosque en los Pirineos sugieren que ciertas variables como el reclutamiento o el crecimiento radial y longitudinal son indicadores más sensibles del cambio climático que la posición altitudinal del límite del bosque (Camarero y Gutiérrez 2004). Por tanto, deben evaluarse con cuidado las variables a medir en los ecotonos para detectar efectos climáticos. Las zonas de contacto entre regiones biogeográficas, en particular la zona de transición entre la región mediterránea y la atlántica o eurosiberiana, se verán afectadas también de un modo rápido por el cambio climático, el cual incrementará la extensión de la primera a expensas de la segunda. Los melojares de *Quercus pyrenaica* se expandirán a expensas de robledales y bosques atlánticos y los fragmentos aislados de estos últimos que quedan dispersos en rincones del Sistema Central (Peña de Francia, Gredos, Guadarrama) tenderán a desaparecer. Las transiciones entre matorrales y encinares sufrirán de forma análoga una expansión de los primeros a expensas de los segundos.

Mientras los ecotonos sufrirán en general cambios graduales, los ecosistemas insulares y los ecosistemas de ribera experimentarán con mayor probabilidad cambios bruscos o tipo umbral. En el caso de las islas el umbral vendrá determinado por el área mínima, mientras que en los ecosistemas de ribera vendrá determinado por el caudal o el nivel freático mínimo. Por debajo de estos umbrales mínimos los ecosistemas corren riesgo de colapso, mientras que por encima de ellos podrían no mostrar apenas los efectos del cambio climático.

Los diversos trabajos de revisión de D.M. Richardson, P. W. Rundel, B.B. Lamont y otros sobre la ecología de los ecosistemas mediterráneos en un escenario de cambio global recogidos en el libro de Arianoutsou y Papanastasis (2004) señalan que contrariamente a lo esperado, los ecosistemas mediterráneos son muy sensibles al cambio climático. Disminuciones en la predecibilidad de la lluvia (estimada como el inverso de la varianza estacional o anual de la precipitación) están reduciendo la diversidad y la regeneración de determinados ecosistemas mediterráneos. Cambios en el régimen de fuegos (frecuencia y severidad) acoplados con el cambio climático general están teniendo ya profundas consecuencias para estos ecosistemas y afectan mayoritariamente a especies pirófitas estrictas (e.g. especies serótinas) que sólo reclutan tras el fuego. Análisis recientes del régimen de fuegos en la España mediterránea han revelado que el incremento en frecuencia y área quemada está asociado con el clima, de forma que los fuegos son mayores y más frecuentes en años de veranos secos, y que los veranos lluviosos generan un incremento de combustible que da lugar a fuegos más catastróficos unos dos años después en promedio (Pausas 2004).

2.5. PRINCIPALES OPCIONES ADAPTATIVAS

2.5.1. Actuaciones sobre especies clave

Evidencias procedentes de diversos estudios coinciden en apuntar hacia un progresivo declinar de especies clave en nuestros ecosistemas terrestres como la encina. La sensibilidad observada en la encina ante el cambio climático se apoya en su mediocre tolerancia ecofisiológica a sequías severas (Joffre *et al.* 2001, Martínez-Vilalta *et al.* 2002a), su baja eficiencia en el uso del agua durante la sequía (Reichstein *et al.* 2002), el envejecimiento de las masas de encina y del monte bajo que no se gestionan mediante aclareos y resalveos, los episodios de “seca” de la encina, el balance de carbono negativo durante el verano, el largo periodo de regeneración de más 20 años de los carbohidratos empleados en el rebrote tras un incendio (Gracia *et al.* 1997, Gracia *et al.* 2001), y los resultados de Ogaya y Peñuelas (2003, 2003) que sugieren una escasa competitividad de esta especie en condiciones de sequía intensa. Esta paulatina crisis hídrica sin duda se verifica ya en algunos encinares, y también en pinares y otros bosques mediterráneos, que se encuentran en su límite hídrico con tasas de evapotranspiración iguales a las de precipitación (Peñuelas 2001).

En estos bosques el recrudecimiento de la aridez durante el verano, unida a periodos climáticos desfavorables, podría ser la causa última o, al menos, un factor de predisposición a la muerte masiva del arbolado. La recuperación y puesta en práctica de los aspectos básicos de la gestión tradicional del matorral y bosque mediterráneo, así como la aplicación de técnicas silvícolas nuevas que mejoren la eficiencia en el uso del agua tanto de los pies individuales como del ecosistema en general son las principales medidas disponibles para corregir la tendencia general de decaimiento y para prevenir respuestas bruscas tipo umbral ante el incremento de la aridez y de la irregularidad de las precipitaciones (Gracia *et al.* 1997, Gracia *et al.* 2001, Joffre *et al.* 2001). El mismo tipo de análisis cabe hacerse con otras especies clave de nuestros ecosistemas, de las cuales se muestran más ejemplos en otros capítulos. No obstante, las actuaciones sobre una única especie son poco eficaces si se busca algo más que la conservación de esta especie determinada. Incluso en muchos casos para la conservación de esta especie es preciso regenerar o conservar las condiciones ambientales que permiten su existencia y la actuación debe hacerse por tanto a nivel de ecosistema siempre que sea posible.

2.5.2. Actuaciones sobre sistemas clave

Un aspecto importante a la hora de actuar para paliar los efectos del cambio climático es tener registros adecuados de la evolución de los distintos ecosistemas en el transcurso de los años. Pero la pérdida de hábitats confunde los efectos del cambio climático. Debe tenerse en cuenta que esta pérdida de hábitats da lugar a rápidos cambios en la distribución de frecuencias de las condiciones ambientales tanto por cambios biofísicos en el hábitat como por efectos de muestreo (Pyke 2004). Estos efectos de muestreo son debidos a que la pérdida de hábitats rara vez se produce al azar, de forma que los hábitats que permanecen son una muestra sesgada de las condiciones climáticas de la región. Mediante el seguimiento de estas muestras sesgadas se puede sobreestimar o subestimar el efecto del cambio climático si las muestras están en las zonas más cálidas y secas de la región o en las más frescas y húmedas respectivamente. Así pues, es preciso considerar en los seguimientos previos a cualquier actuación zonas climáticamente infrarrepresentadas y compensar la tendencia de proteger y estudiar áreas pequeñas y poco representativas de las condiciones ambientales generales de una región.

Existe un abanico de sistemas que merecen particular atención bien por su papel clave en la provisión de bienes y servicios o bien por su carácter endémico o relictos. Estos sistemas requieren actuaciones que contrarresten los efectos del cambio climático y conduzcan a su eficaz conservación. De entre ellos destacan:

- Formaciones forestales relictas de climas pasados (e.g. laurisilva canaria, bosques de *Rhododendron ponticum* en los “canutos” de Cádiz y Málaga, loreras de *Prunus lusitanica* en Extremadura).
- Formaciones arbustivas o arbóreas de zonas áridas como en las que aparecen *Maytenus senegalensis*, *Ziziphus lotus*, *Tetraclinis articulata*, y *Whitania frustecens*.
- Formaciones fragmentadas o aisladas como los abedulares y hayedos de la zona Centro, las tejedas, acebedas, y masas aisladas de coníferas como las de *Pinus sylvestris* en Sierra Nevada, *P. uncinata* en el Sistema Ibérico, *Abies alba* en el Montseny y las de *Abies pinsapo* en la Serranía de Ronda.
- Las zonas vulnerables citadas (ecotonos, sistemas insulares y alta montaña).
- Encinares y dehesas de encina que muestran signos de escasa regeneración y vulnerabilidad al cambio climático.

2.5.3. Diseño integrado de espacios naturales protegidos

El diseño de nuevos espacios protegidos y la re-estructuración de los espacios existentes debe incorporar los conceptos contemplados aquí, que en resumen incluirían una buena representación tanto en tamaño como en distribución espacial de los principales ecosistemas de una región, y permitirían migración y cambios de distribución de especies y sistemas mediante la inclusión de gradientes altitudinales y corredores biológicos entre distintas zonas. Es preciso un mayor énfasis en la gestión del medio ambiente en sentido amplio ya que los espacios protegidos pueden quedar obsoletos, y los sistemas y especies que se pretende conservar o proteger pueden cambiar o desaparecer, muy especialmente en escenarios de cambio climático (Harrison *et al.* 2001).

2.6. REPERCUSIONES SOBRE OTROS SECTORES O ÁREAS

La sensibilidad de muchos de los ecosistemas terrestres españoles al cambio climático hace que las medidas encaminadas a su conservación repercutan en diversos sectores socio-económicos. Algunos ejemplos importantes son:

- La buena gestión del recurso hídrico, indispensable para el mantenimiento de muchas formaciones naturales, entre en conflicto con explotaciones turísticas intensivas o instalaciones de campos de golf en zonas áridas.
- La conservación de las zonas de alta montaña no es compatible con un aprovechamiento masivo e intensivo de la temporada de esquí.
- Los cultivos intensivos de invernadero en zonas áridas no permiten ni una buena conservación de los sistemas naturales ni un buen aprovechamiento del agua. La gestión de ciertas zonas para la caza mayor lleva a sistemas con una elevada presión de herbivoría que resultan pobres en especies y vulnerables al cambio climático y a las perturbaciones.
- La explotación forestal apoyada en monocultivos amenaza la funcionalidad de los ecosistemas y su sostenibilidad a largo plazo.

Las conclusiones de este capítulo tienen claras repercusiones sobre lo que se aborda en otros capítulos (e.g. Sector Forestal, Recursos Edáficos, Biodiversidad Animal y Vegetal entre otros).

2.7. PRINCIPALES INCERTIDUMBRES Y DESCONOCIMIENTOS

Cox *et al.* (2000) han estimado que el incremento de respiración causado por el incremento de temperaturas podría convertir a muchos ecosistemas en fuentes y no sumideros de CO₂ para el año 2050. No obstante, el efecto de la sequía no se ha tenido en cuenta, la cual, como han mostrado Reichstein *et al.* (2002) puede alterar profundamente los balances de agua y carbono estimados a partir de modelos que sólo contemplan la respuesta estomática de la vegetación. En general, las interacciones tanto entre factores (e.g. temperatura, agua y luz) como entre especies (redes de interacciones tróficas, mutualísticas, etc.) incrementan de forma muy notable nuestra incertidumbre sobre el efecto del cambio climático en los ecosistemas terrestres. Este hecho sumado a la escasez de series temporales largas hace que las predicciones de los efectos del cambio climático sobre estos sistemas sean muy poco robustas. Además, la baja precisión espacial de las predicciones hace que la incertidumbre aumente mucho a nivel local, a pesar de que muchos procesos operan a este nivel (e.g. extinciones locales). La carencia de información sobre la ecofisiología de especies clave (e.g. tolerancia a la sequía en interacción con la sombra, la capacidad de aclimatación de la respiración a temperaturas altas, los efectos globales de los compuestos orgánicos volátiles) sumada a la carencia de datos genéticos y moleculares hace difícil estimar la capacidad de evolución de las especies en un mundo cambiante. Además, resulta difícil aislar los efectos debidos al cambio climático de los debidos a la simultánea participación de otros motores del cambio global. Para

ello es preciso la experimentación y no sólo la observación y el seguimiento. En la Tabla 2.1 se resume el nivel de certidumbre que se tiene sobre los principales impactos que el cambio climático tendrá sobre los ecosistemas terrestres españoles.

Tabla 2.1. Nivel de certidumbre sobre los efectos más relevantes del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres en España.

Certidumbre	Efectos más relevantes del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres en España
****	Cambios en la fenología de las especies
****	Cambios en las interacciones entre especies
****	Expansión de especies invasoras y plagas
****	Cambios en la dominancia de las especies de una comunidad
****	Cambios en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas
***	Disminución de la productividad por sequía
***	Migraciones altitudinales de especies clave
***	Disminución de la calidad nutritiva de las plantas
***	Disminución de la capacidad de secuestro de carbono
***	Extinciones locales
***	Incremento del impacto de las perturbaciones y los eventos extremos
**	Tolerancia de nuevas condiciones por aclimatación y plasticidad de especies clave
**	Extensión del periodo de crecimiento real de la vegetación
**	Incremento de la emisión de VOC
*	Tolerancia de nuevas condiciones por adaptación (evolución) de especies clave
*	Migraciones latitudinales de especies clave
*	Incremento de la eficiencia del uso del agua por las plantas
*	Colapso de redes tróficas
*	Aceleración de ciclos biogeoquímicos por calentamiento y sequía

(**** certeza muy alta, *** certeza alta, ** certeza media, * certeza baja)

2.8. DETECCIÓN DEL CAMBIO

El efecto del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres puede ser detectado mediante diversos tipos de indicadores, que varían desde el seguimiento de especies de flora y fauna particularmente sensibles hasta la monitorización de variables ecosistémicas en zonas de especial interés. Sobre los primeros podrán encontrarse recomendaciones específicas en los capítulos de biodiversidad vegetal y animal. Es preciso hacer constar no obstante la idoneidad de los análisis de viabilidad poblacional (PVA) para la detección de los efectos del cambio climático. Estos análisis ya se están llevando a cabo para el caso de ciertas especies raras o amenazadas (e.g. casi 40 especies de plantas en peligro crítico están siendo monitorizadas dentro del marco del Atlas de la Flora Amenazada bajo la responsabilidad del Ministerio de Medio Ambiente) y están permitiendo detectar efectos atribuibles en cierta medida al cambio climático. Aquí proponemos una relación de variables cuyo seguimiento ha permitido y permitirá detectar efectos del cambio climático en el funcionamiento de los ecosistemas. Las

variables difieren en cuanto a su costo en términos tanto económicos como del nivel técnico requerido y se valoran en función de ese costo (C, costosa, E, económica, E-C el costo depende del protocolo de medida).

Variables fenológicas

Producción de flores y frutos de especies clave (ampliación de la lista del Instituto Meteorológico a especies naturales representativas; E), fenología de comunidades vegetales (estimación de momentos de dormancia general, producción máxima, floración máxima, etc.; E), aparición de insectos y aves migradoras (ampliación de la lista del Instituto Meteorológico a especies naturales representativas; E),

Variables abióticas

Cambios térmicos y de precipitación en zonas extremas, ecotonos y hábitats de especies o poblaciones relictas o al límite de su distribución (E), seguimiento de erosión en zonas como las anteriores (C), seguimiento del nivel freático en zonas como las anteriores (C), seguimiento de temperatura y humedad del suelo en zonas representativas de los principales ecosistemas (E),

Variables estructurales

Índice de área foliar (LAI; E-C), acumulación de biomasa y necromasa (C), desarrollo de raíces (C), movimientos altitudinales de ecosistemas (límites superior e inferior del bosque, ecotonos, límites altitudinales de especies clave; E), cartografía dinámica de ecosistemas (seguimiento temporal de su extensión y distribución espacial; C),

Variables ecológicas y fisiológicas

Intercambio neto de carbono del ecosistema (técnica de Eddy Flux covariance; C), productividad (E-C), carbohidratos de reserva en tejidos vegetales (almidón, carbono móvil, particularmente en especies rebrotadoras; C), mineralización de la materia orgánica (C), regeneración natural de especies clave (C), seguimiento de la rizosfera (diversidad, productividad; C), simulación experimental de calentamiento y sequía (C), emisiones de compuestos orgánicos volátiles (VOC; C), seguimiento de poblaciones de especies invasoras (E-C), seguimiento de plagas y patógenos (E-C).

En el caso de cualquiera de las variables referidas, su seguimiento debe incluir plazos temporales largos debido a las marcadas oscilaciones intra e interanuales tanto de las variables climáticas como de las respuestas de los ecosistemas al cambio ambiental. Para ello debe en primera instancia aprovecharse las iniciativas ya existentes en España y antes de iniciar ninguna acción nueva es preciso comprobar que no exista ninguna serie temporal similar ya en marcha. A modo de ejemplo, resulta de especial valor estratégico el mantenimiento de las observaciones fenológicas del Instituto Nacional de Meteorología, de la red de seguimiento de la sanidad forestal (Ministerio de Medio Ambiente) e iniciativas como la red RESEL de seguimiento de erosión y fisicoquímica del suelo (Rojo y Sánchez-Fuster 1996) ver capítulo sobre recursos edáficos). La fuerza de las iniciativas existentes es su antigüedad, por lo que deben priorizarse las series que cuenten con registros ininterrumpidos de largos periodos temporales. Este apoyo a series existentes debe completarse además con el apoyo de iniciativas más recientes e incluso de iniciativas nuevas que rellenen lagunas importantes del conocimiento o bien áreas geográficas mal registradas. Muchas de estas series se apoyan en la colaboración de diversos grupos científicos y tienen unos requerimientos logísticos

moderados, lo cual favorece su continuidad. Mención especial merecen las estaciones de seguimiento del balance de carbono de los ecosistemas mediante covariación “Eddy flux” como la de El Saler (Parque Natural de la Albufera de Valencia) a cargo del CEAM, y las instalaciones experimentales para el estudio de los efectos del cambio climático en el Montseny y El Garraf (Barcelona) a cargo del CREAM. Estas instalaciones a diferencia de las iniciativas mencionadas mas arriba son costosas, pero la información que aportan es de gran valor. Para que estas instalaciones se revaloricen y que la información que suministran permita detectar el efecto del cambio climático en los ecosistemas terrestres no basta con mantenerlas activas durante largos periodos de tiempo sino que deben integrarse en redes que permitan comparar resultados con otros sistemas (e.g. matorrales, pastizales) y con otras regiones.

2.9. IMPLICACIONES PARA LAS POLÍTICAS

2.9.1. La importancia de la concienciación social

La introducción de estrategias multiuso para la gestión y rehabilitación de los ecosistemas terrestres requiere un gran esfuerzo educacional y de investigación, y otro gubernamental para dar esperanza al futuro desarrollo de estos ecosistemas terrestres y de sus recursos en el marco de los cambios actuales de clima y usos del suelo. Para hacer llegar al gran público la problemática del cambio climático y sus efectos e interacciones con los ecosistemas terrestres, tenemos el cambio fenológico como herramienta fácil y popular que muestra a todo el mundo como el cambio climático afecta la vida. También se tendrían que aprovechar acontecimientos como la sequía de 1994 para concienciar de los efectos de una reducción de agua en nuestros ecosistemas. En estos y en todos los otros términos mencionados se tendrían que difundir las actividades de investigación en los medios de comunicación. También se tendrían que apoyar las actividades de comunicación donde participen conjuntamente los actores implicados en la investigación y en la gestión forestal y de espacios naturales.

2.9.2. Gestión sostenible de los ecosistemas, reforestación y restauración ecológica

La gestión de los ecosistemas terrestres y la planificación del tipo e intensidad de actuación humana debe basarse en un equilibrio entre la visión global de los procesos ecosistémicos, el conocimiento regional y la acción local. La dinámica de nuestros ecosistemas, casi todos seminaturales, se puede entender como una serie de degradaciones antropogénicas y regeneraciones subsiguientes. De hecho, tanto la sobreexplotación como la protección completa pueden llevar a estadios inferiores de atractivo escénico y de utilidad económica de muchos ecosistemas terrestres como los bosques y matorrales mediterráneos. Estas formaciones mediterráneas actuales no se entienden sin la intervención humana, y un paradigma claro lo suponen los sistemas sabanoides o adehesados. Aunque los cambios en el clima y en el régimen de incendios y perturbaciones podrían conducir a que las dehesas se mantengan por medios distintos al uso humano, en la actualidad tanto las dehesas como la diversidad que albergan dependen de una correcta gestión forestal y ganadera (Díaz *et al.* 2003). La gestión de estos sistemas es la gestión de elevados niveles de diversidad biológica, que aunque en sí mismos no contribuyan a la sustentabilidad del sistema, sí podrían contribuir a su mantenimiento y conservación gracias al valor que la sociedad otorga a los sistemas ricos en especies (Blondel y Aronson 1995). A pesar de que está demostrada la necesidad de la intervención humana para mantener la coexistencia local entre el pastizal y el arbolado en la dehesa aún no están dilucidados los procesos y mecanismos por los cuales resulta tan importante la intervención humana para el mantenimiento de esta coexistencia (Marañón *et al.* 1999). Por tanto, la gestión de estos sistemas debe ser adaptativa y debe poder ir variando en función de la propia evolución del sistema y del efecto del manejo que en cada caso se aplique (Rojas 2001, Charco 2002, Valladares 2004b).

Existe abundante evidencia de que en las intervenciones dirigidas a la rehabilitación o restauración de los ecosistemas terrestres, la actuación óptima se basa en ayudar a la naturaleza a que se recupere, acelerando los procesos naturales de sucesión ecológica y minimizando la intervención (Suding *et al.* 2004). Estas actuaciones deben contemplar la tendencia del cambio climático y no limitarse a aplicar protocolos clásicos, adecuados a las condiciones climáticas predominantes hasta ahora. El conocimiento de los mecanismos de resistencia de los ecosistemas al estrés permite comprender los procesos evolutivos implicados en la adaptación de las diversas especies a los cambios ambientales y predecir hasta cierto punto su respuesta al incremento de la adversidad asociada al cambio global (Valladares 2004b). Y este conocimiento debe ser incorporado en los programas de restauración, por ejemplo, mejorando o seleccionando las características de las plantas que vayan a ser empleadas en proyectos de reforestación o restauración. El conocimiento de estos mecanismos puede hacer posible además la utilización de especies sensibles como bioindicadoras del estrés asociado al cambio climático.

Los gestores de la naturaleza y de nuestros hábitats, tanto el rural como el urbano, deberán considerar las propiedades de emisión de compuestos orgánicos volátiles de las distintas especies vegetales cuando quieran evitar la formación de contaminantes atmosféricos secundarios. De hecho, mientras que deberán considerar las especies con emisiones altas como candidatas a reforestar zonas áridas y con altas temperaturas, pues esas pueden ser las especies más resistentes a esas condiciones, tendrán que escoger las especies con bajas emisiones para reforestar zonas urbanas y suburbanas así como zonas industriales con alta contaminación antropogénica (por ejemplo de óxidos de nitrógeno) si no quieren favorecer la formación de contaminantes secundarios como el ozono. Con el conocimiento climático y ecológico que se tiene actualmente de las costas del Mediterráneo, una reforestación adecuada en las laderas de estas montañas costeras podría utilizarse para reactivar mecanismos de disparo y retroalimentación de las tormentas de verano y guiar así el sistema hacia una configuración con más vegetación, estabilizando alguno de los efectos anticipados como resultado del cambio climático (Millán 2002). Esto podría aplicarse también a otras zonas donde la vegetación afecta significativamente a las características locales de la atmósfera. En definitiva, la gestión forestal y de los espacios naturales no puede olvidar el papel de bosques y matorrales en la preservación del medio ambiente atmosférico y en la actuación como amortiguadores de ambientes contaminantes y ricos en CO₂.

2.9.3. Secuestro de carbono versus diversidad biológica y funcionalidad de los ecosistemas contra la desertificación

La gestión de los ecosistemas terrestres debe considerar el importante papel que juegan las emisiones gaseosas de las plantas en la química atmosférica y en el clima local y global, y el papel de las plantas como sumideros de gases atmosféricos tan importantes como el CO₂. Para paliar el cambio climático a través de una mayor captación y menor pérdida de CO₂ se puede actuar mediante la aforestación y la reforestación pensando en alargar la inmovilización del carbono en los productos forestales y en proteger los suelos. La gestión forestal tendría que incorporar el cambio de condiciones ambientales en el momento de definir las intensidades de intervención y su frecuencia. Por ejemplo, teniendo en cuenta la creciente sequía hay que reducir las densidades de rebrotes en bosques de alta densidad, algo que ya se ha visto como una manera efectiva de disminuir el impacto de sequías extremas.

Casi el 90% del carbono en forma de biomasa lo acumulan los bosques, lo que supone el 50% del carbono orgánico terrestre. Sin embargo, Körner (2003) ha evidenciado la asimetría temporal que supone el lento crecimiento de un árbol y la brusquedad de las perturbaciones (incendio, tala, herbivoría, decaimiento) que libera rápidamente mucho carbono a la atmósfera. En el caso del monte bajo de encinas y robles, dominante en muchas regiones ibéricas, se ha

experimentado un brusco cambio a partir de la industrialización y la despoblación rural. El uso tradicional de estos montes para leña y carbón se ha abandonado alargándose mucho los turnos de corta. Este monte bajo envejecido muestra un crecimiento muy lento, lo que puede implicar una mayor vulnerabilidad ante el efecto de estreses abióticos (e.g. sequía) o bióticos (e.g. plagas defoliadoras). En un experimento realizado a pequeña escala (Luis-Calabuig *et al.* 2000) se pretendía determinar si el aclareo del monte favorecía el desarrollo de porte arbóreo del roble melojo (*Quercus pyrenaica*) a partir de formaciones arbustivas densas y continuas aparecidas por repetición de incendios. No se observaron diferencias en el crecimiento de los robles entre los tratamientos de eliminación del matorral y la situación original. Sin embargo en el tratamiento de aclareo se observó que se favorecía el incremento en el perímetro del tronco frente al crecimiento en altura en los 10 brotes que se dejaron al haber disminuido la competencia por la luz. Con un tratamiento silvícola a más largo plazo sería posible mejorar la estructura de estos ecosistemas. La perturbación intensa asociada a los tratamientos silvícolas tradicionales producen una liberación rápida de carbono pero si no se realiza tratamiento alguno se corre el riesgo de que el escaso crecimiento de estas masas envejecidas y su mayor vulnerabilidad ante situaciones de estrés lleve a un decaimiento agudo y una alta mortalidad, y, de nuevo, provocar la liberación brusca de carbono. Esta paradoja es actualmente irresoluble debido a nuestro desconocimiento del funcionamiento del monte bajo y crea serias dudas sobre el papel de estas formaciones de especies de *Quercus* como sumidero de carbono. Estas dudas, presentes también en la mayoría de los ecosistemas terrestres españoles, se trasladan desde la investigación a la gestión y deben resolverse para decidir cómo manejar este paisaje valorando también su papel como reservorio de biodiversidad. El enfoque que debería prevalecer en la gestión es que la conservación de almacenes de carbono es tan importante como la creación y mantenimiento de sumideros.

En general, las políticas y actuaciones encaminadas a aumentar el secuestro del carbono atmosférico por parte de la vegetación son poco compatibles con la conservación de la biodiversidad o su explotación sostenible. Una de las pocas compatibilidades identificadas hasta la fecha sería la de seleccionar áreas poco productivas para el mantenimiento de bosques y formaciones de alta biodiversidad capaces de almacenar el carbono secuestrado durante largos periodos de tiempo y emplear zonas más productivas para otros usos (Huston y Marland 2003).

2.9.4. Conservación de la naturaleza y espacios naturales protegidos

Los modelos paleoecológicos establecen que los principales centros de dispersión postglaciar europeos han sido el sur de la Península Ibérica, Italia y los Balcanes (Willis y Whittaker 2000). Por tanto, si una especie arbórea se extingue del sur de Europa, las posibilidades de extinción continental ante futuros cambios climáticos son mucho mayores que si la extinción afecta a las Islas Británicas o a Escandinavia (Carrión 2003). Esto es en sí mismo un sólido argumento para insistir tanto a nivel nacional como comunitario en la importancia de la conservación de nuestros ecosistemas terrestres y la aplicación de políticas de desarrollo sostenible.

Con el cambio climático previsto, la vegetación podría extenderse hacia las zonas más altas de las montañas, pero las comunidades que ya se encuentran en estas zonas altas se extinguirían (Peñuelas y Boada 2003). En muchos casos, la única migración posible es hacia latitudes norteñas. Pero las tasas de migración no serían eficaces en el actual escenario de cambio global, ya que por un lado el clima cambia demasiado deprisa y por otro lado el territorio se encuentra muy fragmentado, lo cual restringe significativamente la posibilidad real de migraciones latitudinales o altitudinales de la vegetación. Por ello a la hora de gestionar los espacios naturales protegidos o de seleccionar nuevos espacios a proteger es preciso maximizar la conectividad entre las distintas unidades y ecosistemas de la zona para compensar la fragmentación. Además, es importante conservar procesos y sistemas, no tanto

lugares o especies concretas, y establecer escalas espaciales apropiadas para los procesos ecológicos. Para asegurar una conservación eficaz y a largo plazo de muchos de estos procesos hay que incorporar zonas con distinto nivel y tipo de intervención humana y con distinta susceptibilidad al cambio climático. Los espacios naturales protegidos deberían establecer una “reserva de riesgo”, un componente creado específicamente para reducir el riesgo ecológico asociado al cambio climático. Además, la gestión de los espacios naturales tiene que incorporar una escala de paisaje que considere la combinación de espacios de diverso tipo, favoreciendo su uso múltiple y controlando, pero no suprimiendo, el efecto de perturbaciones como los incendios.

2.9.5. Necesidad de coordinación y acercamiento entre la investigación y el seguimiento

Es preciso acercar organismos, instituciones y equipos humanos y tecnológicos dedicados al seguimiento del cambio ambiental con aquellos dedicados a la investigación de sus efectos en los ecosistemas terrestres. La obtención de resultados fiables sobre estos efectos solo es posible mediante el análisis científicamente riguroso de datos muy diversos, resultantes de una necesaria interdisciplinariedad, y este análisis sólo es posible si tales datos (ambientales, ecológicos, fisiológicos, etc.) se recogen y almacenan no menos rigurosamente durante periodos de tiempo largos.

2.9.6. Corolario: la financiación de los bienes y servicios de los ecosistemas requiere creatividad y flexibilidad en las políticas para alcanzar un mayor compromiso social

El cambio climático agudizará de forma muy previsible la crisis ambiental que sufre la naturaleza de nuestro país en general y los ecosistemas terrestres en particular. Una de las principales causas que subyacen a la escasa sostenibilidad de la gestión actual de los ecosistemas terrestres españoles es la falta de rentabilidad de muchos de ellos. Cuando los ecosistemas no son rentables, no se invierte en ellos. Y en esto no afecta el que sean de propiedad pública o privada, ya que la extensión de los ecosistemas terrestres hace que ni siquiera el Estado tenga capacidad para gestionarlos sin asegurar una rentabilidad mínima. Esto es evidente en el caso de los ecosistemas forestales, donde las políticas europeas están dominadas por los países productores de madera, mientras que los bosques mediterráneos, pese a ocupar superficies considerables, se ven como algo marginal. De esta forma, España es el país europeo con mayor proporción de bosque económicamente improductivo debido por un lado a la abundancia de monte no rentable, sobre todo en zonas de clima mediterráneo seco, y por otro a la existencia de espacios protegidos. Sin embargo, la sociedad actual asigna a los ecosistemas terrestres una serie de funciones que superan con mucho las productivas, valorándose cada vez más no sólo la regulación hidrológica y la protección frente a la erosión, sino el uso recreativo, el de conservación de biodiversidad y del paisaje, y el almacenamiento de carbono. Todas estas funciones hacen aumentar las prestaciones sociales reconocidas a los ecosistemas terrestres, pero no tienen contrapartidas económicas directas. Dado que los propietarios no reciben ingresos por estos servicios no hay fuentes de financiación para realizar inversiones orientadas al cumplimiento de las funciones sociales. Los científicos no tienen la respuesta a esta clase de problemas, pero la corrección de las disfunciones que se irán acentuando con el cambio climático sólo se realizarán si se resuelve el problema de financiación. Por tanto, las administraciones deben buscar, con imaginación, fuentes nuevas de recursos. Si el ecosistema ofrece servicios, estos deben ser retribuidos de algún modo por los beneficiarios (a veces el conjunto de la sociedad, a veces colectivos concretos o particulares). Si el monte produce agua limpia, las sociedades de suministro de agua y los municipios deben implicarse en la gestión forestal. Si sirve de paso a conducciones, las compañías eléctricas también. Lo mismo cabe decir de las urbanizaciones, hoteles y otros establecimientos turísticos que se benefician del paisaje. Es precisa una implicación social que desarrolle nuevas vías para hacer posible una gestión acorde con los nuevos servicios reconocidos a los ecosistemas terrestres (Peñuelas *et al.* 2004a). La solución no puede venir de la economía de las

administraciones ni del esfuerzo de algunos propietarios, sino de políticas imaginativas y flexibles que logren un mayor compromiso colectivo para que los ecosistemas sean tratados en función de los servicios que nos prestan y de su valor intrínseco.

2.10. PRINCIPALES NECESIDADES DE INVESTIGACIÓN

Nuevos estudios ecológicos revelan constantemente nuevos patrones, así como modificaciones y excepciones a las respuestas conocidas de las especies y de los ecosistemas terrestres a la creciente sequía y al calentamiento. Esto revela que nuestro conocimiento es aún limitado y posiblemente insuficiente para satisfacer la urgente necesidad de predicciones y recomendaciones precisas para la gestión de los ecosistemas terrestres en un mundo cambiante. De las múltiples carencias de conocimiento evidenciadas en esta revisión se desprenden las siguientes líneas de investigación principales que deberían verse reforzadas:

1. Obtención de series temporales largas que permitan establecer tendencias y analizar la dinámica de las respuestas y de la reacción. El seguimiento de ecosistemas a largo plazo permitirá detectar:
 - a. las bases físicas del propio cambio ambiental,
 - b. el impacto del cambio climático sobre los ecosistemas,
 - c. los resultados de los intentos de mitigación del cambio climático y sus efectos
2. Estudio de la interacción entre cambio climático y cambio de uso del territorio. Desarrollo de experimentos y manipulaciones para separar los efectos debidos a ambos factores.
3. Estudio de las interacciones entre factores climáticos (temperatura, luz, agua, CO₂) y sus efectos sobre los ecosistemas.
4. Estudio de las interacciones entre especies y de la sensibilidad de redes de interacciones al cambio climático.
5. Extensión de los estudios ecológicos y ecofisiológicos a ecosistemas poco conocidos, no sólo aquellos dominados por especies singulares (ver apartado 2.5.2) sino también encinares y matorrales mediterráneos fuera del área levantina (e.g. páramos y zonas continentales, alta montaña).
6. Análisis de los efectos indirectos del cambio climático. Efectos en cascada. Reacciones sinérgicas y ciclos autocatalíticos como por ejemplo la disminución de productividad, el recrudecimiento de las plagas y el aumento del riesgo de incendios.
7. Análisis de los tiempos de expresión de los efectos, de reacción de los ecosistemas y de adaptación y evolución en los nuevos escenarios.
8. Selección de indicadores tempranos de cambio.
9. Determinación de valores mínimos de tolerancia (área mínima, disponibilidad hídrica mínima, tamaño y estructura mínima de la red de interacciones interespecíficas) en sistemas vulnerables, particularmente en aquellos propensos a respuestas de tipo umbral como los ecosistemas insulares y de ribera.
10. Efectos del cambio climático sobre la expansión de especies invasoras.
11. Estudio de procesos subterráneos (sumideros de C, dinámica de raíces y microorganismos edáficos).
12. Realización de balances de carbono completos para los diferentes ecosistemas terrestres mediante la optimización y parametrización de modelos y estimaciones precisas no sólo de biomasa (aérea y subterránea) sino también de necromasa
13. Mejora de las técnicas de restauración ecológica para la recuperación de la cubierta vegetal y otras funciones y servicios del ecosistema en zonas degradadas.

2.11. BIBLIOGRAFÍA

Arianoutsou M. y Papanastasis V. 2004. Ecology, Conservation and Sustainable Management of Mediterranean type ecosystems of the World. Millpress, Rotterdam.

- Atkin O.K. y Tjoelker M.G. 2003. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science* 8: 343-361.
- Blondel J. y Aronson J. 1995. Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean basin : Human and non-human determinants. En: Davis G.W. y Richardson D.M. (eds.). *Mediterranean-Type ecosystems: The function of biodiversity*. Springer-Verlag, Berlin. Pgs: 43-105.
- Calvo L., Tarrega R. y Luis E. 2002. Regeneration patterns in a *Calluna vulgaris* heathland in the Cantabrian mountains (NW Spain): effects of burning, cutting and ploughing. *Acta Oecologica* 23: 81-90.
- Camarero J.J. 1999. Growth and regeneration patterns and processes in *Pinus uncinata* Ram treeline ecotones in the Pyrenees and in an isolated population in the western distribution limit in Spain. University of Barcelona, Barcelona.
- Camarero J.J. y Gutiérrez E. 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change* 63: 181-200.
- Carrión J.S. 2002. Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews* 21: 2047-2066.
- Carrión J.S. 2003. Sobresaltos en el bosque mediterráneo: incidencia de las perturbaciones observables en una escala paleoecológica. *Ecosistemas* 2003-3: URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/033/revision1.htm>.
- Carrión J.S., Munuera M., Dupré M. y Andrade A. 2001. Abrupt vegetation changes in the Segura mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology* 89: 783-797.
- Carrión J. S., Yll E.I., Walker M.J., Legaz A., Chaín C. y López A. 2003. Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in southeastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology and Biogeography* 12: 119-129.
- Casals P., García-Pausas J., Romanyà J., Camarero L., Sanz M.J. y Sebastià M.T. 2004. Effects of livestock management on carbon stocks and fluxes in grassland ecosystems in the Pyrenees. En: Lüscher A., Jeangros B., Kessler W., Huguenin O., Lobsiger M., Millar N. y Suter D. (eds.). *Systems in Grassland Dominated Regions*. European Grassland Federation. Pgs: 136-138.
- Castells E., Roumet C., Roy J. y Peñuelas J. 2002. Intraspecific variability of phenolic concentrations and their responses to elevated CO₂ in two Mediterranean perennial grasses. *Environmental Experimental Botany* 47: 205-216.
- Castillo V.M., Martínez-Mena M. y Albaladejo J. 1997. Runoff and soil loss response to vegetation removal in a semiarid environment. *Soil Science Society of America Journal* 61: 1116-1121.
- Cermak J., Jiménez M.S., González-Rodríguez A.M. y Morales D. 2002. Laurel forests in Tenerife, Canary Islands. II. Efficiency of the water conducting system in *Laurus azorica* trees. *Trees* 16: 538-546.
- Charco J. 2002. Conclusiones generales y propuestas para la regeneración de los bosques mediterráneos ibéricos. En: Charco J. (ed.). *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la Península Ibérica*. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. Pgs. 279-290.
- Corcuera L., Camarero J.J. y Gil-Pelegrín E. 2004. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees Structure and Function* 17: (en prensa).
- Costa M., García-Antón M., Morla C. y Sáiz H. 1990. La evolución de los bosques en la Península Ibérica. *Ecología* 1: 32-43.
- Costa M., Morla C. y Sainz H. (eds.) 1998. *Los bosques de la Península Ibérica. Una interpretación geobotánica*. Geoplaneta, Barcelona.
- Cox P.M., Betts R.A. y Jones C.D. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* 408: 184-187.

- Cruz A. y Moreno J.M. 2001. No allocation trade-offs between flowering and sprouting in the lignotuberous, Mediterranean shrub *Erica australis*. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 22: 121-127.
- D'Errico F. y Sánchez Goñi M.F.. 2003. Neandertal extinction and the millennial scale climatic variability of OIS 3. *Quaternary Science Reviews* 22: 769-788.
- Díaz M., Pulido F.J. y Marañón T. 2003. Diversidad biológica y sostenibilidad ecológica y económica de los sistemas adherados. *Ecosistemas* 2003-3: URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/033/investigacion4.htm>.
- Dukes J.S. y Mooney H.A. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* 14: 135-139.
- Emmet B., Beier C., Estiarte M., Tietema A., Kristense H.L., Williams D., Peñuelas J., Schmidt I. y Sowerby I. 2004. The responses of soil processes to climate change: results from manipulation studies across an environmental gradient. *Ecosystems* (en prensa).
- Escudero A., Iriondo J.M., Olano J.M., Rubio A. y Somolinos R.C. 2000. Factors affecting establishment of a gypsophyte: the case of *Lepidium subulatum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 87: 861-871.
- Espigares T. y Peco B. 1995. Mediterranean annual pasture dynamics: impact of autumn drought. *Journal of Ecology* 83: 135-142.
- Ferrio J.P., Florit A., Vega A., Serrano L. y Voltas J. 2003. Delta C-13 and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Oecologia* 442: 512-518.
- Figueroa M.E. y Davy A.J. 1991. Response of Mediterranean grassland species to changing rainfall. *Journal of Ecology* 79(4): 925-941.
- Filella I., Llusia J., Piñol J. y Penuelas J. 1998. Leaf gas exchange and fluorescence of *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* and *Quercus ilex* saplings in severe drought and high temperature conditions. *Environmental and Experimental Botany* 39: 213-220.
- Gaertner M.A., Christensen O., Prego J.A., Polcher J., Gallardo C. y Castro M. 2001. The impact of deforestation on the hydrological cycle in the Western Mediterranean: an ensemble study with two regional climate models. *Climate Dynamics* 17: 857-873.
- Genty D., Blamart D., Ouahdi R., Gilmour M., Baker A., Jouzel J. y Van Exter S. 2003. Precise dating of Dansgaard-Oeschger climate oscillation in western Europe from stalagmite data. *Nature* 421: 833-837.
- Gómez-Aparicio L., Zamora R., Gómez J.M., Hódar J.A., Castro J. y Baraza E. 2004. Applying plant positive interactions to reforestation in mediterranean mountains: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* (en prensa).
- Gracia C., Bellot J., Sabaté S., Albeza E., Djema A., León B., López B., Martínez J.M., Ruíz I. y Tello E. 1997. Análisis de la respuesta de *Quercus ilex* L. a tratamientos de aclareo selectivo. En: Vallejo, V.R. (ed.). *La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana*. Fundación Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo, Valencia. Pgs. 547-601.
- Gracia C., Burriel J.A., Mata T. y Vayreda J. 2000. *Inventari Ecològic i Forestal de Catalunya*. 9 volums. Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals, Bellaterra, Barcelona.
- Gracia C., Sabaté S., López B. y Sánchez A. 2001. Presente y futuro del bosque mediterráneo: balance de carbono, gestión forestal y cambio global. En: Zamora R. y Pugnaire F.I. (eds.). *Aspectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos*. CSIC-AEET, Granada. Pgs. 351-372.
- Gracia C., Sabaté S., Martínez J.M. y Albeza E. 1999. Functional responses to thinning. En: Rodà F., Retana J., Gracia C. y Bellot J. (eds.). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. Springer-Verlag, Heidelberg. Pgs. 329-338.
- Groom P.K., Lamont B., Leighton S., Leighton P. y Burrows C. 2004. Heat damage in sclerophylls is influenced by their leaf properties and plant environment. *Ecoscience* 11: 25-33.
- Gulías J., Flexas J., Abadía A. y Medrano H. 2002. Photosynthetic responses to water deficit in six Mediterranean sclerophyll species: possible factors explaining the declining distribution

- of *Rhamnus ludovici-salvatoris*, and endemic Balearic species. *Tree Physiology* 22: 687-697.
- Gutschick V.P. y BassiriRad H. 2003. Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist* 160: 21-42.
- Harrison P.A., Berry P.M. y Dawson T.P. (eds.). 2001. *Climate Change and Nature Conservation in Britain and Ireland: Modelling natural resource responses to climate change (the MONARCH project)*. UKCIP Technical Report, Oxford.
- Hattenschwiler S. y Körner C. 2003. Does elevated CO₂ facilitate naturalization of the non-indigenous *Prunus laurocerasus* in Swiss temperate forests? *Functional Ecology* 17: 778-785.
- Hódar J.A., Castro J. y Zamora R. 2003. Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climate warming. *Biological Conservation* 110: 123-129.
- Hódar J. A. y Zamora R. 2004. Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodiversity and Conservation* 13: (en prensa).
- Hughes L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already here? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 56-61.
- Hulme M., Barrow E.M. y Arnell N.W. 1999. Relative impacts of human-induced climate change and natural climate variability. *Nature* 397: 688-691.
- Huntley B., Alfano M.J., Allen J.R.M., Pollard D., Tzedakis P.C., de Beaulieu J.L., Grüger E. y Watts B. 2003. European vegetation during marine oxygen isotope stage-3. *Quaternary Research* 59: 195-212.
- Huntley B. y Webb III T. 1988. *Vegetation history. Handbook of vegetation*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- Huston M.A. y Marland G. 2003. Carbon management and biodiversity. *Journal of Environmental Management* 67: 77-86.
- IPCC. 2001. *Climate change 2001: the scientific basis*. En: Houghton J.T., Ding Y., Griggs J., Noguer M., Van der Linden P.J., Dai X., Maskell K. y Johnson C.A. (eds.). *Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Joffre R., Rambal S. y Winkel T. 2001. Respuestas de las plantas mediterráneas a la limitación de agua: desde la hoja hasta el dosel. En: Zamora R. y Pugnaire F.I. (eds.). *Aspectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos*. CSIC-AEET, Granada. Pgs. 37-85.
- Jordano P., Bascompte J. y Olesen J.M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81.
- Keeling C.D., Chin J.F.S. y Whorf T.P. 1996. Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. *Nature* 382: 146-149.
- Kirschbaum M.U.F. 2004. Direct and indirect climate change effects on photosynthesis and transpiration. *Plant Biology* 6: 242-253.
- Körner C. 1995. Towards a better experimental basis for upscaling plant responses to elevated CO₂ and climate warming. *Plant, Cell and Environment* 18: 1101-1110.
- Körner C. 2000. Biosphere responses to CO₂ enrichment. *Ecological Applications* 10: 1590-1619.
- Körner C. 2003. Slow in, rapid out-carbon flux studies and Kyoto targets. *Science* 300: 1242.
- Larcher W., Wagner J., Neuner G., Méndez M., Jiménez M.S. y Morales D. 1991. Thermal limits of photosynthetic function and viability of leaves of *Persea americana*. *Acta Oecologica* 12: 529-541.
- Lloret F., Pausas J.G. y Vilà M. 2003. Response of Mediterranean plant species to different fire regimes in Garraf Natural Park (Catalonia, Spain): field observations and modelling predictions. *Plant Ecology* 167: 223-235.

- Lloret F., Penuelas J. y 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.
- Lloret F. y Siscart D. 1995. Los efectos demográficos de la sequía en poblaciones de encina. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 2: 77-81.
- Llusià J., Peñuelas J. y Gimeno B.S. 2002. Seasonal and species-specific Mediterranean plant VOC emissions in response to elevated ozone concentrations. *Atmospheric Environment* 36: 3931-3938.
- Luis-Calabuig E., Tarrega R. y Valbuena L. 2000. Ten years of recovery of *Cistus ladanifer* after experimental disturbances. *Israel Journal of Plant Sciences* 48: 271-276.
- Maestre F.T. y Cortina J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* (en prensa).
- Maestre F.T., Cortina J., Bautista S. y Bellot J. 2003. Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? *Forest Ecology and Management* 176: 147-160.
- Marañón T., Ajbilou R., Ojeda F. y Arroyo J. 1999. Biodiversity of woody species in oak woodlands of southern Spain and northern Morocco. *Forest Ecology and Management*. 115: 147-156.
- Martínez-Vilalta J. y Piñol J. 2002. Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 161: 247-256.
- Martínez-Vilalta J., Piñol J. y Beven K. 2002a. A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecological Modelling* 155: 127-147.
- Martínez-Vilalta J., Prat E., Oliveras I. y Piñol J. 2002b. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia* 133: 19-29.
- Mesa-Jimenez S. 2002. Historia de los bosques de la Península Ibérica. En: Charco J. (ed.). *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la Península Ibérica*. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. Pgs. 153-169.
- Milchunas A.H., Sala O.E. y Laurenroth W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132: 87-106.
- Millán M.M. 2002. El ciclo hídrico en el Mediterráneo: un estudio del efecto de las masas arboladas. En: Charco J. (ed.). *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la Península Ibérica*. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. Pgs. 19-45.
- Mooney H.A. y Hobbs R.J. 2000. *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington.
- Moreno J.M., Cruz A., Fernández-González F., Luna B., Pérez B., Quintana J.R. y Zuazua E. (en prensa). *Ecología del monte mediterráneo en relación con el fuego: El jaral-brezal de Quintos de Mora (Toledo)*. En: Vallejo V.R. (ed.), *La Restauración de los Montes Quemados*. CEAM, Valencia.
- Moreno J.M., Zuazua E., Luna B., Céspedes B. y Torres I. (en prensa). Harmonizing needs in studies of fire effects and fire-restoration in southern Europe. En: Avdelas A., Yeroyanni M. y Fabbri K. (eds.). *Proceedings of the EU-MEDIN Forum on Disaster Research. The Road to Harmonisation*. Thessaloniki 26-27 May 2003. Comisión Europea.
- Moreno J.M. y Vallejo R. 1999. Fire impacts on the ecosystem and restoration: summary of the main findings from the Delfi-Fire database. *Proceedings of the International Symposium; Delfi Action; Forest Fires: Needs y Innovations; Athens; 18/19 November 1999; Pgs. 239-261*.
- Moreno J.M., Vázquez A. y Vélez R. 1998. Recent History of Forest Fires in Spain. En: Moreno J.M. (ed.), *Large Forest Fires*. Backhuys Publishers, Leiden, NL. Pgs. 159-185.
- Mulligan M., Burke S.M. y Ramos M.C. 2004. Climate change, land-use change and the "desertification" of Mediterranean Europe. En: Mazzoleni S., di Pasquale G., Mulligan M.,

- di Martino P. y P. Rego P. (eds.). Recent dynamics of the Mediterranean vegetation and landscape. John Wiley y Sons, Chichester. Pgs. 259-279.
- Myneni R.B., Keeling C.D., Tucker C.J., Asrar G. y Nemani R.R. 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* 386: 698-702.
- Niinemets U., Valladares F. y Ceulemans R. 2003. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites. *Plant Cell and Environment* 26: 941-956.
- Norby R. J. y Luo Y. 2004. Evaluating ecosystem responses to rising atmospheric CO₂ and global warming in a multi-factor world. *New Phytologist* 162: 281-293.
- Nowak R.S., D.S. Ellsworth y S.D. Smith. 2004. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂- do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist* 162: 253-280.
- Ogaya R. y Peñuelas J. 2003. Comparative field study of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*: photosynthetic response to experimental drought conditions. *Environmental and Experimental Botany* 50: 137-148.
- Ogaya R., Peñuelas J., Martínez-Vilalta J. y Mangirón M. 2003. Effect of drought on diameter increment of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*, and *Arbutus unedo* in a holm oak forest of NE Spain. *Forest Ecology Management* 180: 175-184.
- Ojeda F. 2001. El fuego como factor clave en la evolución de plantas mediterráneas. En: Zamora R. y Pugnaire F.I. (eds.). *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis funcional*. CSIC-AEET, Madrid. Pgs. 319-349.
- Parmesan C. y Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Pattison R.R., Goldstein G. y Ares A. 1998. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. *Oecologia* 117: 449 - 459.
- Pausas J. G. 2004. Changes in fire and climate in the eastern Iberian Peninsula (Mediterranean basin). *Climate Change* 63: 337-350.
- Peco B., Espigares T. y Levassor C. 1998. Trends and fluctuations in species abundance and richness in Mediterranean annual pastures. *Applied Vegetation Science* 1: 21-28.
- Peñuelas J. 1996. Overview on current and past global changes in the Mediterranean ecosystems. *Orsis* 11: 165-176.
- Peñuelas J. 2001. Cambios atmosféricos y climáticos y sus consecuencias sobre el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas terrestres mediterráneos. En: Zamora R. y Pugnaire F.I. (eds.). *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis funcional*. CSIC-AEET, Madrid. Pgs. 423-455.
- Peñuelas J. y J. Azcon-Bieto. 1992. Changes in leaf delta C-13 of herbarium plant species during the last 3 centuries of CO₂ increase. *Plant Cell and environment* 15: 485-489.
- Peñuelas J. y Boada M. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9: 131-140.
- Peñuelas J. y Filella I. 2001. Phenology: responses to a warming world. *Science* 294: 793-795.
- Peñuelas J., Filella I. y Comas P. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 8: 531-544.
- Peñuelas J., Filella I., Lloret F., Pinol J. y Siscart D. 2000. Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biologia Plantarum* 43: 47-53.
- Peñuelas J., Filella I., Llusia J., Siscart D. y Pinol J. 1998. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Journal of Experimental Botany* 49: 229-238.
- Peñuelas J., Filella I., Zhang X., Llorens L., Ogaya R., Lloret F., Comas P., Estiarte M. y Terradas J. 2004a. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *New Phytologist* 161: 837-846.
- Peñuelas J., Gordon C., Llorens L., Nielsen T., Tietema A., Beier C., Bruna P., Emmet B.A., Estiarte M. y Gorissen T. 2004b. Non-intrusive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites seasons and species in a North-South European gradient. *Ecosystems* 7 (6): 598-612.

- Peñuelas J., Idso B., Ribas A. y Kimball B.A. 1997. Effects of long-term atmospheric CO₂ enrichment on the mineral concentration of *Citrus aurantium* leaves. *New Phytologist* 135: 439-444.
- Peñuelas J., Lloret F. y Montoya R. 2001. Severe drought effects on Mediterranean woody flora in Spain. *Forest Science* 47: 214-218.
- Peñuelas J. y Llusà J. 2002. Linking photorespiration, monoterpenes and thermotolerance in *Quercus*. *New Phytologist* 155: 227-237.
- Peñuelas J. y J. Llusà J. 2003. BVOCs: plant defense against climatic warming? *Trends in Plant Science* 8: 105-109.
- Peñuelas J. y Llusà J. 2001. The complexity of factors driving volatile organic compound emissions by plants. *Biologia Plantarum* 44: 481-487.
- Peñuelas J. y Matamala R. 1990. Changes in n and s leaf content, stomatal density and specific leaf area of 14 plant species during the last 3 centuries of CO₂ increase. *Journal of Experimental Botany* 41: 1119-1124.
- Peñuelas J., Sabaté S., Filella I. y Gracia C. 2003. Sistemas naturales: ecosistemas terrestres. Páginas: En: I. d. E. Catalans (ed.). Informe sobre el canvi climatic a Catalunya. Departament de Medi Ambient de la Generalitat de Catalunya, Barcelona.
- Pereira J.S., Correia A.V., Correia A.P., Branco M., Bugalho M., Caldeira M.C., Cruz C.S., Freitas H., Oliveira A.C., Pereira J.M.C., Reis R.M. y Vasconcelos M.J. 2002. Forests and biodiversity. En: Santos F.D., Forbes K. y Moita R. (eds.). Climate change scenarios, impacts and adaptation measures. Gradiva, Lisboa. Pgs. 364-413.
- Pérez-Obiol R. y Julià R. 1994. Climatic change on the Iberian Peninsula recorded in a 30,000 year pollen record from lake Banyoles. *Quaternary Research* 41: 91-98.
- Piñol J., Terradas J. y Lloret F. 1998. Climate warming wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climate Change* 38: 345-357.
- Pons A. y Suc J.P. 1980. Les témoignages de structures de végétation Méditerranéennes dan le passée antérieur à l'action de l'home. *Natur. Monsp.* HS 69-78.
- Poorter H. y Navas M L. 2003. Plant growth and competition at elevated CO₂: on winners, losers and functional groups. *New Phytologist* 157: 175-198.
- Prieto F. y Rodríguez-Murillo J.C.. 2003. Contribución de los incendios forestales en España a las emisiones de gases de efecto invernadero: tendencias observadas y posibles futuros escenarios. Congreso de la Asociación Nacional de Ecología Terrestre (AEET), Barcelona.
- Pugnaire F.I., Armas C. y Valladares F. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* 15: 85-92.
- Pugnaire F.I. y Luque M.T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.
- Pyke C.R. 2004. Habitat loss confounds climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 178:182.
- Rambal S. y Debussche G. 1995. Water balance of Mediterranean ecosystems under a changing climate. En: Moreno J.M. y Oechel W.C. (eds.). *Global change and Mediterranean-type ecosystems*. Springer Verlag, New York. Pgs. 386-407.
- Rehfeldt G., Wykoff W.R. y Ying C.C. 2001. Physiological plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change* 50: 355-376.
- Reichstein M., Tenhunen J.D., Rouspard O., Ourcival J.M., Rambal S., Miglietta F., Peressotti A., Pecchiari M., Tirone G. y Valentini R. 2002. Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology* 8: 999-1017.
- Reille M. y Pons A. 1992. The ecological significance of sclerophyllous oak forests in the western part of the Mediterranean basin: a note on pollen analytical data. *Vegetatio* 99-100: 13-17.
- Reyero J.M. 2002. La naturaleza de España. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

- Rice K.J. y Emery N.C. 2003. Managing microevolution: restoration in the face of global change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 469-478.
- Rodà F., Ibáñez J. y Gracia C. 2003. L'estat dels boscos. En: L'estat del Medi Ambient a Catalunya. Generalitat de Catalunya.
- Rodà F., Mayor X., Sabaté S. y Diego V. 1999. Water and nutrient limitations to primary production. En: Rodà F., Retana J., Gracia C. y Bellot J. (eds.). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. Springer-Verlag, Heidelberg. Pgs. 183-194.
- Rodríguez-Murillo J.C. 1997. Temporal variations in the carbon budget of forest ecosystems in Spain. *Ecological Applications* 7: 461-469.
- Rodríguez-Murillo J.C. 1999. El ciclo mundial del carbono. Método de cálculo por los cambios de uso de la tierra. Balance de carbono en los bosques españoles. En: Hernández-Álvarez F. (ed.). *El calentamiento global en España*. CSIC, Madrid. Pgs. 97-139.
- Rojas E. 2001. Política forestal y conservación de la biodiversidad en los montes mediterráneos. En: Camprodon J. y Plana E. (ed.). *Conservación de la biodiversidad y gestión forestal*. Universitat de Barcelona, Barcelona. Pgs. 75-84.
- Rojo L. y Sánchez-Fuster M.C. 1996. Red de Estaciones Experimentales de seguimiento y evaluación de la erosión y desertificación. LUCDEME (RESEL) Catálogo de Estaciones. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Ministerio de Medio Ambiente., Madrid.
- Sabaté S., Gracia C. y Sánchez A. 2002. Likely effects of Climate Change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean Region. *Forest Ecology and Management* 162: 23-37.
- Santandreu M. y Lloret F. 1999. Effect of flowering phenology and habitat on pollen limitation in *Erica multiflora*. *Canadian Journal of Botany* 77: 734-743.
- Sanz-Elorza M., Dana E.D., Gonzalez A. y 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.
- Sebastià M.T., Casals P., Domínguez G. y Costa J. 2003. Agricultura i silvicultura. En: I. d. E. Catalans (ed.). *Informe sobre el canvi climatic a Catalunya*. Departament de Medi Ambient de la Generalitat de Catalunya, Barcelona.
- Sebastià M.T., Mola B., Arenas J.M. y Casals P. 2004. Biomass responses of subalpine grasslands in the Pyrenees under warming conditions. *Land Use Systems in Grassland Dominated Regions*. *European Grassland Federation* 9: 290-292.
- Siemann E. y Rogers W.E. 2003. Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *Journal of Ecology* 91: 923-931.
- Sperling F.N., Washington R. y Whittaker R.J. 2004. Future climatic change of the subtropical North Atlantic: implications for the cloud forests of Tenerife. *Climatic Change* 65(1-2): 103-123.
- Stefanescu C., Peñuelas J. y Filella I. 2004. The effects of climatic change on the phenology of butterflies in the Northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology* 9: 1494-1506.
- Stevenson A.C. y Harrison R.J. 1992. Ancient forests in Spain: a model for land-use and dry forest management in south-west Spain from 4000 BC to 1900 AD. *Proceedings of the Prehistoric Society* 58: 227-247.
- Suding K., Gross K. y Houseman G. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 46-53.
- Tardif J., Camarero J.J., Ribas M. y Gutiérrez E. 2003. Spatiotemporal variability in radial growth of trees in the Central Pyrenees: climatic and site influences. *Ecological Monographs* 73: 241-257.
- Terradas J. 1996. *Ecologia del foc*. Proa, Barcelona.
- Valentini R., Matteucci G., Dolman A.J., Schulze E.-D., Rebmann C., Moors E.J., Granier A., Gross P., Jensen N.O., Pilegaard K., Lindroth A., Grelle A., Bernhofer C., Grünwald T., Aubinet M., Ceulemans R., Kowalski A. S., Vesala T., Rannik Ü., Berbigier P., Loustau D., Thorgeirsson H., Ibrom A., Morgenstern K., Clement R., Moncrieff J., Montagnani L.,

- Minerbi S. y Jarvis P.G. 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* 404: 861-865.
- Valladares F. 2003. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. En: Esser K., Lüttge U., Beyschlag W. y Hellwig F. (eds.). *Progress in Botany*. Springer Verlag, Heidelberg. Pgs. 439-471.
- Valladares F. 2004a. El bosque mediterráneo, un sistema antropizado y cambiante. En: Valladares F. (ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Valladares F. 2004b. Global change and radiation in Mediterranean forest ecosystems: a meeting point for ecology and management. En: Arianoutsou M. y Papanastasis V. (eds.). *Ecology, Conservation and Sustainable Management of Mediterranean type ecosystems of the World*. Millpress, Rotterdam. Pgs. 1-4.
- Valladares F., Aranda I. y Sánchez-Gómez D. 2004a. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. En: Valladares F. (ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Valladares F., Balaguer L., Martínez-Ferri E., Pérez-Corona E. y Manrique E. 2002. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* 156: 457-467.
- Valladares F., Dobarro I., Sánchez-Gómez D. y Pearcy R.W. 2004b. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany* (en prensa).
- Valladares F. y Pearcy R.W. 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photoinhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant Cell and Environment* 25: 749-759.
- Valladares F., Vilagrosa A., Peñuelas J., Ogaya R., Camarero J.J., Corcuera L., Sisó S. y Gil-Pelegrin E. 2004c. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. En: Valladares F. (ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Vilà M. y Muñoz I. 1999. Patterns and correlates of exotic and endemic plant taxa in the Balearic islands. *Ecología Mediterránea* 25: 153-161.
- Vilagrosa A., Bellot J., Vallejo V.R. y Gil-Pelegrin E. 2003. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany* 54: 2015-2024.
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J. y Melillo, J.M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494.
- Walther G.R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.M., Hoegh-Guldberg O. y Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 426: 389-395.
- Willis K.J. y Whittaker R.J. 2000. The refugial debate. *Science* 287: 1406-1407.
- Winnet S.M. 1998. Potential effects of climate change on US forests: a review. *Climate Research* 11: 39-49.
- Yll E.I., Pérez-Obiol R., Pantaleón-Cano J. y Roure J.M. 1997. Palynological Evidence for Climatic Change and Human Activity during the Holocene on Minorca (Balearic Islands). *Quaternary Research* 48: 339-347.
- Zamora, R., García-Fayos P. y Gómez-Aparicio L. 2004. Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica. En: Valladares F. (ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Zohlen, A., Gonzalez-Rodriguez A.M., Jimenez M.S., Lösch R. y Morales D. 1995. Transpiración y regulación estomática en árboles de la laurisilva canaria medidos en primavera. *Vieraea* 24: 91-104.