

Sección D

Cambio global

- 14. Cambio global y decaimiento del bosque.**
- 15. Efectos del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres: observación, experimentación y simulación.**
- 16. El efecto del cambio global en las interacciones planta-animal.**
- 17. Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global.**

CAPÍTULO 14

Cambio global y decaimiento del bosque

Jesús Julio Camarero, Francisco Lloret, Leyre Corcuera, Josep Peñuelas y Eustaquio Gil-Pelegrín

“Science is not only the effort to reduce diversity to identity; it is also, among other things, the study of the irrational brute fact of becoming” (Huxley, A. 1937. *Ends and Means (An Inquiry into the Nature of Ideals and into the Methods Employed for their Realization)*)

“Si cada español hablase de lo que entiende, y de nada más, habría un gran silencio que podríamos aprovechar para el estudio” (Antonio Machado).

Resumen. *Cambio global y decaimiento del bosque.* Los distintos componentes del cambio global (cambio climático, cambios en los ciclos biogeoquímicos, modificaciones en los usos del suelo) están afectando de muy diversos modos a la salud de árboles y bosques. Durante el siglo XX, se han descrito varios síndromes de decaimiento en Europa occidental y el noreste de América que se explicaron por la polución atmosférica. Recientemente, se han detectado casos de decaimiento asociados a patógenos, al cambio climático o a la interacción entre ambos factores. En este capítulo describiremos ejemplos de decaimiento cuya causa última es climática. Nos hemos basado en estudios de bosques mediterráneos (encina) y templados (abeto) del nordeste de la Península Ibérica. Describiremos los efectos, a tres niveles jerárquicos, usando distintas metodologías: ecofisiología y anatomía de la madera (nivel individual), demografía (nivel poblacional) y dendroecología (nivel regional). Esta aproximación funcional y estructural integra escalas espaciales y temporales amplias, desde el individuo a escala de 1-10 años y 1-100 km² hasta varios bosques a escalas de 10-500 años y 100-5000 km². Las sequías de 1985-1986 y 1993-1994 afectaron negativamente a muchas especies leñosas en lo que vino a llamarse “seca”. Estas sequías redujeron el crecimiento radial y longitudinal de poblaciones de encina y quejigo del Sistema Ibérico, afectando también a la estructura anatómica de la madera con consecuencias negativas sobre la conductividad hidráulica. Los efectos negativos de las sequías fueron más intensos en los montes bajos “revieja-dos” de quercíneas, en los que el abandono de su uso tradicional ha provocado cambios en su estructura y crecimiento que pudieron predisponerles al decaimiento. También el sustrato puede ser un factor de predisposición, ya que en ciertos encinares catalanes y aragoneses, las encinas situadas sobre sustratos con menor profundidad de raíces fueron las más afectadas en la sequía de 1994. En este caso, los individuos más afectados fue-

ron las plántulas y los que mejor se recuperaron tras la sequía fueron los más grandes. El decaimiento del abeto se estudió a nivel regional mediante técnicas dendroecológicas. El proceso actual de decaimiento de los abetares en los Pirineos occidentales comenzó en 1986, coincidiendo con la sucesión de varios septiembreros secos. Esta aparente conexión climática desaparece a nivel regional, ya que los patrones espaciales de defoliación son similares pero no idénticos a los patrones de crecimiento radial. Por lo tanto, otros factores locales (patógenos) relacionados con la reciente variabilidad climática deben haber actuado en este proceso. El gestor debe conocer e intentar mitigar los efectos negativos de los factores de predisposición (p.ej. el tipo de sustrato de un encinar, el reviejado del monte bajo, talas excesivas en los abetares) ante un escenario probable de gran variabilidad climática que puede causar cambios bruscos en las comunidades forestales.

Summary. *Global change and forest decline.* Components of global change (climatic change, changes of biogeochemical cycles, land-use modifications) are affecting the health of trees and forests in diverse ways. During the 20th century, several cases of forest decline were described in Western Europe and North-eastern America, and they were related to atmospheric pollution. Recently, forest declines have been detected and associated to climatic change, pathogens or the interaction of both factors. In this chapter, we describe several cases of forest decline whose causes were climatic. We used examples from Mediterranean (holm oak) and temperate (silver fir) forests from the North-eastern area of the Iberian Peninsula. We described the effects of decline in three hierarchical levels using different methodologies: ecophysiology and wood anatomy (individual level), demography (population level), and dendroecology (regional level). Our structural and functional approach integrates wide spatial and temporal scales, from the individual (1-10 years and 1-100 km² scales) up to several forests (10-500 years and 100-5000 km² scales). Severe droughts in 1985-1986 and 1993-1994 negatively affected woody species, a decline case which was called "seca". Droughts reduced radial and longitudinal growth of holm oak and Portuguese oak forests in the Iberian System. Droughts also affected the anatomical structure of wood, which had negative consequences on the plant hydraulic conductivity. The negative effects of these droughts were more intense in overage coppice stands of oaks, whose traditional uses have been abandoned. These land-use changes have changed the structure and growth of overage coppice stands, which may predispose them to decline. The substrate may also be a predisposing factor. In some Catalan and Aragonese holm oak forests, holm oaks located on substrates with a low root depth were less affected by the 1994 drought. The most negatively affected individuals were seedlings, while the biggest trees showed a better recuperation after the drought. The silver fir decline was studied within a regional level using dendroecological techniques. The recent silver fir decline in the Western Pyrenees started in 1986, after several consecutive years with low precipitation in September. This apparent climatic cause was not evident at the regional level because the spatial patterns of crown defoliation were similar but not identical to the spatial patterns of radial growth. Therefore, other local factors (pathogens) related to the recent climatic variability must have acted. Forest managers must know and try to mitigate the negative effects of predisposing factors (e.g. the type of substrate in holm oak forests, the degree of aging in coppice stands, excessive logging in silver fir stands). This knowledge is more critical in front of a probable scenario characterized by increasing climatic variability, which can trigger sudden changes in forest communities.

1. El decaimiento del bosque: introducción y definiciones

El cambio global reciente está afectando a los ecosistemas terrestres de forma diferente según el tipo de comunidad y el factor dominante. Árboles y bosques, incluso aquellos situados en las áreas más remotas como los bosques subalpinos y boreales, están experimentando

cambios rápidos, desde una mayor variabilidad del clima (sequías, inviernos cálidos o muy fríos, olas de calor) hasta aumentos en los nutrientes disponibles en el suelo o a la disminución y fragmentación de su área de distribución. Dado que la Península Ibérica constituye el límite inferior latitudinal de distribución de varias especies de árboles (*Pinus sylvestris*, *P. uncinata*, *Juniperus thurifera*, *Quercus pyrenaica*, etc.) o bien su única área actual de distribución (*Q. faginea*, *Abies pinsapo*), se puede suponer que las poblaciones más meridionales de dichas especies serán más sensibles a cambios climáticos que impliquen mayor aridez. Pero estos cambios afectarán además a poblaciones muy fragmentadas sometidas a sistemas de gestión cambiantes y que experimentan factores adicionales de estrés, como la contaminación atmosférica. En el contexto del estudio de los efectos del cambio global sobre los bosques es básico por tanto tener en cuenta que éste se define por al menos tres componentes relacionados (ver capítulo 15), cuyas tasas de cambio están aumentando de forma rápida (Vitousek 1994): (i) el cambio climático (calentamiento global, aumento de la variabilidad climática interanual e interdecadal, etc.), (ii) cambios en los ciclos biogeoquímicos (aumento de la emisión de carbono hacia la atmósfera, aumento de la deposición de nitrógeno y azufre, cambios en la concentración de ozono, etc.), y (iii) cambios en la gestión y uso del suelo (deforestación y roturación de bosques, fragmentación, abandono de tierras agrícolas, cambios en el régimen de talas, gestión de incendios, etc.). Hay autores que añaden un cuarto componente referido a los cambios biogeográficos de distribución de muchos organismos, ya sean por contracción del área y extinción o por la expansión del área (invasión). Es evidente que estos componentes están relacionados, tienen tasas de cambio distintas y pueden mostrar retroalimentaciones positivas o negativas así como cambios no lineales (ver capítulos 6 y 15). Por ejemplo, el cambio climático está favoreciendo que el bosque boreal se expanda más al norte y ocupe la tundra. Las copas de los árboles reflejan menos radiación que la nieve que cubre la tundra por lo que esta invasión provoca un amplificación del calentamiento a escala regional (retroalimentación positiva) lo que podría conducir a inviernos aún más cálidos.

Durante las décadas de 1970 y 1980 se describió en Europa Central y el Noreste de Norteamérica, ambas zonas muy pobladas y con intensa actividad industrial, una serie de procesos patológicos caracterizados por diversos síntomas como la defoliación y decoloración de las copas, cambios en la arquitectura de las ramas, muerte de raíces, menor crecimiento, senescencia prematura y elevada mortalidad de distintas especies de árboles (Hertel 1988). Este fenómeno, en principio aparentemente insólito y sin precedentes, se denominó “decaimiento del bosque” (*forest decline*, *Waldsterben*). La preocupación pública fue grande en países donde el bosque forma parte de la cultura nacional (Alemania, Estados Unidos), y la mayoría de los expertos forestales sugirieron la existencia de un “síndrome”. Tras años de investigación, se consideró que la polución atmosférica (lluvia ácida) y sus efectos sobre el ecosistema (acidificación del suelo) eran los principales agentes causantes de estrés (Schütt y Cowling, 1985). Los más cautos veían a la lluvia ácida como el factor inicial que debilitaba al árbol, aún admitiendo que las condiciones climáticas adversas podían ser el factor desencadenante principal (Innes, 1987). Quizás fue la preocupación social la que fomentó (y precipitó) entre los científicos la percepción de que un único agente causaba la enfermedad y muerte de masas forestales localizadas en diferentes áreas geográficas y compuestas por especies diversas.

Sin embargo, años después se replanteó esta aproximación (Kandler 1993; Skelly y Innes, 1994). ¿Por qué no considerar al “síndrome del decaimiento” como un conjunto de diversas patologías vegetales, conocidas desde hacía tiempo, que se describían de forma simultánea y en lugares próximos? Dicho de otro modo: quizás el episodio de decaimiento de las décadas de los 70 y 80 descrito en Europa central y Norteamérica no fue realmente excep-

cional y sí había precedentes similares. Así, existen numerosos informes de decaimiento del abeto (*Tannensterben*) en Europa Central durante el siglo XX, a veces descritos en regiones separadas por cientos de kilómetros, que solían coincidir en el tiempo con períodos de sequía regional (Fig. 14.1). Cramer (1984) puso claramente de manifiesto que la sequía predisponía al decaimiento de los bosques centroeuropeos. Esta idea era reforzada por resultados similares en ecosistemas tan diferentes de los bosques templados como las comunidades de matorrales en zonas semiáridas de Norteamérica (Nelson *et al.* 1989).

Por último, es útil considerar en cualquier estudio de decaimiento la clasificación clásica de factores causantes del decaimiento propuesta por Manion (1991). Los *factores de predisposición* pueden definirse como aquellos, mayoritariamente abióticos (clima), que debilitan al árbol y/o reducen sus defensas a largo plazo haciéndolo más vulnerable a *factores de incitación*, frecuentemente factores bióticos aunque también abióticos (heladas), que aceleran su declive a corto plazo. Finalmente, los *factores de contribución*, generalmente patógenos oportunistas (bacterias, hongos, insectos, plantas hemiparásitas como el muérdago), “rematan” al árbol previamente debilitado. En muchos casos no sólo se desconoce el agente responsable del decaimiento sino cuántos agentes están implicados, por lo que, como se ha mostrado en el caso centroeuropeo, un enfoque causa-efecto no siempre es fructífero (Manion y Lachance 1992). La edad de los árboles, su acervo genético, el clima entendido como tendencias a largo plazo y otros agentes ambientales, como suelos poco desarrollados o en general localidades subóptimas, son factores de predisposición. Sin embargo, los episodios climáticos extremos como heladas o sequías puntuales pueden incluirse entre los factores de incitación.

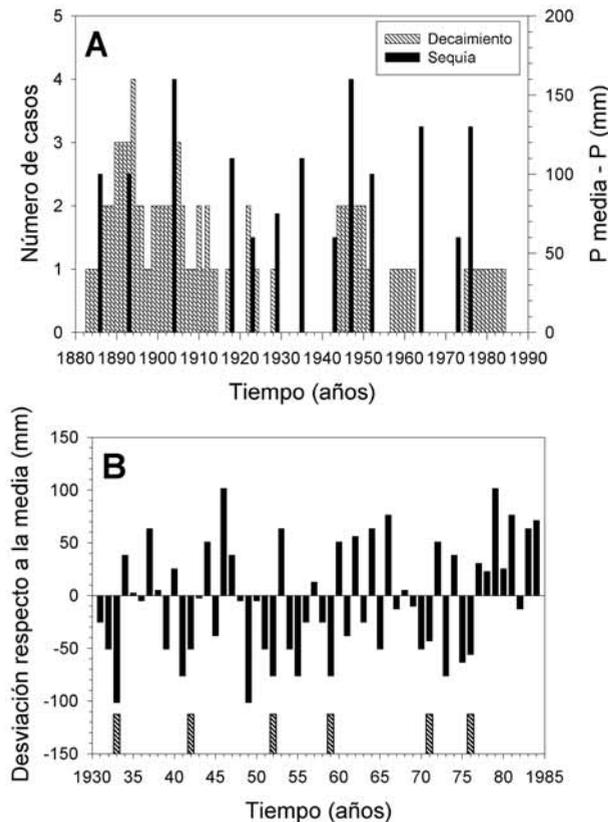


Figura 14.1. Ejemplos de decaimientos en relación a episodios de sequía en comunidades muy diferentes. **A.** Número de casos de decaimiento del abeto (“Tannensterben” –barras rayadas) registrados en bosques de Europa Central y años secos (barras negras) para el período mayo-agosto (estación meteorológica de Hof, 1880-1990). Se han considerado años secos aquellos cuya precipitación es muy inferior a la media (290 mm), restándose del promedio la precipitación registrada para obtener el índice de sequía representado (valores altos = años secos). Modificado a partir de Cramer (1984) y Cramer y Cramer-Middendorf (1984). **B.** Casos de decaimiento de comunidades de arbustos (barras rayadas) en zonas semiáridas del estado de Utah (EEUU) durante el período 1930-85 y desviación respecto a la media de la precipitación anual (barras negras), Modificado de Nelson *et al.* (1989). En ambos casos, los episodios de decaimiento suelen estar precedidos o acompañados por sequías.

En este capítulo repasaremos los efectos de distintos casos recientes de decaimiento en la Península Ibérica, pasando de los bosques montanos y subalpinos de los Pirineos occidentales dominados por el abeto (*Abies alba*) hasta comunidades de monte bajo mediterráneo en la zona NE peninsular dominadas por quercíneas (encina –*Quercus ilex*– y quejigo –*Quercus faginea*). Nuestra aproximación será jerárquica ya que describiremos los efectos del decaimiento a nivel individual (p.ej. sobre el crecimiento y la estructura y funcionamiento del xilema), poblacional (cambios demográficos) y regional (cambios de crecimiento en distintas poblaciones). Los efectos del decaimiento en cada uno de estos niveles se ha realizado usando distintas técnicas y metodologías apropiadas para cada caso (ecofisiología y anatomía de la madera, demografía, dendroecología). Este doble enfoque funcional (escala temporal de 1-10 años) e histórico (escala temporal de 10-500 años) se centrará en la influencia de uno de los componentes más estudiados del cambio global, el cambio climático, sobre los procesos de decaimiento. Mostraremos con ejemplos próximos (el monte bajo “reviejado”) las interacciones de otros componentes del cambio global como los cambios de uso del suelo sobre los procesos de decaimiento. Por último, propondremos medidas para mitigar o paliar los efectos negativos del cambio global sobre el futuro de nuestros bosques y sugeriremos respuestas ante los procesos de decaimiento del bosque.

2. Aproximación “histórica” al decaimiento del bosque: el caso del abeto en los Pirineos

El primer paso para contrastar si algún factor climático está predisponiendo al decaimiento del bosque es la búsqueda de series climáticas largas y continuas procedentes de estaciones próximas geográfica y topográficamente (altitud) al área de estudio. En la Península Ibérica, ya existen series climáticas que abarcan el pasado siglo XX y, aunque son escasas y muchas veces discontinuas y heterogéneas, demuestran que se está produciendo un cambio climático a escalas local y regional, como en el caso de los Pirineos centrales (Fig. 14.2). En esta zona se está observando una mayor frecuencia de septiembreres secos ($2T > P$ en el diagrama de Walter y Lieth) en las décadas de los 70 y 80. Así en 1985 se registró uno de los septiembreres más secos del siglo y en 1986 la precipitación recogida desde junio hasta agosto

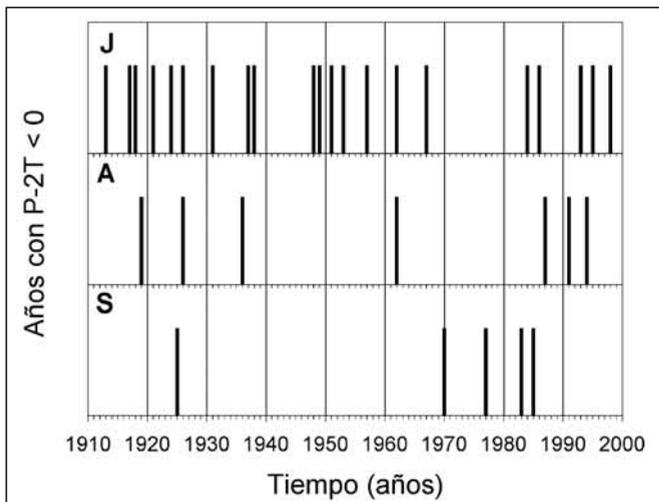


Figura 14.2. Señales de posibles cambios climáticos en los Pirineos centrales. Episodios de sequía mensual (Precipitación–2 Temperatura <0) en los Pirineos centrales para los meses de julio (J), agosto (A) y septiembre (S). Datos de la estación de Canfranc-Los Arañones para el período 1910-1999. La barra indica sequía para el mes indicado. Desde 1970, los años 80 destacan por la elevada frecuencia de sequías en septiembre. Modificado de Camarero *et al.* (2002).

fue muy baja. Precisamente, fue a mediados de los años 80 cuando comenzaron a describirse fenómenos de decaimiento de abetos y una mortalidad elevada.

Sin duda, la visión climática del proceso no fue tratada en profundidad por la escasez de estudios que situaran los procesos de decaimiento en una escala espacial (regional) y temporal (siglos) acorde con la distribución y la longevidad de las especies afectadas (Innes 1993). Además, se puso de manifiesto la necesidad de: (i) revisar a fondo la literatura previa; (ii) definir los procesos de muerte de los árboles desde una perspectiva biológica y ecológica (Cuadro 14.1); y (iii) caracterizar y estandarizar crítica y cuidadosamente los índices de vitalidad del bosque empleados hasta entonces, como la transparencia de la copa (Fig. 14.3). Hacía falta por tanto un enfoque histórico y objetivo que permitiera datar, cuantificar y contextualizar de forma precisa estos episodios de gran mortalidad y crecimiento reducido. Por todo ello, varios autores han seguido una aproximación dendroecológica basada en la datación de los anillos anuales de crecimiento que forman las especies leñosas en zonas de clima estacional (Cook *et al.* 1987, Camarero *et al.* 2002), ya que permite caracterizar qué factores bióticos (patógenos) o abióticos (clima, suelo) inducen el decaimiento del bosque. Se justificaba así una aproximación funcional (ecofisiología) e histórica (dendroecología, demografía) al estudio de los procesos de decaimiento, existiendo un consenso paralelo al fitopatológico (Brasier *et al.* 1993, Rizzo y Garbelotto 2003), sobre el papel determinante de diversos factores cli-

CUADRO 14.1

DEFINICIONES Y MITOS SOBRE LA MUERTE Y DECAIMIENTO DE LOS ÁRBOLES (BASADO EN SHIGO 1993, 1994).

1. La muerte de un árbol rara vez es consecuencia de un solo factor.
2. No obstante, son pocos los factores principales que conducen a la muerte de un árbol.
3. Muy pocos patógenos pueden matar un árbol si no está previamente debilitado, por ejemplo por factores abióticos como el clima (sequía, heladas).
4. El decaimiento de un árbol es la pérdida irreversible de su vitalidad una vez sobrepasado un umbral de resistencia máxima al estrés genéticamente programado.
5. Procesos dinámicos de ajuste (“preventivos”) frente a condiciones ambientales adversas (estrés), como la pérdida de hojas o brotes o una menor tasa de crecimiento o crecimientos anómalos, no implican necesariamente daños irreversibles.

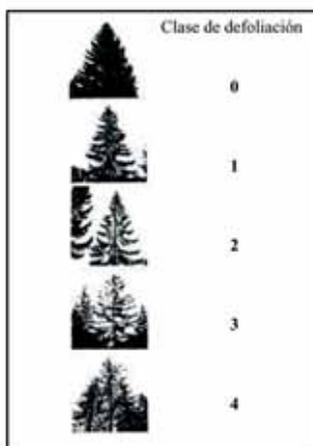


Figura 14.3. Clases de daño atendiendo a la defoliación (%) de la copa del árbol (clase 0 = árbol sano, defoliación = 0-10%; clase 1 = daños leves, defoliación = 11-25%; clase 2 = árbol con daños de moderados a intensos, defoliación = 26-60%; clase 3 = árbol muy dañado o moribundo, defoliación = 61-99%; clase 4 = árbol muerto, defoliación = 100%). Basado en Ammer *et al.* (1983) y Mueller y Stierlin (1990).

máticos en la base de dichos procesos (Cramer 1984, Auclair *et al.* 1992, Amorini *et al.* 1996, Mäkinen *et al.* 2001). Una aproximación dendroecológica actúa además de nexos entre escalas temporales muchas veces separadas, enlazando la (neo)ecología y la paleoecología.

El estudio de procesos de decaimiento a escala regional requiere, no sólo situarlo en un contexto temporal, sino también caracterizar los patrones espaciales en distintas poblaciones para determinar su grado y tasa de deterioro. Patrones espaciales puntuales muy localizados pueden indicar que el caso estudiado está motivado por deposiciones de contaminantes o por ataques de patógenos. Patrones regionales pueden apuntar hacia causas que actúan en escalas espaciales mayores, como el clima. La densidad y localización de los bosques muestreados dependerá de: la especie estudiada, su área de distribución, el grado de fragmentación de sus poblaciones, el tipo de decaimiento observado, el nivel de variabilidad intraespecífica de la especie monitorizada, la autoecología de la especie (longevidad, dispersión, biología reproductiva, crecimiento), etc. Por ejemplo, en el caso del decaimiento del abeto en los Pirineos aragoneses, nos encontramos ante el límite de distribución SW de la especie formando una distribución muy fragmentada en la que la mayoría de los bosques ocupan menos de 100 hectáreas (Fig. 14.4). La lista de variables a considerar en un estudio de decaimiento es muy larga pero todas deben ser tenidas en cuenta si se trata de buscar factores causales potenciales. Algunos de los aspectos que en principio deben considerarse son: el número y tipo funcional de especies afectadas, los síntomas de daño observados, el patrón espacial de las poblaciones afectadas, la presencia de patógenos potenciales, si existe estacionalidad de los daños (lo que podría apuntar a factores bióticos como defoliadores; Camarero *et al.* 2003), el medio donde aparecen los montes más afectados, la gestión de estos montes, la localización de puntos locales de polución atmosférica (Taylor *et al.* 1986). Por ejemplo, el ozono de las capas bajas de la atmósfera se ha considerado recientemente un factor importante de decaimiento forestal, produciendo síntomas característicos en hojas de especies afectadas, siendo por ello usadas como bioindicadores. Para mostrar la complejidad de interacciones en los casos de decai-

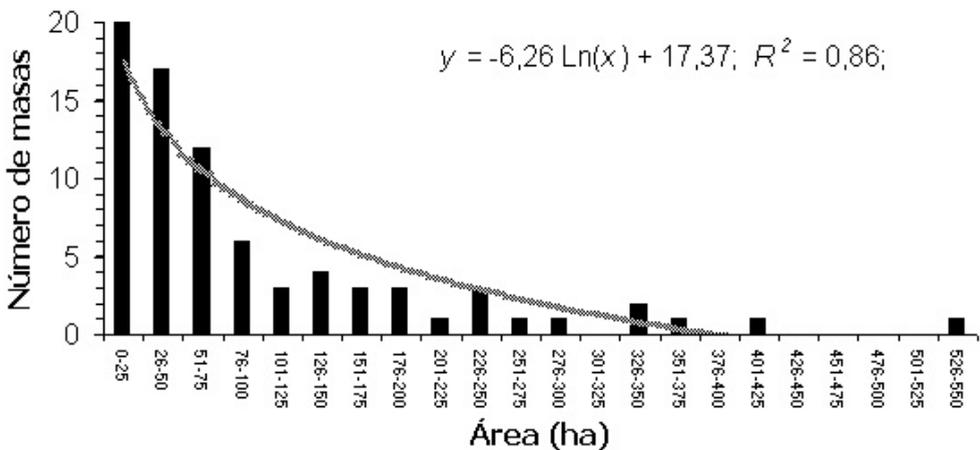


Figura 14.4. Fragmentación de los abetares aragoneses. Se muestra la distribución del número de masas en la provincia de Huesca según su área (ha). La mayoría (62%) de las masas no superan las 75 ha. La línea indica el ajuste de la función logarítmica mostrada. Datos del Segundo Inventario Forestal Nacional y del Mapa Forestal de Aragón. Modificado de Camarero (2001).

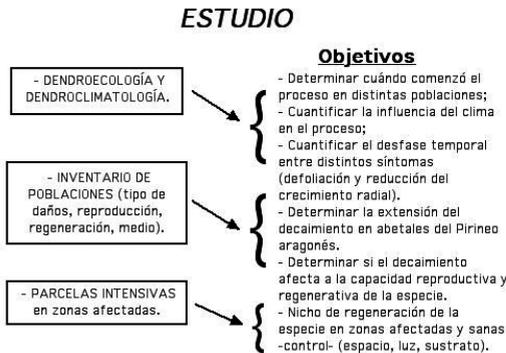
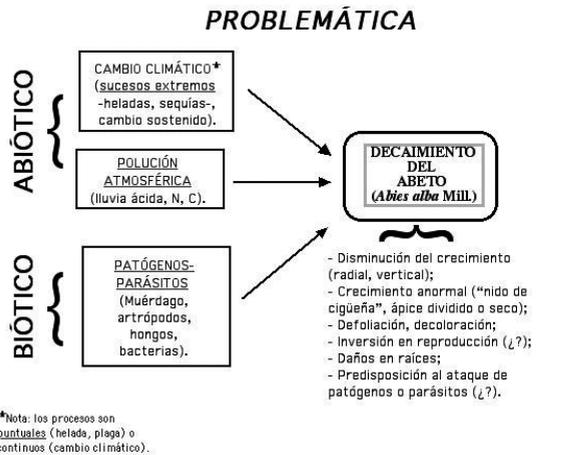


Figura 14.5. Ejemplo del complejo entramado de factores abióticos y bióticos ("Problemática", arriba) potencialmente implicados en el decaimiento del abeto (*Abies alba* Mill.) y estudios propuestos ("Estudio", abajo) para cuantificar su influencia. Cabría añadir el ozono a los factores de polución atmosférica y la ecofisiología a los estudios a llevar a cabo.

miento, la figura 14.5 muestra el esquema de una aproximación al estudio del decaimiento del abeto en los Pirineos.

Los procesos de defoliación y crecimiento radial muestran distintos ritmos temporales e inercias ya que cada tipo de crecimiento del árbol (primario frente a secundario) o cada órgano (hojas, ramas, tronco, raíces, flores, frutos) tiene tasas distintas de crecimiento. Así, se estudió la relación entre el grado de defoliación reciente y el cambio relativo (%) de crecimiento radial estimado con una ventana temporal de 10 años que calcula la diferencia entre el crecimiento medio de los 10 años posteriores ($t+10$) y el de los 10 años previos ($t-10$) a un año dado (t), dividida por el crecimiento promedio de los 10 años previos ($t-10$). Dicha relación fue siempre negativa, pero se mostró más intensa y significativa cuando se calculaba usando promedios que incluían los últimos 5-15 años (Fig. 14.6). Estos promedios se basan en los cambios relativos de crecimiento a partir de mediados de los años 60 e incluyendo el año clave 1986. Una información similar se obtiene si separamos los árboles por clases de defoliación y comparamos su crecimiento medio. Por ejemplo el Paco Ezpela (Ansó, Huesca) es uno de los abetales más afectados por los procesos de decaimiento. En el estudio dendroecológico de sus poblaciones, se ha detectado cómo el crecimiento radial de los árboles defoliados y muertos diverge de los poco defoliados y sanos a partir de 1986, lo que indica que los árboles actualmente moribundos o muertos iniciaron su declive en este año (Fig. 14.7). Fue en este año cuando el crecimiento disminuyó en todos los árboles, después mostró cierta recuperación hasta 1989 para después declinar progresivamente hasta la actualidad. Se puede plan-

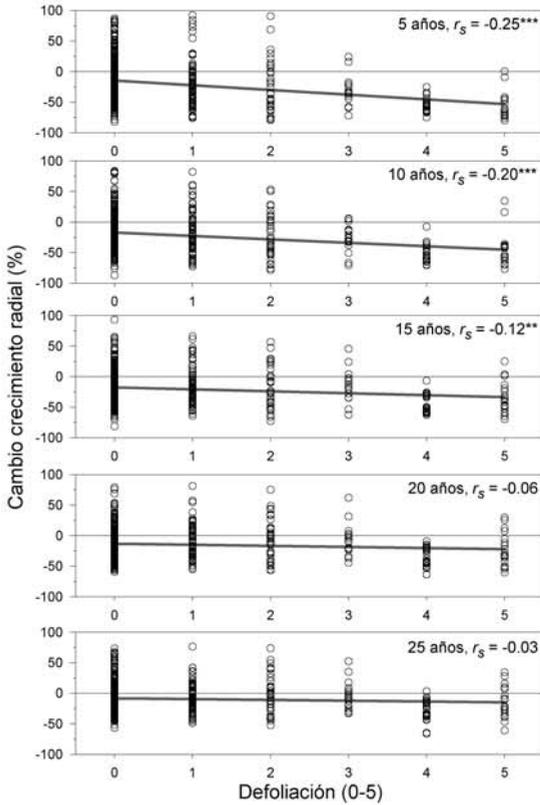


Figura 14.6. Relación entre el grado de defoliación y los cambios recientes de crecimiento radial en los abetares aragoneses. Entre 1999 y 2000, se estimó de forma visual la defoliación, como índice de vitalidad reciente, de 690 abetos repartidos por el Pirineo aragonés siguiendo la escala de la Figura 14.3. y añadiendo los árboles totalmente defoliados y muertos (clase 5). La defoliación de cada árbol se compara con el cambio relativo (%) de crecimiento radial estimado con una ventana temporal de 10 años que calcula la diferencia entre el crecimiento medio de los 10 años posteriores ($t+10$) y el de los 10 años previos ($t-10$) a un año dado (t), dividida respecto al crecimiento promedio de los 10 años previos ($t-10$). Después, se obtuvo el promedio de estos cambios para los últimos 5, 10, 15, 20 y 25 años. La línea gris corresponde a un ajuste lineal entre defoliación y cambios de crecimiento. Se indica el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) entre ambas variables y su nivel de significación (**: $p \leq 0,01$; ***: $p \leq 0,001$).

tear como hipótesis preliminar que los abetos situados en esta localidad subóptima, con menor precipitación que otros lugares próximos con mayor influencia atlántica, rebasaron de forma irreversible su umbral fisiológico como consecuencia de la sequías estivales consecutivas de 1985 y 1986. Se han descrito cambios similares en bosques muy diferentes y sometidos a otras limitaciones climáticas. Así, el calentamiento global está induciendo estrés hídrico en bosques

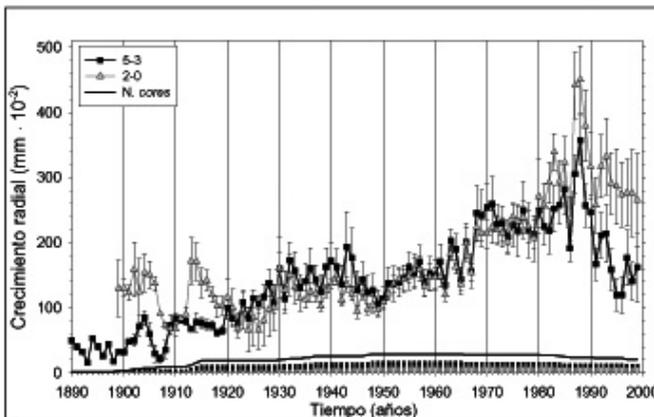


Figura 14.7. Crecimiento radial (anchura de anillos) para el abetar en el Paco Ezpela (Ansó, Huesca) según su grado de defoliación (0-2, poco defoliados; 3-4, muy defoliados y 5, muertos; ver escala en Figura 14.3). Las barras de error son errores estándar. El tamaño de muestra global corresponde a la línea negra gruesa y el tamaño de muestra de cada subgrupo viene indicado por las barras. El crecimiento radial de los árboles defoliados y muertos diverge de los poco defoliados y sanos a partir de 1986. Modificado de Camarero *et al.* (2002).

boreales de píceas en Alaska, lo que conlleva un menor crecimiento radial al aumentar las temperaturas y una menor capacidad potencial de secuestrar carbono (Barber *et al.* 2000).

En resumen, la manifestación actual del decaimiento del abeto en los Pirineos en forma de defoliación y mortalidad asociada está relacionada con cambios previos de disminución de crecimiento radial que se remontan a la “crisis” de 1986, hace ya 18 años. ¿Podrían usarse estos cambios de crecimiento radial como “pronósticos” de futuros procesos de decaimiento y muerte? Posiblemente, pero no queda claro cómo evitar o prevenir estos episodios de mortalidad masiva si el clima y otros factores adicionales (cambios en la intensidad y frecuencia de talas en los Pirineos, presencia de patógenos, deposición de nitrógeno) están implicados e interaccionan.

3. El decaimiento del bosque en el contexto del clima mediterráneo

El clima mediterráneo aparece entre los 30° y 45° de latitud y está caracterizado por inviernos no excesivamente fríos pero húmedos y veranos cálidos secos (Balairón 1997). En términos de precipitación, destaca su gran variabilidad interanual. En cuanto a las temperaturas, se considera una variante continental, caracterizada por un invierno con heladas frecuentes, frente a una variante de temperaturas más suaves y menor amplitud térmica típica de regiones costeras. En consecuencia, la vegetación mediterránea perennifolia del interior de la Península Ibérica experimenta los dos tipos de estrés climático propuestos por Mitrakos (1980): la sequía estival y el frío invernal.

Este régimen implica la existencia de dos estaciones favorables para el crecimiento (primavera, otoño) intercaladas entre dos estaciones desfavorables (verano, invierno). La variabilidad térmica tienen implicaciones sobre la respuesta de las comunidades mediterráneas al estrés climático, tal y como sugiere el hecho de que los patrones de defoliación moderada-severa difieren algo entre encinares situados a menor o mayor altitud (Lorenz *et al.* 2002). De hecho, se ha demostrado la mayor resistencia a la cavitación de la subespecie de encina más abundante en zonas continentales (*Q. ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) del centro y oeste de la Península Ibérica respecto de aquella dominante en áreas costeras (*Q. ilex* L. subsp. *ilex*) del nordeste ibérico, Francia, Italia y Grecia (Corcuera *et al.* 2004a). Las contrastadas características climáticas de ambas áreas geográficas, básicamente las zonas occidental y oriental de la cuenca mediterránea, podrían explicar en parte la temprana diferenciación genética de ambas subespecies y sus distintas respuestas ecofisiológicas (Barberó *et al.* 1992, Lumaret *et al.* 2002).

En la región mediterránea se ha detectado un aumento de la temperatura y la evapotranspiración, así como un leve descenso de las precipitaciones (Piervitali *et al.* 1997, Piñol *et al.* 1998). Los modelos climáticos apuntan a un incremento de la aridez (Cuadro 14.2.), así como de la frecuencia e incidencia de sequías severas (Osborne *et al.* 2000, IPCC 2001). La menor disponibilidad de agua limitaría la producción primaria y el incremento de la temperatura favorecería la respiración reduciendo aún más la productividad primaria neta (Peñuelas 1996). A largo plazo, estas sequías intensas podrían provocar la sustitución de especies menos resistentes a la sequía (Peñuelas *et al.* 1998) o bien afectar negativamente o eliminar poblaciones en localidades subóptimas (Lloret y Siscart 1995, Corcuera *et al.* 2004a) o en el límite biogeográfico de distribución de la especie (Martínez-Vilalta y Piñol 2002). A las tendencias a medio y largo plazo, se ha de añadir el efecto directo a corto plazo de episodios climáticos excepcionales (sequías, heladas) que podrían ser cada vez más frecuentes. Por ejemplo, las sequías de 1980-85 y 1990-94 se sitúan dentro de un período climáticamente muy variable en la Península Ibérica, la segunda mitad del s. XX, al menos en el contexto tempo-

CUADRO 14.2

CAMBIOS CLIMÁTICOS OBSERVADOS Y PRONOSTICADOS PARA EUROPA.

Basado en el informe del IPCC (2001). Más información de los efectos del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres en el capítulo 15.

1. El calentamiento se estima en 0,1-0,4 °C / década (0,2-0,6 °C / década en verano) y será más pronunciado en el sur de Europa. El aumento de las temperaturas diarias será mayor para las mínimas (nocturnas) que para las máximas (diurnas).
2. Los inviernos fríos (1 por década en 1961-90) desaparecerían a partir del 2080. El acuerdo entre distintos modelos climáticos respecto a esta previsión es muy elevado para el sur de Europa. Por el contrario, los veranos cálidos serán mucho más frecuentes, pasando de 1 por década a casi 1 por año.
3. Se espera un pequeño descenso (-1% por década) de las precipitaciones anuales en el sur de Europa. Los inviernos serán más húmedos (+1-4% por década) pero los veranos mucho más secos, especialmente en el sur de Europa (hasta -5% por década), donde la frecuencia e intensidad de las sequías estivales aumentará.

ral de los últimos 10 siglos (Manrique y Fernández-Cancio 2000). Los cambios rápidos de ciertas tendencias climáticas durante el siglo XX son muchas veces aparentes y con implicaciones ecológicas claras. Por ejemplo, los inviernos en el Sistema Ibérico aragonés son cada vez más secos y empieza a detectarse cierto estrés hídrico a finales del verano (septiembre) en el Pirineo central (Camarero 2001, Corcuera *et al.* 2004b). No sólo el calentamiento global sino la mayor variabilidad climática afecta al crecimiento (Tardif *et al.* 2003) y la dinámica (Camarero y Gutiérrez 2004) de ciertos bosques ibéricos.

4. La “seca”: factores abióticos y bióticos

En la Península Ibérica comenzó a detectarse la defoliación y amarilleo de especies leñosas, a veces acompañados de tasas de mortalidad elevadas, a principios de la década de los 80, fenómeno que se denominó “seca” (Mesón y Montoya 1993). Desde un primer momento, se establecieron al menos dos posibles vías explicativas, no excluyentes y muchas veces relacionadas (Vannini *et al.* 1996), para entender este fenómeno de decaimiento (Fernández-Cancio 1997): (i) la explicación biótica o fitopatológica consideró la “seca” una expresión del ataque de patógenos tales como hongos que afectan a las raíces (Brasier *et al.* 1993, Tuset *et al.* 1996); (ii) la explicación abiótica o climática relacionó la mortalidad masiva con la sucesión de episodios climáticos adversos que conducirían al debilitamiento y posterior muerte del arbolado (Peñuelas *et al.* 2001).

El único consenso alcanzado sobre la “seca” es que ambos tipos de factores causantes, patógenos o clima, participan de forma decisiva según el tipo de monte y su medio (localidad, clima, suelo, historia de uso). Muchos casos de “seca” en el sudeste y este peninsulares fueron sin duda desencadenados por el estrés climático (Peñuelas *et al.* 2001, Corcuera *et al.* 2004a, 2004b). Concretamente, la reciente inestabilidad climática produjo: (i) la sucesión de intensas sequías en las pasadas décadas de los 80 y 90; y (ii) la aparición de inviernos muy fríos y secos en zonas de clima mediterráneo con influencia continental como el sistema Ibérico (Font Tullot, 1988).

5. Efectos a nivel individual

Los efectos de los distintos ejemplos de decaimiento sobre los árboles y bosques se han organizado en tres niveles jerárquicos: individual, poblacional y regional. Los efectos a nivel de comunidad son quizás los menos estudiados por la dificultad que implican y algunos de ellos están descritos en parte en el capítulo 15 de este libro para el contexto mediterráneo. En todos los casos, hemos intentado describir ejemplos provenientes de bosques ibéricos estudiados usando metodologías sencillas pero no por ello menos informativas.

5.1. Efectos de la sequía de 1993-94 sobre el funcionamiento del xilema

Mediante una aproximación anatómica y dendroecológica, Corcuera *et al.* (2004a, 2004b) estudiaron los efectos de la sequía de 1993-94 sobre el crecimiento longitudinal (longitud del brote) y radial (anatomía del xilema, anchura del anillo) de *Q. ilex* subsp. *ballota* y *Q. faginea* a 1200 m en la sierra de Sta. Cruz (Cubel, Sistema Ibérico aragonés). Se comparó la reacción de una especie con madera de poro difuso (*Q. ilex* subsp. *ballota*, encina), en la que los vasos son de diámetro similar, con otra especie de madera de poro en anillo (*Q. faginea*), en la que hay dos tipos de vasos según su diámetro y fenología (vasos anchos en la madera de primavera y vasos estrechos en la madera de verano). En la zona estudiada, los inviernos de 1992 y 1993 fueron muy fríos y secos y precedieron al seco verano de 1994, que afectó a gran parte de la vegetación leñosa de la Península Ibérica (Peñuelas *et al.* 2001).

Ambas quercíneas mostraron un menor crecimiento en respuesta al estrés hídrico, sobre todo un anillo muy estrecho en 1993-94, y una recuperación posterior a partir de 1995 (Fig. 14.8). Este caso de “seca” de origen climático causó la muerte de individuos en muchas localidades donde el crecimiento era ya bajo, como solanas con suelos con escasa retención de agua. Sin embargo, a pesar de la defoliación observada en la mayoría de bosques afectados, como el aquí descrito, estos montes se recuperaron demostrando la plasticidad y capacidad de persistir de los árboles frente a la variabilidad climática. También se detectaron fenómenos de inercia, ya que se observaron efectos tardíos sobre individuos afectados por la sequía de 1994. Por ejemplo, Peñuelas *et al.* (2000), basándose en las relaciones isotópicas de hojas ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), describieron en encinas afectadas una mayor eficiencia en el uso del agua y una menor demanda de nitrógeno hasta dos años después de la citada sequía. Efectos retardados similares sobre el crecimiento, posteriores a sequías intensas, han sido también descritos para el pino carrasco por Borghetti *et al.* (1998).

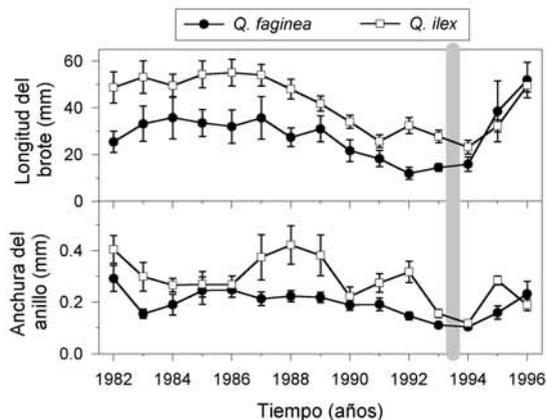


Figura 14.8. Cambios anuales desde 1982 a 1996 de crecimiento longitudinal (longitud del brote) y radial (anchura del anillo) en individuos de *Q. faginea* (quejigo) y *Q. ilex* subsp. *ballota* (encina) de la sierra de Sta. Cruz (Cubel, Sistema Ibérico). La línea gruesa vertical señala la intensa sequía de invierno de 1993 y verano de 1994. Las barras de error son el error estándar. Modificado de Corcuera *et al.* (2004a, 2004b).

A nivel anatómico del xilema, la respuesta estructural y funcional a la sequía de 1993-94 fue muy diferente para la encina y el quejigo. La encina produjo vasos más estrechos durante los años con sequía. El quejigo formó vasos de primavera más anchos pero ocupando menor área conductora en la madera de primavera que otros años. El crecimiento radial anual de esta especie fue mínimo debido a la baja producción de madera de verano. Como consecuencia de ambos hechos, la conductividad hidráulica teórica, proporcional a la cuarta potencia del diámetro de los vasos, disminuyó en 1994 en ambas especies.

Estos cambios en la estructura del xilema responden a modificaciones de su funcionamiento debidos a procesos de embolia causados por sequías o por heladas. La embolia, fase final de la cavitación, ocurre por la entrada de una burbuja de aire a través de las punteaduras de la pared que conectan dos vasos (Tyree y Cochard 1996). Este fenómeno limita la capacidad de conducción de savia a la copa y el intercambio de gases, lo que puede causar la muerte del árbol (Sperry *et al.* 2002). Puede incluso producirse un colapso rápido de la capacidad conductora y un marchitamiento generalizado (Vilagrosa *et al.* 2003), sin tiempo para ajustes del área transpirante mediante una defoliación paulatina de las ramas periféricas (Davis *et al.* 2002).

La combinación de heladas y sequías intensas ha sido propuesta como causa de decaimiento en robles de zonas templadas (Auclair *et al.* 1992). La congelación del agua del xilema provoca la formación de burbujas, las cuales se expanden tras el deshielo, dejando al conducto del xilema ocupado por aire y sin funcionalidad (Tyree y Sperry 1989). Este proceso es habitual en las especies de *Quercus* con xilema de poro en anillo (como el quejigo), ya que la vulnerabilidad a sufrir episodios de embolia como consecuencia de ciclos de hielo-deshielo es proporcional al diámetro del conducto (Feild y Brodribb 2001). Por ello, los grandes vasos de primavera, formados antes de la aparición de la copa (Aloni 1991), son muy vulnerables a la embolia por congelación. Esto provoca que estas especies sólo conserven funcional el último anillo de crecimiento, dado que casi todos los vasos de primavera formados el año anterior pierden su funcionalidad (“caducan”) tras el invierno. Si una vez acabada la formación de la madera de primavera se produce una helada, ésta causará la pérdida de la capacidad conductora de muchos de estos vasos recién formados, principal sostén hidráulico del árbol, lo que puede provocar la defoliación precoz de la copa. Esto explicaría los efectos negativos de los inviernos fríos de 1992 y 1993 y la sequía estival de 1994 sobre el funcionamiento del xilema de *Q. faginea*.

La embolia asociada a congelación del agua xilemática también afecta a especies de *Quercus* de madera de poro difuso como la encina, cuya distribución geográfica está muy limitada por las bajas temperaturas (Terradas y Savé 1992, Nardini *et al.* 2000). La encina conserva funcionales, en general, los tres anillos más recientes o próximos a la corteza. Quizá durante los citados inviernos fríos y secos descendió el potencial hídrico hasta ocasionar la embolia por congelación y, por consiguiente, el descenso en la capacidad hidráulica en un xilema, por otro lado, que parece mostrarse muy tolerante a este efecto. Este hecho, sumado a los efectos posteriores del verano seco de 1994 sobre la vegetación, podría haber causado la defoliación y el colapso hidráulico de la copa en algunos individuos. Esta hipótesis permanece aún sin confirmar, ya que las condiciones climáticas de aquellos años, con valores bajos de precipitación y temperaturas mínimas durante el invierno, aún no se han repetido (Corcuera *et al.* 2004a).

5.2. Los cambios de uso como factores de predisposición: el “reviejado” del monte bajo

Para explicar los casos de decaimiento, la mayoría de los trabajos han considerado dos de los componentes principales del llamado “cambio global”: el cambio climático (sequías, aumento de temperaturas) y los cambios en los ciclos biogeoquímicos (lluvia ácida, ozono).

Sin embargo, la mayoría de estos autores han pasado por alto un tercer componente fundamental del cambio global que explica en gran medida la estructura y dinámica recientes de casi todos los bosques terrestres: los grandes cambios en el uso del suelo (Vitousek 1994). Estos cambios históricos son una característica básica de los bosques mediterráneos que han pasado repetidas veces por fases de roturación, manejo, explotación, destrucción y expansión a lo largo de su coexistencia con el hombre (Barberó *et al.* 1992).

El medio determina muchas veces la aparición o no del decaimiento, encontrándose a menudo niveles de decaimiento y mortalidad más altos en localidades subóptimas (Starkey y Oak 1989, Lloret y Siscart 1995). Así, los suelos con poca capacidad de retención de agua aumentan la susceptibilidad al estrés hídrico haciendo a los árboles más vulnerables a episodios climáticos críticos como sequías intensas (Thomas y Hartmann 1996, Demchik y Sharpe 2000, Peñuelas *et al.* 2000). Hay que añadir la historia de explotación de los bosques, que podría incidir sobre su susceptibilidad frente a cambios climáticos y patógenos (Mesón y Montoya 1993). Este es el caso de la mayoría de los montes bajos ibéricos, antiguamente muy explotados para leña y carbón y sometidos a turnos de corta de 15-25 años. En la actualidad, los turnos de corta se han alargado mucho o incluso se ha abandonado el uso tradicional del monte bajo, lo que ha producido cambios drásticos en su estructura y funcionamiento, fenómeno denominado “reviejado” de los montes bajos.

En el caso de especies submediterráneas como *Q. pyrenaica*, se ha observado cómo al menos el 50% de las ramas procedentes de individuos “reviejados” no presentan madera de verano a partir de los 16 años de edad de la rama (Fig. 14.9). Por tanto, dichas ramas no forman madera compuesta por vasos estrechos que, en caso de cavitación de los vasos anchos de primavera, pudieran actuar como elemento de seguridad. Queda claro que la sensibilidad de

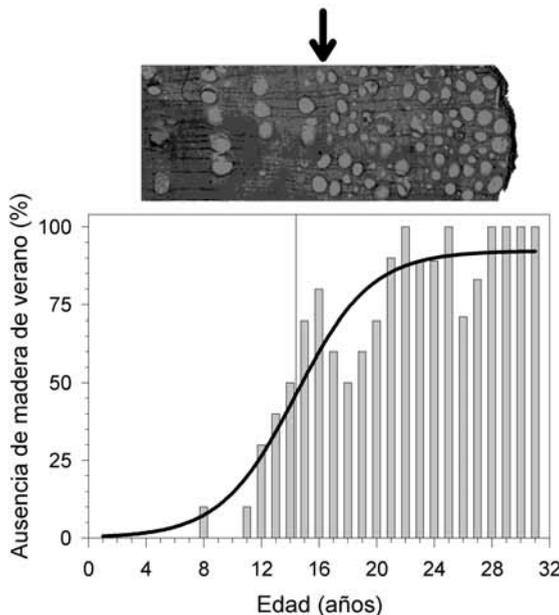


Figura 14.9. Tendencias temporales de la ausencia de la madera de verano (%) en ramas de *Q. pyrenaica* según la edad de cada anillo. La línea negra corresponde a una función logística ajustada para estimar la edad a la que el 50% de las ramas no produjeron madera de verano (línea vertical). De Corcuera (2002) y Corcuera *et al.* (2006).

estos árboles ante sequías intensas que produzcan fenómenos importantes de cavitación será mucho mayor que la de individuos no “reviejados” que presentan ambos tipos de madera. De hecho, la ausencia de madera de verano constituiría una definición estructural y funcional del “reviejado” en el caso de las especies de poro en anillo.

El modo en que se produce el decaimiento depende de las condiciones del lugar. La respuesta del árbol está también supeditada a la intensidad y duración de los factores estresantes, y al grado de predisposición del árbol. Führer (1998) sugiere que, a pesar de la existencia de múltiples variaciones locales en la forma en la que se desarrolla el decaimiento, una alteración del balance hídrico del árbol o un grave desorden en la ganancia de carbono suelen ser la base de la mayoría de los casos estudiados. Así, la embolia del xilema debida a heladas invernales, que afectan al funcionamiento de los vasos de diámetro grande, seguida por sequías intensas estivales podría explicar el decaimiento de muchas especies de roble con xilema de poro en anillo, en el que coexisten vasos grandes en la madera de primavera con vasos pequeños en la madera de verano (Auclair *et al.* 1992). Esta idea basada en una “perturbación climática” como factor desencadenante o promotor del decaimiento explica, en combinación con las condiciones locales del bosque (suelo, historia de uso), muchos de los casos de mortandad masiva de robles descritos en Europa central (Führer 1998).

6. Efectos a nivel poblacional de los procesos de decaimiento del bosque

Los parámetros básicos que determinan los cambios en las poblaciones vegetales son la mortalidad y el establecimiento de los individuos. El efecto demográfico más evidente de la seca es la muerte de individuos, y la consiguiente modificación de la densidad de las poblaciones. Al hablar de densidad, hay que diferenciar los troncos de los individuos genéticos que proceden de una única semilla. Los individuos genéticos pueden tener diferentes pies, pero comparten el mismo sistema radicular. También es importante el efecto de la seca en la estructura de tamaños o edades de las poblaciones. Obviamente, las consecuencias son diferentes si los individuos afectados son plántulas o adultos dominantes. Estos efectos puede que no sean inmediatos, sino que determinadas clases de tamaño pueden ser en el futuro más vulnerables al estrés ambiental. La seca tiene también efectos potenciales sobre la regeneración de las poblaciones, a través del establecimiento de nuevas plantas, ya que puede disminuir la producción de semillas o modificar las condiciones del medio.

Las repercusiones de los cambios a nivel demográfico se manifiestan en la capacidad de las poblaciones para mantenerse, disminuir o incrementarse en un ámbito geográfico determinado. Es decir, determinan el área de distribución de las especies. La respuesta de las poblaciones a las situaciones ambientales cambiantes puede tener también consecuencias selectivas, de forma que los caracteres controlados genéticamente que permiten dejar más descendencia serán más abundantes en las generaciones futuras.

Como hemos visto, a lo largo del siglo XX el clima se ha vuelto más cálido y seco en la región mediterránea de la península Ibérica. Este cambio, sin embargo, no es gradual sino que se ha visto puntuado por sucesivos episodios de sequía, como las de los años 1985 y 1994. En concreto, el verano de 1994 fue extremadamente seco, como culminación de un período de cinco años de déficit hídrico. La existencia de una red de seguimiento de daños forestales desde 1987 permitió una monitorización a gran escala de los efectos de la sequía de 1994 (Montoya 1995; Montoya y López Arias 1997). Estos censos mostraron que el 80% de las 190 localidades estudiadas presentaban daños en el dosel arbóreo, atribuibles a la sequía. En el 11% de las localidades la decoloración o defoliación era total (Peñuelas *et al.* 2001). Estos efectos

persistieron dos años después en el 67% y el 6% de las localidades, respectivamente. Las especies arbóreas más afectadas fueron *Pinus sylvestris*, *P. nigra* y *P. pinaster*, mientras que las menos afectadas fueron *Q. faginea*, *Olea europaea* y *P. pinea* (Peñuelas *et al.* 2001) (Fig. 14.10). Dos años después, cuando los niveles de precipitación se habían recuperado, las especies que mantenían un alto grado de afectación en más del 15% de las estaciones eran *P. pinaster*, *P. nigra*, *P. halepensis* y *Q. ilex*.

Este procedimiento de monitorización muestra los patrones de decaimiento a gran escala, pero no proporciona información detallada de los efectos de la sequía en la densidad de plantas ni en su estructura poblacional. Para ello es necesario realizar inventarios detallados a nivel de parcela. Martínez-Vilalta y Piñol (2002) censaron la mortalidad de árboles de *P. sylvestris* en la sierra de Prades (Tarragona) después del episodio de seca de 1994 y de uno menor que tuvo lugar en 1998. Observaron unos porcentajes de árboles muertos que oscilaban entre el 8% y el 20%, dependiendo de la localidad. Este muestreo también reveló que los árboles pequeños son más vulnerables.

Especies con mayor afinidad mediterránea, como la encina, también se han visto profundamente afectadas por estos episodios. Lloret y Siscart (1995) describen que en algunas localidades de Cataluña el porcentaje de árboles secos en la seca de 1994 variaba enormemente entre localidades. Este amplio margen de respuesta es claramente explicable por la variabilidad espacial de la disponibilidad hídrica. En localidades con substrato litológico formado por conglomerados compactos, el porcentaje promedio de árboles secos era del 77,5% aproximadamente, mientras que en zonas limítrofes con substrato de esquistos fisurados, este porcentaje era del 25,4%. Los perfiles de las raíces de encina en estos suelos confirman una menor densidad de raíces en profundidad en los conglomerados que en los esquistos (Cana-dell *et al.* 1999). La permeabilidad del substrato a la penetración de las raíces habría jugado

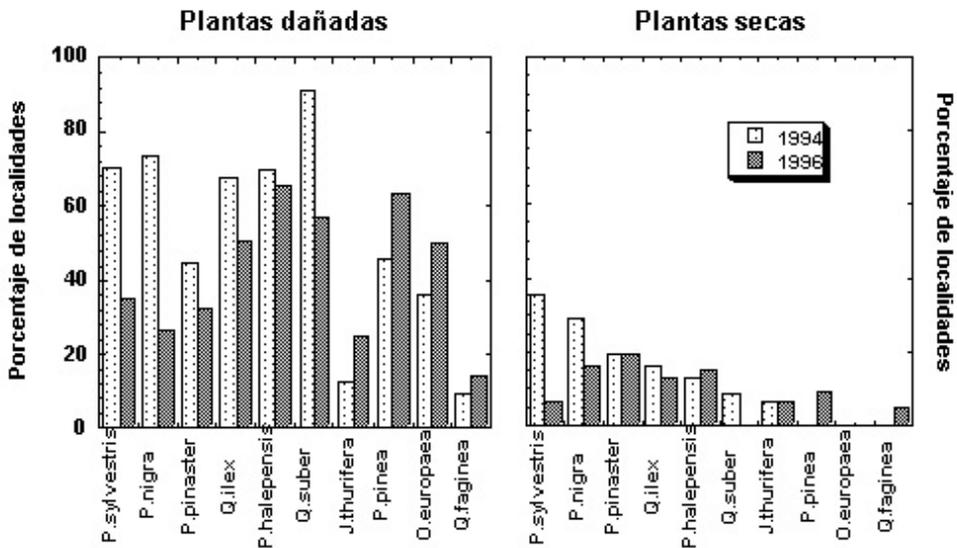


Figura 14.10. Efecto de la sequía de 1994 en diferentes especies arbóreas en el centro y sur de España. Los datos se obtuvieron a partir de visitas en 1994 y 1996 a 190 localidades, donde se apreció cualitativamente el efecto de la seca sobre las masas forestales. Los valores corresponden a las medias de las localidades en las que cada especie estuvo presente. Modificado de Peñuelas *et al.* (2001).

un papel determinante en los patrones espaciales de distribución de la seca, con unos límites muy bien definidos entre zonas con alta afectación y otras casi sin impacto. Como en el caso de *P. sylvestris*, se observó una relación positiva entre el tamaño y la supervivencia individuos un año después de la seca (Fig. 14.11). Los efectos de predisposición del sustrato también se observaron en encinares aragoneses, con suelos esqueléticos y con escasa retención hídrica, que mostraron “seca” entre 1993 y 1994 (Corcuera 2002).

Los efectos del episodio de sequía fueron similares en otras especies de esta comunidad, con porcentajes de defoliación en esquistos y conglomerados, respectivamente de 9,5% y 57,3% para *Erica arborea*, 7,4% y 59,5% para *Arbutus unedo*, 2% y 16% para *Rosmarinus officinalis*, 12% y 50,5% para *Cistus monspeliensis*, 4% y 25,3% para *C. albidus*, y 31,2% y 96% para *C. salviifolius*.

Los daños de estos episodios de seca no son siempre irreversibles. Hay especies, como *P. sylvestris* y *Q. suber* con una notable capacidad de recuperar el dosel verde cuando las lluvias reaparecen. Por el contrario, especies como *P. pinea* y *Q. faginea* se vieron más afectadas con el paso del tiempo, a pesar de las lluvias. En ocasiones, el crecimiento de los árboles es mejor en aquellas estaciones que se han visto más afectadas, probablemente debido a una disminución de la competencia entre los individuos supervivientes (Martínez-Vilalta y Piñol 2002). Este efecto de la competencia también se aprecia en las islas de encinar situadas en pendientes rocosas, en las que la recuperación disminuye a mayor densidad de individuos. En estas poblaciones, la recuperación posterior a la sequía depende de la posición en la vertiente, siendo mayor en la base de la montaña (Dalmases, comunicación personal). A nivel individual, las plantas que mejor se recuperan suelen ser aquellas que han sido menos afectadas. La recuperación también depende del tamaño de la planta, siendo las más grandes las que presentan mejores recuperaciones, probablemente debido a su mayor capacidad de obtener recursos (Fig. 14.11).

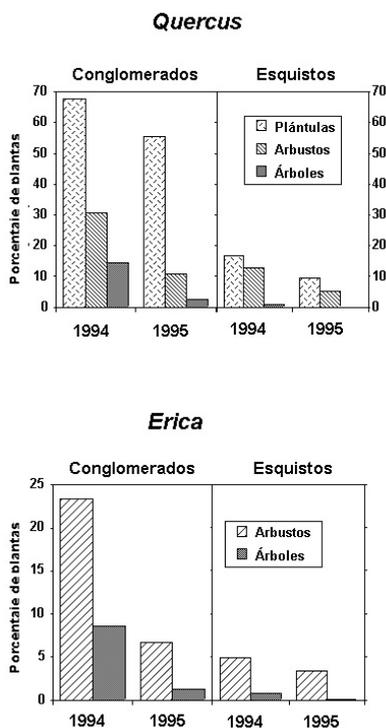


Figura 14.11. Efecto de la sequía de 1994 en encinas y brezos de Cataluña en relación al tamaño de los individuos y posterior recuperación en 1995.

La posible sustitución de especies como consecuencia de las sequías vendrá determinada también por los patrones de reclutamiento de nuevos individuos de las especies dominantes. En el experimento de inducción de sequía realizado en un encinar montano de la Sierra de Prades (Tarragona) y descrito en el capítulo 6, se ha comprobado que los efectos del tratamiento afectan sobre todo a las fases iniciales del reclutamiento, particularmente a la germinación de las semillas (Lloret *et al.*, 2004). Una vez las plántulas se han establecido, se van haciendo progresivamente menos vulnerables al estrés hídrico. En aquellas especies en que el establecimiento de nuevos individuos se puede producir de forma vegetativa, los efectos de la sequía son menores. Así, en los encinares de Prades, el reclutamiento de la encina a partir de bellota es raro, mientras que abundan los rebrotes o chupones que crecen de raíces superficiales. Estos rebrotes son menos vulnerables a la sequía que las plántulas de labiérnago negro que provienen de semilla, debido a los recursos proporcionados por el progenitor (por ejemplo, gracias a un sistema radicular bien desarrollado). En estos bosques, la mayor vulnerabilidad a la sequía de los adultos de encina frente a los de labiérnago negro se invierte en las fases iniciales de establecimiento. Vemos pues que nuestro conocimiento sobre el balance demográfico de la mayoría de especies delante de episodios de sequía es muy limitado. Se hace imperativo incrementar los estudios de campo y experimentales que permitan modelar la respuestas de las principales especies al incremento de la variabilidad climática que se espera en un futuro próximo.

7. Efectos a escala regional: el decaimiento de los abetares occidentales pirenaicos

En la sección 2 describimos una aproximación “histórica” (escala temporal amplia, 10-500 años) al decaimiento del abeto en los Pirineos. En esta sección analizaremos los efectos a una escala regional (escala espacial amplia, 100-5000 km²). Ambas escalas son necesarias para entender los efectos del decaimiento en especies tan longevas como los árboles que suelen ocupar amplias áreas de distribución (piénsese en el caso de *P. sylvestris* o *Q. ilex*).

A primera vista, casi todos vemos a especies como el abeto como típicas coníferas de bosques templados. Sin embargo, estas especies han pasado durante las glaciaciones más tiempo en refugios meridionales, como las montañas del sur de España, que en sus localizaciones actuales del centro de Europa (Carrión *et al.* 2000 y capítulo 2 de este libro). Por ejemplo, en los Pirineos centrales y occidentales, la colonización post-glacial del abeto comenzó hace unos 4000 años, lo que supondría sólo 20-40 generaciones. Este contexto paleoecológico debe tenerse siempre en mente a la hora de evaluar la respuesta de especies como el abeto, arrinconadas en zonas con cierta humedad edáfica del nordeste peninsular, ante un eventual calentamiento regional y una mayor frecuencia de sequías.

Dado que es necesario estudiar los procesos de decaimiento a escalas espaciales y temporales amplias, la información extraída de series de crecimiento anual datadas mediante técnicas dendrocronológicas es muy útil. Considerando el crecimiento radial como “síntesis del vigor del árbol”, se puede estimar así qué factor ha causado una reducción en el crecimiento radial, cuándo se ha producido y cuánto ha reducido el crecimiento. La figura 14.12 muestra varias secuencias características de crecimiento radial (series de anchura de anillos anuales de crecimiento) de varios abetos de los Pirineos según el tipo de daño: muerte lenta por causas desconocidas (el crecimiento decrece en 10-15 años); muerte brusca (el crecimiento cae de forma brusca en 5 años); infección por un chancro; defoliación por un minador de acículas (*Epinotia subsequana*); tala “sanitaria” (flecha) de abetos vecinos próximos. En este último

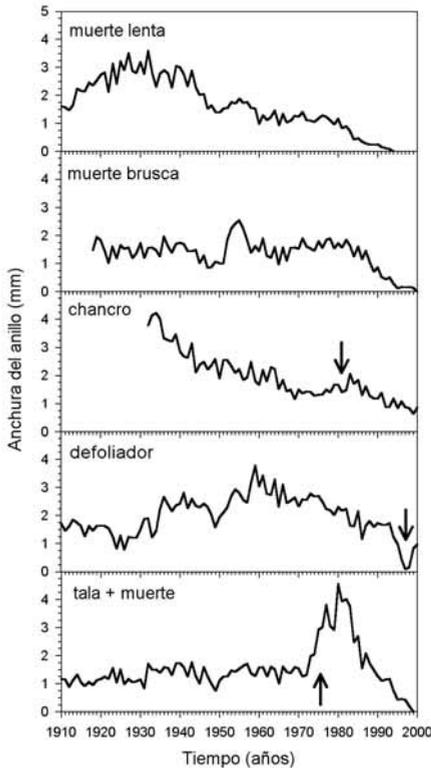


Figura 14.12. Secuencias características de crecimiento radial (series de anchura de anillos anuales de crecimiento) de varios abetos de los Pirineos según el tipo de daño. De arriba hacia abajo se muestra: muerte lenta (el crecimiento decrece progresivamente, en 10-15 años); muerte brusca (el crecimiento cae rápidamente, en unos 5 años); infección (flecha) por un chancro; ataque (flecha) de un defoliador de acículas (*Epinotia subsequana*) y recuperación posterior; tala “sanitaria” (flecha) de abetos vecinos a la tala lo que produce una liberación de crecimiento radial (*release*) que, en este caso, no evita finalmente la muerte del árbol.

caso, cabe destacar que la tala de árboles vecinos no evitó la muerte del árbol superviviente aunque su crecimiento aumentó de forma brusca, mostrando liberación de crecimiento radial (*release*), pero fue un efecto a corto plazo.

Como hemos mostrado en la figura 14.2, los años 80, cuando se detectó un decaimiento intenso del abeto en los Pirineos aragoneses y navarros, destacan por la elevada frecuencia de sequías en septiembre (Camarero *et al.* 2002). En el caso de los Pirineos aragoneses, la defoliación reciente (1999-2001) mostró un gradiente longitudinal evidente, alcanzando valores elevados en el Pirineo aragonés occidental, pero no necesariamente en latitudes bajas de las sierras prepirenaicas (Guara, San Juan de la Peña, Peña Oroel) caracterizadas en teoría por una mayor influencia mediterránea (Fig. 14.13). Respecto al patrón temporal, durante el siglo XX, desde comienzos de los 50 hasta finales de los 70 el crecimiento radial fue elevado, pero a partir de 1978 se inicia un descenso continuado de crecimiento, marcado por el acusado declive de 1986, hasta alcanzar niveles próximos a los de inicios del s. XX. Además, la variabilidad temporal del crecimiento radial fue mucho menor a comienzos (1920-50, desviación estándar = 0,02 mm) que a finales del pasado siglo (1960-99, d. e. = 0,07 mm).

Los estudios regionales dendroecológicos permiten detectar y describir patrones espaciotemporales de crecimiento radial que pueden indicarnos los procesos que los han generado. Esta aproximación se basa en el estudio y la observación de árboles a escalas espaciales y temporales grandes, en las que estos organismos crecen y mueren. En el ejemplo descrito del abeto en los Pirineos occidentales, el patrón espacial y regional de la disminución relativa del crecimiento radial en 1986 (año de inicio del decaimiento) respecto a 1985 fue similar al patrón de la defoliación aunque no idéntico. El patrón de defoliación intensa se concentró en

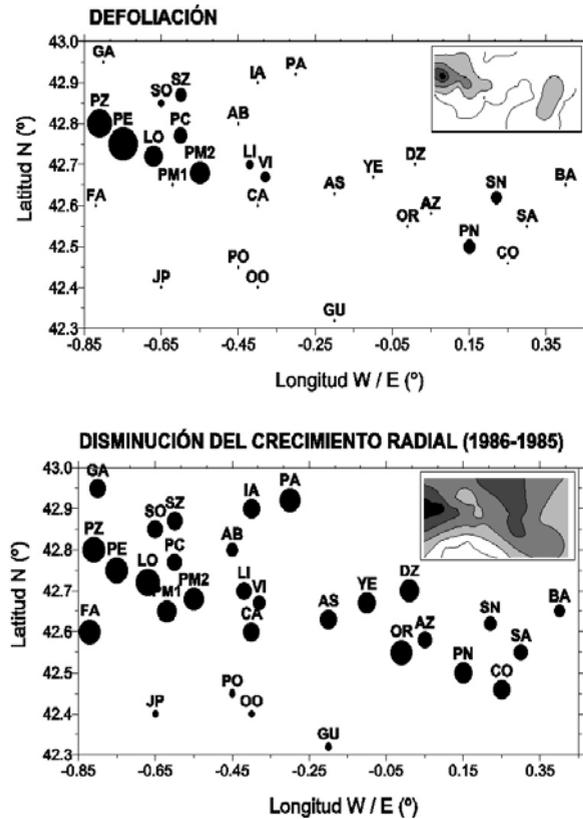


Figura 14.13. Patrones espaciales de defoliación (clases 3-4 de la figura 14.3) en 1999-2001 (arriba) y disminución relativa del crecimiento radial (abajo) en 1986 (inicio del decaimiento del abeto) respecto a 1985 en abetares de los Pirineos aragoneses. Las figuras pequeñas de las esquinas muestran las isóneas estimadas para cada variable con zonas oscuras indicando valores más altos de la variable. Modificado de Camarero (2001).

los valles aragoneses noroccidentales (Ansó, Echo, Aragüés del Puerto) y en las áreas navarras próximas (Garde), mientras que la disminución del crecimiento en 1986 fue intensa en casi todas las poblaciones pirenaicas, aunque no en las prepirenaicas, supuestamente más limitadas por el clima. Además, no se ha encontrado relación entre la presencia de hongos patógenos y el decaimiento del abeto a escala pirenaica (Oliva y Colinas, 2007). Estos patrones similares pero diferentes de defoliación y crecimiento apuntan a causas diferentes, ya que la defoliación correspondería a un proceso local (defoliables, hongos patógenos) y la disminución de crecimiento radial apuntaría a los efectos regionales del clima (sequías estivales). Por tanto, el estudio de procesos de decaimiento a escala regional mediante técnicas dendroecológicas puede permitir inferir los procesos causante del decaimiento, así como describir cómo, cuándo y cuánto han afectado a los bosques estudiados.

8. Implicaciones y perspectivas para la gestión

¿Cómo gestionar los recursos forestales, incluyendo su valor económico, o como sumideros de carbono o como reservorios de diversidad, en un escenario de cambio global que promueve procesos de decaimiento del bosque? ¿Cómo mitigar los efectos de estos decaimientos en un contexto espacial (fragmentación, aislamiento de espacios protegidos, fronteras políticas, etc.) y temporal (cambios en la gestión y uso del monte, cambio climático, cambios en los ciclos biogeoquímicos) tan complejo? Las medidas propuestas para mitigar o paliar los efectos negativos del cambio global sobre nuestros montes deben tener siempre en cuenta que

los bosques están experimentando tasas de cambio crecientes de procesos diferentes pero muchas veces relacionados: aumento de temperaturas, mayor frecuencia de sequías intensas, aumento de CO₂, mayor deposición de nitrógeno, abandono de la gestión tradicional del monte bajo, cambios recientes y bruscos en la intensidad de pastoreo, fragmentación, procesos de deforestación y reforestación, etc. Árboles y bosques van a experimentar los efectos negativos de distintos factores, de los que aún carecemos de mucha información básica (Fig. 14.14), lo que puede aumentar la frecuencia e intensidad de los procesos de decaimiento.

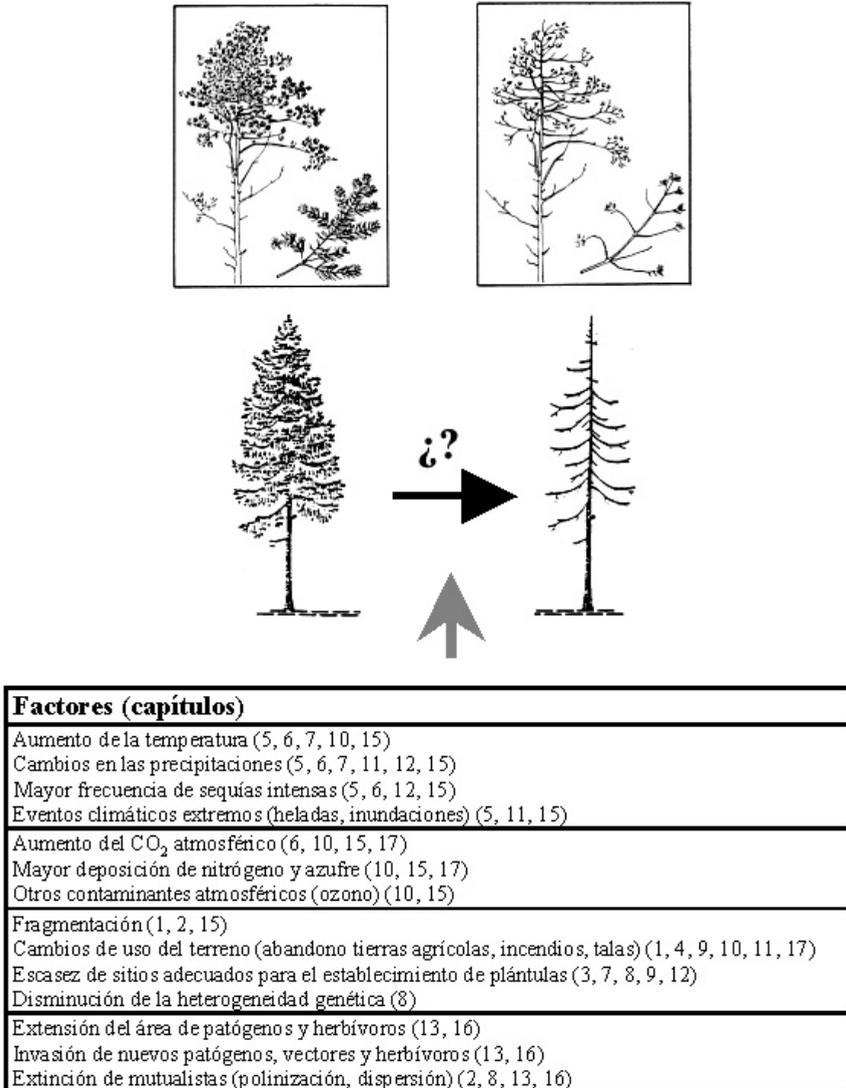


Figura 14.14. Árboles y bosques van a experimentar los efectos negativos de distintos factores lo que puede aumentar la frecuencia e intensidad de los procesos de decaimiento. Esta figura muestra una lista de estos factores indicando entre paréntesis los capítulos de este libro donde puede encontrarse información sobre cada factor (falta el capítulo 18 que trata sobre la gestión). El proceso de decaimiento se representa gráficamente como un aumento de defoliación.

8.1. *Cambio episódico versus cambio gradual*

En un contexto de cambio global, las predicciones se basan generalmente en el cálculo de los promedios de las variables climáticas. Así mismo, la mayoría de modelos de respuesta de la vegetación al cambio climático se basan en el equilibrio entre la distribución de las especies y el clima regional. Sin embargo, existen evidencias de que en el pasado se han producido cambios bruscos asociados a cambios climáticos en los tipos de vegetación dominantes (Allen y Breshears 1998, Claussen *et al.* 1999). Así, se ha documentado en ecosistemas mediterráneos (Hobbs y Mooney 1995), y en concreto para el sur de la península Ibérica a partir de registros palinológicos (Burjachs *et al.* 1997, Carrión *et al.* 2001), aunque no es fácil distinguir la contribución de los diferentes agentes implicados (clima, pastoreo, incendios).

Los registros y modelos disponibles también indican que los episodios climáticos extremos se harán cada vez más frecuentes y, por lo tanto, también podemos esperar cambios bruscos en la vegetación. De hecho, los episodios extremos pueden ser interpretados como efectos de escala. Por ejemplo, podemos observar una disminución gradual de las precipitaciones promediadas por décadas, pero este descenso puede ser el resultado de unos pocos años de gran sequía. Si los procesos ecológicos ocurren a una escala temporal menor que la promediada (por ejemplo la cavitación de los vasos conductores), podemos observar respuestas no lineales y cambios bruscos a una mayor escala. Estos patrones pueden reforzarse por efectos acumulativos, como el efecto de la sequía en los procesos ecosifiológicos en la encina (ver capítulo 6), que perduran después de varios años (Peñuelas *et al.* 2000).

La no linealidad de muchos procesos ecológicos es importante para explicar este tipo de respuestas. Esta no linealidad implica que una variable dependiente no es simplemente proporcional a una determinada variable independiente, y puede corresponder a funciones de tipo exponencial o potencial, sigmoideo, unimodal o asintótico. De hecho, ésta es la regla en la mayoría de procesos biológicos, a todos los niveles (ecofisiológico, demográfico y ecosistémico) y puede ser explicada por la complejidad de subsistemas interrelacionados que pueden responder de forma diferente a las variables externas, como las climáticas.

Las decisiones de los gestores han de considerar estos patrones de cambio rápido, episódico, a pesar de que las tendencias de cambio sean difícilmente detectables a escalas espaciales y temporales mayores. En otras palabras, el cambio puede producirse súbitamente en medio de períodos en los que no pasa casi nada. Para la interpretación de estos fenómenos es importante reconocer la naturaleza no lineal de la respuesta a los cambios ambientales, es decir, los umbrales de respuesta, o los límites de tolerancia del comportamiento de las especies. Por ejemplo, la diferente capacidad de penetración de las raíces de encina en diferentes substratos litológicos es poco relevante en años con precipitaciones cercanas al promedio, pero se revela como un mecanismo clave cuando la disponibilidad hídrica disminuye sustancialmente. Este mecanismo determina diferentes patrones de funcionamiento del ecosistema a escala de paisaje, y potencialmente la sustitución de las especies dominantes.

8.2. *El papel clave de los factores de predisposición*

A lo largo de este capítulo hemos puesto de manifiesto la distinta sensibilidad de árboles y montes ante la reciente variabilidad climática. Ciertos individuos, bosques o especies pueden estar más predisuestos al daño por agentes abióticos como el clima. Este es el caso del monte bajo reviejado de quercíneas o de los encinares catalanes sobre conglomerados o de los abetares de los Pirineos occidentales. En algunos de estos casos, se pueden inferir los proce-

En los que está implicado el factor de predisposición. El monte bajo reviejado parece conllevar una reducción en la capacidad conductora de los pies que emergen de una raíz mucho mayor. En el caso de las encinas del NE peninsular, los conglomerados son sustratos con escasa retención de agua lo que pudo incidir en los efectos de la sequía de 1994. El caso del abeto parece más complejo y, aunque se ha detectado una influencia climática, queda mucho para entender cómo actúan otros factores (p.ej. hongos patógenos).

Por todo lo expuesto, el gestor debe mitigar o reducir los efectos negativos de los factores de predisposición, dado que presenciamos una época de clara variabilidad climática. Si en un futuro próximo la disponibilidad hídrica disminuye, la gestión del monte bajo reviejado debería dirigirse hacia la reducción de la competencia entre los abundantes pies que lo componen. Se podrían efectuar aclareos selectivos o incluso reformular técnicas antiguas como las encaminadas a dividir la raíz de la cepa para convertir la mata inicial en dos cepas diferentes aunque genéticamente iguales. Esta segunda aproximación, posiblemente más cara y laboriosa, puede favorecer más el paso a monte medio que no los resalvos que conservan pies seleccionados sobre raíces mucho mayores lo que puede fomentar un desequilibrio evidente entre la parte aérea joven y la parte subterránea viejísima, así como reducir la capacidad de respuesta del monte ante sequías intensas como las de finales del s. XX. Además, el resalvo permite cierta recuperación del crecimiento radial.

Estos montes reviejados deben gestionarse considerando los procesos de crecimiento y su estructura actual, caracterizada muchas veces por una regeneración casi exclusivamente vegetativa, para fomentar la regeneración por plántula (mayor diversidad genética) y reducir la vulnerabilidad de este paisaje ante el cambio global. Esta gestión debe ser sensata y más cuidadosa en zonas más sensibles, como por ejemplo los encinares catalanes sobre conglomerados en laderas más o menos pendientes o los fragmentados abetares aragoneses y navarros en localidades subóptimas (mayor evapotranspiración, talas frecuentes, etc.).

Otro caso de efecto nulo o pasajero son las talas “sanitarias” en los abetares, consistentes en cortar y retirar árboles muertos o “aparentemente moribundos”. Los abetos que quedan experimentan una liberación de crecimiento radial, ya que a corto plazo hay más recursos y menor competencia, pero muchas veces vuelven a decaer y mueren de forma inexorable a medio y largo plazo. Por tanto, cabe plantearse otras medidas de gestión y conservación de estos bosques tratando siempre de conservar su riqueza ecológica y genética. Según las reconstrucciones palinológicas, cabría esperar un gradiente genético de las poblaciones de abetos a lo largo de un eje longitudinal que cruzara los Pirineos desde Cataluña hasta el País Vasco, a medida que el haya se vuelve dominante bajo condiciones más oceánicas. Por ello, se debe profundizar más en el conocimiento de la estructura forestal y genética y del funcionamiento de los abetares teniendo en cuenta su contexto biogeográfico y topográfico (submediterráneo, montano, subalpino). Los seguimientos del estado y salud de los bosques deben por tanto ampliar su enfoque, incluyendo aproximaciones dendroecológicas, ecofisiológicas y genéticas. Si nuestras observaciones son ciertas, cabe esperar la aparición de nuevos casos de decaimiento en abetares de los Pirineos occidentales como ya se ha detectado en Villanúa (Huesca). Dichos casos no siempre aparecerán en los bosques con mayor estrés hídrico o más meridionales, lo cual indicaría que el clima no basta para explicar este proceso. No obstante, hay casos donde la relación entre clima y decaimiento parece evidente dada la rapidez del cambio y la sincronía entre ambos procesos (Auclair, 2005; Jump *et al.*, 2006).

El caso del decaimiento del abeto en el Pirineo occidental no sólo implica la paulatina desaparición de una especie clave (“keystone species”) que conforma un paisaje específico necesario para el desarrollo de una fauna y flora propias y forma parte de la cultura local dado el uso milenario de estos bosques. También conlleva la pérdida de algunos bosques bien con-

servados y estructurados compuestos por individuos que almacenan mucha biomasa en forma de madera y que acumulan gran cantidad de materia orgánica en forma de restos gruesos de madera y en el suelo. Si se tiene en cuenta que la conservación de bosques viejos de este tipo implica una mayor capacidad de almacenamiento de carbono que la reforestación con árboles jóvenes, las implicaciones a nivel del ciclo de carbono y respecto al acuerdo de Kyoto son evidentes (Schulze *et al.* 2000). La pérdida de abetares o hayedo-abetares de cierta edad y su sustitución por bosques jóvenes, que ya está sucediendo en algunas zonas de los Pirineos occidentales, conllevaría una pérdida neta de carbono hacia la atmósfera retroalimentando así de forma positiva el efecto invernadero y sus consecuencias climáticas. Finalmente, Manion (2003) ha revisado su modelo conceptual de decaimiento sugiriendo que el bosque "requiere" cierta "cantidad de decaimiento" para su persistencia. Esta visión del decaimiento como perturbación natural sugiere que, en ciertos casos, se trataría de un proceso casi-cíclico íntimamente ligado a fluctuaciones climáticas (Auclair, 2005).

Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias al apoyo financiero de diversos proyectos del INIA (1FD97-0911-C03-01 y RTA01-071-C3-1 de EGP), de la UE (ALARM contract 506675 de JP y FL), del MCyT (REN2001-0003 y REN2003-04871 de JP), así como de fondos del Departamento de Medio Ambiente del Gobierno de Aragón. JJC escribió parte de este manuscrito gracias a un contrato postdoctoral INIA-CCAA y agradece a A. Sánchez Miranda y A. Solla Hach permitirle mostrar datos de abetos afectados por chancro. Agradecemos sinceramente la amable colaboración de los técnicos de sanidad forestal, gestores de espacios protegidos y agentes de protección de la naturaleza que nos han apoyado o ayudado en los muestreos.

Bibliografía

- Allen, C. D. y D. D. Breshears. 1998. Drought-induced shifts of a forest woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 95: 14839-14842.
- Aloni, R. 1991. Wood formation in deciduous hardwood trees. Páginas 175-197 *En*: A. S. Raghavendra, edit. *Physiology of Trees*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Ammer, U., R. T. Mossmer, y U. Broker. 1983. Der Beitrag der Fernerkundung zur Erfassung der Waldschaden. (La contribución de la teledetección a los inventarios de daños forestales). *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 102: 149-157.
- Amorini, E., M. Biocca, M. C. Manetti y E. Motta. 1996. A dendroecological study in a declining oak coppice stand. *Annales des Sciences Forestières* 53: 731-742.
- Auclair, A. N. D. 2005. Patterns and general characteristics of severe forest dieback from 1950 to 1995 in the north-eastern United States. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 1342-1355.
- Auclair A. N. D, R. C. Worrest, D. Lachance y H. C. Martin. 1992. Climatic perturbation as a general mechanism of forest dieback. Páginas 38-58 *En*: P. D. Manion y D. Lachance, edit. *Forest decline concepts*. APS Press, St. Paul.
- Balairón, L. 1997. El clima mediterráneo y sus características en el contexto de la circulación general atmosférica. Páginas 131-160 *En*: J. J. Ibáñez, B. L. Valero y C. Machado, edit. *El paisaje mediterráneo a través del espacio y del tiempo. Implicaciones en la desertificación*. Geoforma, Logroño.
- Barber, V. A., G. P. Juday y B. P. Finney. 2000. Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature* 405: 668-673.
- Barberó, M., R. Loisel y P. Quézel. 1992. Biogeography, ecology and history of Mediterranean *Quercus ilex* ecosystems. *Vegetatio* 99-100: 19-34.
- Borghetti, M., S. Cinnirella, F. Magnani y A. Saracino. 1998. Impact of long-term drought on xylem embolism and growth in *Pinus halepensis* Mill. *Trees, Structure and Function* 12: 187-195.

- Brasier, C. M., F. Robredo y J. F. P. Ferraz. 1993. Evidence for *Phytophthora cinnamomi* involvement in Iberian oak decline. *Plant Pathology* 42: 140-145.
- Burjachs, F., S. Giralt, J. R. Roca, G. Seret y R. Julià. 1997. Palinología holocénica y desertización en el Mediterráneo occidental. Páginas 379-394 *En*: J. J. Ibáñez, B. L. Valero y C. Machado, edit. El paisaje mediterráneo a través del espacio y del tiempo. Implicaciones en la desertificación. Geoforma, Logroño.
- Camarero, J. J. 2001. El decaimiento del abeto (*Abies alba* Mill.) en los Pirineos aragoneses. Informe para el Departamento de Medio ambiente (Gobierno de Aragón), Zaragoza.
- Camarero, J. J., A. Padró, E. Martín, y E. Gil-Pelegrín. 2002. Aproximación dendroecológica al decaimiento del abeto (*Abies alba* Mill.) en el Pirineo aragonés. *Montes* 70: 26-33.
- Camarero, J. J., E. Martín y E. Gil-Pelegrín. 2003. The impact of a needleminer (*Epinotia subsequana*) outbreak on radial growth of silver fir (*Abies alba*) in the Aragón Pyrenees: a dendrochronological assessment. *Dendrochronologia* 21: 3-12.
- Camarero, J. J. y E. Gutiérrez. 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change* 63: 181-200.
- Canadell, J., A. Djema, B. López, F. Lloret, S. Sabaté, D. Siscart y C. A. Gracia. 1999. Structure and dynamics of the root system. Páginas 47-59 *En*: F. Rodà, C. Gracia, J. Retana y J. Bellot, edit. Ecology of Mediterranean evergreen oak forests. Springer-Verlag, Berlin.
- Carrión, J. S., M. Munuera, C. Navarro y F. Sáez. 2000. Paleoclimas e historia de la vegetación cuaternaria en España a través del análisis polínico. *Viejas falacias y nuevos paradigmas*. Complutum 11: 115-142.
- Carrión, J. S., M. Munuera, M. Dupré y A. Andrade. 2001. Abrupt vegetation changes in the Segura Mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology* 89: 783-797.
- Claussen, M., C. Kubatzki, V. Brovkin, A. Ganopolski, P. Hoelzmann y H. J. Pachur. 1999. Simulation of an abrupt change in Saharan vegetation in the Mid-Holocene. *Geographical Research Letters* 26: 2037-2040.
- Cook E. R., A. H. Johnson y T. J. Blasing. 1987. Forest decline: modeling the effect of climate in tree rings. *Tree Physiology* 3: 27-40.
- Corcuera, L. 2002. Respuesta al clima de distintas especies del género *Quercus*: Estructura y funcionamiento comparado. Tesis Doctoral. ETSEA, Univ. Lleida.
- Corcuera, L., J. J. Camarero y E. Gil-Pelegrín. 2004a. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees* 18: 83-92.
- Corcuera, L., J. J. Camarero y Gil-Pelegrín, E. 2004b. Effects of a severe drought on growth and wood-anatomical properties of *Quercus faginea*. *IAWA J.* 25: 185-204.
- Corcuera, L., J. J. Camarero, S. Sisó y E. Gil-Pelegrín. 2006. Radial-growth and wood-anatomical changes in overaged *Quercus pyrenaica* coppice stands: functional responses in a new Mediterranean landscape. *Trees* 20: 91-98.
- Cramer, H. H. 1984. On the predisposition to disorders of Middle European forests. *Planzenschutz-Nachrichten Bayer* 2: 97-207.
- Cramer, H. H. y M. Cramer-Middendorf. 1984. Studies on the relationships between periods of damage and factors of climate in the Middle European Forests since 1851. *Planzenschutz-Nachrichten Bayer* 2: 208-334.
- Davis, S. D., F. W. Ewers, J. S. Sperry, K. A. Portwood, M. C. Crocker y G. C. Adams. 2002. Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California: a possible case of hydraulic failure. *American Journal of Botany* 89: 820-828.
- Demchik, M. C. y W. E. Sharpe. 2000. The effect of soil nutrition, soil acidity and drought on northern red oak (*Quercus rubra* L.) growth and nutrition on Pennsylvania sites with high and low red oak mortality. *Forest Ecology and Management* 136: 199-207.
- Feild, T. S. y T. Brodribb. 2001. Stem water transport and freeze-thaw xylem embolism in conifers and angiosperms in a Tasmanian treeline heath. *Oecologia* 127: 314-320.
- Fernández-Cancio, A. 1997. Naturaleza y significado de "la seca". *Vida Rural* 40: 56-58.
- Font Tullot, I. 1988. Historia del clima de España. Cambios climáticos. I.N.M., Madrid.
- Führer, E. 1998. Oak decline in Central Europe: a synopsis of hypotheses. Proceedings: Population dynamics, impacts, and integrated management of forest defoliating insects. USDA Forest Service General Technical Report.
- Hertel, G. 1988. Proceedings of the US/FRG research symposium: effects of atmospheric pollutants on the spruce-fir forests of the Eastern United States and the Federal Republic of Germany. 1987 October 19-23; Burlington, VT. USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. NE-120.
- Hobbs, R. J. y H. A. Mooney. 1995. Effects of episodic rain events on Mediterranean-climate ecosystems. Pages 71-85 *En*: J. Roy, J. Aronson y F. Di Castri, edit. Time scales of biological responses to water constraints. SPA Academic, The Hague.
- Innes, J. L. 1987. Air pollution and forestry. *Forestry Commission Bulletin* 70, UK.
- Innes, J. L. 1993. *Forest Health: Its Assessment and Status*. CAB Int. Wallingford, UK.
- IPCC. 2001. *Climate change 2001: the scientific basis*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.

- Jump, A. S., Hunt, J. M., and J. Peñuelas. 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology* 12: 1-12.
- Kandler, O. 1993. The air pollution/forest decline connection: The "Waldsterben" theory refuted. *Unasylva* 44 (<http://www.fao.org/docrep/v0290E/v0290e00.htm#Contents>).
- Lorenz, M., V. Mues, G. Becher, W. Seidling, R. Fischer, D. Langouche, D. Durrant y U. Bartels. 2002. Forest Condition in Europe - UN/ECE-EC Technical Report. Geneva, Brussels.
- Lumaret, R., C. Mir, H. Michaud y V. Raynal. 2002. Phylogeographical variation of chloroplast DNA in holm oak (*Quercus ilex* L.). *Molecular Ecology* 11: 2327-2336.
- Lloret, F. y D. Siscart, D. 1995. Los efectos demográficos de la sequía en poblaciones de encina. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 2: 77-81.
- Lloret, F., J. Peñuelas y R. Ogaya. 2004. Establishment of co-existing Mediterranean tree species under a varying soil moisture regime. *Journal of Vegetation Science* 15: 237-244.
- Mäkinen, H., P. Nöjd y K. Mielikäinen. 2001. Climatic signal in annual growth variation in damaged and healthy stands of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in southern Finland. *Trees, Structure and Function* 15: 177-185.
- Manion, P. D. 1991. *Tree Disease Concepts*. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- Manion, P. D. 2003. Evolution of concepts in forest pathology. *Phytopathology* 93: 1052-1055.
- Manion, P.D. y D. Lachance. 1992. *Forest Decline Concepts*. APS Press, St. Paul.
- Manrique, E. y A. Fernández-Cancio. 2000. Extreme climatic events in dendroclimatic reconstructions from Spain. *Climatic Change* 44: 123-138.
- Martínez-Vilalta, J y J. Piñol. 2002. Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 161: 247-256.
- Mesón, M. L. y J. M. Montoya. 1993. Factores desencadenantes de la seca de los *Quercus* en España. *Quercus* 92: 30-31.
- Mitrakos, K. 1980. A theory for Mediterranean plant life. *Acta Oecologica / Oecologia Plantarum* 1: 245-252.
- Montoya, R. 1995. Red de seguimiento de daños en los montes. Daños originados por la sequía en 1994. *Cuadernos Sociedad Española Ciencias Forestales* 2: 83-97.
- Montoya, R. y M. López Arias. 1997. La red europea de seguimiento de daños en los bosques (Nivel 1). España 1987-1996. *Publicaciones del Organismo Autónomo de Parques Nacionales*. M.M.A., Madrid.
- Mueller, E. y H. R. Stierlin. 1990. Sanasilva tree crown photos with percentages of foliage loss. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Birmensdorf, Switzerland.
- Nardini, A., S. Salleo, M. A. Lo Gullo y F. Pitt. 2000. Different responses to drought and freeze stress of *Quercus ilex* L. growing along a latitudinal gradient. *Plant Ecology* 148: 139-147.
- Nelson, D. L., K. T. Harper, K. C. Boyer, D. J. Weber, B. A. Haws y J. R. Marble. 1989. Wildland shrub dieoffs in Utah: an approach to understanding the cause. Páginas 119-135 *En: Proceedings-Symposium on Shrub Ecophysiology and Biotechnology*. USDA Forest Service, Technical Report INT-256.
- Oliva, J y C. Colinas. 2007. Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *Forest Ecology and Management* (<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.017>).
- Osborne, C. P., P. L. Mitchell, J. E. Sheehy y F. I. Woodward. 2000. Modeling the recent historical impacts of atmospheric CO₂ and climate change on Mediterranean vegetation. *Global Change Biology* 6: 445-458.
- Peñuelas, J. 1996. Overview on current and past global changes in the Mediterranean ecosystems. *Orsis* 11: 165-176.
- Peñuelas, J., I. Filella, F. Lloret, J. Piñol y D. Siscart. 2000. Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phyllirea latifolia*. *Biologia Plantarum* 43: 47-53.
- Peñuelas, J., I. Filella, J. Llusà, D. Siscart y J. Piñol. 1998. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phyllirea latifolia*. *Journal of Experimental Botany* 49: 229-239.
- Peñuelas, J., F. Lloret y R. Montoya. 2001. Severe drought effects on Mediterranean woody flora. *Forest Science* 47: 214-218.
- Piervitali, E., M. Colación y M. Conte. 1997. Signals of climatic change in the Central-Western Mediterranean Basin. *Theoretical and Applied Climatology* 58: 211-219.
- Piñol, J., J. Terradas y F. Lloret. 1998. Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climatic Change* 38: 345-357.
- Rizzo, D. M. y M. Garbelotto. 2003. Sudden oak death: endangering California and Oregon forest ecosystems. *Frontiers in Ecology and Environment* 1: 197-204.
- Schulze, E.-D., Ch. Wirth y M. Heimann. 2000. Managing forests after Kyoto. *Science* 289: 2058-2059.
- Schütt, P. y E. B. Cowling. 1985. Waldsterben, a general decline of forests in Central Europe: Symptoms, development, and possible causes. *Plant Disease* 69: 548-558.
- Shigo, A. L. 1993. 100 tree myths. Shigo and Trees Associates, Durham.
- Shigo, A. L. 1994. A new tree biology: facts, photos and philosophies on trees and their problems and proper care. Shigo and Trees Associates, Durham.

- Skelly, J. M. y J. L. Innes. 1994. Waldsterben in the forests of Central Europe and Eastern North America: Fantasy or reality? *Plant Disease* 78: 1021-1032.
- Sperry, J. S., U. G. Hacke, R. Oren y J. P. Comstock. 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment* 25: 251-263.
- Starkey, D. A. y S. W. Oak. 1989. Site factors and stand conditions associated with oak decline in southern upland hardwood forests. 7th Central Hardwoods Forest Conference, Carbondale.
- Tardif, J., J. J. Camarero, M. Ribas y E. Gutiérrez. 2003. Spatiotemporal variability in radial growth of trees in the Central Pyrenees: climatic and site influences. *Ecological Monographs* 73: 241-257.
- Taylor, H. J., M. R. Ashmore y J. N. B. Bell. 1986. Air Pollution Injury to Vegetation. IEHO, Chadwick House.
- Terradas, J. y R. Savé. 1992. The influence of summer and winter stress and water relationships on the distribution of *Quercus ilex* L. *Vegetatio* 99-100: 137-145.
- Thomas, F. M. y G. Hartmann. 1996. Soil and tree water relations in mature oak stands of northern Germany differing in the degree of decline. *Annals des Sciences Forestières* 53: 697-720.
- Tuset, J. J., C. Hinarejos, J. L. Mira y J. M. Cobos. 1996. Implicación de *Phytophthora cinnamomi* Rands en la enfermedad de la "seca" de encinas y alcornoques. *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas* 22: 491-499.
- Tyree, M. T. y J. S. Sperry. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology* 40: 19-38.
- Tyree, M. T. y H. Cochard. 1996. Summer and winter embolism in oak: impact on water relations. *Annals des Sciences Forestières* 53: 173-180.
- Vannini, A., R. Valentini y N. Luisi. 1996. Impact of drought and *Hypoxylon mediterraneum* on oak decline in the Mediterranean region. *Annals des Sciences Forestières* 53: 753-760.
- Vilagrosa, A., J. Bellot, V. R. Vallejo y E. Gil- Pelegrín. 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. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology* 75: 1861-1876

CAPÍTULO 15

Efectos del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres: observación, experimentación y simulación*

Josep Peñuelas, Santi Sabaté, Iolanda Filella y Carles Gracia

Resumen. *Efectos del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres: observación, experimentación y simulación.* En España existe ya una cantidad sustancial de evidencias observacionales sobre los efectos biológicos del cambio climático. La primavera biológica se ha adelantado y la llegada del invierno se ha retrasado, de manera que el período vegetativo se ha prolongado unos 5 días por década durante los últimos cincuenta años, y en las montañas la vegetación mediterránea parece desplazarse hacia mayores altitudes. Se han observado muchos otros cambios en las últimas décadas en respuesta a este cambio climático: “secas” más frecuentes y severas, mayores riesgos de incendio, mayores emisiones de compuestos orgánicos volátiles biogénicos de nuestros ecosistemas, etc. El calentamiento y la disminución de las precipitaciones previstos para las próximas décadas, de producirse, afectarán la fisiología, fenología, crecimiento, reproducción, establecimiento y, finalmente, la distribución de los seres vivos, y por tanto, la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas. De hecho, ya se ha comprobado en estudios experimentales que simulan ese calentamiento y esa sequía, que unas especies están más afectadas que otras, con lo cual se altera su habilidad competitiva y se acaba modificando la composición de la comunidad. Se ha visto, por ejemplo, como disminuía la diversidad de nuestros matorrales. Además de estos cambios estructurales, en estos estudios también se han encontrado cambios funcionales, como por ejemplo la disminución de la absorción de CO₂ producida por las sequías, o la mayor pérdida de nutrientes en los lixiviados tras las lluvias en respuesta al calentamiento. Estos cambios afectan y afectarán los múltiples servicios productivos, ambientales y sociales proporcionados por los ecosistemas terrestres. Por ejemplo, el papel de muchos de nuestros ecosistemas terrestres como sumideros de carbono puede verse seriamente comprometido durante las próximas décadas. En los próximos años, las políticas de “aforestación” de espacios agrícolas abandonados y de “reforestación” de zonas perturbadas tendrán que tener en cuenta las condiciones que se están proyectando para el futuro inmediato. Entre éstas, destaca la de una decreciente disponibilidad hídrica como consecuencia tanto de la disminución de las precipitaciones y/o el aumento de la evapotranspiración potencial, como de la mayor demanda de unos ecosistemas más activos por el aumento

* Este capítulo está basado en el trabajo de los autores incluido en el “*Informe sobre el Cambio Climático a Catalunya*”, Institut d’Estudis Catalans – Departament de Medi Ambient de la Generalitat de Catalunya, 26-09-2003.

del CO₂ y de la temperatura. La gestión de los espacios forestales, ha de incorporar una planificación a gran escala que considere la combinación de espacios de tipo diverso, así como su múltiple uso y el efecto de las perturbaciones, como por ejemplo los incendios forestales.

Summary. *Effects of climate change on terrestrial ecosystems: observation, experimentation and simulation.* An increasing number of observational evidences on the biological effects of climate change is becoming available in Spain. Biological spring is arriving earlier and winter arrival has been delayed, so that the vegetative period has extended about 5 days per decade during the last fifty years, and the Mediterranean vegetation seems to move upwards in our mountains. Many other changes have been observed in the last decades in response to this climatic change: more frequent and severe droughts, greater fire risks, greater biogenic volatile organic compound emissions from our ecosystems... The warming and the precipitation decrease forecasted for the next decades, if they occur, will affect the physiology, phenology, growth, reproduction, establishment and, finally, the distribution of organisms, and therefore the structure and functioning of the ecosystems. In fact, it has been already verified in experimental studies simulating warming and drought where some species have been found to be more affected than others and to present altered competitive ability. As a result, the composition of the community has been found to be modified. It has been observed, for example, as the diversity of our shrubland has decreased. In addition to these structural changes, functional changes have also been observed in these studies. One of them is the diminution of the CO₂ absorption caused by the droughts, another is the greater loss of nutrients by leaching after rains in response to the warming. These changes affect and will affect the multiple productive, environmental and social services provided by the terrestrial ecosystems. For example, the role of many of our terrestrial ecosystems as carbon sinks can be seriously compromised during the next decades. In the next years, the policies of „aforestation“ of abandoned agricultural areas and of “reforestation” of disturbed areas would have to consider the conditions that are projected for the immediate future. Among them, it stands out the decreasing water availability as a consequence of both the diminution of precipitations and/or the increase of the potential evapotranspiration, and the greater demand of ecosystems that are more active because of the increase of CO₂ and the temperature. The management of the forested areas has to incorporate a great scale planning that considers the combination of different spaces, as well as their multiple use and the effect of the disturbances, like for example forest fires.

1. Introducción. Los estudios paleoecológicos, históricos, observacionales, experimentales y de modelización en el tiempo y en el espacio

El efecto invernadero está produciendo, y parece que tiene que producir, un aumento de la temperatura y de la sequía en nuestra área (Peñuelas, 1993; Piñol *et al.* 1998; IPCC, 2001; Peñuelas *et al.*, 2002, Peñuelas y Boada 2003). Para conocer mejor en que grado se alteran el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas mediterráneos, se están llevando a cabo un número creciente de estudios, las condiciones experimentales de los cuales se intenta que se acerquen lo máximo posible a las naturales, y se aprovechan los adelantos tecnológicos para aplicarlos a las distintas escalas temporales y espaciales para que nos den idea del alcance de la alteración de los procesos (Peñuelas, 2001).

El estudio de los efectos que estos cambios climáticos tienen sobre nuestros ecosistemas terrestres se lleva a cabo mediante cinco tipos de actividades que recorren diferentes escalas temporales. Abarcan desde los períodos más remotos a los del futuro más inmediato, pasando

por los períodos históricos más recientes:(1) el estudio paleoecológico de testigos sedimentarios de épocas pretéritas, de hace 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,, de los últimos siglos.(3) el estudio de los cambios ecofisiológicos, biogeoquímicos y demográficos de nuestros ecosistemas en respuesta a las cambiantes condiciones climáticas de las 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.

Los estudios paleoecológicos de testigos sedimentarios nos muestran los cambios ecosistémicos asociados a los cambios climáticos de épocas pasadas como el holoceno reciente. Destacan por la posible similitud con el cambio que ahora vivimos las transiciones desde períodos húmedos a más secos, con cambios dramáticos de vegetación y procesos erosivos, como el que tuvo lugar tras el óptimo climático de hace 5-6.000 años, especialmente evidente en zonas áridas y cálidas como las de la Andalucía oriental o Menorca y Mallorca (Peñuelas, 2001), que nos ilustran como pueden ser los escenarios futuros de continuar el cambio climático que vivimos y el previsto por los modelos del IPCC.

Los estudios de épocas más próximas, los últimos siglos, llevados a cabo con anillos de los árboles y con materiales de herbario recolectados en el Levante y Noreste español han mostrado cambios en la morfología y fisiología de las plantas producidos en paralelo a los cambios atmosféricos y climáticos. Se ha comprobado, por ejemplo, que en los últimos dos siglos la densidad estomática ha disminuido en un 21% y la discriminación del ^{13}C en un 5,2% en el conjunto de catorce especies estudiadas, indicando una posible adaptación a las condiciones más cálidas y áridas de la actualidad mediante una mayor eficiencia en el uso del agua (Peñuelas y Matamala, 1990; Peñuelas y Azcón-Bieto, 1992).

Aparte de emplear herramientas paleoecológicas y 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. Para estudiar qué pasa a escala regional y planetaria se emplean técnicas de teledetección. Estas técnicas se basan en qué la luz reflejada, después de incidir en un material, presenta diferentes características dependiendo tanto del tipo de material como de su estado (Peñuelas y Filella, 1998). Los espectroradiómetros instalados en aviones o en satélites pueden medir la biomasa verde por la proporción de radiación reflejada en el infrarrojo y en el rojo. De esta manera, y desde hace unas décadas, se estudia la evolución de las masas vegetales año tras año. Aun así, la estricta estimación de la biomasa, pese a su gran interés, no satisface del todo las necesidades de los ecólogos. Interesa medir, no solo la biomasa, sino también el funcionamiento de la vegetación y, si puede ser, el de los ecosistemas. Ahora disponemos de espectroradiómetros más sensibles, capaces de medir con alta resolución espectral, nanómetro a nanómetro, y espacial, y aportar así información sobre el contenido hídrico y la fisiología de la vegetación (Peñuelas y Filella, 1998). Todo esto es especialmente interesante, por ejemplo, para el estudio de nuestros ecosistemas mediterráneos, a menudo con la biomasa foliar verde durante todo el año. Las nuevas herramientas nos permiten apreciar la práctica inactividad del encinar o de los pinares en verano, o su máxima actividad en primavera, cuando hay agua disponible, o los cambios interanuales. Así pues, en el estudio de los efectos ecológicos del cambio climático y de los otros componentes del cambio global, como por ejemplo los importantes cambios en los usos del suelo, conviene no desaprovechar las nuevas posibilidades abiertas por los adelantos tecnológicos.

Entre estos, están los que están permitiendo, volviendo a la escala temporal, estudiar experimentalmente y con modelos lo que les puede pasar a los ecosistemas de seguir el cambio climático como prevén los modelos climáticos del IPCC. Y en esta misma escala temporal, lo que nos interesa ahora es repasar lo que les ha ocurrido en las últimas décadas o en los últimos años, a los ecosistemas terrestres de nuestro país en respuesta y en interacción con este fenómeno que conocemos como el “cambio climático” asociado al “cambio atmosférico” producido por la actividad humana.

2. El cambio climático de las últimas décadas. España se calienta y seca

En estas últimas décadas, el planeta Tierra se ha calentado. Lo ha hecho por término medio 0,6-0,7° C, pero en muchos lugares de nuestro país, el aumento ha superado con creces 1° C (Piñol *et al.*, 1998; IPCC 1996, 2001; Peñuelas *et al.*, 2002). Es, quizás, el síntoma más claro de que el planeta acentúa su actividad biogeoquímica. La población de una de sus especies, la humana, y el uso que esta especie hace de los recursos y de la energía en sus actividades exosomáticas, como el transporte o la industria, han seguido creciendo exponencialmente. Como resultado, se han producido y se continúan produciendo toda una serie de cambios de carácter global entre los que destaca, por sus efectos sobre los organismos y los ecosistemas, este calentamiento (Peñuelas, 1993). Como consecuencia de la absorción de la radiación infrarroja por los gases invernadero, como por ejemplo el CO₂ o el metano, y de su continuado incremento, prácticamente todos los modelos prevén que este calentamiento se acentúe en las próximas décadas. Centenares de climatólogos, ecólogos, economistas, geógrafos, químicos, abogados y otros profesionales generaron hace dos años el tercer informe del Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC, 2001) auspiciado por la ONU, algunas conclusiones del cual merecen atención. Las evidencias de calentamiento de la Tierra y de otros cambios en el sistema climático son ahora todavía más claras y contundentes que las recogidas en el segundo informe (IPCC, 1996). Las dos últimas décadas han sido las más cálidas del último milenio. Ha disminuido la superficie helada del Ártico en un 15% en 50 años, el nivel del mar ha subido unos 15 cm este siglo pasado, ha cambiado el régimen de precipitaciones en algunas regiones, y ha aumentado la frecuencia y la intensidad de algunos fenómenos como “el Niño”. Todos estos cambios parece que se acentuarán las próximas décadas puesto que la atmósfera sigue cambiando debido a nuestra actividad, una actividad que, como hemos señalado, crece exponencialmente y sigue basada en la combustión de materiales fósiles. Se prevé un aumento de 1 a 5° C durante este siglo dependiendo de la evolución de las emisiones de los gases invernadero. En nuestro país, la temperatura media de muchos sitios ha aumentado más de 1° C los últimos 50 años, y, parece que el “buen tiempo” llega antes. Las temperaturas que hace 50 años se registraban a primeros de abril, se dan ahora a primeros de marzo (Peñuelas *et al.*, 2002). Aun cuando la precipitación no ha disminuido en las últimas décadas (Piñol *et al.*, 1998; Peñuelas *et al.*, 2002), el aumento de temperatura causa una mayor evapotranspiración, de manera que muchas de las localidades y regiones mediterráneas son ahora más cálidas y más secas que en las décadas anteriores. En el observatorio de Roquetes, durante el siglo XX, la evapotranspiración potencial ha aumentado 13 mm y la humedad relativa ha disminuido 0,85% por década (Piñol *et al.*, 1998). Y aun cuando las predicciones climáticas, especialmente las relativas a la precipitación, se hacen extremadamente complejas a nivel local y regional, los 1-3°C de incremento en las temperaturas previstas por muchos modelos de circulación global en la región mediterránea para mediados del siglo XXI, aumentarán todavía más la evapotranspiración.

3. Cambios temporales: Lo primero que se altera son los ciclos vitales de los seres vivos

Nuestra actividad y la actividad de todos los organismos vivos está fuertemente influida por la temperatura. No podemos esperar otra cosa que alteraciones de esta actividad (Fig. 15.1). No nos extrañará, así pues, que el calentamiento se haya traducido ya en cambios significativos en los ciclos vitales de plantas y animales (Peñuelas y Filella, 2001a). Recordemos que el paso por las diferentes fases depende, entre otros factores, de la temperatura acumulada, lo que los biólogos denominamos grados-día, es decir, del total de energía requerida por un organismo para desarrollarse y pasar de un estadio a otro de su ciclo vital. Las evidencias de estas alteraciones en los ciclos vitales son fácilmente observables para todos aquellos que sigan la naturaleza y tengan unos cuantos años, y de hecho ya se han descrito en varias regiones de todo el mundo, desde los ecosistemas fríos y húmedos hasta los cálidos y secos, observando los registros fenológicos disponibles. Estos cambios fenológicos (fenología es la ciencia que estudia estos ciclos vitales de los organismos) se han convertido en el síntoma más claro de que el cambio climático ya afecta la vida. Nuestro país es uno de los sitios dónde los cambios fenológicos observados son más importantes (Peñuelas *et al.*, 2002). Pero observaciones como las encontradas aquí también las hay, con resultados comparables, en cualquier parte del mundo, aun cuando predominen en los países ricos, con mayor número de investigadores y más tradición científica (Peñuelas y Filella, 2001a). En la zona de Cataluña para la que disponemos de mejores datos, las hojas de los árboles salen ahora por término medio unos

Efectos del cambio climático sobre los seres vivos

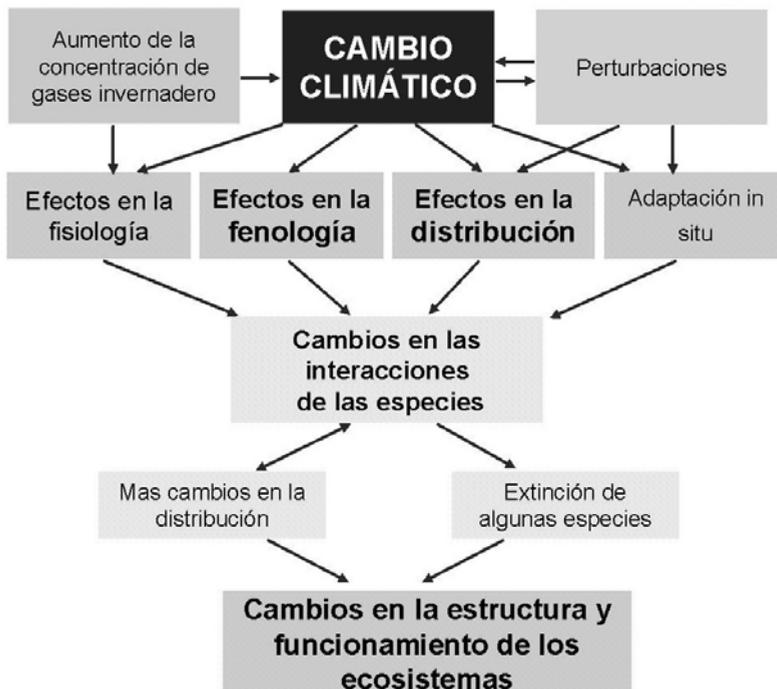


Figura. 15.1. Efectos biológicos del cambio climático. (Basado en Hughes, 2000).

Cambios en el periodo 1952-2000

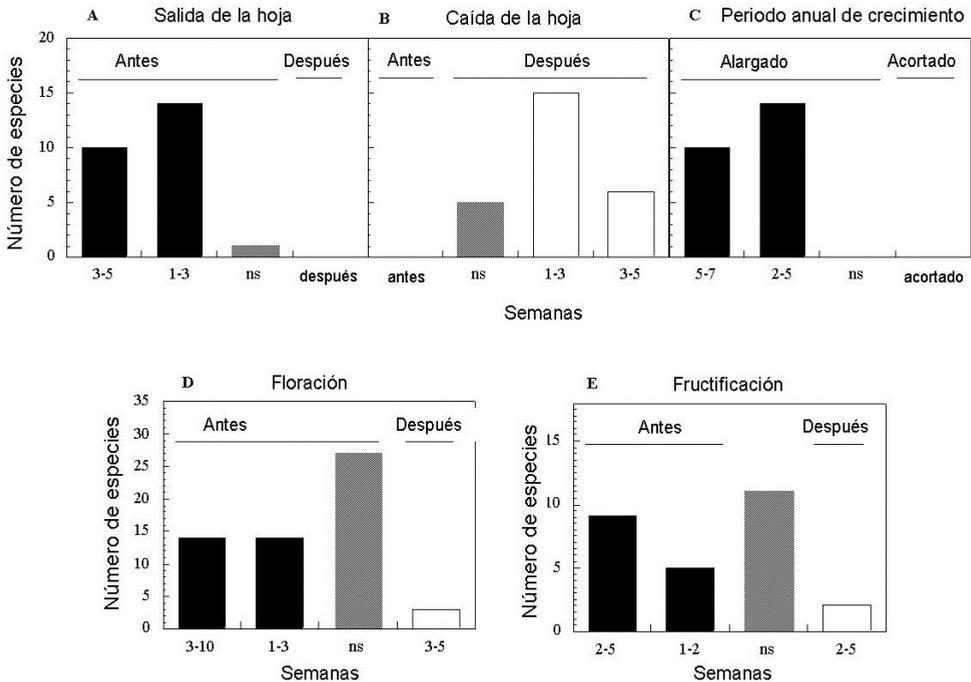


Figura 15.2. Frecuencia de especies vegetales y animales con fenología alterada durante las últimas cinco décadas (desde 1952 al 2000) en Cardedeu (Vallès Oriental). (De Peñuelas *et al.*, 2002).

20 días antes que hace unos cincuenta años. Por ejemplo, el manzano, el olmo o la higuera parece que sacan las hojas con un mes de antelación, y el almendro y el chopo, unos quince días antes, aunque hay otros, como el castaño, que parecen inmutables al cambio de temperatura (seguramente son más dependientes de otros factores como el fotoperíodo o la disponibilidad hídrica). Por otro lado, las plantas también están floreciendo y fructificando por término medio 10 días antes que hace 30 años. 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 11 días. Los amantes de las mariposas lo habrán notado. Aparecen antes, son más activas y alargan su período de vuelo (Fig. 15.3) (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; ha disminuido en este 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) y, por tanto, también ha disminuido el riesgo de malograr hojas y flores jóvenes. Respuestas similares en el adelantamiento de las fenofases de plantas y animales (invertebrados, anfibios, pájaros...), de unos 3-4 días por década en primavera, han sido descritas últimamente en muchos otros lugares del planeta (Peñuelas y Filella, 2001a; Walther *et al.*, 2002; Root *et al.*, 2003; Parmesan y Yohe, 2003), de manera que este parece ser uno fenómeno general, con la variabilidad regional, local y específica propia de todo fenómeno biológico (Peñuelas *et al.*, 2004).

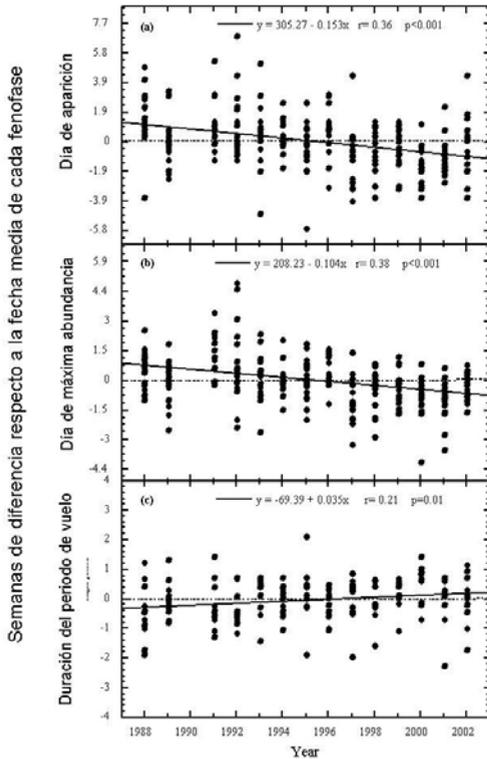


Figura. 15.3. Cambios en la aparición, el pico de abundancia y la duración del vuelo de 13 especies de mariposas en los Aiguamolls de l'Empordà durante los últimos 15 años. (De Stefanescu *et al.*, 2004)

3.1. ... y como resultado llegan las alteraciones de las comunidades

Todos estos cambios fenológicos no son simples indicadores del cambio climático. Tienen una importancia ecológica crítica puesto que afectan la habilidad competitiva de las diferentes especies, su conservación, y, por tanto, la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas. Como la naturaleza no es homogénea, las respuestas al calentamiento son diferentes dependiendo de la especie (y aun de los individuos). Por ejemplo, la genista florece con más de un mes de adelanto, las amapolas lo hacen quince días antes, las encinas una semana, el olivo no se inmuta y el pino piñonero incluso tarda unos días más. 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, 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. El cambio climático parece que también ha alterado sus hábitos. Dado el adelantamiento en la floración y fructificación de las plantas y en la aparición de los insectos, y, por 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; la llegada de algunas aves tan comunes y populares como el ruiseñor, la golondrina, el cuco o la codorniz parece que se está retrasando 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 dónde parten, las regiones subsaharianas, o el de las regiones que cruzan en su ruta migratoria. Así, la sequía y la deforestación del Sahel, y la consecuente carencia de alimento, pueden dificultar la preparación de su viaje y favorecer esta lle-

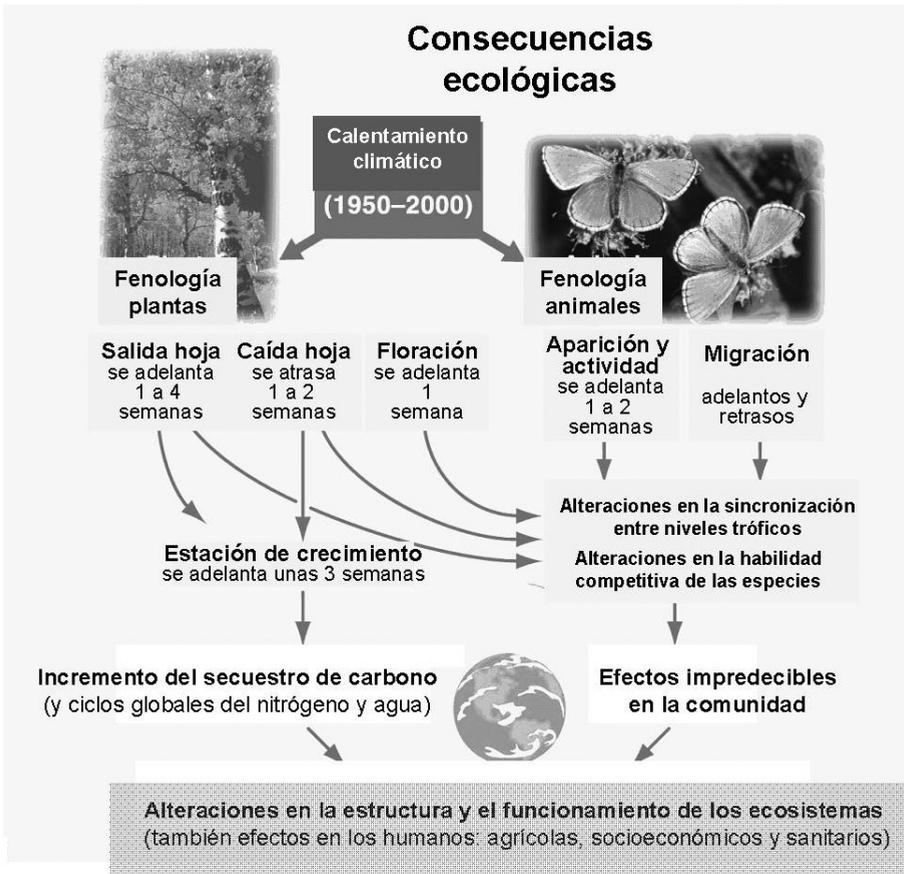


Figura. 15.4. Efectos ecológicos de los cambios fenológicos producidos por el cambio climático. (De Peñuelas y Filella, 2001).

gada más tardía. Todos estos cambios pueden representar una amenaza para algunas aves migratorias que llegan en un momento inapropiado para explotar el hábitat puesto que tienen que competir con las especies que se han quedado durante el invierno y que se encuentran en mejor estado competitivo. De hecho, el declive en el número de estas aves migratorias en Europa en los últimos años puede ser una consecuencia de ello. Por otro lado, hay muchos individuos de especies antes migratorias que aprovechan que nuestro invierno es cada vez más suave y ya no se van de la península. Este es el caso de la abubilla o de las cigüeñas.

3.2. ... y de la actividad de los ecosistemas y la biosfera

Cuando observamos los cambios fenológicos a escala global (Peñuelas y Filella, 2001a) nos encontramos con 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 período productivo. Lo apreciamos tanto en las imágenes de los satélites de observación de la Tierra, como en los datos de concentración atmosférica de CO₂. Para el seguimiento de las masas vegetales desde el espacio se emplea un índice de vegetación normalizado, el NDVI. Este índice se basa en el cociente entre la radiación infrarroja y la roja que la

superficie terrestre refleja hacia el espacio. Cuando más grande es este cociente, mayor es la biomasa verde. Pues bien, este NDVI corrobora 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, como mínimo 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 también 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). Este alargamiento de la estación de crecimiento juega un papel muy importante en la fijación global del carbono, la cantidad de CO₂ de la atmósfera, y en los ciclos del agua y de los nutrientes, y, por tanto, tiene consecuencias muy importantes para el funcionamiento de los ecosistemas, y para el balance de C, ahora tan importante a la luz de los protocolos de Kyoto.

4. Otros cambios en nuestros ecosistemas en respuesta al cambio climático y a las interacciones de este con otros componentes del cambio global

Los ecosistemas terrestres españoles presentan una gran variabilidad climática, una importante complejidad topográfica, unos marcados gradientes en los usos del suelo y en la disponibilidad de agua, y una gran biodiversidad. Seguramente por todo esto son especialmente sensibles a los cambios atmosféricos y climáticos, además de a los cambios en usos del suelo, demográficos y económicos. El cambio climático aumenta el estrés hídrico de nuestra vegetación, la cual a menudo ya vive al límite de sus posibilidades, como en el caso de algunos encinares y pinares que presentan tasas de evapotranspiración casi iguales a las de precipitación. Además de acentuar la poca disponibilidad de agua, el calentamiento acentúa las características propias de nuestros ecosistemas como, por ejemplo, los incendios forestales o la emisión de compuestos orgánicos volátiles. Y además, el cambio climático interacciona con otros componentes del cambio global como, por ejemplo, el propio aumento de la concentración de CO₂ atmosférico.

4.1. Más sequías severas

Los modelos GCM prevén para nuestro país un aumento de la frecuencia e intensidad de los períodos de sequía (IPCC, 2001). De los efectos de períodos cálidos y secos tenemos un ejemplo reciente en el caluroso y seco 1994 o en este verano que acabamos de vivir (2003). Estos episodios afectan profundamente la vegetación mediterránea. El de 1994 dañó severamente muchos bosques y matorrales de la península Ibérica (80% de las 190 localidades peninsulares estudiadas presentaban especies dañadas, Peñuelas *et al.*, 2001b). Las encinas, por ejemplo, se secaron en muchas localidades (Lloret y Siscart, 1995). Estudios isotópicos con C¹³ y N¹⁵ 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 los nutrientes (principalmente fósforo en los suelos calcáreos y nitrógeno en los silíceos) (Rodà *et al.*, 1999, Sardans *et al.*, 2004). 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 afecta-

ción en las solanas) (Peñuelas *et al.*, 2000), 2) la litología del suelo (menor afectación a los suelos profundos y penetrables por las raíces, como por ejemplo los esquistos) (Lloret y Siscart, 1995; Peñuelas *et al.*, 2000), 3) la especie dominante (mayor afectación de encinas que de labiérnagos negros, que crecen menos pero son más resistentes al embolismo, son más eficientes en el uso del agua, y disipan mejor el exceso de energía (Peñuelas *et al.*, 1998)), y 4) la gestión forestal (bosques aclarados menos afectados que los densos) (Gracia *et al.*, 1999a).

El grado de afectación fue diferente dependiendo del tipo funcional y de la historia evolutiva de las distintas especies (Peñuelas *et al.*, 2001b). Los géneros mediterráneos, *Lavandula*, *Erica*, *Genista*, *Cistus* y *Rosmarinus*, en su mayoría arbustivos y evolucionados bajo las condiciones climáticas mediterráneas, es decir, posteriormente a los 3,2 millones de años del Plioceno, fueron aparentemente más afectados por la sequía que los géneros evolucionados con anterioridad, *Pistacia*, *Olea*, *Juniperus*, *Pinus* y *Quercus*, mayoritariamente árboles. Aún así, los géneros mediterráneos 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. Los géneros mediterráneos post-Plioceno parecen más adaptados para responder a un ambiente difícilmente predecible con una gran variabilidad estacional e interanual y sujeto a perturbaciones frecuentes. Entender estas respuestas es importante para prever la futura composición de las comunidades de seguir el cambio climático. Lo discutiremos un poco más al repasar los estudios experimentales simuladores del futuro inmediato (15.7).

4.2. Más incendios

Estas condiciones más cálidas y más áridas, junto con otros fenómenos relacionados con el Cambio Global como el incremento de biomasa y de inflamabilidad asociado al aumento de CO₂, los cambios en los usos del suelo, como por ejemplo el abandono de tierras de cultivo seguido de un proceso de forestación y acumulación de combustible, y/o las prácticas y actividades del creciente número de ciudadanos no acostumbrados al bosque, 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. Ahora bien, para que se produzcan los incendios, tiene que haber un punto de ignición. Actualmente en Cataluña sólo un 7% de los incendios tienen un origen natural y la inmensa mayoría de las igniciones son provocadas por las actividades humanas, sea por negligencia, accidente, o intencionadamente (Rodà *et al.*, 2003). Los incendios, que han aumentado a lo largo del siglo XX (Piñol *et al.*, 1998), ya ahora constituyen una de las perturbaciones más importantes en los ecosistemas mediterráneos (Terradas, 1996).

La relación vegetación-fuego es compleja. El fuego perturba intensamente la vegetación y el paisaje: filtra las especies vegetales y animales que pueden persistir, 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. Pero por otra parte, el fuego ocasiona pérdidas de nutrientes del ecosistema, afecta negativamente a especies de requerimientos forestales estrictos y a las que no tienen mecanismos adecuados de persistencia o dispersión, y puede producir una simplificación en la composición y la estructura de las comunidades. La respuesta de las plantas varía mucho según el tipo y duración del incendio, la capacidad de regeneración de la especie (desde rebrotadoras a germinadoras) o el estado previo al incendio. Aún así, los efectos sobre la vegetación son bastante previsibles. Por ejemplo, si aumenta el número de incendios, aumenta la expansión de especies heliófilas, intolerantes a la sombra y que requieren espacios abiertos. En cambio, disminuye la presencia de las esciófilas, y los fuegos acaban por mantener comu-

nidades en estadios sucesionales tempranos (Terradas, 1996). De hecho, en todas las regiones mediterráneas del mundo, los incendios son considerados un factor ecológico y evolutivo dominante. La vegetación mediterránea ha evolucionado con los incendios, hasta el punto que pueden ser incluso beneficiosos para su regeneración, pero, aún así, dado que la recurrencia de los incendios está aumentando (algunas áreas de España experimentan incendios reiterados: hasta 3-5 incendios en un mismo punto durante los últimos 20 años; Fig. 15.5, Díaz-Delgado *et al.*, 2002), las comunidades pueden acabar sin tiempo para recuperarse, por ejemplo, quemándose antes de que los nuevos individuos puedan llegar a adultos y reproducirse.

En cualquier caso, los incendios contribuyen a una reducción del contenido de materia orgánica del suelo, la cual, a su vez, puede disminuir la medida y la estabilidad de los agregados del suelo. Como, además, hay una disminución de la cubierta vegetal, puede reducirse la infiltración del agua al suelo e incrementarse la escorrentía superficial, con lo que se facilita la erosión del suelo (ver previsiones futuras a 15.7.3).

Desde el punto de vista social y económico, los incendios forestales ponen en peligro vidas humanas y propiedades, eliminan durante mucho tiempo las rentas obtenidas de la madera y alteran paisajes apreciados sentimental y económicamente (Rodà *et al.* 2003).

Recurrencia de incendios >30 ha 1975-1995

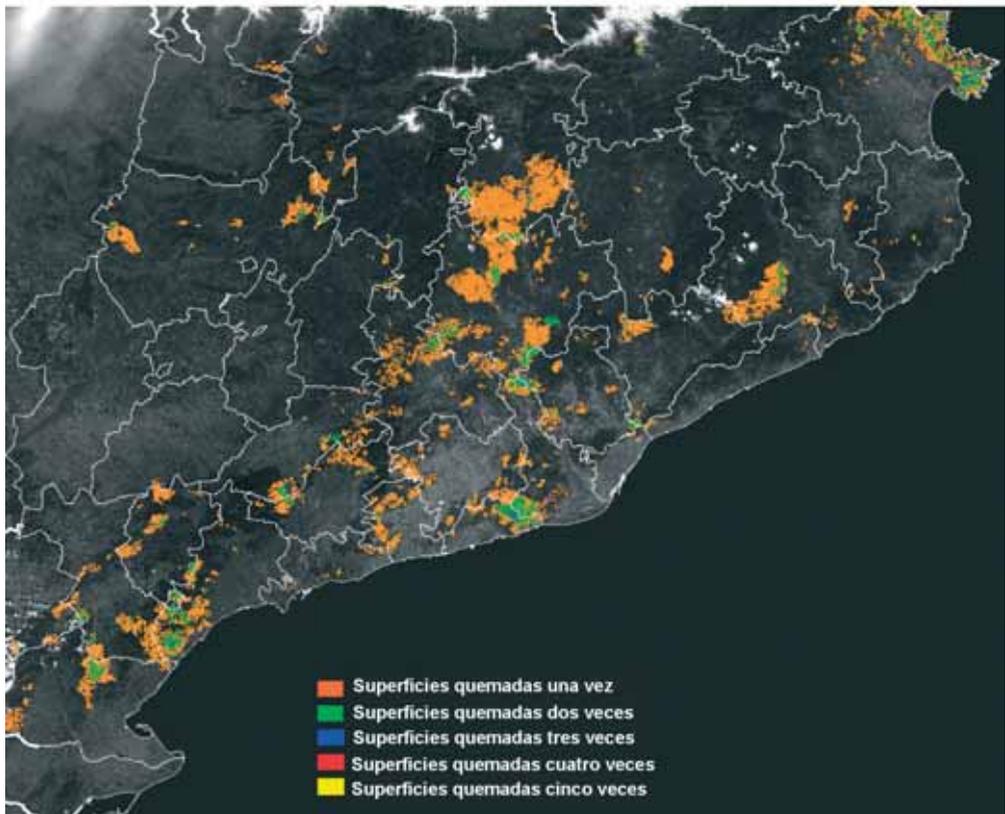


Figura. 15.5. Recurrencia de los incendios forestales en Cataluña entre 1975 y 1995. (De Díaz-Delgado *et al.*, 2002).

El riesgo de incendios intensos y de consecuencias no deseadas de los mismos es pues muy alto en nuestros ecosistemas, sobre todo en los más mediterráneos, y en los más maduros, dónde la fracción de combustible muerto (con menor humedad) aumenta significativamente. Por esto, se han propuesto varias estrategias de gestión contra los fuegos intensos. Así, parece que las prácticas de quema frecuente podrían ser adecuadas para las comunidades jóvenes, mientras que cortar mecánicamente sería más adecuado para las más viejas y desarrolladas. Se han llevado a cabo varios estudios comparando la recuperación después del incendio y de la tala mecánica, pero las respuestas no coinciden y demuestran la necesidad de llevar a cabo estudios en cada ecosistema específico. El conocimiento de la dinámica de la recuperación a corto y medio plazo es básica para la gestión de la comunidad, tanto si se quiere favorecer el progreso hacia estadios más maduros como si se quiere mantener los estadios iniciales para preservar la diversidad de los ecosistemas mediterráneos.

4.3. Más emisión de compuestos orgánicos volátiles

El aumento de temperatura tiene muchos otros efectos directos sobre la actividad de los organismos vivos. Uno importante ambientalmente es el aumento exponencial de la emisión biogénica de compuestos orgánicos volátiles (COVs). Estas emisiones biogénicas de COVs afectan la química atmosférica, no solamente con respecto al ciclo del carbono (emisiones de unas 1500 Tg C año⁻¹) o la formación de aerosoles, sino por su papel en el equilibrio oxidativo del aire (niveles de OH, NOx, O3...) (Peñuelas y Llusia, 2001, 2003). Las emisiones resultan de la difusión de los COVs en un gradiente de presión de vapor desde las altas concentraciones en los tejidos dónde se producen hasta el aire circundante, dónde las concentraciones son bajas como consecuencia de la extrema reactividad de los COVs., por tanto, las emisiones son controladas por los factores que alteran la concentración tisular, la presión de vapor o la resistencia a la difusión hacia la atmósfera. La temperatura incrementa exponencialmente la emisión de estos COVs al activar su síntesis enzimática y su presión de vapor y al disminuir la resistencia a la emisión. Por otra parte, 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. Por tanto, hace falta ver cuál será el resultado final de este antagonismo entre calentamiento y sequía en algo tan importante ambientalmente como es la emisión biogénica de COVs. Aparte de la temperatura y de la disponibilidad hídrica, otros factores ligados al cambio climático y al cambio global controlan las emisiones. Entre estos factores, uno de sorprendente es la concentración de ozono troposférico, uno de los productos de estos COVs, en lo que sería un fenómeno de retroalimentación positiva de la contaminación por ozono (Llusia *et al.*, 2002).

Ligada con el cambio climático, una de las funciones más importantes que parecen tener algunos de estos COVs, como por ejemplo el isopreno y los terpenos, en la fisiología vegetal, es la de actuar como elementos termoprotectores. *Quercus ilex* emplearía estos compuestos como estabilizadores de las membranas celulares y, más concretamente, aquellas membranas íntimamente relacionadas con los fotosistemas, y también como desactivadores de los radicales oxidados para protegerse de las altas temperaturas del verano (Peñuelas y Llusia, 2002). Pero además de “refrigerar” la planta, estas emisiones de COVs podrían retroalimentar negativamente el calentamiento del propio clima atmosférico, al actuar como aerosoles que disminuyen la irradiancia. Hará falta estudiarlo, porque también podrían retroalimentar positivamente el calentamiento a través de su efecto invernadero directo, al absorber la radiación infrarroja, e indirecto, al alargar la vida al metano y otros gases invernadero (Peñuelas y Llusia, 2003). Estamos ante un ejemplo más del importante papel que juegan los ecosistemas

sobre el mismo clima y el posible cambio climático, aparte del más conocido e importante efecto sobre el balance del CO₂ en la atmósfera.

4.4. Más nitratos en el agua

Recordemos que los procesos biogeoquímicos dependen de la temperatura y que entre ellos podemos citar otro que ahora preocupa como componente importante del cambio global en cualquier parte del mundo y en muchas zonas de España en particular: la progresiva eutrofización, enriquecimiento en nutrientes, sobre todo nitratos, y especialmente en las aguas subterráneas. Aquí va ligada en muchos casos al exceso de purines, pero el aumento de temperatura, o las sequías no son del todo ajenas a este fenómeno. 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. De hecho, en la Fig. 15.6 vemos los resultados de estudios experimentales en matorrales (sección 15.7.2) donde se aprecia como el calentamiento, y también la sequía, aumentan la liberación de nitratos a los lixiviados del suelo.

Otro ejemplo de alteración biogeoquímica lo tenemos en la estimulación de la descomposición por el calentamiento. La falta de agua, por el contrario, la retarda. Convendrá estudiar el balance de la interacción de estos dos factores sobre el ciclo de la materia y el funcionamiento de nuestros ecosistemas mediterráneos (Emmet *et al.*, 2003).

4.5. Efectos directos del aumento de CO₂ sobre los ecosistemas

De hecho, todos estos factores ahora comentados, disponibilidad de agua, temperatura, incendios, COVs y nutrientes, interaccionan con el principal factor generador del cambio climático, el propio aumento de CO₂ atmosférico. Sobre los efectos directos de este aumento de

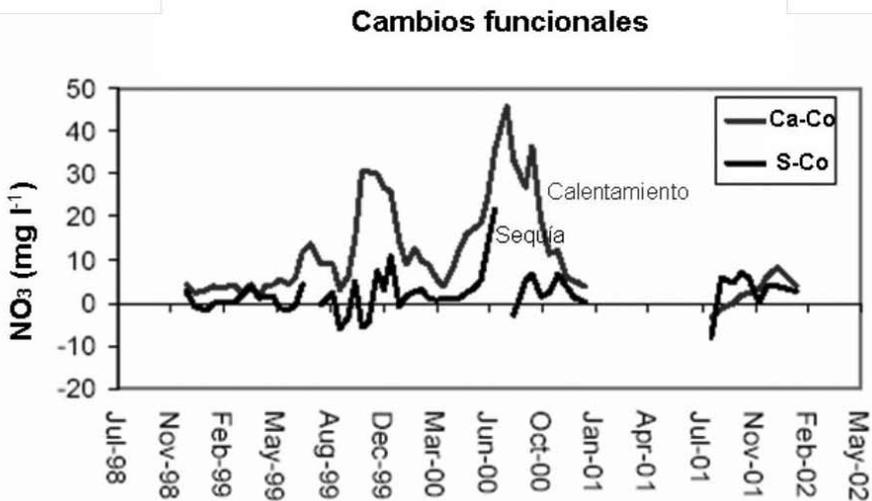


Figura 15.6. Ejemplo de cambio funcional ecosistémico producido por el cambio climático en un matorral de *Calluna vulgaris* en Holanda: Liberación de nitratos al agua del suelo en respuesta a un calentamiento de alrededor de un grado centígrado y a una disminución del 33% de la humedad del suelo. Se representa la diferencia respecto a parcelas control. (Ca-Co diferencia entre calentamiento y control, S-C diferencia entre sequía y control) (Basado en Emmet *et al.*, 2004).

CO₂ atmosférico se han llevado a cabo miles de estudios (Peñuelas, 1993; Korner, 2000; Peñuelas 2001).

Los estudios se llevan a cabo en plantas crecidas a distintas concentraciones de CO₂ en sistemas experimentales que van desde cámaras controladas hasta sistemas de fumigación al aire libre, pasando por invernaderos y fuentes naturales de CO₂. La mayor parte de especies estudiadas bajo concentraciones crecientes de CO₂ han mostrado mayores tasas fotosintéticas, mayores productividades y menores concentraciones tisulares de nitrógeno, cuando menos en los estudios llevados a término a corto plazo y con plantas jóvenes (Peñuelas *et al.*, 1995; Lopez *et al.* 1997). También reducen la transpiración (menor conductancia estomática y a veces menor número de estomas) y aumentan así la eficiencia en el uso del agua, entendida como los gramos de biomasa asimilados por gramo de agua transpirada. 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 (Peñuelas, 1993; Lopez *et al.* 1997) (Fig. 15.7). Por ejemplo, los efectos hídricos parecen más acentuados en nuestras condiciones de sequía mediterránea que no en las propias del centro y norte de Europa, o los efectos del ozono vienen moderados por el cierre estomático producido por el CO₂. Las respuestas al CO₂ son distintas dependiendo de las especies (Peñue-

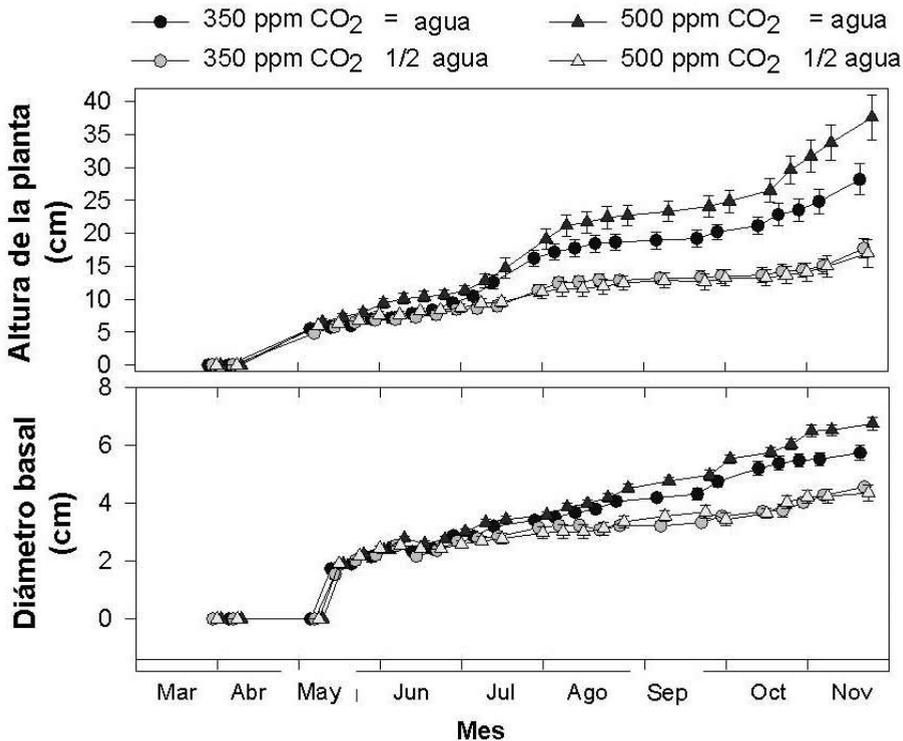


Figura 15.7. Crecimiento de plántulas de encina en condiciones de CO₂ y agua controladas. El agua se dosificó reproduciendo el clima mediterráneo de Prades (= agua) o bien la mitad de la precipitación habitual (1/2 agua). El CO₂ se mantuvo a concentraciones de 350 y 500 ppmv (De López *et al.*, 1997).

las *et al.*, 2001a), e incluso de los genotipos (Castells *et al.*, 2002), lo cual podría llevar a cambios a nivel de comunidad, a medida que aumenta la concentración de este gas.

De todos modos, no está claro lo que puede pasar a largo plazo y en las complejas condiciones de los ecosistemas. Conviene ser prudente en la extrapolación a partir de experimentos que han estado mayoritariamente llevados a cabo en condiciones muy controladas, con plantas aisladas, jóvenes y a corto plazo. Por ejemplo, estas respuestas podrían amortiguarse con el tiempo. En algunas plantas ha habido aclimatación de la fotosíntesis o han desaparecido las reducciones en las concentraciones de elementos como el N tras seis años de crecimiento a alto CO₂ (Peñuelas *et al.*, 1997). Tampoco hay una respuesta única entre las especies con respecto a la química foliar (Peñuelas *et al.*, 2001a). Aún así, y por otra parte, la vegetación actual parece presentar una mayor eficiencia en el uso del agua y una menor concentración de nitrógeno y otros elementos diferentes del carbono que no la vegetación de hace unos decenios, tal y como han puesto de manifiesto los estudios morfológicos, químicos e isotópicos de los especímenes de herbario de Cataluña (Peñuelas y Matamala, 1990; Peñuelas y Azcon-Bieto, 1992). Estos estudios isotópicos indican también que los ecosistemas mediterráneos podrían responder a la mayor demanda de N disminuyendo las pérdidas, incrementando la fijación y aprovechando la creciente fijación y deposición antropogénica (Peñuelas y Filella, 2001b).

5. Se producen así cambios estructurales y de distribución espacial

Todos estos cambios funcionales en respuesta al cambio climático y a los cambios atmosféricos pueden acabar afectando la estructura de los ecosistemas. Así, si se acentúan las distintas respuestas fenológicas entre las especies, se repiten a menudo sequías severas como la de 1994, olas de calor como la del 2003, los incendios aumentan y/o el CO₂ tiene efecto, se pueden producir cambios importantes en la composición y estructura de los ecosistemas terrestres del país.

¿Hasta qué punto tienen las plantas y animales capacidad para adaptarse o aclimatarse rápidamente a estos cambios climáticos? Desde un punto de vista evolutivo las especies tienden a ser bastante conservadoras y a responder a las perturbaciones más con la migración que con la evolución. 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. Conviene recordar que estos procesos requieren un tiempo. De todos modos, recientemente se ha comparado la distribución de la vegetación actual del Montseny con la del 1945 y se ha podido apreciar una progresiva sustitución de los ecosistemas templados (los hayedos) por los mediterráneos (encinares) (Peñuelas y Boada, 2003). Además, han aumentado los hayedos en las altitudes máximas (1.600-1.700 m). También las landas 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 1.400 m (Fig. 15.8). Las condiciones progresivamente más cálidas y áridas, pero también los cambios de usos del suelo, principalmente el abandono de la gestión tradicional, como por ejemplo la práctica desaparición de los incendios asociados a la ganadería (ahora están prohibidos en el parque del Montseny), son la base de estos cambios, en un ejemplo paradigmático de como interactúan los distintos componentes del cambio global.

Desplazamientos altitudinales de los biomas

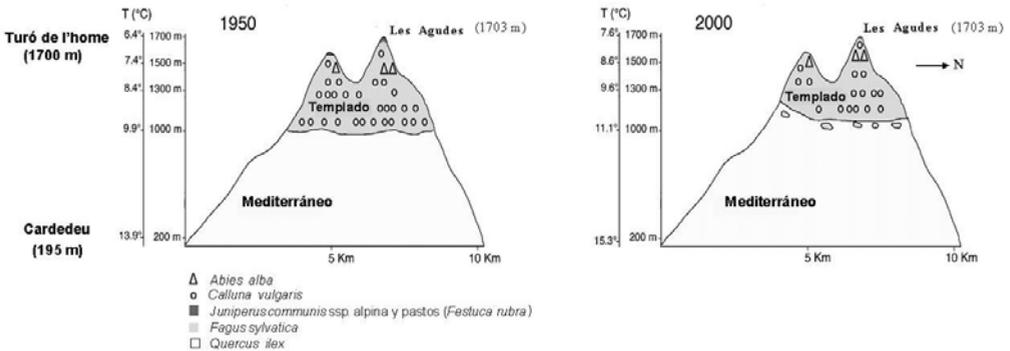


Figura. 15.8. Esquema de los desplazamientos altitudinales de la vegetación del Montseny durante los últimos 50 años. (Basado en Peñuelas y Boada, 2003).

Los estudios paleoecológicos sugieren que muchas especies vegetales pueden migrar con suficiente rapidez como para adaptarse al cambio climático, pero solamente si existen ecosistemas contiguos no perturbados, lo que nos recuerda la importancia de la fragmentación de los ecosistemas naturales como otro factor del cambio global. Y la fragmentación es elevada en muchas zonas de nuestro país. Sólo hace falta observar una foto aérea de las comarcas de Barcelona. 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.

Estos efectos del calentamiento no nos han de extrañar porque es bien conocido que los regímenes climáticos determinan la distribución de las especies y de los biomas a través de los límites específicos de cada especie con respecto a la temperatura y la disponibilidad de agua. Y todo esto no sólo hace referencia a las plantas; los animales no son menos sensibles. Al contrario, responden más rápidamente dada su movilidad. Se han documentado muchos desplazamientos de especies animales relacionados con el clima. Se han descrito desplazamientos de 35 a 240 km hacia el Norte durante el siglo XX en 34 especies de mariposas con distribución europea incluyendo áreas ibéricas (Parmesan *et al.*, 1999).

6. El futuro de nuestros ecosistemas terrestres ante el cambio climático previsto para las próximas décadas

Entre los ecosistemas terrestres del país, los bosques y matorrales se han extendido las últimas décadas como resultado del aumento de temperatura, del aumento de CO₂, y/o del aumento de fertilizantes en el ambiente (eutrofización), 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 impactos regresivos sobre los ecosistemas terrestres. De hecho, estos ecosistemas terrestres son en la actualidad en una parte importante resultado de la actividad humana. 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 garantizan el mantenimiento de la diversidad de estas regiones mediterráneas. La mayoría de estos ecosistemas muestran una gran resiliencia a las perturbaciones y usualmente se recuperan por un proceso de autosucesión.

Aún así, los frecuentes incendios forestales de los últimos años han quemado decenas de miles de hectáreas, de manera que el resultado final con respecto al crecimiento o disminución de nuestros bosques, no está del todo claro. Lo que sí podemos decir es que en Cataluña, por ejemplo, según estimaciones provisionales, el verano de 1993 (fecha de las ortoimágenes del Instituto Cartográfico de Cataluña que sirven de base por elaborar el Mapa de Cubiertas de Cataluña), la superficie de los bosques con un recubrimiento de cubierta de al menos un 5% era 1.217.599 ha, el equivalente al 38% de la superficie total.

La disponibilidad hídrica es el factor crítico para evaluar los efectos del cambio climático sobre estos ecosistemas terrestres. En efecto, tanto el alargamiento de la vida de las hojas de los caducifolios descrita en los apartados anteriores como la aceleración de la renovación de las hojas de los perennifolios apreciada en estudios recientes (Gracia *et al.*, 2001; Sabaté *et al.*, 2002), fenómenos asociados al incremento de la temperatura, 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 por 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 importantes que van desde la reducción de la densidad de árboles hasta cambios en la distribución de especies (Gracia *et al.*, 2002). En casos extremos, áreas actualmente ocupadas por bosque pueden ser sustituidas por matorral, y áreas actualmente ocupadas por matorrales pueden padecer erosión.

En nuestro país se llevan a cabo estudios experimentales en los que se manipula experimentalmente la temperatura y la disponibilidad de agua del ecosistema para estudiar los cambios funcionales y estructurales que resultarían de cumplirse las previsiones de los modelos climáticos de un aumento de la temperatura y de una sequía creciente en el sur de Europa. Entre los ecosistemas terrestres, los bosques y los matorrales mediterráneos, los más abundantes en nuestro país, están siendo objeto de estudio en los últimos años respecto lo que aquí nos ocupa: la respuesta al cambio climático.

6.1. Los bosques mediterráneos

Como es bien sabido, la disponibilidad hídrica constituye uno de los factores más determinantes del crecimiento y la distribución de las especies vegetales mediterráneas. Los modelos de cambio climático prevén un aumento de la temperatura en las zonas de clima mediterráneo como la nuestra, lo cual implicaría un aumento en la evapotranspiración que, según los mismos modelos, no iría acompañada de un aumento en las precipitaciones. Por tanto, la disponibilidad hídrica de los bosques mediterráneos podría disminuir en las próximas décadas, aún más de lo que lo ha hecho durante las últimas.

Para estudiar los efectos de una disminución en la disponibilidad hídrica en ecosistemas forestales mediterráneos, se está realizando un experimento en el encinar de Solana de los Torners (Serra de Prados, Tarragona). Se trata d'un bosque de unos seis metros de altura y una densidad media de 16.617 pies ha⁻¹, dominado por *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* y *Arbutus unedo*. El experimento consiste en la exclusión parcial del agua de lluvia y de la escorrentía superficial, con lo cual se logra una disminución de un 15% de la humedad del suelo. Esta disminución retarda los ciclos del agua, del C, del N y del P, y afecta la ecofisiología y demografía de las especies. De hecho, viene a corroborar estudios anteriores en los mismos bosques de Prades en que en unos experimentos de fertilización e irrigación se comprobó que el agua afectó el crecimiento diametral, y el nitrógeno a la dinámica foliar (Sabaté y Gracia, 1994;

Rodó *et al.*, 1999). El tratamiento de sequía actual ha reducido el crecimiento diametral de los troncos en un 37%, pero no todas las especies son afectadas por igual. Algunas resultan bastante sensibles como *Arbutus unedo* y *Quercus ilex*, que muestran respectivamente, un crecimiento diametral 77% y 55% menor en condiciones de sequía, mientras que otras como *Phillyrea latifolia* no experimentarían ninguna disminución apreciable en su crecimiento diametral (Fig. 15.9). La mortalidad de los individuos muestra un patrón parecido, puesto que *Arbutus unedo* y *Quercus ilex* muestran una mortalidad más elevada que *Phillyrea latifolia*. Bajo esas condiciones de sequía (15% de disminución media de la humedad del suelo), la acumulación de biomasa total aérea del bosque ha menguado un 42% (Ogaya *et al.*, 2003).

Por tanto, el experimento ha puesto de manifiesto que bajo condiciones más áridas que las actuales, los bosques mediterráneos pueden menguar bastante sus tasas de crecimiento y por tanto, su capacidad para secuestrar carbono atmosférico. Además, como 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, como es natural, las especies más resistentes a la sequía.

De todos modos, las predicciones nunca son fáciles dada la complejidad de la vida. Los efectos del cambio climático se manifiestan en la dinámica de las poblaciones vegetales a través del establecimiento de nuevos individuos y de la mortalidad de los establecidos. El balance entre estos dos procesos nos indica las tendencias de las comunidades. En este experimento, se ha estudiado la aparición y supervivencia de nuevas plántulas de encina y labiérnago negro (*Phillyrea latifolia*), las dos especies arbóreas dominantes. Estas especies presentan en el bosque estudiado distintas estrategias de reclutamiento: plántulas de rebrote y de germina-

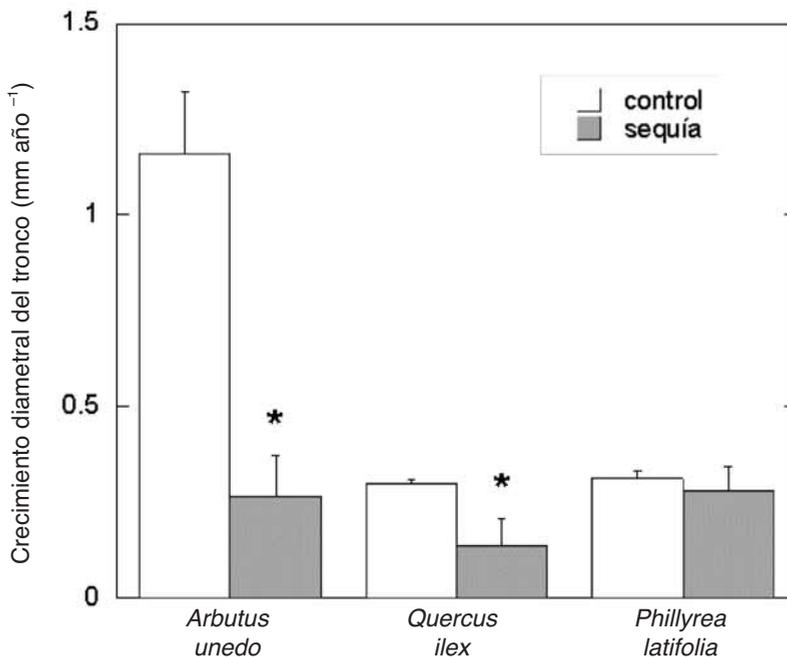


Figura. 15.9. Distinta respuesta a la sequía (disminución del 15% de la humedad del suelo) en las tres especies dominantes del encinar de Prades. (Basado en el estudio de Ogaya *et al.*, 2003).

ción de semilla, respectivamente. Los resultados indican que la aparición de nuevas plántulas de labiérnago negro 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 pueden variar según la fase de desarrollo: los adultos de encina parecen menos resistentes a la sequía que los de labiérnago negro, 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 dónde las plántulas se puedan instalar.

6.2. Los matorrales mediterráneos

También se llevan a cabo estudios de las respuestas al cambio climático del otro gran grupo de ecosistemas terrestres, los matorrales. Destaca el de calentamiento con técnicas no intrusivas llevado a cabo en el Garraf (Barcelona). Hasta ahora se habían usado varias técnicas para manipular la temperatura del ecosistema, como radiadores de infrarrojo, cables enterrados e invernaderos, pero estos métodos implican perturbaciones no deseadas de algunos parámetros físicos (luz, viento o humedad relativa) o incluso de una parte del ecosistema (suelo). Una técnica nueva, el calentamiento nocturno pasivo, es la que ahora se emplea en los matorrales del Parque Natural del Garraf, en los que se manipula la temperatura del ecosistema evitando estos inconvenientes.

El calentamiento nocturno pasivo se induce cubriendo, durante la noche, unas parcelas del ecosistema con toldos hechos de un material refractario a la radiación infrarroja. De esta manera queda retenida una parte de la energía acumulada por el ecosistema durante el período de luz solar. Con esta metodología se aumenta alrededor de 1° C la temperatura del ecosistema sin alterar otras variables ambientales. La sequía se induce con la misma tecnología pero cubriendo las parcelas con toldos de plástico impermeable mientras duran las lluvias (Beier *et al.*, 2003).

Estos estudios muestran que la magnitud de la respuesta al calentamiento y a la sequía parece 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 (Fig. 15.10). También depende de la estación del año: los procesos son más sensibles al calentamiento en invierno que no en verano, y, como pasaba en los bosques, las respuestas son también dependientes de la especie, e incluso del individuo (Peñuelas *et al.*, 2003).

La diferente dirección de la respuesta al calentamiento dependiente de la estación del año está relacionada con el efecto que el frío invernal tiene sobre la fisiología de las especies mediterráneas. Para nuestra sorpresa, los resultados muestran que las condiciones de alta radiación y relativamente bajas temperaturas pueden afectar la actividad fotoquímica de estas plantas incluso más que no el estrés producido por la sequía estival (Oliveira y Peñuelas, 2001, 2002).

El experimento de Garraf representa una de las localidades más secas y cálidas de un proyecto a escala europea del estudio de los efectos del cambio climático sobre las comunidades arbustivas, de manera que se estudian los efectos del cambio climático a lo largo de un gra-

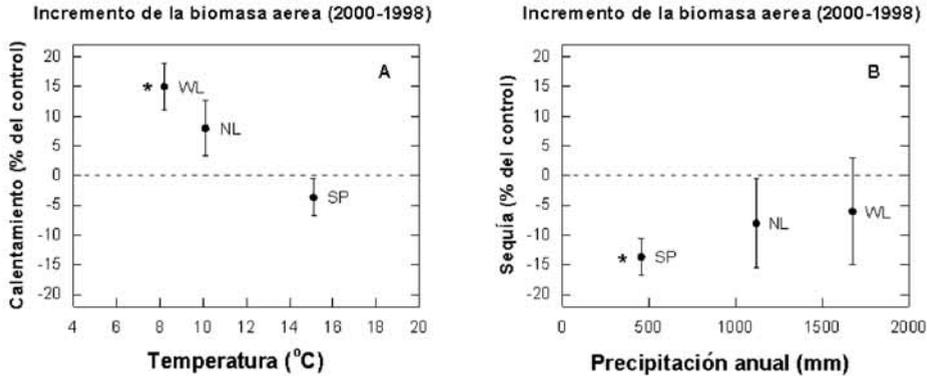


Figura 15.10. Cambios relativos en la acumulación de biomasa aérea en matorrales de ericáceas en tres países europeos (Gales –WL–, Holanda –NL–, y España –SP–) producidos por un calentamiento de aproximadamente 1°C y una sequía de 20-30% de disminución de la humedad del suelo y representados aquí en función de la precipitación anual y de la temperatura media anual. ($p < 0,05$, diferencia con el control). (De Peñuelas *et al.*, 2003).

diente latitudinal y climático. En este gradiente el calentamiento aumenta entre 0-24% la respiración del suelo mientras que la sequía la disminuye uno 12-29%. Por otra parte, la descomposición de la hojarasca no se ve afectada a largo plazo, aun cuando a corto plazo la sequía retrasa la descomposición. A lo largo del gradiente climático sólo se observan tasas positivas de mineralización del N cuando la humedad del suelo es superior al 20% pero está por debajo del 60%. Es en este rango dónde se observa una relación positiva con la temperatura del suelo (Emmet *et al.*, 2003).

Se comprueba, así pues, que los cambios de temperatura y de humedad afectan el desarrollo de la vegetación y el funcionamiento de los ecosistemas, por ejemplo alterando los ciclos del carbono o del N o los balances de energía (Beier *et al.*, 2003; Emmet *et al.*, 2003; Peñuelas *et al.*, 2003). La Fig. 15.6 nos muestra como ejemplo de cambio funcional provocado por el cambio climático los resultados de estudios experimentales en matorrales holandeses dónde se aprecia como el calentamiento aumenta la liberación de nitratos en los lixiviados del suelo.

Los experimentos de sequía y calentamiento llevados a cabo en el Garraf indican que la sequía hace disminuir el número de plántulas y su respectiva riqueza de especies (Fig. 15.11). Esta disminución también se da, pero en proporciones mucho menores, en el tratamiento de calentamiento. 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. 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, idiosincrática (Lloret *et al.*, 2004).

Todos estos estudios sugieren transformaciones importantes en la composición de las comunidades vegetales como consecuencia del cambio climático. Estas transformaciones pueden ser rápidas si las fluctuaciones interanuales son importantes, y si existen características del medio que determinan umbrales de respuesta en condiciones extremas.

Toda esta complejidad no hace nada fácil predecir el sentido y la intensidad de las respuestas de estos ecosistemas al cambio climático, pero estos estudios muestran que habrá

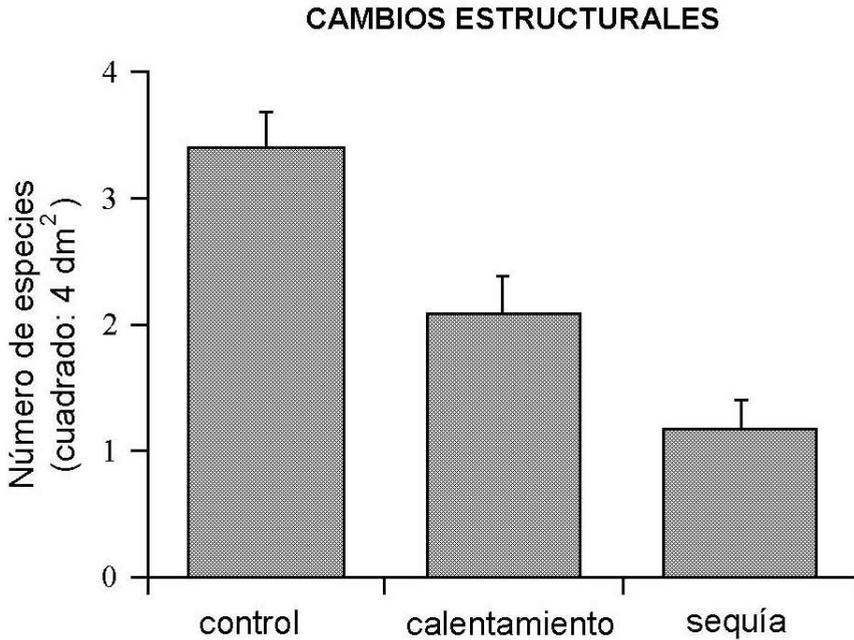


Figura. 15.11. Ejemplo de cambios ecosistémicos estructurales producidos por el cambio climático: Disminución de la densidad de especies reclutadas en parcelas de matorrales mediterráneos del Garraf sometidos a 1°C de calentamiento o a una disminución de la humedad del suelo de 20%. (Basado en el estudio de Lloret *et al.*, 2004).

efectos importantes. Lo que sí es cierto, es que en cualquier caso, las predicciones de la condición de los ecosistemas mediterráneos 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 ser disponible debido a las inherentes variabilidad e impredecibilidad del sistema climático a nivel regional, y en especial en nuestra región mediterránea. Convendrá también recordar que es muy probable que los cambios y las respuestas no sean simplemente lineales. Tampoco se ha de olvidar que la región mediterránea vive, además del cambio climático y atmosférico, y tal y como ya se ha señalado, el abandono de tierras de cultivo y la fragmentación de los ecosistemas como dos grandes cambios en los usos del suelo. Con todo esto, podemos prever que de continuar las cosas como ahora, en las próximas décadas es fácil que haya más ecosistemas en estadios sucesionales tempranos y de menor complejidad ecológica.

6.3. Y en casos extremos, erosión y desertización

Las disminuciones de la productividad vegetal y de la reproducción en respuesta a la sequía (o en menor grado 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 este 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. 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. De hecho, los riesgos de incendios y erosión son los más graves para los matorrales mediterráneos, especialmente en las zonas más áridas.

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 períodos 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 previo uso agrícola, 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 cacería podría disminuir y la cantidad de carbono almacenada y absorbida también. Es decir, que los bienes y servicios de los ecosistemas pueden ser alterados profundamente.

7. Alteraciones de los bienes y servicios de los ecosistemas terrestres

Desde el punto de vista antrópico, los ecosistemas terrestres son sistemas multifuncionales, que cumplen tres grandes tipos de funciones (Rodà *et al.*, 2003): productivas, ambientales y sociales. En su función productiva, suministran bienes naturales renovables, como los alimentos, las medicinas, 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 y del agua (por ej. prevención de la erosión), o 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, así como el paisaje agradable que constituyen, funciones que dan pie a actividades económicas importantes como el turismo y el excursionismo. Está claro que los cambios que producen los cambios climático y atmosférico tendrán un impacto sobre muchos de estos bienes y servicios y, por tanto, impactos sobre los sistemas socioeconómicos (Winnet, 1998), y también está claro que las influencias del cambio climático son difíciles de separar de las de los otros componentes del cambio global como los cambios atmosféricos, o los cambios en los usos del suelo. De entre estas funciones y servicios ecosistémicos nos interesa especialmente tratar aquí la que hace referencia al almacenaje de carbono por las implicaciones que tiene en todos estos servicios puesto que es la base de la producción vegetal que los sustenta y por las implicaciones que tiene en el balance de CO₂ atmosférico, casi seguro origen último del fenómeno que aquí nos ocupa, el cambio climático.

7.1. *Los balances de carbono en los bosques y matorrales*

Cuando hablamos de balances de carbono, la cuestión que permanece detrás es hasta que punto los bosques y matorrales están actuando como fuentes o como sumideros y acumuladores de carbono. En este balance intervienen muchos procesos complejos, sometidos a muchas interacciones. A continuación presentaremos los puntos más importantes que pueden explicar el balance de carbono. Cerrar este balance al detalle no es una tarea fácil, y más cuando intervienen en el análisis escalas de tiempo y espacio diferentes. También aparecen incertidumbres con respecto a la comprensión de como afectan de forma combinada las condiciones ambientales que interaccionan con los procesos implicados. Se ha adelantado mucho en los últimos años, pero todavía queda mucho por investigar.

El balance de carbono depende de forma importante de dos procesos esenciales que forman parte de la actividad de los organismos: la fotosíntesis y la respiración. Conviene decir que aunque por sus resultados lo parezcan, fijación o liberación de carbono del ecosistema no son pasos inversos del mismo proceso; son procesos independientes en cuanto a su evolución, localización y bioquímica.

Entradas de carbono: la fotosíntesis

La fotosíntesis es la vía por la cual los productores primarios incorporan CO_2 construyendo la materia orgánica. Se realiza en los cloroplastos de las plantas. De forma simplificada se puede decir que estos productores primarios retiran CO_2 de la atmósfera reduciéndolo, merced a los electrones que proporciona el agua y la energía de la luz, produciendo así la materia orgánica y liberando oxígeno. El carbono reducido almacena la energía de origen lumínico en forma de energía química en la materia orgánica: la biomasa. Esta vía depende de las condiciones ambientales. De entrada se necesita luz y agua; pero también los nutrientes que forman parte de la maquinaria fotosintética y de otros componentes de la materia viva (nitrógeno, fósforo, potasio, etc.). Para hacer llegar estos nutrientes a las hojas, dónde las plantas tienen los cloroplastos, se tienen que transportar desde el suelo dónde las plantas tienen las raíces, y por esto la planta necesita agua y energía que los haga subir. Además, esta actividad de la maquinaria viva también depende de la temperatura; a temperaturas bajas se para, y sometida a temperaturas demasiado altas se desorganiza, oscilando la temperatura óptima entre 15 y 25 grados centígrados dependiendo de los organismos. Al evaporarse el agua que sube desde las raíces hasta las hojas, la transpiración, además de hacerles llegar nutrientes, permite de refrigerarlas. En este camino del agua, se abren los estomas de las hojas y dejan salir el agua hacia la atmósfera y entrar el CO_2 , necesario por la fotosíntesis.

Dicho esto, queda claro que la fotosíntesis va muy ligada a las condiciones ambientales, y que si éstas son modificadas por un cambio climático, las plantas pueden resultar muy afectadas. Ya hemos visto en los apartados anteriores algunos de estos efectos. En nuestras condiciones mediterráneas el clima se caracteriza por la carencia de agua en verano, coincidiendo con el período de más energía de radiación disponible y más altas temperaturas. Por otro lado, las bajas temperaturas de invierno, aunque no de forma excesiva, reducen la actividad fotosintética. Son la primavera y el otoño los períodos de más actividad al coincidir la disponibilidad de agua y temperaturas óptimas para la actividad de las plantas, sobre todo en primavera. Si esta carencia de agua se acentúa, la actividad fotosintética se verá complicada. Cerrar los estomas debido a la carencia de agua significa cerrar la entrada de CO_2 y detener la fotosíntesis, así como la refrigeración de las hojas, que reciben en el caso mediterráneo un exceso de radiación en verano. Si el CO_2 se hace más abundante en la atmósfera, como se observa que pasa a resultas de la actividad humana, puede incrementarse la facilidad de captación de este gas, necesari-

rio para llevar a cabo la fotosíntesis, a través de los estomas. La demanda evaporativa de la atmósfera, como se ha dicho en apartados anteriores, tiende a estimular la transpiración. Si esto se acentúa y además no incrementa la disponibilidad de agua –más bien se prevé una reducción de lluvia en las zonas mediterráneas– las plantas mediterráneas verán acentuado su estrés hídrico y disminuidas sus opciones de llevar a cabo la fotosíntesis. Además, la cantidad de agua que dejarán las plantas en el suelo será menor de la que dejan ahora, quedando más secas en los períodos de sequía y resultando más sensibles a quemarse y favoreciendo la propagación de incendios (como también se ha mencionado anteriormente). La mayor disponibilidad de CO₂ puede amortiguar el efecto de la carencia de agua, al hacer más eficiente su uso, pero el mantenimiento de esta eficiencia a largo plazo no está claro, y puede no ser suficiente para compensar esa carencia de agua.

Salidas de carbono: la respiración

La respiración es la vía por la cual los organismos utilizan la energía química almacenada en la materia orgánica. Este proceso es muy general y no sólo lo realizan las plantas que hacen la fotosíntesis, también lo realizan los animales y los microorganismos (bacterias y hongos). Así, de manera simplificada y más común, se puede decir que mientras se oxida la materia orgánica, se consume oxígeno, produciéndose CO₂ y agua, y se aprovecha la energía química del carbono reducido durante la fotosíntesis. De esta manera, el CO₂ encuentra su camino de regreso a la atmósfera. Por tanto, los productores primarios hacen fotosíntesis y respiran, y dependen de ellos mismos para producir materia orgánica y utilizar la energía química que en ella ha quedado depositada. Por esto, se denominan organismos autótrofos, y su respiración es la respiración autotrófica.

La diferencia entre el carbono fijado en la fotosíntesis (*producción primaria bruta*) y la respiración autotrófica nos da el primer nivel del balance de carbono, llamado *producción primaria neta*. Este balance nos explica el crecimiento y el mantenimiento de la biomasa. Para que un sistema, bosque o matorral, mantenga su estructura o la incremente, la producción primaria neta no puede ser negativa. Además, como de este balance positivo de carbono dependen el resto de organismos del ecosistema, se tiene que producir lo suficiente como para compensar también el crecimiento y la respiración de los otros organismos del ecosistema que no son autótrofos, los llamados heterótrofos. Estos organismos dependen de la materia orgánica fijada por los productores primarios, y a su respiración, que funciona igual que la de las plantas, se la denomina heterotrófica. Aquí tenemos un segundo nivel del balance de carbono. La *producción neta del ecosistema*, es decir, la diferencia entre la *producción primaria neta* y la respiración heterotrófica.

Todavía hay un tercer nivel del balance de carbono, que corresponde al nivel del bioma, o lo que se denomina la *producción neta del bioma*. Este nivel incorpora el espacio y su heterogeneidad a una escala mayor. Es decir, los matorrales y bosques están sometidos a perturbaciones, como por ejemplo el fuego, que acaban oxidando parcialmente la materia orgánica del ecosistema y devolviendo CO₂ a la atmósfera al reducir la estructura. El balance a nivel de bioma incorpora pues el retorno de CO₂ debido a las perturbaciones, integrando con respecto al balance de carbono escalas de paisaje más grandes, con ecosistemas en diferentes estadios de recuperación tras las perturbaciones a las que han estado sometidas en algún momento de su historia o desarrollo.

Volviendo a la producción primaria neta, esta producción constituye la acumulación de estructura del ecosistema, pero también, si los compuestos de carbono son móviles, como por ejemplo el almidón, constituye las reservas de energía que la planta puede utilizar en

períodos en que la fotosíntesis no es posible, ya sea porque es de noche o por el estrés hídrico como se ha mencionado anteriormente. La respiración depende del sustrato (la materia orgánica que se oxida) y del oxígeno, que es lo suficientemente abundante en la atmósfera. En este caso no se necesita ni la luz, ni el CO₂ (poco abundante comparado con el oxígeno), ni el agua que no sea la ya presente en la matriz celular. Como resultado, la respiración, como la fotosíntesis, está condicionada por la temperatura que afecta mucho la actividad metabólica, pero no por los otros factores que modulan la fotosíntesis, y no se detiene mientras el organismo disponga de sustrato para respirar. Por tanto, la respiración aumenta con el incremento de temperatura, y lo hace, además, con una mayor intensidad que la fotosíntesis. El aumento de la temperatura es una de las variables del cambio más aceptadas en el marco del cambio climático, por tanto, la producción primaria neta se puede ver reducida al no incrementarse de forma equivalente la fotosíntesis. Es más, si nos encontramos en condiciones de carencia de agua, en que la fotosíntesis está detenida y la respiración continúa activa, la producción primaria neta puede incluso ser negativa. Ahora bien, si la temperatura aumenta demasiado también se llega a una situación en que la maquinaria metabólica se desorganiza como ya se ha mencionado en el caso de la fotosíntesis. Si la respiración autótrofica va consumiendo las reservas de carbono, el bosque o matorral puede ir perdiendo estructura, por ejemplo hojas, e incluso llegar a episodios de mortalidad si el consumo de las reservas de algunos individuos es total. Por esto, las reservas de carbono son tan importantes para explicar la superación de períodos de estrés ambiental, como por ejemplo el producido el año 1994, ya mencionado anteriormente, en el que merced a las reservas de almidón de las encinas de las montañas de Prades, estas reconstruyeron sus copas después de perder prácticamente todas las hojas (Gracia *et al.*, 1996, 1999a).

La renovación foliar

Otros aspectos relacionados con la dinámica del carbono de las plantas, ligados a la producción primaria neta, tienen que ver con cómo estas plantas mantienen sus estructuras. Por ejemplo, la renovación foliar, que se puede representar por la vida media de las hojas, está muy ligada a la temperatura. Se ha observado en el caso de árboles de hoja perenne, como la encina, que un incremento de temperatura puede acelerar su dinámica foliar disminuyendo la duración de las hojas en las copas, y que esto se acentúa aún más en condiciones de sequía. La vida media de las hojas de esta especie es de 2,8 años en el Montseny donde la temperatura media es de 10 grados centígrados y llueve 700 mm anuales, y de 1,7 años en Sevilla, donde la temperatura mediana es de 18,8 grados y llueve 535 mm anuales (Gracia *et al.*, 2001). Esto que se observa en las hojas, también puede ser válido para las raíces finas, que en promedio duran poco más de 100 días en el encinar de Prades, y que en condiciones de sequía desaparecen (López *et al.*, 1998, 2001a, 2001b). Por tanto, ambas estructuras necesitan utilizar más carbono móvil de reserva para hacer frente a su renovación. Si el cambio climático apunta hacia un incremento de las temperaturas, se deduce que la renovación foliar y de las raíces finas se verá afectada con una aceleración. Por otra parte, en el caso de los árboles de hoja caduca en invierno (como es el caso de hayas y robles), ya se ha comentado en apartados anteriores que la duración de las hojas se está alargando. Esto quiere decir que las sacan antes y las pierden más tarde, haciendo que el período de actividad vegetativa, y por tanto, de producción, sea más largo. Ahora bien, si estas especies se han de enfrentar por el cambio climático con períodos de sequía más acentuados de lo habitual, lo pueden pasar mal. No hemos de olvidar que las hojas de un caducifolio son más tiernas y más sensibles a las pérdidas de agua que las de un perennifolio de hoja esclerófila como la encina, y que por tanto, aguantan peor las pérdidas de agua ante un incremento de estrés hídrico.

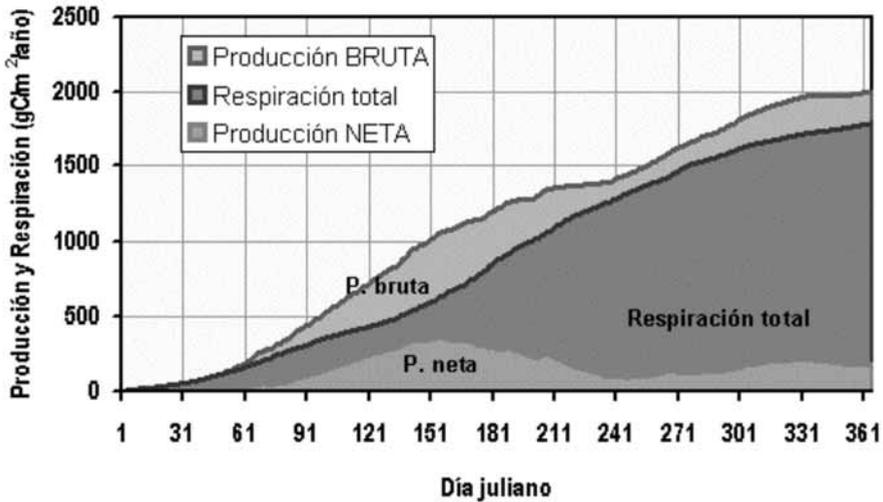
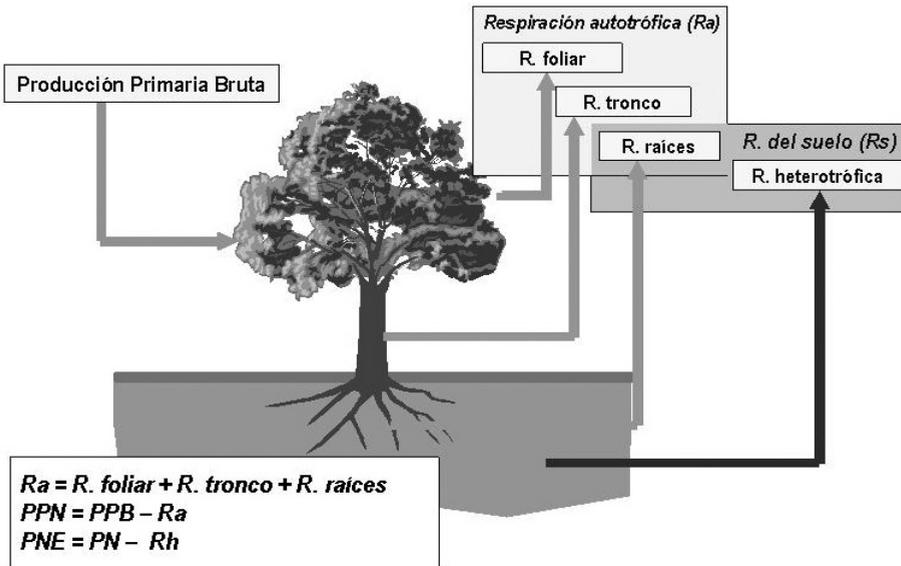


Figura 15.12. Arriba: Representación esquemática y simplificada de los principales componentes para el cálculo del balance de carbono en los bosques y matorrales. Abajo: La producción y la respiración son, a escala anual, del mismo orden de magnitud. El balance de carbono es el resultado de restar estos dos grandes flujos de signo contrario. (Datos de un bosque mediterráneo tipo).

La respiración heterotrófica y el balance de carbono del ecosistema

La respiración heterotrófica, como la autotrófica, también depende de la temperatura; pero se basa en la utilización por parte de los organismos heterótrofos de la materia orgánica construida previamente por otros organismos, los productores primarios. Esta materia orgánica puede ser procesada cuando todavía forma parte de otros organismos vivos, cuando todavía es biomasa, como por ejemplo lo hacen los insectos defoliadores que se alimentan directamente de la biomasa foliar de las plantas, o también los vertebrados herbívoros. Pero

también puede ser procesada cuando esta materia orgánica ya no es viva, constituyendo lo que se denomina la necromasa. En este caso los organismos se denominan descomponedores. Esta necromasa se acumula por la fuerza de la gravedad en el suelo, y, por tanto, la actividad de descomposición es muy importante en este compartimiento de los bosques y matorrales. La actividad de descomposición la llevan a cabo muchos animales del suelo, hongos y bacterias. Por tanto, la respiración del suelo tiene dos componentes importantes: la respiración autotrófica que realizan las plantas en las raíces y la respiración heterotrófica que sobre todo resulta de la actividad de descomposición de la materia orgánica del suelo. La respiración heterotrófica del suelo depende de la temperatura como se ha mencionado anteriormente, pero también es muy importante el contenido de agua del suelo. Para acceder al sustrato (las estructuras de la necromasa) los principales organismos descomponedores (bacterias y hongos) necesitan un medio mínimamente húmedo. Por tanto, en períodos en que el suelo esté muy seco, como en verano, pese a que las temperaturas sean lo suficientemente altas, esta actividad de respiración se verá reducida. Así pues, si el cambio climático genera suelos más secos, la actividad de descomposición se verá frenada y con ella la reposición de los nutrientes libres y en solución en el agua del suelo que no pueden así volver a ser utilizados por las plantas.

Hasta ahora hemos descrito algunos procesos y componentes importantes del balance de carbono y como éstos pueden ser afectados por las condiciones ambientales. Pero para poder cuantificarlos y evaluar su importancia es necesario medirlos y entender como funcionan en relación a las variables ambientales como son la radiación, la temperatura, la disponibilidad hídrica en los ecosistemas... Esto se ha hecho y se continúa haciendo en distintos experimentos mediante técnicas diversas, algunas de las cuales se han expuesto en apartados anteriores. Estas técnicas consisten en la medida del intercambio de agua y CO₂ en distintos compartimientos del ecosistema. Este es el caso de medidas experimentales que se realizan en el encinar del Montseny con cámaras diseñadas para medir el flujo del suelo, de troncos y de las copas (Sabaté *et al.*, en preparación). Este tipo de medidas también se están comparando con otras técnicas como la *eddy* covarianza que estima de forma integrada la producción neta del ecosistema. Esto se está realizando en el encinar de Puechabon (cerca de Montpellier, Francia) dónde disponen de los equipamientos y las condiciones idóneas para aplicar esta metodología. En la figura 15.13 se presentan los valores obtenidos en un encinar mediterráneo. Por lo general, se puede decir que el balance de carbono a nivel de ecosistema (producción neta del ecosistema) es un valor relativamente pequeño (140 g C m⁻² año⁻¹) que depende de la diferencia entre dos números mucho más grandes, la producción primaria bruta (1602 g C m⁻² año⁻¹), y la respiración total del ecosistema (1462 g C m⁻² año⁻¹).

Por otra parte, para entender los flujos de carbono es importante cuantificar las cantidades de carbono que tenemos en los bosques. Para la parte aérea, se disponen de buenas bases de datos como las proporcionadas por los inventarios forestales, como es el caso los IEF (Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña), así como los nuevos inventarios estatales. La parte menos conocida corresponde a la biomasa subterránea, que en los bosques mediterráneos es muy importante y puede ser en el caso del encinar más del 50% de la biomasa total (5.932 g C m⁻² frente a los 5393 g C m⁻² de carbono de la biomasa aérea). A este carbono debemos añadir la necromasa acumulada en el suelo, que muy frecuentemente es superior al carbono total de la biomasa, aunque la información no es tan abundante como la disponible para la biomasa aérea. En el caso del encinar de la figura 15.13 es de 10237 g C m⁻². Actualmente hay en marcha proyectos europeos que tienen por objetivo la creación de bases de datos conjuntos, combinando los datos de los inventarios forestales clásicos con las de las bases de datos de los inventarios de suelos. Estas bases de datos sirven para cuantificar el carbono en el momento actual y permiten hacer proyecciones de futuro como veremos a continuación.

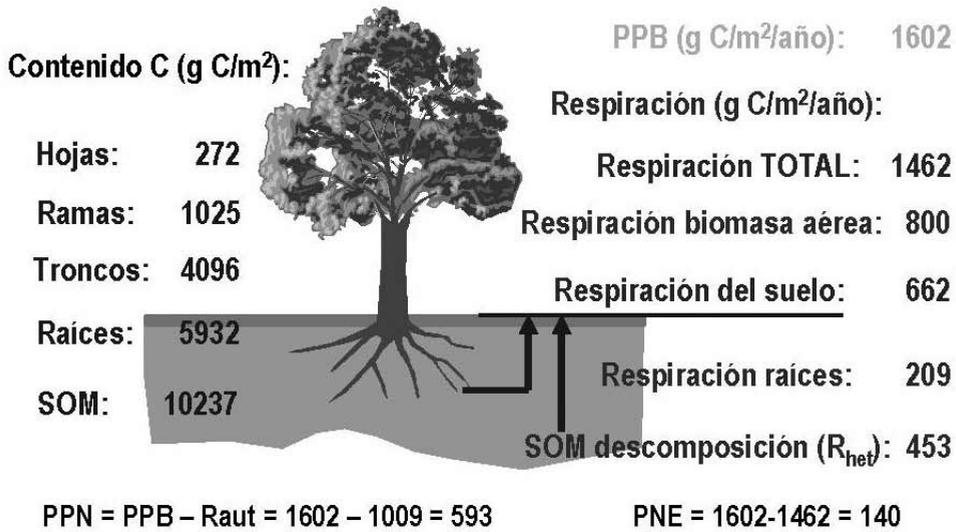


Figura 15.13. Contenido y flujos de carbono en un encinar tipo (datos de Prades, Montseny y Puechabon).

Los modelos en la exploración de escenarios futuros

La comprensión de estos procesos permite su modelización en función de las condiciones ambientales. Esto es lo que se está haciendo en el marco de diferentes proyectos europeos (LTEEF, LTEEF-II, SilviStrat, ATEAM) con el modelo GOTILWA+ que se está aplicando en diferentes tipos de ecosistemas (Gracia *et al.*, 1999b; Sabaté *et al.*, 2002). Este modelo, desarrollado en el marco de condiciones mediterráneas aun cuando se está aplicando en toda Europa, describe el balance de carbono y el del agua entre otros, siguiendo los procesos anteriormente mencionados y partiendo de la situación presente tal y como reflejan los inventarios forestales y de suelos. Para aceptar los resultados de un modelo como GOTILWA+ hace falta verificar y comprobar que el modelo reproduce los valores de determinadas variables de forma equivalente a los valores independientemente obtenidos en el campo (ver Kramer *et al.*, 2002).

Este proceso es muy laborioso y representa una retroalimentación constante de mejora conforme se incorporan mejores descripciones de los procesos o se dispone de nuevos datos que permiten su verificación. Por otra parte, no hemos de olvidar que si bien los resultados de las proyecciones de un modelo hacia el futuro dependen del propio modelo (procesos que describe y de cómo lo hace), también dependen de los escenarios de cambio climático con los que el modelo se confronte. Es decir, cuando hablamos de cambio climático, esto puede significar muchas cosas distintas dentro de un abanico de escenarios generados con diferentes criterios y asunciones de partida. Por lo general, podemos decir que la mayoría de los escenarios de cambio climático prevén un incremento de temperatura, además del de CO₂, y en la zona mediterránea, una disminución de la precipitación alrededor de un cinco a diez por ciento. Para analizar los impactos de cada escenario climático sobre los ecosistemas, se tiene que describir cuidadosamente cuáles son las condiciones ambientales de la proyección climática futura. Esto permite interpretar diferentes respuestas del ecosistema dependiendo de la combinación de condiciones ambientales exploradas y a las que pueden quedar expuestos nuestros ecosistemas en un futuro.

El esquema de la figura 15.14 resume el procedimiento seguido para simular la situación en Cataluña. La información estructural del bosque se ha obtenido de las parcelas del Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña (Gracia *et al.* 2000). De las 10644 parcelas muestreadas entre 1988 y 1994 se han considerado 147 parcelas representativas de las especies más ampliamente distribuidas. En cada comarca se ha seleccionado las parcelas de cada especie que más se aproximan a la densidad media de árboles y al área basal de la especie en la comarca. Las características del suelo, especialmente en lo que hace referencia a la textura, contenido de materia orgánica y otros propiedades relacionadas con la reserva hídrica, se han obtenido de las parcelas de Cataluña de la “Red de seguimiento de los daños (Nivel I) en los bosques de España durante 1987-1996” (Montoya y López Arias, 1997). Para llevar a cabo estas simulaciones se requieren los valores de variables climáticas (radiación solar incidente, precipitación, temperatura máxima y mínima, déficit de vapor de agua en el aire, velocidad del viento y concentración de CO₂ atmosférico). Esta información se ha elaborado a partir de los datos del Servicio Meteorológico de Cataluña. Además de la situación actual, se generó un escenario de cambio climático asumiendo un incremento gradual de la temperatura de 0.04° C/año, un incremento anual de un 1% de CO₂ y una disminución de las precipitaciones de un 0.03 % por año; que equivale a un escenario de tipo medio de los previstos por el IPCC.

Utilizando el sistema de información geográfica MiraMón (Pons, 2001) se han interpolado los resultados para la representación cartográfica de la figura 15.15. La producción neta del ecosistema (Figura 15.15a) es en promedio 60 g C m⁻² año⁻¹. Resulta de una producción primaria bruta (fijación de carbono) de 1522 g C m⁻² año⁻¹ y una respiración total (incluyendo la heterotrófica) de 1462 g C m⁻² año⁻¹ (Fig. 15.15b,c). Durante los próximos

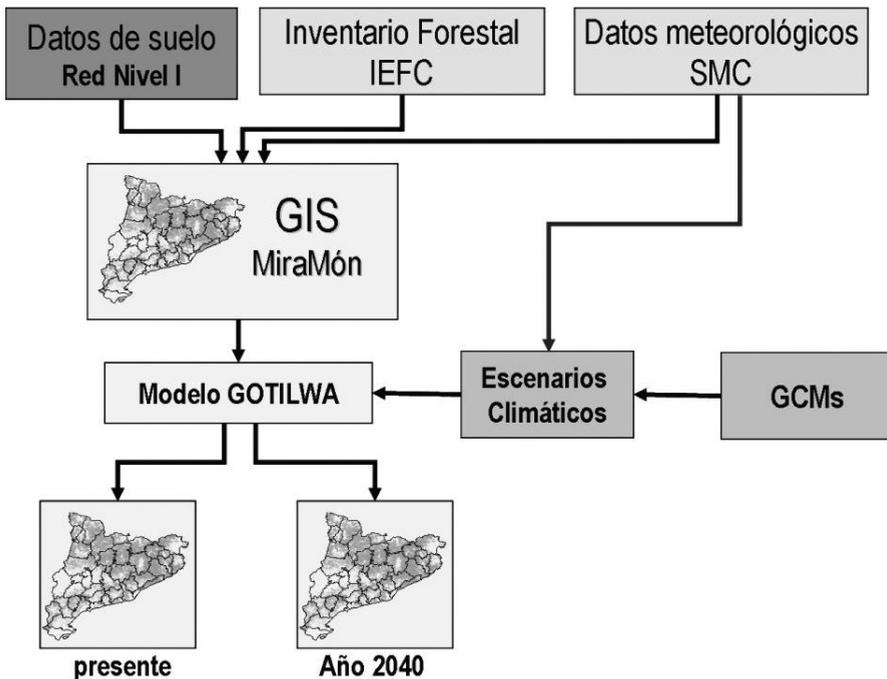


Figura 15.14. Representación esquemática del método de análisis basado en la aplicación del modelo GOTILWA+ para simular la situación actual y la esperable en el 2040 en los ecosistemas forestales de Cataluña.

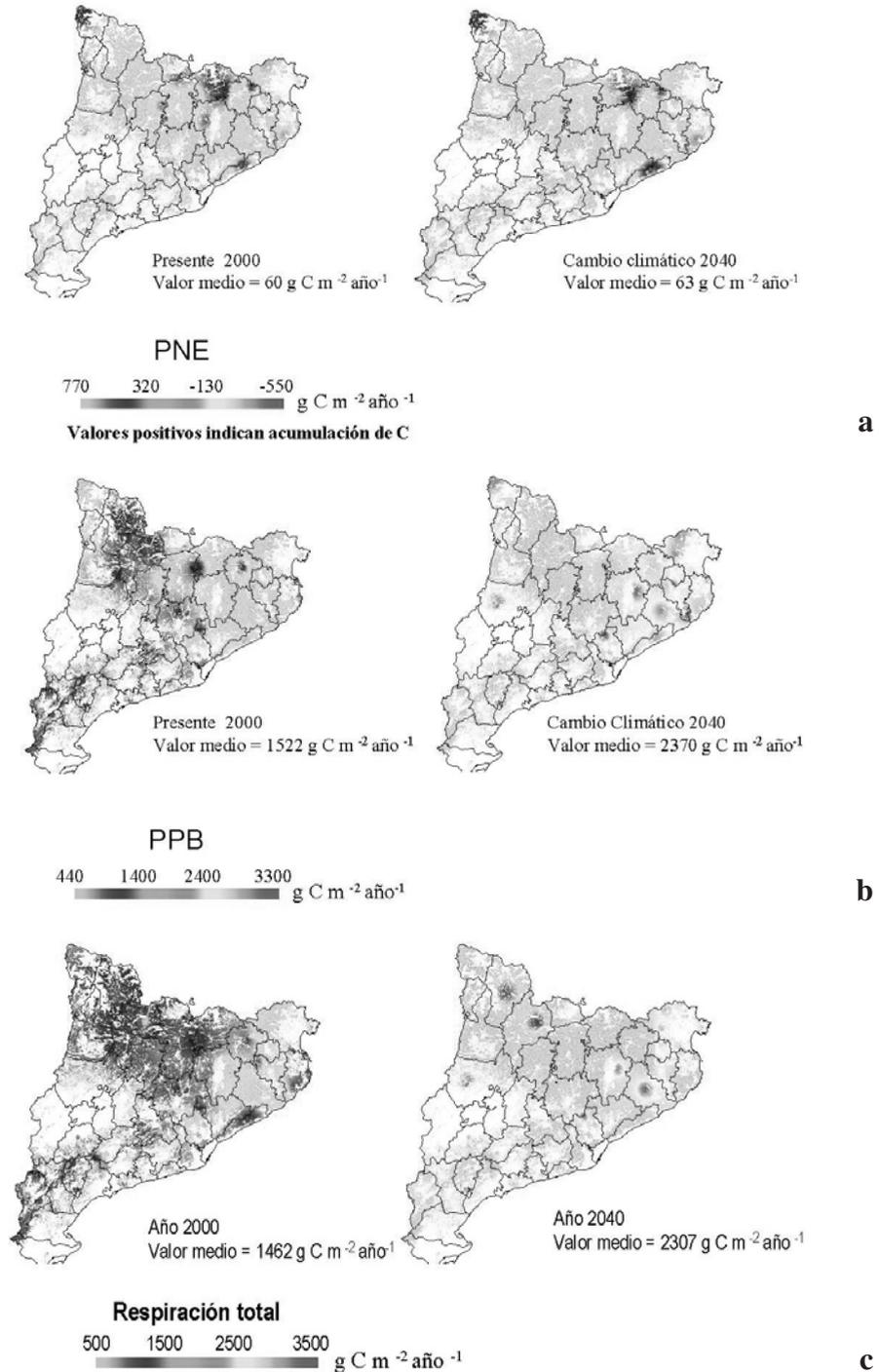
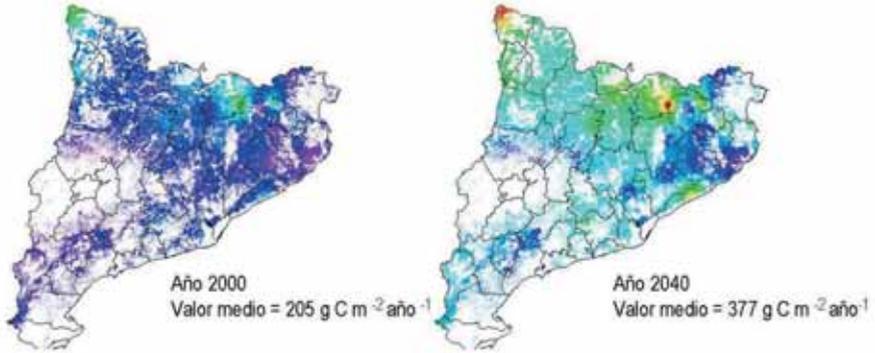
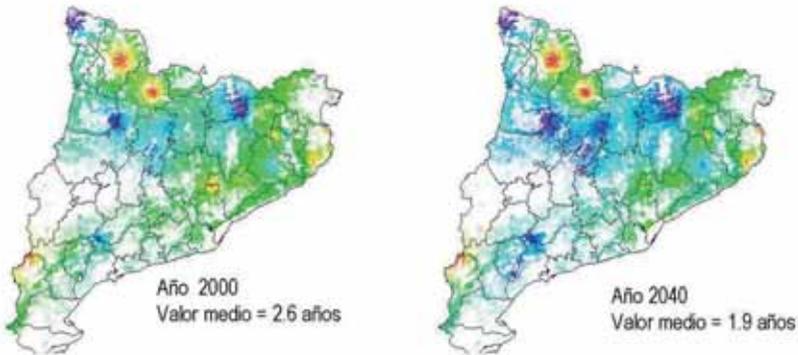


Figura. 15.15 Representación cartográfica de los resultados del análisis simulador esquematizado en la Fig. 15.14 para simular la situación actual y la esperable en el 2040 en los ecosistemas forestales de Cataluña. a) Producción neta del ecosistema. b) Producción primaria bruta (fijación del carbono). c) Respiración total del ecosistema. d) Producción de hojarasca. e) Vida media de las hojas. f) Reserva hídrica en los suelos forestales.



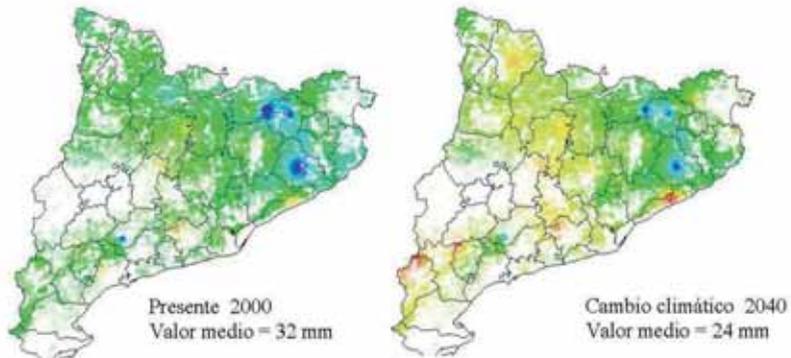
Producción de hojarasca
0 300 600 900 g C m⁻² any⁻¹

d



Vida media de las hojas
1 2 3 4 años

e



Agua en el suelo
0 20 40 60 80 mm

f

cuarenta años la producción neta del ecosistema varía poco ($63 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) pese a que sus componentes incrementan considerablemente. La producción bruta en el año 2040 incrementa un 56% respecto del actual (hasta $2370 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) y la respiración total lo hace en un 58% (hasta $2307 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) (Fig. 15.15). A este incremento de la respiración contribuye el incremento de la producción de hojarasca, que pasa de $205 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ a $377 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en el año 2040 (Fig. 15.15d), es decir, aumenta el 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 (Fig. 15.15e). 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 (Fig. 15.15f), lo que representa una disminución del 25% de la reserva hídrica; hecho particularmente crítico en un ambiente con déficit hídrico estival como es ahora la región mediterránea. Según estos resultados es fácil comprender que el papel de muchos de nuestros bosques como sumideros de carbono puede verse seriamente comprometido durante las próximas décadas.

8. Implicaciones y perspectivas para la gestión

Con todos estos estudios vemos como los cambios atmosféricos y climáticos afectan de manera importante al funcionamiento y la estructura de nuestros ecosistemas terrestres tanto por sus efectos propios como por sus interacciones. Para conocer y gestionar mejor en qué grado lo hacen, son necesarios nuevos estudios experimentales en condiciones lo más próximas posible a las naturales, y que aprovechen los adelantos tecnológicos, por ejemplo, aplicándolos a los estudios del pasado remoto y próximo y a la teledetección. Ni que decir tiene, además, que se tienen que buscar las sinergias propias de la interdisciplinariedad. Estos ejemplos de trabajos que aquí hemos presentado resumidos pretenden ir en esta línea.

En cualquier caso, los ecosistemas mediterráneos presentan una extraordinaria variedad orgánica en el espacio y el tiempo, además de una gran resiliencia. Esta heterogeneidad multidimensional y resiliencia son el resultado de la coevolución con los humanos y sus actividades. 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 del atractivo escénico y de la utilidad económica de estos ecosistemas terrestres. La introducción de estrategias multiuso para la gestión y rehabilitación de los ecosistemas terrestres mediterráneos 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.

He aquí algunas ideas sobre hacia dónde parece que podría ir la gestión de los ecosistemas terrestres en relación al cambio climático.

—En los próximos años, las políticas de "aforestación" de espacios agrícolas abandonados y de reforestación de zonas perturbadas tendrían que tener en cuenta las condiciones que se están proyectando para el futuro inmediato. Entre estas destaca la de una decreciente disponibilidad hídrica como consecuencia tanto de la disminución de las precipitaciones y/o del aumento de la evapotranspiración potencial como de la mayor demanda de unos ecosistemas más activos.

–La gestión de los espacios forestales, y de los naturales por lo general, tiene que incorporar una escala de paisaje, donde se incluya una planificación a gran escala que considere la combinación de espacios de tipo diverso, así como su múltiple uso y el efecto de las perturbaciones, como por ejemplo los incendios forestales.

–La política de búsqueda e inventariado de recursos tendría que hacer un esfuerzo en la cuantificación del carbono en la biomasa subterránea y en los suelos, además del de la biomasa aérea, puesto que estos datos son urgentemente necesarios.

–Para paliar el cambio climático a través de una mayor captación y menor pérdida de CO₂ se tendría que actuar sobre la aforestación y la reforestación como se ha señalado antes, y además, se tendría que alargar la inmovilización del carbono en los productos forestales y proteger los suelos.

–La gestión forestal tendría que incorporar el cambio de condiciones ambientales, por ejemplo en el momento de definir las intensidades de intervención y su frecuencia. Por ejemplo, reducir las densidades de rebrotes en bosques de alta densidad se ha visto como una manera efectiva de disminuir el impacto de sequías extremas.

–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 94 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 tendría que apoyar las actividades de comunicación (conferencias, charlas, etc.) donde participen los actores implicados en la búsqueda y la gestión forestal y de espacios naturales.

9. Instalados en el cambio

Nuestro país, como nuestro planeta, como todos los otros, está instalado en el cambio. Un cambio que en muchas ocasiones durante la historia de la Tierra ha sido espectacular, más que lo que ahora conocemos como “Cambio Global”. De todos modos, muchos de estos grandes cambios se han producido a escala geológica, muchas veces de millones de años, mientras que el actual es de los especiales porque es un cambio acelerado que se está produciendo en pocas décadas (Peñuelas, 1993; IPCC, 2001). Y es importante recordar que todos los cambios descritos en estas últimas décadas han tenido lugar con un calentamiento que es sólo un tercio o menos del previsto para el siglo que viene. Los modelos climáticos no son perfectos, pero la casi unanimidad de todos ellos, y el camino que están siguiendo las temperaturas hasta ahora, hacen temer que puedan ser acertados. Es cierto que tendremos que esperar a ver qué nos traen los próximos años, y aún podría llegar a pasar que los modelos fallaran de alguna manera (la máquina climática, y la vida son inmensamente complejas, a menudo no lineales), pero por el momento, lo que vemos es que la biosfera late cada vez con más intensidad porque una de sus especies, la humana, le proporciona recursos (CO₂ y fertilizantes) y energía (calentamiento) de forma acelerada hasta que actúe algún factor limitando: agua, luz, contaminación,... o cambios en el comportamiento de los humanos,... forzados o libres. Sería como mínimo poco inteligente esperar sin actuar a ver si el calor, la sequía y las lluvias torrenciales desertizan nuestras tierras o el mar engulle el Delta del Ebro.

Agradecimientos

Agradecemos la financiación proporcionada por los proyectos de la EU CLIMOOR (UE-DG XII ENV4-CT97-0694) y VULCAN (EVK2-CT-2000-00094) y por MCYT-REN2000-0278/CLI, REN2001-0003/GLO, y las becas del proyecto REN2003-04871 GLO por parte del gobierno español.

Bibliografía

- Beier, C., Gundersen, P., Nielsen, T. R., Schmidt, I., Tietema, A., Emmet, B., Sowerby, A., Gordon, C., Williams, D., Peñuelas, J., Estiarte, M., Rodà, F., Llorens, L., y Gorissen, A. 2004. Passive night time warming- a novel technique to study climate change effects on terrestrial ecosystems at field scale. *Ecosystems*. 7: 583-597.
- 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.
- Díaz-Delgado, R., Lloret, F., Pons, X., y Terradas, J. 2002. Satellite evidence of decreasing resilience in Mediterranean plant communities after recurrent wildfires. *Ecology* 83: 2293-2303.
- 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*. 7: 625-637.
- Gracia, C. A., Bellot, J., Sabaté, S., Albeza, E., Djema, A., León, B., López, B., Martínez, J. M., Ruíz, I., y Tello E. 1996. Análisis de la Respuesta de *Quercus ilex* L. a tratamientos de aclareo selectivo. *Restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana*. Páginas 547-601. Fundación CEAM.
- Gracia, C. A., Sabaté, S., Martínez, J. M., y Albeza, E. 1999^a. Functional responses to thinning. Páginas: 329-338 en: Rodà F., Retana J., Gracia C., y Bellot J. (editores). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. Ecological Studies Vol. 137. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Gracia, C. A., Tello, E., Sabaté, S., y Bellot J. 1999b. GOTILWA: An integrated model of water dynamics and forest growth. Páginas: 163-179 en: Rodà F., Retana J., Gracia C., y Bellot J. (editores). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. Ecological Studies Vol. 137. Springer-Verlag, Heidelberg.
- 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.A., Sabaté, S., López, B., Sánchez A. 2001. Presente y futuro del bosque mediterráneo: balance de carbono, gestión y cambio global. En: *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. AEET, CSIC Press, Granada.
- Gracia, C.A., Sabaté, S., y Sánchez A. 2002. El cambio climático y la reducción de la reserva de agua en el bosque mediterráneo. *Ecosistemas* 2 <http://www.aeet.org/ecosistemas/022/investigacion4.htm>.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 56-61.
- IPCC. 1996. En: Houghton J.J., Meiro Filho L.G., Callendaer B.A., Harris N., Kattenberg A., y Maskell K. (editores). *Climate Change 1995: The Science of Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- IPCC. 2001. En: Houghton J. T., Yihui D., et al. (editores). *The Scientific Basis. Third Assessment Report of Working Group I*. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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.
- Körner, C. 2000. Biosphere responses to CO₂-enrichment. *Ecological Applications*. 10: 1590-1619.
- Kramer, K., Leinonen, I., Bartelink H. H., Berbigier, P., Borghetti, M., Bernhofer C. H., Cienciala, E., Dolman A. J., Froer, O., Gracia C. A., Granier, A., Grünwald, T., Hari, P., Jans, W., Kellomäki, S., Loustau, D., Magnani, F., Matteucci, G., Mohren, G. M. J., Moors, E., Nissinen, A., Peltola, H., Sabaté, S., Sanchez, A., Sontag, M., Valentini, R., y Vesala, T. 2002. Evaluation of 6 process-based forest growth models based on eddy-covariance measurements of CO₂ and H₂O fluxes at 6 forest sites in Europe. *Global Change Biology*. 8: 213-230.
- 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.
- Lloret, F., Peñuelas J., y Estiarte M. 2004. Experimental evidence of seedling diversity reduction by climate change in a Mediterranean-type community. *Global Change Biology*. 10: 248-258.
- Llusia, 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.
- López, B., Sabaté, S., Ruíz, I., y Gracia, C. 1997. Effects of elevated CO₂ and decreased water availability on holm oak seedlings in controlled environment chambers. Páginas: 125-133 en: Mohren G.M.J., Kramer K., Sabaté S.

- (editores) Impacts of Global Change on Tree Physiology and Forest Ecosystems. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- López, B., Sabaté, S., y Gracia, C. 1998. Fine roots dynamics in a Mediterranean forest: effects of drought and stem density. *Tree Physiology* 18: 601-606.
- López, B., Sabaté, S., y Gracia, C. 2001a. Annual and seasonal changes of fine roots biomass of a *Quercus ilex* L. forest. *Plant and Soil* 230: 125-134.
- López, B., Sabaté, S., y Gracia, C. 2001b. Fine root longevity of *Quercus ilex*. *New Phytologist* 151(3): 437-441.
- 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.
- Montoya, R., López Arias, M. 1997. La Red Europea de Puntos de Seguimiento de daños en los bosques (Nivel I) en España. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid: Publicaciones del O.A. Parques Nacionales.
- 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 and Management.*, 180: 175-184.
- Oliveira, G., y Peñuelas, J. 2001. Allocation of absorbed light energy into photochemistry and dissipation in a semi-deciduous and an evergreen Mediterranean woody species during winter. *Functional Plant Biology* 28: 471-480.
- Oliveira, G., y Peñuelas, J. 2002. Comparative protective strategies of *Cistus albidus* and *Quercus ilex* facing photoinhibitory winter conditions. *Environmental and Experimental Botany* 47: 281-289.
- Parnesan, C., y Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Parnesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru T., Tennent W.J., Thomas J.A., y Warren, M. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399: 579-583.
- 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 three centuries of CO₂ increase. *Journal of Experimental Botany* 41 (230): 1119-1124.
- Peñuelas, J., y Azcon-Bieto, J. 1992. Changes in δ¹³C of herbarium plant species during the last 3 centuries of CO₂ increase. *Plant, Cell and Environment* 15: 485-489.
- Peñuelas, J. 1993. *El aire de la vida (una introducción a la ecología atmosférica)*. Ariel, Barcelona.
- Peñuelas, J., Biel, C., y Estiarte, M. 1995. Growth, biomass allocation, and phenology of peppers plants submitted to elevated CO₂ and different nitrogen and water availabilities. *Photosynthetica* 31(1): 91-99.
- 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., y Filella, I. 1998. Visible and near-infrared reflectance techniques for diagnosing plant physiological status. *Trends in Plant Science* 3: 151-156.
- Peñuelas, J., Filella, I., Llusà, J., Siscart, D., y Piñol, 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., Lloret, F., Piñol, 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. 2001. Cambios atmosféricos y climáticos y sus consecuencias sobre el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas terrestres mediterráneos. Páginas: 423-455 en: *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. AEET, CSIC Press, Granada.
- 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 Filella, I. 2001a. Phenology: Responses to a warming world. *Science*, 294: 793-795.
- Peñuelas, J., y Filella, I. 2001b. Herbaria century record of increasing eutrophication in Spanish terrestrial ecosystems. *Global Change Biology* 7: 1-7.
- Peñuelas, J., Filella, I., y Tognetti R. 2001a. Leaf mineral concentrations of *Erica arborea*, *Juniperus communis*, and *Myrtus communis* growing in the proximity of a natural CO₂ spring. *Global Change Biology* 7: 291-301.
- Peñuelas, J., Lloret, F., Montoya, R. 2001b. Drought effects on mediterranean vegetation and taxa evolutionary history. *Forest Science* 47: 214-218.
- Peñuelas, J., Llusia, J. 2002. Linking photorespiration, monoterpenes and thermotolerance in *Quercus*. *New Phytologist* 155 (2): 227-237.
- Peñuelas, J., Filella, I., y Comas, P. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952-2000. *Global Change Biology* 8: 531-544.
- 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., Gordon, C., Llorens, L., Nielsen, T. R., Tietema, A., Beier, C., Bruna, P., Emmet, B., Estiarte, M., y Gorissen, A. 2004. 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: 598-612.

- Peñuelas, J., y Llusia, J. 2003. BVOCs: Plant defense against climate warming?. *Trends in Plant Science* 8: 105-109.
- Peñuelas, J., Filella, I., Zhang, X., Llorens, L., Ogaya, Lloret, F., R., Comas, P, Estiarte, M., Terradas, J. 2004. Complex spatio-temporal phenological shifts in response to rainfall changes. *New Phytologist*. 161: 837-846.
- Piñol, J., Terradas, J., y Lloret, F. 1998. Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climatic Change* 38: 345-357.
- Pons, X. 2001. *Miramón: Geographic Information System and Remote Sensing Software*. Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals, CREAF. Bellaterra, Barcelona. ISBN 84-931323-5-7.
- Rodà, F., Ibañez, J, y Gracia, C. 2003. L'estat dels boscos". A: *L'estat del Medi Ambient a Catalunya*. Generalitat de Catalunya, Barcelona, pp. 43-54.
- Rodà, F., Mayor, X., Sabaté, S., y Diego, V. 1999. Water and nutrient limitations to primary production. Páginas: 183-194 en: Rodà, F., Retana J., Gracia C., y Bellot J. (editores) *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer, Berlin.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C., y Pounds, J. A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57-60.
- Sabaté, S., y Gracia, C. A. 1994. Canopy Nutrient Content of a *Quercus ilex* L. Forest: Fertilization and Irrigation effects. *Forest Ecology and Management* 68: 31-37.
- Sabaté, S., Gracia, C. A., 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.
- Sardans, J., Rodà, F., y Peñuelas, J. 2004. Phosphorous limitation and competitive capacities of *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* subsp. *Rotundifolia* on different soils. *Plant Ecology* 174:305-317.
- 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.
- Terradas, J. 1996. *Ecologia del foc*. Proa, Barcelona.
- 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.
- Winnet, S. M. 1998. Potential effects of climate change on US forests: a review. *Climate Research* 11: 39-49.

CAPÍTULO 16

El efecto del cambio global en las interacciones planta-animal

José Antonio Hódar, Regino Zamora y Josep Peñuelas

Resumen. *El efecto del cambio global en las interacciones planta-animal.* El cambio global va a suponer una alteración general en las interacciones ecológicas a través de dos vías fundamentales: los efectos tróficos y los no tróficos. Los primeros se deben a los cambios provocados en las plantas, en las que ocasionan un desbalance estequiométrico que da lugar a un tejido vegetal de menor calidad como alimento para los animales. Los segundos se deben al incremento de temperatura, UV-B y otros factores, que alteran la fenología y distribución de las plantas y sus consumidores. En este capítulo analizamos las consecuencias que van a tener los cambios estequiométricos en los tejidos de las plantas y sus consecuencias para los herbívoros y sus depredadores. Los datos presentes hasta ahora sugieren que, en general, el efecto trófico es negativo, a los niveles individual y poblacional. En cuanto a los efectos no tróficos, los más evidentes van a ser los cambios en distribución y fenología, el favorecimiento de las especies plaga y/o invasoras, el establecimiento de nuevas interacciones, y la alteración en interacciones ya existentes debido a la desconexión entre fenologías alteradas. Como forma de enfrentarse a este panorama futuro, sugerimos tres líneas primordiales de investigación: el desarrollo de experimentos manipulativos en los casos de plagas previsiblemente dañinas (con instalaciones tipo FACE); el análisis de los efectos de la estructura del hábitat (y de sus modificaciones) en migraciones y/o invasiones, mediante análisis con modelos espacialmente explícitos en conjunción con datos climáticos; y la recopilación de bases de datos sobre distribución y fenología de gran escala espacial y temporal. En este contexto, los gradientes altitudinales de nuestras montañas ofrecen una situación privilegiada de estudio a una escala espacial manejable. Para paliar los efectos del cambio global hay que realizar una gestión activa de los ecosistemas, reduciendo el grado de fragmentación de los sistemas forestales, incrementando su conectividad, y favoreciendo la heterogeneidad de estos sistemas para hacerlos más resistentes a invasiones y plagas.

Summary. *The effect of global change in plant-animal interactions.* Global change will trigger widespread alteration in ecological interactions, following two main pathways: trophic and non-trophic effects. Trophic effects will be due to changes caused in plants, with stoichiometric imbalances rendering vegetal tissues of worse quality for herbivores. Nontrophic effects result from increases in temperature, in UV-B and in other factors that alter the phenology as well as the distribution of plants and their herbivores. In this chapter, we analyse the consequences of these changes in quality not only for plants but also for herbivores and their predators. The data available up to now predict that, in general, the trophic effects will be negative both at the individual and at the population level. With respect to nontrophic effects, the most evident will be changes in distribution and phenology, favouring outbreaks and invading species, establishment of new interactions and disruption of existing ones, due to the disconnection of phenologies. As a strategy to

confront this future panorama, we suggest three main focuses of research: manipulative experiments for outbreaking species (by using FACE equipments), the analysis of the effects of habitat structure and their changes upon migrations and/or invasions, by means of spatially explicit models in conjunction with climatic, distribution and phenological data; and compilation of extensive databases for distribution and phenology. Altitudinal gradients (studies on mountain slopes) provide a valuable resource in this sense, offering breadth of climatic range on a manageable scale. Furthermore, some management measures can mitigate the effects of global change, for instance reducing the fragmentation of forest systems by increasing connectivity, and fomenting heterogeneity to make them more resistant against the spread of pests and disease.

1. Introducción

Una de las manifestaciones más evidentes del cambio global son las alteraciones climáticas, que se hacen palpables en una subida de las temperaturas y un incremento en la frecuencia y la violencia de los fenómenos meteorológicos extremos, como inundaciones, olas de calor o sequías (Drake 2000). Para los organismos que viven en un entorno menos hecho a medida que el de los humanos, además de estos fenómenos más o menos espectaculares, el cambio global supone retos más sutiles, pero no por ello menos cruciales. Así, para las plantas, un cambio en los patrones de temperatura y precipitación acompañando a un cambio en la disponibilidad de CO₂ en la atmósfera o de nitrógeno en el suelo, implica una alteración tan radical en el entorno que requiere de cambios severos en la fenología, en el desarrollo, en la economía del agua, en la capacidad defensiva... en definitiva, en el modo de vida que hasta entonces llevaba la planta en ese entorno (IPCC 2007a, b, Peñuelas *et al.* capítulo 15).

Como consecuencia, las especies deben ajustar su tolerancia al entorno abiótico en el que se encuentran. Ahora bien, si un organismo altera su modo de vida como consecuencia directa del cambio global, cualquier otro organismo que mantenga algún tipo de relación ecológica con él (depredación, competencia, mutualismo...) deberá efectuar ajustes como consecuencia indirecta de los cambios de su *partenaire*, a la vez que lo hace a los cambios en el marco abiótico (Chapin III *et al.* 2001). Del mismo modo que una especie puede desaparecer de una determinada zona porque no es capaz de ajustarse a las condiciones de su nuevo marco abiótico, puede hacerlo por no ajustarse a los cambios en la red de interacciones con los otros organismos con los que comparte este nuevo marco.

En este capítulo, nuestra intención es analizar de qué modo el cambio global puede alterar las interacciones ecológicas. Para ello nos vamos a centrar en las interacciones planta-animal, sobre todo en el herbivorismo, analizando los efectos tróficos debidos al cambio en la calidad de las plantas como alimento para los herbívoros, y los no tróficos, debidos sobre todo a los cambios en la distribución y fenología de las especies implicadas en la interacción.

2. Factores que intervienen en el cambio global y efectos en las plantas

Una gran dificultad a la hora de aclarar los procesos implicados en el cambio global reside en que los cambios son múltiples e interactivos, y muchos de ellos son simultáneamente consecuencia de un cambio y causa de otro cambio (Figura 16.1). Aquí, siguiendo a Vitousek (1994) nos vamos a restringir a tres grandes factores como determinantes:

- 1) El incremento de CO₂ y otros gases (metano, ozono troposférico) en la atmósfera terrestre. El CO₂ ha incrementado su concentración en la atmósfera en un 30% aproximadamente desde 1850, y por sí solo causa la mitad del calentamiento global. Sin embargo, aun-

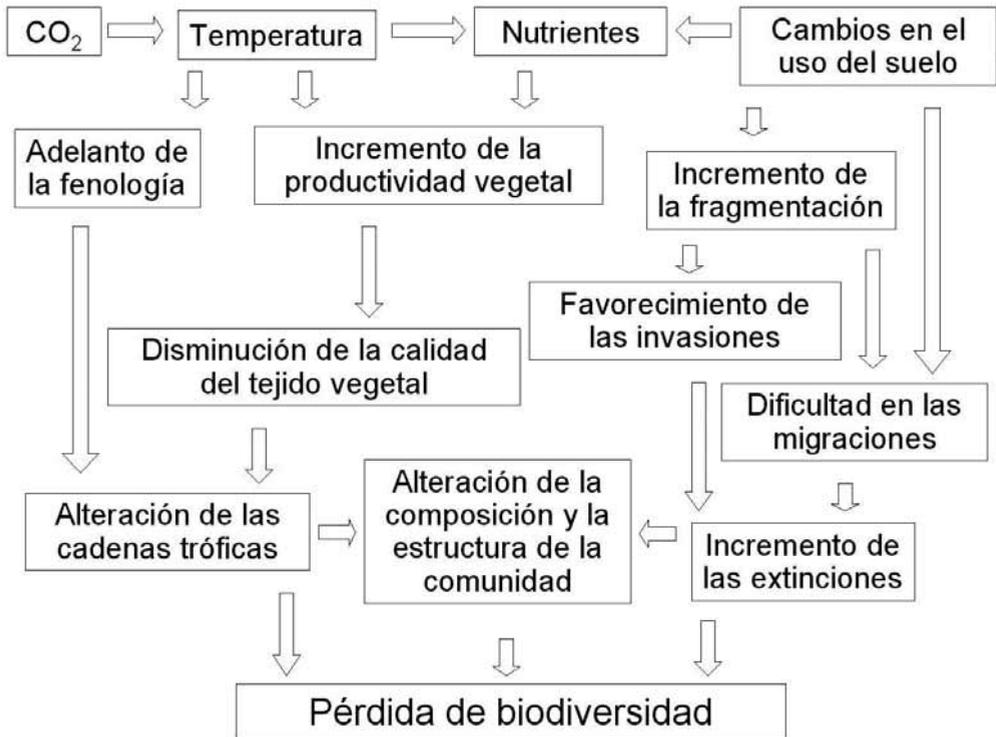


Figura 16.1. Diagrama de flujo mostrando algunas de las principales vías de acción de los principales factores relacionados con el cambio global, y sus resultados consiguientes sobre la biodiversidad de las comunidades ecológicas.

que es el compuesto más conocido, no es el único causante del calentamiento terrestre. Las principales consecuencias de este incremento de la concentración de anhídrido carbónico y otros gases en la atmósfera son el calentamiento del planeta, el efecto de fertilización y la alteración general del ciclo del carbono a escala planetaria.

2) El incremento en la fijación y deposición de nitrógeno. Actualmente el ser humano fija más nitrógeno atmosférico para la producción de abonos químicos del que se fija por las vías naturales (fijación microbiana), a lo que hay que añadir las deposiciones de óxidos de nitrógeno consecuencia de la actividad industrial. Las principales consecuencias de este cambio son el efecto de fertilización y la alteración general del ciclo del nitrógeno a escala planetaria.

3) El cambio en el uso del suelo. La creciente actividad humana ha provocado un cambio drástico en la cantidad y en el tipo de la cobertura vegetal del suelo. Las principales consecuencias de este cambio son la alteración del efecto albedo y de los ciclos de los elementos, así como la fragmentación y transformación de los hábitats originales, con la consiguiente alteración de la composición y funcionamiento de las comunidades biológicas.

Estos tres factores van a dar lugar a una serie de efectos en los organismos vivos y en las interacciones que mantienen. Podemos distinguir tres tipos básicos de efectos: fisiológicos, que incluyen las respuestas de los organismos a la fertilización carbónica y nitrogenada y al

incremento de temperatura; poblacionales, que son cambios en la distribución y la fenología de las poblaciones como respuesta al cambio en el marco abiótico; e interactivos, referidos a las alteraciones en las interacciones entre organismos, poblaciones y especies como consecuencia de los cambios anteriormente citados.

2.1. Efectos cuantitativos

Una de las primeras opiniones planteadas sobre cómo afectaría el cambio global a la biota deriva del hecho de que el CO₂ es uno de los sustratos base para la fotosíntesis. Dado que el CO₂ de hecho se encuentra en una proporción muy baja en la atmósfera terrestre (0,037% en volumen, actualmente), el incremento de su concentración supone un efecto de fertilización, esto es, se añade un elemento potencialmente limitante de la fotosíntesis, y por tanto sus efectos serían beneficiosos para la producción vegetal. A esto ayuda el concomitante incremento en temperatura debido al efecto invernadero: en general la fotosíntesis se ve facilitada con el incremento de temperatura. Mediados los años ochenta del siglo XX se estimaba que el efecto combinado del incremento de CO₂ y temperatura haría aumentar la producción vegetal en un 30% (Kimball 1983). La investigación posterior ha demostrado que esto es una visión muy simplista del problema, por varias razones.

Al menos en una primera aproximación, las plantas responden al incremento en concentración de CO₂ mostrando un incremento en el ritmo de crecimiento y en la eficiencia en el uso del agua y del N, una reducción de la fotorespiración y de la conductancia estomática, y un incremento de la producción, tanto de la parte aérea como de la radicular (Körner y Bazzaz 1996, Pospilova y Catsky 1999, Medlyn *et al.* 2001, Kubiske y Godbold 2001). En efecto, análisis dendrocronológicos confirman que el crecimiento en grosor de muchos árboles ha incrementado desde 1850, aparentemente más por efecto del incremento de CO₂ que por el incremento de temperatura, que realmente ha empezado a ser detectable hacia mediados del siglo XX (Cannell 1998), y se ha registrado una progresiva disminución en el número de estomas por unidad de superficie en muchas plantas desde entonces a ahora (Peñuelas y Matamala 1990, Beerling y Kelly 1997). Sin embargo, también hay datos que parecen oponerse a estos efectos positivos o, como mínimo, los matizan (Bazzaz 1990, Walker *et al.* 1999). Para algunos autores, el incremento en producción como efecto del incremento de CO₂ en la atmósfera se reducirá o incluso desaparecerá en poco tiempo, porque las plantas se aclimatan rápidamente a la nueva situación, y la respuesta será muy especie-dependiente, ya que algunas especies muestran claros incrementos de producción mientras que otras no muestran diferencias (Bazzaz *et al.* 1994, Peñuelas *et al.* 1997b, Idso 1999, Körner 2000, Saxe *et al.* 2001, Gutschick 2007). En general parece que el incremento de producción favorecerá sobre todo a las plantas C₃ respecto a las C₄ (Bazzaz 1990).

A una escala mayor, los resultados son bastante más modestos de lo que sugieren los experimentos de pequeña escala espacial y temporal, esto es, la magnitud de los cambios que sugieren los experimentos se ve muy menguada cuando consideramos escalas espaciales y temporales amplias (Walker *et al.* 1999). La mayoría de los ecosistemas sometidos a concentraciones elevadas de CO₂ muestran un rango similar de respuestas en su producción primaria neta (Körner 2000, Dormann y Woodin 2002). A escala global, las plantas ya están mostrando una respuesta a todos estos cambios, y al menos inicialmente esta respuesta parece acorde con un incremento en la producción total, pero desde luego no se alcanzan las cifras que se barajaban inicialmente. Así, se calcula que en los últimos 20 años la biomasa vegetal en todo el globo terrestre ha incrementado un 6% (Nemani *et al.* 2003), y en todo caso este aumento parece mucho más causado por el incremento en temperatura y la prolongación del período vegetativo de las plantas que por el efecto directo de la fertilización por CO₂.

2.2. Efectos cualitativos

En todo caso, la respuesta a CO_2 y temperatura por parte de las plantas no depende exclusivamente de estos dos factores. El esperado incremento de producción con CO_2 y temperatura más altos crea una demanda de otros nutrientes, como N, S o P: si éstos no incrementan su disponibilidad, el mayor crecimiento de la planta se verá bloqueado por la falta de otros sustratos esenciales, o se producirá pero en menor medida de lo esperado y con un cambio en la estequiometría de los tejidos de la planta (relaciones C/nutrientes más altas, Peñuelas y Matamala 1990, Peñuelas y Estiarte 1998, Loladze 2001, Reich *et al.* 2006). Así pues, un factor clave a la hora de analizar las consecuencias reales de la fertilización con CO_2 y el incremento de temperatura es la fertilización con otros elementos, que determina en gran medida la forma en la que se traduce este supuesto incremento de producción primaria neta. Por ejemplo, de acuerdo con la teoría del balance carbono-nutrientes (Bryant *et al.* 1983) o de la disponibilidad de recursos (Coley *et al.* 1985), un incremento de CO_2 sin un equivalente incremento en otros elementos limitantes favorecería la fotosíntesis, con el consiguiente acúmulo de compuestos hidrocarbonados, pero no permitiría el crecimiento porque para eso se necesita construir también proteínas, con el debido aporte de N y otros elementos. De este modo, gran parte de este incremento en producción iría a parar como acúmulo en compuestos secundarios y estructurales basados en el carbono (CSEBC, Peñuelas *et al.* 1997a, Peñuelas y Estiarte 1998; ver también Zvereva y Kozlov 2006).

En efecto, el incremento en CO_2 en condiciones de limitación de nutrientes parece favorecer la acumulación de CSEBC pero afectar negativamente al crecimiento de la planta, mientras que el incremento de CO_2 en condiciones de abundancia de nutrientes produce un incremento tanto en crecimiento como en acumulación de CSEBC (Peñuelas *et al.* 1997a). Pero incluso este resultado necesita matizaciones: el incremento en compuestos secundarios basados en el carbono sólo se manifiesta en fenoles sencillos y taninos hidrolizables, que proceden de la vía sintética del dehidrosiquimato, en la que se sintetizan compuestos aromáticos, pero no la del siquimato-3-fosfato, que da lugar a la síntesis de fenilalanina y a partir de ella a otros aminoácidos, o la del acetil-coenzima A, que da lugar a la síntesis de terpenos y esteroides (Haukioja *et al.* 1998). Además, de nuevo las plantas podrían aclimatarse a largo plazo: los datos recogidos en plantas situadas en las cercanías de fuentes naturales de CO_2 , en las que las plantas están sometidas a elevadas concentraciones de CO_2 por generaciones, no encuentran diferencias en la acumulación de CSEBC respecto a plantas sometidas a la situación de control (Peñuelas *et al.* 2002a).

Otro fuerte condicionante de la producción vegetal será el efecto de la alteración del ciclo del nitrógeno. En principio, las plantas no sufrirían limitación por N, ya que el incremento de temperatura puede incrementar el reciclado de nutrientes desde la hojarasca, con lo que se incrementaría la cantidad de N en el suelo. Sin embargo, los estudios efectuados hasta ahora sugieren que el ritmo de mineralización del N no se va a ver demasiado alterado, y la disponibilidad de N en los sistemas se va a ver más afectada por las deposiciones industriales, los cambios en la vegetación o las perturbaciones, que por la alteración de los ritmos de mineralización (Coûteaux *et al.* 1995, Shaver *et al.* 2000, Norby *et al.* 2001, Saxe *et al.* 2001). Por contra, en las zonas que presenten deposiciones de origen industrial, el efecto del enriquecimiento en N va a depender de la sintonía que muestren en ellas el ciclo del C y del N, esto es, de en qué medida el C del incremento de CO_2 atmosférico y el N que se recibe por deposiciones industriales sean capturados simultáneamente por las plantas (Aber *et al.* 1989, 1998).

Resumiendo, se podría decir que el cambio global va a dar lugar a un incremento de la producción primaria neta del conjunto de los sistemas terrestres, pero que este incremento en cantidad de alimento es probable que lleve aparejada una disminución de su calidad.

3. Efecto sobre los herbívoros por cambios en la calidad del alimento

Así pues, los efectos provocados en la fisiología de las plantas van a dar lugar a unos tejidos vegetales con una composición diferente a la presente. En efecto, las plantas terrestres obtienen su mayor constituyente, el C, del CO₂ del aire, pero los otros elementos los recogen del suelo. Mientras que el CO₂ en el aire va incrementando, los elementos del suelo en general no han cambiado salvo en aquellos sitios muy directamente influenciados por la actividad humana (vía abonado directo o por incremento de deposiciones en zonas industriales). Por lo tanto, tomando como referencia la situación anterior a 1850, las plantas van entrando más y más en desbalance en su composición estequiométrica, cada vez más basada en el C y más diluida en los otros elementos. Esta alteración de la composición elemental de las plantas va a tener necesariamente una consecuencia en su relación con los herbívoros (Bazzaz 1990, Ayres 1993). Al menos en insectos, donde se pueden analizar mejor los efectos poblacionales de una interacción de este tipo, ya los primeros estudios (por ejemplo Butler 1985) apuntaban a una reducción de las poblaciones de herbívoros y de los depredadores que se alimentan de ellos, y los más recientes confirman estos resultados (Holton *et al.* 2003, Kopper y Lindroth 2003, Stiling *et al.* 2003, Williams *et al.* 2003, Sanders *et al.* 2004, Knepp *et al.* 2005; ver Hunter 2001 para una revisión de este tema). En todo caso, hay que resaltar que, en muchos de los experimentos de este tipo, se han usado insectos especialistas de una sola especie de planta, o bien generalistas forzados a comer una o unas pocas especies de plantas crecidas en ambiente enriquecido en CO₂. Tales experimentos tienen una limitada aplicabilidad, ya que los herbívoros, al menos los generalistas, podrían sortear buena parte de los problemas de una dieta de este tipo diversificando su elección de alimento (Peters *et al.* 2000).

Hay muchos menos estudios de este tipo en animales de mayor tamaño, como los vertebrados. A partir de los resultados obtenidos con ovejas fistuladas, Owensby *et al.* (1996) modelizaron el crecimiento de terneros alimentados con plantas crecidas en un ambiente enriquecido en CO₂ frente a otros alimentados con plantas control. Los resultados del modelo sugieren que los terneros alimentados con plantas crecidas en un ambiente enriquecido en CO₂ ganarían peso más lentamente, y que esta reducción en la ganancia de peso se daría sobre todo en los terneros más jóvenes, cuando son más dependientes de la calidad del alimento. Aparte de una bajada en la cantidad de N, posiblemente el efecto más conocido, otros elementos como hierro, yodo y zinc (por citar tres elementos que ya son deficitarios en la mitad de la población humana) van a disminuir aún más su concentración en los tejidos vegetales, incluyendo las semillas (Figura 16.2). Desde un punto de vista estrictamente humano, este desbalance puede acentuar el ya severo problema de la malnutrición, pero para las comunidades naturales indudablemente va también a tener una influencia poderosa (Loladze 2002).

4. Efectos no tróficos del cambio global

Para los animales, lo habitual debe ser que el efecto de fertilización por CO₂ se vea mediado a través de las plantas, y en consecuencia pueden en general clasificarse como efectos tróficos. Así, en las lombrices de tierra se ha encontrado un incremento de actividad asociado al incremento de CO₂ atmosférico, pero esto parece ser una respuesta al incremento en cantidad de hojarasca y exudados radiculares, que favorecerían a las lombrices, más que un efecto directo del CO₂ sobre ellas (Zaller y Arnone III 1998). Por el contrario, no van a mostrar una respuesta directa a la fertilización por CO₂ o N. El incremento de CO₂ en el aire puede alterar el ritmo respiratorio en muchos animales, especialmente en los homeotermos, pero los límites de tolerancia están bastante por encima de la concentración de CO₂ que se prevé

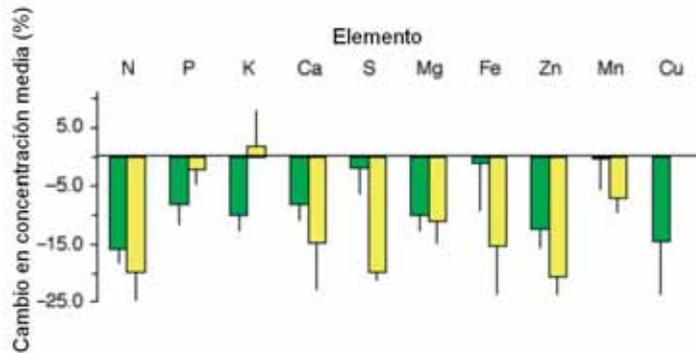


Figura 16.2. Reducción en la concentración promedio de diversos elementos esenciales en los tejidos (verde: hojas, amarillo: semillas) de varias especies vegetales sometidas a concentraciones elevadas de CO₂ en el aire, con respecto a plantas crecidas en condiciones control. De Loladze (2002, *Trends in Ecology and Evolution* 17: 457-461, reproducido con permiso).

alcanzar. Por ejemplo, el ser humano tolera sin apenas efecto concentraciones de CO₂ de hasta el 0,9% (Jarvis 2000), muy por encima de los niveles que las previsiones más pesimistas anuncian para finales de este siglo (alrededor del 0,07%, el doble de la concentración pre-1850, IPCC 2007b).

Muy diferentes van a ser las consecuencias del incremento de la temperatura, que previsiblemente tendrá efectos dramáticos, no tróficos, tanto en las plantas como en los animales, que a continuación analizamos.

4.1. Cambios en distribución y fenología

Una gran variedad de procesos fisiológicos se verán acelerados como consecuencia del incremento de la temperatura, especialmente en los organismos poiquiloterms, que son mayoritarios en cualquier comunidad. Por sus efectos en las interacciones destacan dos: la digestión del alimento se verá favorecida, con lo que un mismo animal podrá procesar mayor cantidad de alimento por unidad de tiempo, y por lo tanto crecerá más deprisa o podrá compensar una pérdida de calidad en el alimento consumiendo más cantidad; y el desarrollo ontogenético se verá acelerado, algo especialmente importante en las especies que tienen un desarrollo dependiente de la temperatura, ya que la fenología se verá anticipada.

Un aspecto cuya importancia se ha estudiado poco es el efecto que pueda tener el incremento de temperatura en muchos animales y plantas que sufren una fase de diapausa obligada como formas de resistencia (huevos o semillas) que necesitan de un período de enfriamiento drástico para eclosionar. Si el marco general de calentamiento del clima proporciona unos inviernos más suaves, el enfriamiento puede no ser suficiente para sacar a los huevos de su letargo (Harrington *et al.* 1999), con el consiguiente desajuste fenológico en las poblaciones de estos seres.

Tanto en plantas como en animales, el efecto más notorio del cambio global, ya fácilmente perceptible, es una anticipación en la fenología, como consecuencia del calentamiento general del clima. Esto da lugar a dos cambios básicos: las plantas y animales pueden comenzar su actividad biológica antes y terminarla más tarde, y las plantas y los animales que estaban limitados por la temperatura pueden prosperar en zonas frías que hasta ahora les estaban vedadas, expandiendo su distribución hacia los polos o hacia mayores altitudes. Por la misma razón, ocurre lo contrario en los límites ecuatoriales o los inferiores altitudinales, esto es, especies que pervivían al límite se encuentran ahora con unas condiciones más cálidas que ya no pueden soportar y abandonan tales poblaciones.

Los registros de alteraciones fenológicas sobre una multitud de organismos en todas partes del globo son ya muy numerosos (ver e.g. Cleland *et al.* 2007). El compendio más exhaustivo de este tipo de cambios atribuibles al cambio global en animales y plantas es el recientemente ofrecido por Parmesan y Yohe (2003). En este trabajo, los autores analizan los cambios fenológicos y de distribución registrados en unas 1700 especies repartidas por todo el mundo, y analizan la consistencia de los cambios observados con las predicciones derivadas del marco abiótico que suponen los cambios climáticos registrados en el globo durante el siglo XX. El resultado es contundente: puede estimarse que más del 95% de las especies que han mostrado algún tipo de cambio lo han experimentado como consecuencia del cambio global.

En la península Ibérica tenemos algunos casos de cambios en fenología y distribución bastante bien documentados. Peñuelas *et al.* (2002b) encuentran en Cardedeu (Cataluña) que en la segunda mitad del siglo XX los árboles han adelantado un promedio de 16 días la aparición de las hojas en primavera, han retrasado 13 días su caída en otoño, la floración se ha adelantado 6 días, y las mariposas comienzan a aparecer 11 días antes. En contraste, en la misma zona las aves migrantes transaharianas llegan en primavera un promedio de 15 días más tarde (ver también Jenni y Kery 2003). Como consecuencia de estos cambios, también en Cataluña, en la Reserva de la Biosfera del Montseny, Peñuelas y Boada (2003, Peñuelas *et al.* capítulo 15) han documentado no ya un cambio en fenología, sino en distribución del tipo de vegetación: los bosques de haya (*Fagus sylvatica*) y roble (*Quercus petraea*) y las landas de brechina (*Calluna vulgaris*) están siendo invadidos en su límite inferior por encina (*Quercus ilex*), como consecuencia tanto del calentamiento global como de los cambios en el manejo de la vegetación acaecidos desde mediados del siglo XX. Sanz-Elorza y colaboradores encuentran un cambio similar en las comunidades de alta montaña del Sistema Central (Sanz-Elorza *et al.* 2003). También en las montañas del sureste peninsular, como Sierra Nevada y Sierra de Baza, estos cambios empiezan a ser manifiestos. Así, los pinares relictos de pino albar (*Pinus sylvestris nevadensis*) muestran una regeneración bastante limitada por diversos factores, entre los que sobresale la mortalidad de las plántulas debido a la sequía estival, y en cambio están siendo invadidos en su límite inferior de distribución por encina y por pino salgareño (*Pinus nigra salzmannii*), mucho más resistentes a estas condiciones xéricas (Castro 2000, Cuadro 16.1). Esta tendencia puede provocar la extinción definitiva de muchas especies de plantas que están acantonadas en las cumbres, ya que sencillamente no disponen de montaña más arriba a la que migrar (Blanca *et al.* 1998).

El denominador común de estos estudios es que una especie que ya se encuentra al límite (altitudinal o latitudinal) de su distribución va a tener muy complicada su pervivencia si las condiciones se hacen un poco más extremas, y se ve forzada a migrar. Lógicamente, el efecto será más notable cuanto más estrictos sean los requerimientos de la especie en cuestión. Para aquellas especies con requerimientos conocidos es factible modelar los previsible cambios en distribución; por ejemplo, Teixeira y Arntzen (2002) han tratado de establecer la distribución previsible para la salamandra colilarga (*Chioglossa lusitanica*) en la segunda mitad del presente siglo, y los modelos usados sugieren que, además de desplazarse hacia el norte y hacia mayores cotas altitudinales, el área de distribución se va a reducir en una cuarta parte y las poblaciones van a incrementar su fragmentación, lo que representa una amenaza considerable para una especie en situación ya precaria.

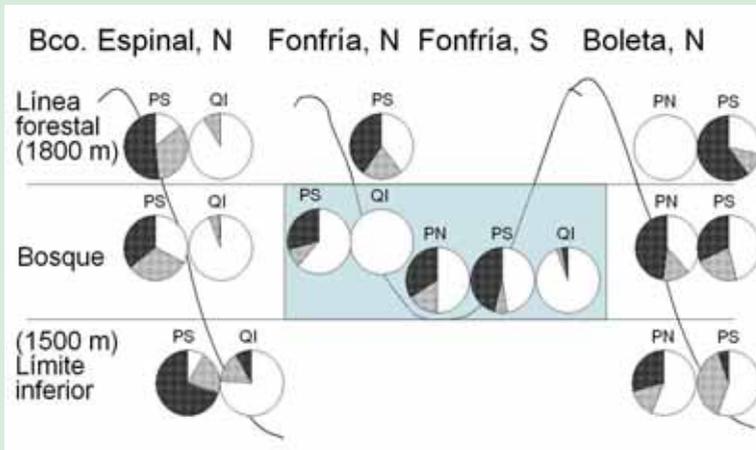
4.2. Cambios en la capacidad eruptiva de las especies plaga

Una predicción derivada del cambio global es que va a incrementar la capacidad eruptiva de las especies plaga. La razón es que las especies conocidas como “plaga” por el hombre comparten usualmente dos características básicas: sensibilidad a los cambios del clima (sobre todo la temperatura) y elevado poder reproductivo. La evidencia recogida hasta ahora y los modelos

CUADRO 16.1

CAMBIO CLIMÁTICO, ALTITUD Y DEMOGRAFÍA DE PINOS Y ENCINA

En la figura se muestra la estructura de edades de los pinares de pino albar nevadense (PS) relictos en Sierra Nevada (Barranco del Espinal) y Sierra de Baza (Fonfría y Boleta), y la colonización por parte del pino salgareño (PN) y la encina (QI). Los círculos indican la proporción de individuos adultos (negro), juveniles de más de 50 cm de altura (gris) y juveniles de menos de 50 cm de altura (blanco). Los bosques de pino albar nevadense están limitados en su parte superior (hacia 1800-1900 m s.n.m.) por la línea forestal, y en su parte inferior (hacia 1500-1600 m s.n.m.) contactan con bosques de pino salgareño y encina. Debido al calentamiento del clima, el pino albar tiene cada vez más dificultades para conseguir un adecuado reclutamiento de juveniles en el bosque, mientras que pino salgareño y encina encuentran condiciones que permiten su establecimiento. Como consecuencia, la estructura de edades del pino salgareño y la encina muestra mayor número de juveniles por encima de lo que hasta ahora era su área de distribución, esto es, en el bosque de pino albar. El efecto es también notorio cuando en lugar de descender en el gradiente altitudinal comparamos una orientación N y otra S a la misma altitud, como en el Barranco de la Fonfría (marcada con recuadro en la imagen).



desarrollados sugieren que el cambio global implicará una redistribución de las especies plaga, dando lugar a “invasiones” sobre nuevos hábitats (Virtanen *et al.* 1998, Ayres y Lombardero 2000, Fuhrer 2003, Logan *et al.* 2003, Battisti *et al.* 2005). En este sentido su efecto será similar al de una invasión. Sin embargo, la dinámica de las plagas depende mucho más de las oscilaciones del clima (años cálidos o fríos, años lluviosos frente a secos...) que de los valores promedio, mientras que los modelos suelen trabajar con predicciones promedio (Fleming 1996), por lo que cualquier resultado en este sentido debe ser considerado con mucha precaución.

4.3. Favorecimiento de las especies invasoras

Otra predicción ampliamente aceptada es que los nuevos escenarios creados por el cambio global provocarán un aumento en la invasibilidad de algunas especies (Dukes y Mooney 1999, Weltzin *et al.* 2003, Gritti *et al.* 2006). El incremento de concentración de CO₂ en el aire y en la deposición de nitrógeno, los cambios en el clima, la alteración en los ritmos de perturbación, y el incremento de la fragmentación de los hábitats, son todos ellos factores que favorecen a especies

invasoras, lo que está exacerbando los efectos de las invasiones. Un ecosistema sometido a una invasión de este tipo verá reducidos los recursos disponibles para otras especies, con lo que cambian las relaciones de competencia entre ellas, amenazando la biodiversidad de la comunidad.

Aunque no está claro si el incremento en la concentración de CO₂ favorece a las especies invasoras frente a las nativas, los primeros estudios en este sentido sugieren que retrasa la recuperación sucesional de algunas comunidades de plantas, lo que favorecería la dominancia de especies invasoras (Smith *et al.* 2000). Cualquier régimen climático estable no debería afectar la dominancia relativa de las especies nativas frente a las invasoras, pero esto sí ocurre en un clima cambiante, en el que las plantas invasoras se verán favorecidas por su capacidad para cambiar rápidamente su área de expansión y tolerar un rango diverso de condiciones ambientales (Dukes y Mooney 1999). De igual modo, el incremento en la deposición de N favorecerá a las especies de más rápido crecimiento. Esto hará especialmente susceptibles a los ecosistemas de regiones en las que las especies capaces de responder rápidamente a los incrementos de N, como América del Norte, son escasas, mientras que afectará menos a regiones como Europa, donde hay especies nativas con esta capacidad. Un buen ejemplo de esta capacidad para aprovechar las nuevas circunstancias nos lo da la gramínea invasora *Bromus madritensis*, tal y como se ha comprobado mediante experimentos de enriquecimiento de CO₂ al aire libre en el desierto de Mojave (Estados Unidos). La respuesta en densidad, en biomasa y en producción de semillas de *Bromus* a un ambiente enriquecido en CO₂ es muy superior a la de las especies nativas con las que comparte comunidad, especialmente en los sitios donde tiene mayor disponibilidad de nitrógeno en el suelo (Smith *et al.* 2000).

Un factor nada despreciable será el efecto que jueguen los cambios en los patrones de uso del suelo, que incrementan la fragmentación del hábitat y alteran los regímenes de perturbación. Presumiblemente su efecto será aumentar la prevalencia de las especies no nativas, dificultando por un lado las migraciones de las especies nativas hacia sus nuevas franjas climáticas óptimas y eliminando a aquéllas que no sean capaces de migrar, con lo que allanarán aún más el camino a las invasoras (Weltzin *et al.* 2003). Esta situación ya se está viviendo en Cataluña con dos especies de chumbera, *Opuntia maxima* y *O. stricta*, dos fuertes invasoras americanas que colonizan con rapidez los cultivos abandonados. En la zona del Cabo de Creus la superficie del territorio correspondiente a cultivos ha disminuído un 71% en los últimos veinte años, convirtiéndose en matorrales pioneros entre los que prosperan las chumberas (Vilá *et al.* 2003). Las razones de este éxito colonizador son un eficaz sistema de dispersión de las semillas por pájaros y jabalíes, que además soslaya la alta depredación que sufren las semillas por roedores (Vilá y Gimeno 2003), y una elevada supervivencia de las plántulas de *Opuntia*, aún a costa de un crecimiento reducido (Gimeno y Vilá 2002). Trabajos como estos enfatizan la necesidad de analizar los patrones de colonización y migración de las especies como consecuencia del cambio climático en conexión con la estructura espacial de los paisajes humanizados. Hay que reseñar que éste es un aspecto del cambio global que ha recibido comparativamente poca atención respecto a, por ejemplo, los efectos de la temperatura o el incremento de CO₂ en la atmósfera (pero ver Collingham y Huntley 2000, Kalnay y Cai 2003, Travis 2003).

4.4. Establecimiento de nuevas interacciones

Los cambios en la fenología y la distribución de muchas especies contribuirán, como hemos visto, a separar en el espacio y/o en el tiempo a especies que hasta ahora coincidían, pero también a reunir otras que hasta ahora lo hacían de forma esporádica o no lo hacían. Esto nos proporciona la posibilidad de contemplar el establecimiento de interacciones infrecuentes o inéditas, y analizar cómo las especies se acoplan a este nuevo marco interactivo. Muchos de estos

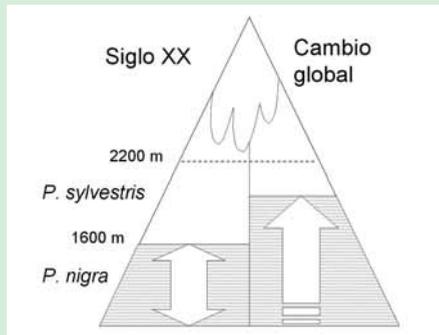
contactos serán infructuosos: por ejemplo, si la especie desplazada es una especialista en su interacción con otra especie que no se desplaza, difícilmente conseguirá establecerse por falta del *partenaire* adecuado. Por el contrario, si la especie que se desplaza no tiene unos requerimientos muy estrictos, puede encontrar otra que le permita establecer esta nueva interacción.

Un ejemplo de este proceso lo estamos observando en el comportamiento de la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*) en las montañas mediterráneas (Hódar y Zamora 2004). La procesionaria es un defoliador de diversas especies de pino de la cuenca mediterránea, y sus fases larvarias, que se desarrollan durante el invierno, están fuertemente limitadas por las temperaturas mínimas invernales. Como consecuencia, la procesionaria no puede desarrollarse ni muy al norte en latitud ni muy arriba en altitud. Hacia mediados del siglo XX se cifraba su límite altitudinal en 1600 m s.n.m., coincidiendo aproximadamente con el límite de recambio del pino salgareño, su hospedador preferido, por el pino albar. Sin embargo, como consecuencia del calentamiento global que afecta sobre todo a las temperaturas invernales, la procesionaria tiene cada vez mejores posibilidades de desarrollarse a más altitud. Un herbívoro especialista sobre el pino salgareño no podría ascender, ya que no encontraría el hospedador adecuado. Pero la procesionaria puede desarrollarse sobre diversas especies de pino, el albar entre ellas, y esto da lugar a una nueva interacción (Cuadro 15.2). En los inviernos cálidos registrados durante la última década del siglo XX las poblaciones naturales y las repoblaciones efectuadas con pino albar en el sureste peninsular se han visto muy afectadas por la procesionaria, y es previsible que esta tendencia siga en aumento. Para el pino albar, que como especie de zonas frías no sufre daños por insectos defoliadores en invierno, el establecimiento de esta nueva interacción es muy negativo, y en el caso de las poblaciones relictas de pino albar nevadense podría representar su golpe de gracia (Hódar *et al.* 2003).

CUADRO 15.2

CAMBIO GLOBAL E INTERACCIÓN ENTRE PROCESIONARIA Y PINOS

El diagrama muestra la distribución altitudinal de las especies de pino presentes en la media-alta montaña de Sierra Nevada, y el rango altitudinal en el que vive la procesionaria del pino. Hasta ahora (Siglo XX, izquierda), *P. sylvestris* estaba fuera del rango de actividad de la procesionaria del pino *Thaumetopoea pityocampa* (flecha doble), que vivía sobre todo en *P. nigra* a altitudes algo menores (por debajo de 1600 m, zona rayada izquierda). En el escenario actual y futuro (Cambio global, derecha), las franjas climáticas óptimas para cada especie se mueven hacia arriba, pero la velocidad de movimiento será mayor para la procesionaria (flecha hacia arriba) que para las plantas. En consecuencia, el área de interacción de la procesionaria con los pinos se mueve también hacia arriba (nueva área de interacción, zona rayada derecha), pero en su parte superior la interacción tendrá lugar con *P. sylvestris* y no *P. nigra*, con lo que se establece una nueva interacción planta-insecto fitófago. De Hódar y Zamora (2004, *Biodiversity and Conservation* 13: 493-500, reproducido con permiso).



4.5. Conexión entre fenologías o distribuciones alteradas

Una interacción ecológica suele requerir de la coincidencia espacio-temporal de los individuos de las especies que toman parte en ella. Lógicamente, cualquier alteración en la fenología de uno de los participantes puede hacer que una interacción que hasta ahora funcionaba perfectamente deje de hacerlo, y este riesgo es tanto mayor cuanto más afinada está la coincidencia de los intervinientes.

Entre los insectos que se nutren de plantas es muy frecuente que el insecto ajuste su desarrollo a la fenología de la planta, de forma que los estadios larvarios más sensibles a la calidad del alimento coincidan con el momento en el que la planta presenta unos tejidos más ricos en nutrientes. De este modo, es común que la aparición de las fases larvarias de los insectos coincida con el desarrollo de las primeras hojas en primavera, que suelen ser muy ricas en nutrientes y poco defendidas. Sin embargo, un incremento en la temperatura que cambie la fenología de los insectos, que usualmente responden más rápidamente que las plantas, puede hacer que este ajuste deje de funcionar, y provoca un nacimiento más temprano de los insectos respecto al inicio de la rotura de las yemas en la planta. Predecir los resultados del cambio con exactitud es difícil: si el insecto nace muy pronto no tendrá alimento y morirá, si nace algo más tarde y encuentra ya los primeros brotes puede causar muchos daños en los estadios iniciales de desarrollo de la planta. Todo depende de exactamente dónde se ubique el nuevo ajuste que aparezca entre ambas especies (Bale *et al.* 2002). Este nuevo ajuste puede ser especialmente importante en interacciones mutualistas como la polinización (Memmott *et al.* 2007).

De este modo, la conjunción de los cambios en fenología con los de la calidad de la planta que sirve de alimento al herbívoro dará lugar a una situación enteramente nueva, que con seguridad afectará al resto de la cadena trófica (Holton *et al.* 2003). Así nos lo muestra el estudio sobre dos poblaciones sureñas de papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) realizado en el Sistema Central en los últimos veinte años (Sanz *et al.* 2003). Durante este período de tiempo las temperaturas no han dejado de crecer, pero los papamoscas no han podido adelantar su reproducción, pues estos cambios en temperatura se han producido una vez que los papamoscas han iniciado su reproducción. Esto conlleva que los papamoscas tienen cada vez peor éxito reproductivo, y los pollos que se emancipan (y los adultos que los ceban) presentan peor condición física, a pesar de que cada año aportan más presas a los nidos. La explicación está en que, como consecuencia del incremento de la temperatura, los insectos que antes eran la presa mayoritaria con la que se cebaba a los pollos, las larvas de lepidóptero, son ahora escasos durante la nidificación del papamoscas en estos bosques, presumiblemente porque han adelantado su aparición. Los pollos son cebados ahora sobre todo con escarabajos y ortópteros, más esclerotizados y menos rentables energéticamente (Sanz *et al.* 2003). Por otro lado, muchas especies de aves en el continente Europeo sí están mostrando cambios en su fenología, particularmente en el momento de inicio de la puesta (Sanz 2002a, b, Sergio 2003, Visser *et al.* 2003, Both *et al.* 2006). Este evento marca en gran medida las posibilidades de éxito reproductivo, ya que la ceba de los pollos es el momento en que se necesita mayor calidad y cantidad de alimento. Un corolario lógico pero no por ello menos interesante de lo que les está pasando a los papamoscas es que, para seguir funcionando como hasta ahora, no basta con ajustar la fenología propia al cambio: deben ajustarse a la vez todas las demás especies que interactúan con uno, y eso es difícil que ocurra.

5. Implicaciones y perspectivas para la gestión

Una vez expuesto de modo sucinto el conocimiento que hasta ahora poseemos sobre los efectos del cambio global en las interacciones ecológicas, conviene dejar claras las limitaciones de estos mismos conocimientos. La realidad es que hay bastante incertidumbre y desco-

nocimiento sobre la magnitud y la dirección de los efectos de estos cambios. Como quedó dicho más arriba, la dificultad a la hora de aclarar los procesos implicados en el cambio global reside en que los cambios son múltiples e interactivos, y muchos de ellos son simultáneamente consecuencia de un cambio y causa de otro cambio. Sin embargo, aunque falta precisión para predecir los detalles, hay un amplio consenso sobre la generalidad del proceso, y las predicciones son lo suficientemente preocupantes como para tomarlas muy en serio e impulsar nuevas investigaciones que reduzcan estos niveles de incertidumbre. La investigación sobre los efectos del cambio global en los seres vivos debe seguir tres líneas principales.

La primera es efectuar experimentos en condiciones naturales que informen realmente de cómo responden los organismos, las comunidades, y hasta donde se puede los ecosistemas, al cambio global. Un buen ejemplo de este tipo de estudios son los experimentos de enriquecimiento en CO₂ al aire libre, los conocidos como FACE (Free Air Carbon-dioxide Enrichment, Karnosky *et al.* 2001). Este tipo de experimentos son una de nuestras mejores armas para desentrañar los efectos de los diferentes factores involucrados en el cambio global. Desafortunadamente necesitan de una tecnología cara y muy complicada de montar en hábitats forestales relativamente complejos, y esto restringe en gran medida las posibilidades de estudio en muchas zonas que, por el interés de sus ecosistemas, serían muy necesarias.

Los estudios tipo FACE permiten además analizar las interacciones entre factores. Esto es básico, porque los cambios que componen del cambio global no son secuenciales ni segregables, sino simultáneos y firmemente ligados. No podemos esperar que la respuesta a una planta sometida a enriquecimiento en CO₂ informe gran cosa sobre su desarrollo en las condiciones futuras porque en éstas, además del enriquecimiento en CO₂, existirá una mayor temperatura, una mayor cantidad de ozono troposférico... y la interacción entre estos factores puede producir efectos radicalmente diferentes. Una idea de la importancia de estas interacciones entre factores nos lo ofrecen los estudios recientes desarrollados en el Jasper Ridge FACE de California (Rillig *et al.* 2002, Shaw *et al.* 2002, Zavaleta *et al.* 2003a, b) o los del Aspen FACE de Wisconsin (Estados Unidos). En este último se comprobó que un enriquecimiento en CO₂ en el chopo *Populus tremuloides* aumenta el crecimiento y los niveles de compuestos secundarios, produce una similar intensidad de ataque en las hojas por el hongo *Melampsora medusae*, no cambia el peso de pupa de la mariposa *Malacosoma disstria*, e incrementa el ataque por áfidos respecto a la situación control; pero si el chopo es sometido simultáneamente a enriquecimiento en CO₂ y ozono, el crecimiento de la planta, los niveles de compuestos secundarios y el peso de pupa de la mariposa no cambian respecto al control, pero incrementa la infección por el hongo, y el incremento del ataque por áfidos es similar al experimentado creciendo sólo con CO₂ (Percy *et al.* 2002). Esto da una idea de lo difícil que resulta predecir los efectos de las interacciones entre factores. El problema de este tipo de análisis es, por supuesto, su coste: añadir un solo factor con sólo dos niveles supone duplicar el tamaño de una instalación FACE, lo que hace que, en general, las publicaciones técnicas se restrinjan a uno o unos pocos factores y no consideren las interacciones entre ellos (Figura 16.3). Y son demasiados factores a cubrir, aparte de las dudas que pueden surgir sobre la representatividad de la comunidad englobada en el FACE a la hora de extrapolarla al mundo real.

Una segunda línea de investigación debe ser el análisis de los efectos de la estructura del hábitat (y de sus modificaciones) en las migraciones y/o invasiones, por medio de análisis con modelos espacialmente explícitos, en conjunción con datos climáticos. A pesar de la reconocida importancia de analizar los movimientos de las especies como consecuencia del cambio climático teniendo en cuenta la estructura y disposición del uso del suelo, y sus alteraciones consecuencia de la actividad humana, éste es un campo de investigación apenas iniciado.

Número de artículos con cambio global y...

Factores aislados	CO ₂ 2204	Temperatura 3493	Ozono 431
Interacciones apareadas	CO ₂ y T ^a 913	T ^a y Ozono 132	Ozono y CO ₂ 105
Interacciones complejas	CO ₂ , Temperatura y Ozono 38		

Figura 16.3. Resultados de una búsqueda bibliográfica en las bases de datos del I.S.I. (Institute of Scientific Information, Philadelphia, PA, USA), tomando como palabras clave “cambio global”, “CO₂”, “temperatura” y “ozono”. La figura representa el número de artículos que incluyen entre sus descriptores las palabras clave en solitario o en combinación con las otras. Los límites temporales de la búsqueda fueron Enero de 2000 a Octubre de 2007. Se aprecia cómo muchos de los artículos sobre cambio global usan como descriptor alguna de las palabras clave, pero pocos consideran varios factores a la vez.

Finalmente, como tercera vía de estudio, muchos autores se decantan por el estudio directo de los cambios tal y como se van produciendo, analizando series temporales largas y a ser posible obtenidos en una amplia escala espacial (Hughes 2000). Ya que no podemos (o no queremos) evitar el cambio global, al menos estudiemos el proceso. Así pues, más que montar minixperimentos, tenemos que mirar al gran experimento que está ahora mismo en marcha. Citando a Aber y Melillo (2001), “...en el futuro, probablemente nos encontraremos estudiando las respuestas de los ecosistemas a este entorno cambiante: ésta será la contrapartida del experimento de cambio del entorno a escala global que estamos llevando a cabo.” Algunos estudios de este tipo desarrollados en la península Ibérica ya han sido citados aquí (Peñuelas *et al.* 2002b, Peñuelas y Boada 2003, Sanz *et al.* 2003, Vilá *et al.* 2003, Hódar y Zamora 2004), y muestran la validez y la robustez de esta aproximación. Contamos además con una ventaja en este sentido, que es la variedad orográfica y diversidad biológica de nuestro entorno. Disponemos de muchas cadenas montañosas con importantes gradientes altitudinales en los que podemos trabajar, a una escala manejable, lo que en un gradiente latitudinal sería difícilmente abarcable. Y disponemos de una gran diversidad de ecosistemas sobre los que analizar los efectos de los cambios que ya están ocurriendo. Por supuesto, este tipo de estudio necesita una serie temporal de registros lo más amplia posible con la que poder trabajar, porque las que iniciemos ahora mismo no empezarán a ofrecer resultados hasta dentro de unos años, y para entonces puede ser demasiado tarde.

Pero además del trabajo de investigación, pensamos que ya hay conocimiento suficiente para proponer medidas de gestión que, si no evitar el cambio global (algo que hoy por hoy parece difícil), puedan al menos mitigar algunas de sus consecuencias. La mejor línea de actuación directa comprende la gestión de los usos del suelo, un factor que se está demostrando de capital importancia a la hora de determinar las consecuencias del cambio global. Podríamos resumir estas medidas de gestión en dos líneas básicas. La primera es reducir el grado de fragmentación de los sistemas naturales, mediante reforestaciones adecuadamente diseñadas que incrementen la continuidad entre ellos, o estableciendo corredores que favorezcan la migración altitudinal o latitudinal de las especies. La segunda es incrementar la hete-

rogeneidad de los sistemas haciéndolos más resistentes a las invasiones y a las plagas (por ejemplo Noss 2000). En este sentido es esencial el manejo de muchas zonas ya reforestadas, que suelen mostrar masas monoespecíficas muy homogéneas, en las que las plagas o las perturbaciones como el fuego progresan muy fácilmente. Estas son medidas que están claramente a nuestro alcance, y que pueden llevarse a cabo desde ahora mismo con un trabajo coordinado de científicos, gestores y técnicos decididos a enfrentar el reto que se nos plantea.

Agradecimientos

La Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía y los directores y personal técnico de los Espacios Protegidos de Sierra Nevada y Sierra de Baza nos dieron permisos y todo tipo de facilidades para desarrollar nuestras investigaciones. José M. Irurita nos proporcionó los datos de defoliación por procesionaria en los pinares de Sierra Nevada. Gracias también a los viveristas Joaquín Sánchez y Ángel Navarro, y a los guardas Pablo Galdos, Ángel Vélez, Manolo Román y Antonio Gómez. Juanjo Sanz y Fernando Valladares aportaron valiosas sugerencias a una primera versión del manuscrito. Nuestros trabajos han contado con financiación de los proyectos FEDER 1FD97-0743-CO3-02 y REN2002-04041-CO2-01/GLO (HETEROMED) a J. A. H. y R. Z. en la Universidad de Granada, y REN2001-0003 y REN2003-04871 a J. P. en el CREAM.

Bibliografía

- Aber, J. D. y J. M. Melillo. 2001. *Terrestrial ecosystems, 2nd edition*. Academic Press, San Diego, Estados Unidos.
- Aber, J. D., K. J. Nadelhoffer, P. Steudler y J. M. Melillo. 1989. Nitrogen saturation in forest ecosystems. *BioScience* 39: 378-386.
- Aber, J. D., W. McDowell, K. J. Nadelhoffer, A. Magill, G. Berntson, M. Kamakea, S. McNulty, W. Currie, L. Rustad e I. Fernández. 1998. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *BioScience* 48: 921-934.
- Ayres, M. P. 1993. Plant defense, herbivory and global change. Páginas 75-91 en P. M. Kareiva, J. G. Kingsolver y R. M. Huey (editores), *Biotic interactions and global change*. Sinauer, Sunderland, Estados Unidos.
- Ayres, M. P. y M. J. Lombardero. 2000. Assessing the consequences of climate change for forest herbivores and pathogens. *Science for the Total Environment* 262: 263-286.
- Bale, J. S., G. J. Masters, I. D. Hodkinson, C. Awmack, T. M. Bezemer, V. K. Brown, J. Butterfield, A. Buse, J. C. Coulson, J. Farrar, J. E. G. Good, R. Harrington, S. Hartley, T. H. Jones, R. L. Lindroth, M. C. Press, I. Smyrnioudis, A. D. Watt y J. B. Whittaker. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8: 1-16.
- Battisti, A., M. Stastny, S. Netherer, C. Robinet, A. Schopf, A. Roques y S. Larsson. 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications* 15: 2084-2096.
- Bazzaz, F. A. 1990. The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 167-196.
- Bazzaz, F. A., S. L. Miao, y P. M. Wayne. 1994. CO₂-induced enhancements of co-occurring tree species decline at different rates. *Oecologia* 96: 478-482.
- Beerling, D. J. y C. K. Kelly. 1997. Stomatal density response of temperate woodland plants over the past seven decades of CO₂ increase: a comparison of Salisbury (1927) with contemporary data. *American Journal of Botany* 84: 1572-1583.
- Blanca, G., M. Cueto, M. J. Martínez-Lirola y J. Molero-Mesa. 1998. Threatened vascular flora of Sierra Nevada (SE Spain). *Biological Conservation* 85: 269-285.
- Both, C., S. Bouwhuis, C. M. Lessells y M. E. Visser. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441: 81-83.
- Bryant, J. P., F. S. Chapin III y D. R. Klein. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.
- Butler, G. D. 1985. Populations of several insects on cotton in open-top carbon dioxide enrichment chambers. *Southwestern Entomologist* 10: 264-266.
- Cannell, M. R. G. 1998. UK conifer forests may be growing faster in response to increased N deposition, atmospheric CO₂ and temperature. *Forestry* 71: 277-296.

- Castro, J. 2000. *Dinámica de la regeneración de los pinares autóctonos de pino silvestre (Pinus sylvestris L. var. nevadensis Christ) de Sierra Nevada y Sierra de Baza*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada, Granada.
- Cleland, E. E., I. Chuine, A. Menzel, H. A. Mooney y M. D. Schwartz. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 357-365.
- Coley, P. D., J. P. Bryant, y F. S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Collingham, Y. C. y B. Huntley. 2000. Impacts of habitat fragmentation and patch size upon migration rates. *Ecological Applications* 10: 131-144.
- Coûteaux, M. M., P. Bottner, y B. Berg. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 83-66.
- Chapin III, F. S., O. E. Sala, E. Huber-Sannwald y R. Leemans, 2001. The future of biodiversity in a changing world. Páginas 157-199 en F. S. Chapin III, O. E. Sala y E. Huber-Sannwald (editores), *Global biodiversity in a changing environment. Scenarios for the 21st century*. Ecological studies n° 152, Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Drake, F. 2000. *Global warming. The science of climate change*. Arnold, Londres, Reino Unido.
- Dormann, C.F. y S. J. Woodin. 2002. Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Functional Ecology* 16: 4-17.
- Dukes, J. S. y H. A. Mooney. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* 14: 135-139.
- Fleming, R. A. 1996. Forest-insect defoliator interaction in Canada's forests in a warming climate. Páginas 93-101 en R. B. Floyd, A. W. Sheppard y P. J. Del Barro (editores), *Frontiers of population ecology*. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia.
- Fuhrer, J. 2003. Agroecosystem responses to combinations of elevated CO₂, ozone, and global climate change. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 97: 1-20.
- Gimeno, I. y M. Vilá. 2002. Recruitment of two *Opuntia* species invading abandoned olive groves. *Acta Oecologica* 23: 239-246.
- Gritti, E.S., B. Smith y M. T. Sykes. 2006. Vulnerability of Mediterranean Basin ecosystems to climate change and invasion by exotic plant species. *Journal of Biogeography* 33: 145-157.
- Gutschick, V. P. 2007. Plant acclimation to elevated CO₂- From simple regularities to biogeographic chaos. *Ecological Modelling* 200: 433-451.
- Harrington, R., I. Woiwod y T. Sparks. 1999. Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 146-150.
- Haukioja, E., V. Ossipov, J. Koricheva, T. Honkanen, S. Larsson, y K. Lempa. 1998. Biosynthetic origin of carbon-based secondary compounds: cause of variable responses of woody plants to fertilization? *Chemoecology* 8: 133-139.
- Hódar, J. A., J. Castro y R. Zamora. 2003. Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conservation* 110: 123-129.
- Hódar, J. A. y R. Zamora. 2004. Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodiversity and Conservation* 13: 493-500.
- Holton, M. K., R. L. Lindroth y E. V. Nordheim. 2003. Foliage quality influences tree-herbivore-parasitoid interactions: effects of elevated CO₂, O₃, and plant genotype. *Oecologia* 137: 233-244.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 56-61.
- Hunter, M. D. 2001. Effects of elevated atmospheric carbon dioxide on insect-plant interactions. *Agricultural and Forest Entomology* 3: 153-159.
- Idso, S. B. 1999. The long-term response of trees to atmospheric CO₂ enrichment. *Global Change Biology* 5: 493-495.
- IPCC 2007a. Summary for Policymakers. En: *Climate Change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability*. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y Nueva York, EEUU.
- IPCC 2007b. Summary for Policymakers. En: *Climate Change 2007: Mitigation of Climate Change*. Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y Nueva York, EEUU.
- Jarvis, P. J. 2000. *Ecological principles and environmental management*. Pearson Education Limited, Harlow, Reino Unido.
- Jenni, L. y M. Kéry. 2003. Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 1467-1471.
- Kalnay, E. y M. Cai. 2003. Impact of urbanization and land-use change on climate. *Nature* 423: 528-531.
- Karnosky, D. F., B. Gielen, R. Ceulemans, W. H. Schlesinger, R. J. Norby, E. Oksanen, R. Matyssek y G. R. Hendrey. 2001. FACE systems for studying the impacts of greenhouse gases on forest ecosystems. Páginas 297-324 en D. F. Karnosky, R. Ceulemans, G. E. Scarascia-Mugnozza y J. L. Innes (editores), *The impact of carbon dioxide and other greenhouse gases on forest ecosystems*. CAB International, Wallingford, Reino Unido.

- Keeling, C. D., J. F. S. Chin y T. P. Whorf. 1996. Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. *Nature* 382: 146-149.
- Kimball, B. A. 1983. Carbon dioxide and agricultural yield: an assemblage of 430 prior conservation. *Agronomy Journal* 75: 779-788.
- Knepp, R.G., J. G. Hamilton, J. E. Mohan, A.R. Zangerl, M.R. Berenbaum y E. H. DeLucia. 2005. Elevated CO₂ reduces leaf damage by insect herbivores in a forest community. *New Phytologist* 167: 207-218.
- Kopper, B. J. y R. L. Lindroth. 2003. Effects of elevated carbon dioxide and ozone on the phytochemistry of aspen and performance of an herbivore. *Oecologia* 134: 95-103.
- Körner, Ch. 2000. Biosphere responses to CO₂-enrichment. *Ecological Applications* 10: 1590-1619.
- Körner, Ch. y F. A. Bazzaz. 1996. *Carbon dioxide, populations, and communities*. Academic Press, San Diego, Estados Unidos.
- Kubiske, M. E. y D. L. Godbold. 2001. Influence of CO₂ on the growth and function of roots and root system. Páginas 147-191 en D. F. Karnosky, R. Ceulemans, G. E. Scarascia-Mugnozza y J. L. Innes (editores), *The impact of carbon dioxide and other greenhouse gases on forest ecosystems*. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Logan, J. A., J. Régnière y J. A. Powell. 2003. Assessing the impacts of global warming to forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 130-137.
- Loladze, I. 2002. Rising atmospheric CO₂ and human nutrition: toward globally imbalanced plant stoichiometry? *Trends in Ecology and Evolution* 17: 457-461.
- Medlyn, B. E., A. Rey, C. M. V. Barton y M. Forstreuter. 2001. Above-ground growth responses of forest trees to elevated atmospheric CO₂ concentration. Páginas 127-146 en D. F. Karnosky, R. Ceulemans, G. E. Scarascia-Mugnozza y J. L. Innes (editores), *The impact of carbon dioxide and other greenhouse gases on forest ecosystems*. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Memmott, J., P. G. Craze, N. M. Waser y M. V. Price. 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions *Ecology Letters* 10: 710-717.
- Nemani, R. R., C. D. Keeling, H. Hashimoto, W. M. Jolly, S. C. Piper, C. J. Tucker, R. B. Myneni y S. W. Running. 2003. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science* 300: 1560-1563.
- Norby, R. J., M. F. Cotrufo, P. Ineson, E. G. O'Neill y J. G. Canadell. 2001. Elevated CO₂, litter chemistry and decomposition: a synthesis. *Oecologia* 127: 153-165.
- Noss, R. 2000. Beyond Kyoto: forest management in a time of rapid climate change. *Conservation Biology* 15: 578-590.
- Owensby, C. E., R. C. Cochran y L. M. Auen. 1996. Effect of elevated carbon dioxide on forage quality for ruminants. Páginas 363-371 en Ch. Körner y F. A. Bazzaz (editores), *Carbon dioxide, populations, and communities*. Academic Press, San Diego, Estados Unidos.
- Parmesan, C. y G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Peñuelas, J. y R. Matamala. 1990. Changes in N and S leaf content, stomatal density and specific leaf area of 14 plant species during the last three centuries of CO₂ increase. *Journal of Experimental Botany* 230: 1119-1124.
- Peñuelas, J., M. Estiarte y J. Llusià. 1997a. Carbon-based secondary compounds at elevated CO₂. *Photosynthetica* 33: 313-316.
- Peñuelas, J., B. Idso, A. Ribas y B. A. Kimball. 1997b. Effects of long-term atmospheric CO₂ enrichment on the mineral concentration of *Citrus aurantium* leaves. *New Phytologist* 135: 439-444.
- Peñuelas, J. y M. Estiarte. 1998. Can elevated CO₂ affect secondary metabolism and ecosystem function? *Trends in Ecology and Evolution* 13: 20-24.
- Peñuelas, J., E. Castells, R. Joffré y R. Tognetti. 2002a. Carbon-based secondary and structural compounds in Mediterranean shrubs near a natural CO₂ spring. *Global Change Biology* 8: 281-288.
- Peñuelas, J., I. Filella y P. Comas. 2002b. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 8: 531-544.
- Peñuelas, J. y M. Boada. 2003. A global-change induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9: 131-140.
- Percy, K. E., C. S. Awmack, R. L. Lindroth, M. E. Kubiske, B. J. Kopper, J. G. Isebrands, K. S. Pregitzer, G. R. Hendrey, R. E. Dickson, D. R. Zak, E. Oksanen, J. Sober, R. Harrington y D. Karnosky. 2002. Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by CO₂ and O₃. *Nature* 420: 403-407.
- Peters, H. A., B. Baur, F. Bazzaz y Ch. Körner. 2000. Consumption rates and food preferences of slugs in a calcareous grassland under current and future CO₂ conditions. *Oecologia* 125: 72-81.
- Pospisilova, J. y J. Catsky 1999. Development of water stress under increased atmospheric CO₂ concentration. *Biologia Plantarum* 42: 1-24.
- Reich, P. B., B. A. Hungate y Y. Q. Luo. 2006. Carbon-nitrogen interactions in terrestrial ecosystems in response to rising atmospheric carbon dioxide. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37: 611-636.

- Rillig, M. C., S.F. Wright, M. R. Shaw y C. B. Field. 2002. Artificial climate warming positively affects arbuscular mycorrhizae but decreases soil aggregate water stability in an annual grassland. *Oikos* 97: 52-58.
- Sanders, N. J., R.T. Belote y J. F. Weltzin. 2004. Multitrophic effects of elevated atmospheric CO₂ on understory plant and arthropod communities. *Environmental Entomology* 33: 1609-1616.
- Sanz, J. J. 2002a. Climate change and birds: have their ecological consequences already been detected in the Mediterranean region? *Ardeola* 49: 109-120.
- Sanz, J. J. 2002b. Climate change and breeding parameters of great and blue tits throughout the western Palaearctic. *Global Change Biology* 8: 409-422.
- Sanz, J. J., J. Potti, J. Moreno, S. Merino y O. Frías. 2003. Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 9: 461-472.
- Sanz-Elorza, M., E. D. Dana, A. González y E. Sobrino. 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.
- Saxe, H., M. G. R. Cannell, Ø. Johnsen, M. G. Ryan y G. Vourlitis. 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist* 149: 369-400.
- Sergio, F. 2003. Relationship between laying dates of black kites *Milvus migrans* and spring temperatures in Italy: rapid responses to climate change? *Journal of Avian Biology* 34: 144-149.
- Shaver, G. R., J. Canadell, F. S. Chapin III, J. Gurevitch, J. Harte, G. Henry, P. Ineson, S. Jonasson, J. Melillo, L. Pitelka y L. Rustad. 2000. Global warming and terrestrial ecosystems: a conceptual framework for analysis. *BioScience* 50: 871-882.
- Shaw, M. R., E. S. Zavaleta, N. R. Chiariello, E. E. Cleland, H. A. Mooney y C. B. Field. 2002. Grassland responses to global environmental changes suppressed by elevated CO₂. *Science* 298: 1987-1990.
- Smith, S. D., T. E. Huxman, S. F. Zitzer, T. N. Charlet, D. C. Housman, J. S. Coleman, L. K. Fenstermaker, J. R. Seemann y R. S. Nowak. 2000. Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. *Nature* 408: 79-82.
- Stiling, P., D. C. Moon, M. D. Hunter, J. Colson, A. M. Rossi, G. J. Hymus y B. G. Drake. 2003. Elevated CO₂ lowers relative and absolute herbivore density across all species of a scrub-oak forest. *Oecologia* 134: 82-87.
- Teixeira, J. y J. W. Arntzen. 2002. Potential impact of climate warming on the distribution of the Golden-striped salamander, *Chioglossa lusitanica*, on the Iberian Peninsula. *Biodiversity and Conservation* 11: 2167-2176.
- Travis, J. M. J. 2003. Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 467-473.
- Vilá, M. e I. Gimeno. 2003. Seed predation of two alien *Opuntia* species invading Mediterranean communities. *Plant Ecology* 167: 1-8.
- Vilá, M., J. A. Burriel, J. Pino, J. Chamizo, E. Llach, M. Porterias y M. Vives. 2003. Association between *Opuntia* species invasion and changes in land-cover in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 9: 1234-1239.
- Virtanen, T., S. Neuvonen y A. Nikula. 1998. Modelling topographic patterns of egg mortality of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae) with a Geographical Information System: predictions for current climate and warmer climate scenarios. *Journal of Applied Ecology* 35: 311-322.
- Visser, M. E., F. Adriaenssen, J. H. van Balen, J. Blondel, A. Dhont, S. van Dongen, C. du Feu, E. Ivankina, A. B. Kerimov, J. de Laet, E. Matthysen, R. McCleery, M. Orell y D. Thomson. 2003. Variable responses to large-scale climate change in European *Parus* populations. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 367-372.
- Vitousek, P. M. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology* 75: 1861-1876.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco y J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Walker, B. H., W. L. Steffen y J. Langridge. 1999. Interactive and integrated effects of global change on terrestrial ecosystems. Páginas 329-375 en B. H. Walker, W. L. Steffen, J. Canadell y J. Ingram (editores), *The terrestrial biosphere and the global change*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Weltzin, J. F., R. T. Belote y N. J. Sanders. 2003. Biological invaders in a greenhouse world: will elevated CO₂ fuel plant invasions? *Frontiers in Ecology and Environment* 1: 146-153.
- Williams, R. S., D. E. Lincoln y R. J. Norby. 2003. Development of gypsy moth larvae feeding on red maple saplings at elevated CO₂ and temperature. *Oecologia* 137: 114-122.
- Zaller, J. G. y J. A. Arnore III. 1998. Activity of surface-casting earthworms in a calcareous grassland under elevated atmospheric CO₂. *Oecologia* 111: 249-254.
- Zavaleta, E. S., M. R. Shaw, N. R. Chiariello, H. A. Mooney y C. B. Field. 2003a. Additive effects of simulated climate changes, elevated CO₂, and nitrogen deposition on grassland diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 7650-7654.
- Zavaleta, E. S., B. D. Thomas, N. R. Chiariello, G. P. Asner, M. R. Shaw y C. B. Field. 2003b. Plants reverse warming effect on ecosystem water balance. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 9892-9893.
- Zvereva, E. L. y M. V. Kozlov. 2006. Consequences of simultaneous elevation of carbon dioxide and temperature for plant-herbivore interactions: a metaanalysis. *Global Change Biology* 12: 27-41.

CAPÍTULO 17

Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global

J. Bosco Imbert, Juan A. Blanco y Federico J. Castillo

Resumen. *Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global.*

En la situación actual de cambio global en que se encuentra nuestro planeta, cobra cada vez más importancia el conocimiento del funcionamiento de los ecosistemas, es decir, de los flujos de energía, agua, carbono y nutrientes. Son estos flujos los que mantienen la estabilidad de la trama estructural de los ecosistemas. Por tanto, si queremos entender y predecir el cambio en un ecosistema forestal y su influencia sobre ecosistemas adyacentes es básico conocer su funcionamiento. La sostenibilidad a largo plazo de los ecosistemas forestales se sustenta en el mantenimiento natural de los ciclos de nutrientes. Sin embargo, la explotación forestal altera los flujos de nutrientes en los bosques, y en ocasiones, los efectos pueden resultar irreversibles, produciéndose alteraciones importantes de la productividad y de otras funciones. Por ello, el técnico o gestor forestal tendrá el mayor interés en conocer los flujos de nutrientes en cada sistema forestal, para anticipar cambios en el ecosistema, evaluar si determinadas prácticas forestales son sostenibles, y finalmente, adaptar las técnicas forestales para conseguir los objetivos deseados conservando lo mejor posible el ecosistema. En este capítulo se explican los procesos principales que constituyen los ciclos externo e interno de nutrientes, cómo cambian con el tiempo y cómo son influenciados por diferentes prácticas forestales. Se analiza el papel de los modelos matemáticos en la comprensión de los ciclos de nutrientes, y se discuten las implicaciones del conocimiento de los ciclos de nutrientes para la gestión forestal.

Summary. *Forest management and nutrient cycling in a global change framework.*

The importance of the knowledge on ecosystem functioning, meaning fluxes of energy, water, carbon and nutrients, is increasing under the current global changing setting of our planet. These fluxes maintain the stability and the link among the structural components of ecosystems. It follows that if we want to understand and predict the change in a forest ecosystem and its influence on other ecosystems it is crucial to know how forests function. Long-term sustainability of forest ecosystems depends on maintaining natural nutrient cycling. However, resource exploitation disturbs nutrient fluxes in forests, and sometimes effects can be irreversible affecting productivity and other functions. Therefore, forest managers should be interested in understanding nutrient cycling in their forest sites to anticipate ecosystem changes, to assess if certain forest practices are sustainable, and finally to adapt forest techniques to achieve their goals, preserving the ecosystem in the best possible way. In this chapter we explain internal and external nutrient cycles in forests,

their temporal changes and how they are influenced by different forest practices. We also analyze the role of models to better understand nutrient cycling, and discuss management implications of the concepts presented hereinafter.

1. Introducción

Los nutrientes, gracias a la energía solar, se mueven en la biosfera de un compartimento a otro, con continuas transformaciones entre formas orgánicas e inorgánicas. En los ecosistemas forestales, este flujo global está ralentizado, ya que muchos nutrientes son secuestrados en distintos compartimentos y reciclados internamente. Estos flujos están relacionados con la producción de materia orgánica, al estar estrechamente ligados con las transferencias de carbono y agua (Begon *et al.* 1996). Las actividades forestales afectan a los flujos de nutrientes en los bosques, y en ocasiones, los efectos pueden resultar irreversibles, produciéndose alteraciones importantes de la productividad y de otras funciones.

El ciclo de nutrientes en un ecosistema forestal consta de la entrada de nutrientes al ecosistema (meteorización de la roca madre, fijación biológica de nitrógeno, aportes atmosféricos y transferencias por biota), del flujo de nutrientes entre las plantas y el suelo (absorción radicular y foliar, retranslocación, pluviolavado, pérdidas por herbivoría, desfronde y descomposición) y de las salidas de nutrientes del ecosistema (lixiviación, escorrentía, emisión de gases y aerosoles, transferencias por biota y explotación de recursos). Cada proceso es un precursor del anterior y el flujo de nutrientes sigue una serie de pasos interconectados. Las entradas y salidas del ecosistema constituyen el ciclo externo de nutrientes (Fig. 17.1) y los

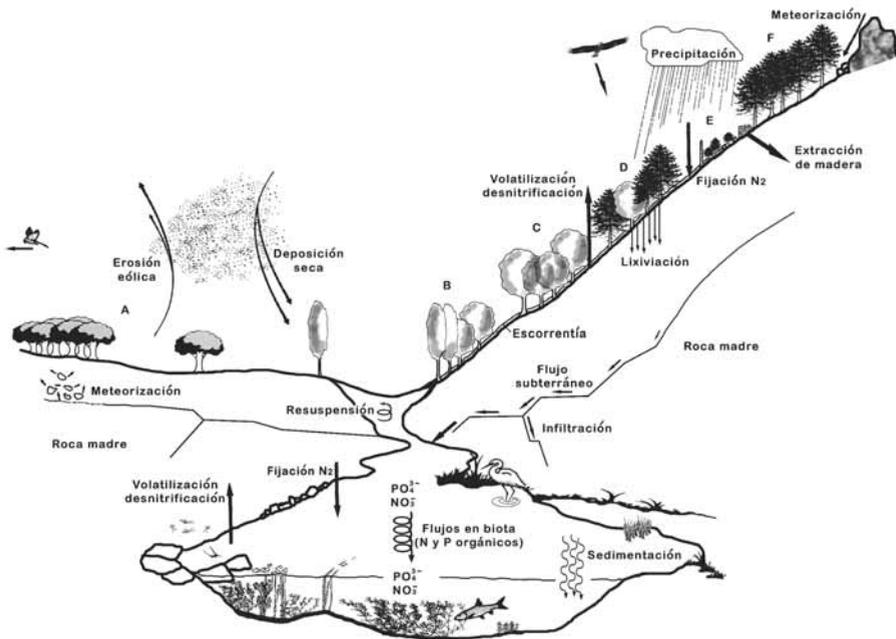


Figura 17.1. Ciclo externo de nutrientes en una cuenca forestada. Obsérvese que dada la estrecha conexión entre los ecosistemas forestales y fluviales, una gestión sostenible tiene que considerar los ciclos integrales en la cuenca. Cualitativamente los procesos y sumideros son similares en ecosistemas terrestres y fluviales, aunque varía su importancia relativa (las flechas en la figura no están a escala con la intensidad de flujos). Es de destacar también los ciclos de nutrientes más abiertos en los ríos, que permiten un rápido transporte de nutrientes procedentes del medio terrestre río abajo. Más explicaciones en el texto.

flujos entre las plantas, y el suelo el ciclo interno (Fig. 17.2). También se conoce al ciclo externo como ciclo geoquímico, a la retranslocación como ciclo bioquímico y al resto de los flujos internos como ciclo biogeoquímico. Además, para comprender el funcionamiento del ecosistema forestal hay que conocer los compartimentos conectados por estos flujos o procesos: biomasa aérea (fuste, corteza, ramas y hojas), suelo orgánico, raíces, suelo mineral y roca madre.

El técnico o gestor forestal puede encontrarse con una gran variedad de situaciones en las que necesite información sobre los ciclos de nutrientes, por ejemplo, para conservar mejor un ecosistema, evaluar si determinadas prácticas forestales son sostenibles o determinar la necesidad de utilizar un fertilizante. En la figura 17.1 se representan una serie de ecosistemas o distintos seres (estadios sucesionales) de un mismo ecosistema, que pueden ayudarnos a ilustrar mejor algunas situaciones posibles. La fertilidad de las tierras altas de las dehesas (Fig. 17.1 A) depende en gran parte del flujo de nutrientes realizado contracorriente por animales y aves (Puerto 1997). Si se detectaran síntomas de pérdidas de fertilidad en las tierras altas podría ser útil evaluar este flujo de nutrientes. Los bosques de galería (Fig. 17.1B) se encuentran en la interfase entre el medio acuático y el terrestre, y sirven de filtro de los nutrientes lavados tras las talas de árboles. Estas pérdidas pueden reducirse considerablemente dependiendo entre otras cosas de las especies vegetales, densidad de árboles y anchura de la banda forestal. Para evaluar la eficiencia en el filtrado se pueden medir distintos componentes del ciclo interno, por ejemplo la absorción radicular y el desfronde, o la concentración de nutrientes en el río aguas arriba y aguas abajo de la tala. Ladera arriba del bosque de galería nos encontramos con un bosque de frondosas (Fig. 17.1C), un bosque mixto de coníferas y frondosas (Fig. 17.1D), una zona recién cortada donde empiezan a colonizar las especies pioneras (Fig. 17.1E) y un bosque de coníferas maduro (Fig. 17.1F), todos ellos con distintas intensidades de flujos y tamaños de compartimentos. En cada caso puede interesar un tipo de gestión diferente. Por ejemplo, en la zona recién cortada, se puede ayudar a la recuperación de una parte

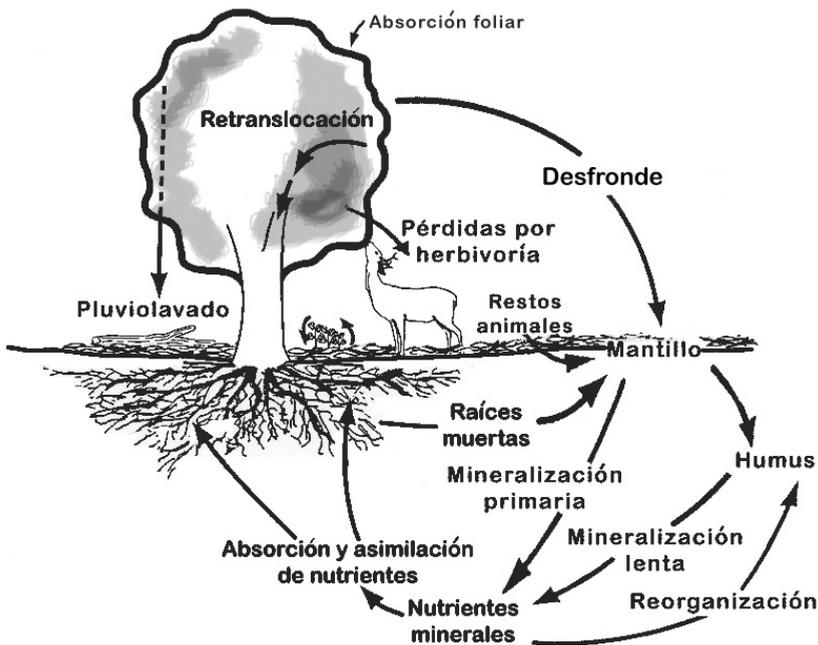


Figura 17.2. El ciclo interno de nutrientes en un bosque está formado principalmente por los flujos dentro de las plantas, y los flujos entre la comunidad biótica y el suelo. Más explicaciones en el texto.

del nitrógeno del suelo, plantando especies simbióticas que fijen el nitrógeno atmosférico. El conocimiento de los ciclos de nutrientes, constituye por tanto, una herramienta muy útil para la manipulación de flujos y tamaños de los compartimentos del ecosistema forestal, en función de las necesidades y los objetivos que se pretendan.

El estudio de los ciclos de nutrientes en bosques es una tarea compleja. Por un lado, muchos bosques son grandes y viven durante intervalos de tiempo demasiado largos para el periodo de vida de un grupo de investigación, y por otro, grandes cantidades de datos deben cogerse del suelo y de los distintos componentes de la vegetación (ramas, hojas, corteza, madera) para hacer balances de nutrientes (Attiwill y Leeper 1987). Aunque los procesos básicos del ciclo de nutrientes son comunes a todos los ecosistemas, las velocidades de los procesos varían de un ecosistema forestal a otro, y dentro del mismo ecosistema, varían espacial y temporalmente. A veces, esta variabilidad hace difícil encontrar patrones generales cuando se tienen en cuenta muchas áreas geográficas. Además, en la tarea intelectual de dilucidar los efectos de una determinada práctica forestal, pueden solaparse los efectos de perturbaciones muy extendidas a escala global, como la deposición de nitrógeno (Sverdrup y Stjernquist 2002), lluvia ácida (Palacios *et al.* 1995, González-Arias *et al.* 1998), aumento de CO₂ (Stock y Midgley 1995) y el calentamiento de la atmósfera.

En el contexto de los conceptos y las ideas desarrollados más arriba, los objetivos de este capítulo son los siguientes: 1) Explicar los procesos principales que constituyen el ciclo externo y el ciclo interno de nutrientes, y como son influenciados por diferentes prácticas forestales; 2) Explicar los cambios temporales de los ciclos de nutrientes en el tiempo, y la influencia de las prácticas forestales sobre estos cambios; 3) Contrastar la información existente sobre las pérdidas de fertilidad en ecosistemas forestales debidas a la extracción de madera y nutrientes; 4) Explicar el papel de los modelos matemáticos en la comprensión de los ciclos de nutrientes, y en la proyección de los datos adquiridos a escenarios futuros; 5) Detectar qué áreas necesitan más investigación, 6) Sintetizar la información presentada en el marco de las implicaciones para la gestión forestal.

2. Ciclo externo de nutrientes

2.1. Entradas de nutrientes

La meteorización (Fig. 17.1) es un proceso general que consiste en la desintegración de la roca madre. Esta desintegración puede ser mecánica (p. ej. fragmentación por variaciones en la temperatura), química (reacciones de minerales con agua) o biótica (p. ej. reacciones de minerales con ácidos orgánicos producidos por plantas) (Waring y Running 1998). La meteorización de minerales primarios es la principal fuente de nutrientes en muchos ecosistemas forestales. Esto contrasta con el nitrógeno, cuya mayor vía de entrada es la atmosférica (Schlesinger 1997). Las tasas de meteorización dependen principalmente de la estabilidad de los minerales, el clima, la precipitación, la temperatura, química y humedad del suelo, vegetación y tamaño del grano mineral (April y Newton 1992). En suelos forestales, la meteorización de pequeñas partículas de minerales primarios y secundarios se produce más rápidamente que la de las rocas (Fisher y Binkley 2000). Tasas de meteorización para distintos tipos de ecosistemas forestales pueden consultarse en Àvila y Rodà 1988, Kimmins 2004, Fisher y Binkley 2000. El calentamiento global podría ocasionar un aumento de las tasas de meteorización (Andrews y Schlesinger 2001), aunque la intensidad de la respuesta puede resultar difícil de cuantificar (Oh *et al.* 2007).

La fijación biológica de nitrógeno (Fig. 17.1), consiste en la reducción de nitrógeno atmosférico (N₂) a ión amonio (NH₄⁺). Sólo algunas algas (cianofíceas) y bacterias, libres o en

simbiosis con plantas, pueden realizar esta transformación. El coste de fijar nitrógeno atmosférico puede ser de dos a cuatro veces más alto que el coste de adquirir nitrógeno del suelo (Lambers *et al.* 1998). Por ello, la fijación de nitrógeno está restringida en gran medida a ambientes con alta radiación. A medida que se cierra el dosel arbóreo durante la sucesión, la energía limita el establecimiento de plantas fijadoras de nitrógeno (Chapin *et al.* 2002). Las tasas anuales de fijación de nitrógeno son muy variables y oscilan entre cerca de 1 kg ha⁻¹ en bosques con fijadores libres, hasta más de 100 kg ha⁻¹ en bosques dominados por árboles en simbiosis con bacterias fijadoras (Fisher y Binkley 2000). Por tanto, las especies fijadoras de nitrógeno pueden tener importancia para la recuperación del nitrógeno perdido al extraer madera de una masa forestal (Attiwill y Weston 2001). Otros factores a considerar, a la hora de introducir o favorecer una especie fijadora en una masa forestal, son el valor comercial de su madera, y la posible competencia con otras especies por nutrientes distintos del nitrógeno.

Los aportes de nutrientes a los ecosistemas forestales vía atmósfera (Fig. 17.1) provienen de la deposición húmeda (lluvia, nieve y nieblas) y la deposición seca (partículas y aerosoles). La cantidad de aportes atmosféricos que llegan a los bosques depende principalmente del clima, microclima, y distancia con respecto al mar, áreas de erosión eólica y zonas industriales (Kimmins 2004). Por ejemplo, en áreas mediterráneas próximas al mar, como Prades (Cataluña), más del 95% del Cl y el Na son presumiblemente de origen marino (Bellot y Escarré 1988); a medida que nos alejamos del mar, las concentraciones de estos iones disminuyen. En general la deposición total de N en bosques de zonas rurales oscila entre 5 y 40 kg ha⁻¹ año⁻¹, pudiendo aumentar por encima de estos valores junto a zonas industriales, granjas avícolas y de cerdos (Jarvis y Fowler 2001), y autopistas (Mesanza *et al.* 1993). En ecosistemas mediterráneos como Montseny (Cataluña) y Prades se han medido 7 y 4,6 kg N ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente, que suponen 16,8 % y 15,3 % del nitrógeno acumulado anualmente en la biomasa aérea de sus encinares (Escarré *et al.* 1999a). A modo de comparación, la entradas de (NO₃⁻ + NH₄⁺) en cuatro masas forestales de *Quercus pyrenaica* en el Sistema Central (Salamanca) oscilaron entre 4,8 y 7,0 kg ha⁻¹ año⁻¹, siendo su media un 58 % de la cantidad de N requerida anualmente por la parte aérea de sus árboles (Moreno *et al.* 2002). Es también de destacar, en nuestros ecosistemas mediterráneos, la ocurrencia de lluvias con polvo sahariano conteniendo cantidades importantes de Ca²⁺ (Rodà *et al.* 1993, Terradas 2001). La estructura del bosque, que puede ser manipulada por el forestal, influencia la entrada de nutrientes al suelo. Así, el agua de lluvia, al entrar al bosque, puede fluir a través del dosel (trascolución) o de los troncos (escorrentía cortical). El agua que llega al suelo, tiene una composición química diferente, ya que ha arrastrado deposición seca y lixiviados de las plantas, y perdido algunos nutrientes que han sido absorbidos por las hojas (Terradas 2001). Además, la estructura del bosque también influencia la importancia relativa de la deposición húmeda y la seca. Por ejemplo, los bosques de coníferas tienden a recoger más deposición seca y deposición de nieblas que los bosques de caducifolios, a causa de su mayor superficie foliar (Chapin *et al.* 2002).

Aunque raramente medidas, las transferencias de nutrientes por biota (Fig. 17.1) pueden tener también importancia en el balance de nutrientes de ecosistemas forestales. Citamos como ejemplos, heces y orinas de ganado, animales muertos y transporte de material vegetal por aves que viven entre el bosque y otros ecosistemas colindantes. Por supuesto, muchas de estas transferencias pueden ser también hacia fuera del bosque.

2.2. Salidas de nutrientes

Las precipitaciones, tanto en forma de lluvia como de nieve (tras el deshielo), provocan la salida de nutrientes de los bosques, especialmente si están intervenidos (Fig. 17.1). Estas salidas pueden ser como lixiviados hacia las aguas subterráneas o con el agua de escorrentía hacia los

ríos. Entre los lixiviados suelen predominar los nitratos y el nitrógeno orgánico disuelto. Estas pérdidas de nitrógeno pueden acentuarse cuando el contenido en nitrógeno en fertilizantes y/o deposición atmosférica excede las necesidades de plantas, bacterias y hongos. El agua de escorrentía puede llevarse una gran parte de los materiales resultantes de la erosión causada por las actividades forestales (construcción de pistas, preparación del suelo, talas, etc) o cenizas producidas durante una quema de restos de corta, particularmente en laderas de fuerte pendiente. Este proceso conlleva normalmente pérdidas importantes de nitratos y fósforo. La mayor parte del fósforo en los suelos está adherido a la materia orgánica y complejos minerales. Por ello, el 90% de las pérdidas de fósforo se producen durante lluvias o deshielos, predominando el fósforo particulado en las aguas de escorrentía y el fosfato soluble en los lixiviados hacia las aguas subterráneas (Chapin *et al.* 2002). En bosques donde hay un exceso de deposición de N y S atmosféricos, el suelo se acidifica y se pierden cationes, nitratos, sulfatos y aluminio por lixiviación, afectando a la fertilidad del suelo y a la calidad de las aguas (Freer-Smith 2001).

Otra causa importante de pérdidas de nutrientes a raíz de actividades forestales es la volatilización de nutrientes (Fig. 17.1). Esta volatilización puede producirse durante la quema de restos de corta (ver capítulo 4) o durante las prácticas de fertilización. Aunque las quemas de restos de corta pueden provocar grandes pérdidas de nutrientes, también suelen aumentar la disponibilidad de nutrientes para las plantas, y disminuyen la competencia de otras plantas con las especies de interés y el riesgo de incendios. Generalmente, la volatilización del nitrógeno predomina sobre la de otros nutrientes, observándose un rango de pérdidas, en tablas presentadas por Kozłowski *et al.* (1991) y Kimmins (2004), de entre 74 y 982 kg ha⁻¹. En acuerdo con este rango de valores, Serrasolses y Vallejo (1999) produjeron experimentalmente un fuego intenso de superficie en un encinar en Prades registrando pérdidas de 800 kg N ha⁻¹ (64 % del N en restos de corta y suelo orgánico iniciales). En cuanto a la volatilización de nitrógeno contenido en fertilizantes, ocurre especialmente cuando se añade urea a un suelo húmedo con altas temperaturas, liberándose NH₃ a la atmósfera (Nason y Myrold 1992, en Waring y Running 1998).

3. Ciclo interno de nutrientes

3.1. Absorción radicular

La absorción de los nutrientes del suelo por las raíces puede seguir tres vías: 1) difusión de iones (vía más importante para NO₃⁻, PO₄³⁻ y K⁺) o moléculas siguiendo un gradiente de concentración, 2) movimiento pasivo de iones, principalmente cationes, con el flujo de agua de la transpiración, 3) intercepción de nutrientes por las raíces que crecen y colonizan el suelo. De estos tres procesos, la difusión es cuantitativamente el proceso de más importancia (Landsberg y Gower 1997, Schlesinger 1997). En los bosques, la mayoría de los árboles forman asociaciones micorrízicas con los hongos, aumentando considerablemente la eficiencia en la absorción de nutrientes. Las micorrizas pueden aumentar la disponibilidad de nutrientes liberando ácidos orgánicos que aceleran la meteorización, liberando enzimas que aceleran la descomposición de la materia orgánica, y liberando fosfatasas para mineralizar el fósforo orgánico (Landsberg y Gower 1997, Terradas 2001).

Normalmente, los microorganismos del suelo absorben más nitrógeno a lo largo del día que los árboles; pero afortunadamente para los árboles, la biomasa microbiana se renueva rápidamente (de días a semanas), y los árboles pueden acceder a ese nitrógeno (Fisher y Binkley 2000). Las tasas de absorción anual de los árboles representan una pequeña fracción (1% o menos) de las cantidades totales de los nutrientes almacenadas en el suelo (Cole y Rapp 1981). A modo de ejemplo, las

tasas medias de absorción de nitrógeno en clima templado son 47 kg ha⁻¹ año⁻¹ para coníferas y 75 kg ha⁻¹ año⁻¹ para caducifolias (Cole y Rap 1981). Para perennifolias angiospermas, como *Quercus ilex*, Escarré *et al.* (1999b), estimaron tasas de absorción de 30,1 y 41,6 kg ha⁻¹ año⁻¹ en Prades y Montseny, respectivamente. En estos datos, destacan las diferencias entre las plantas caducifolias y las perennifolias (angiospermas y gimnospermas). En general, los árboles caducifolios (angiospermas) tienen un sistema radicular con muchas raíces finas, que ocupan grandes volúmenes y son muy eficientes para extraer los nutrientes del suelo. Sin embargo, en muchas coníferas la mayoría de las raíces finas se encuentran en la capa superficial del suelo, sobre todo cuando crecen en suelos poco fértiles; el diámetro medio de las raíces es mayor que el de las angiospermas y además están menos ramificadas, con lo que su eficiencia global de absorción es menor (Kimmins 2004).

La absorción de nutrientes por las raíces de las plantas está inicialmente restringida por las tasas de descomposición y de mineralización, la solubilidad mineral, la capacidad de intercambio catiónico y la competencia con los microorganismos. Por lo tanto, las prácticas forestales que afecten estos procesos o características del suelo, influirán también en las tasas de absorción. Además, el exceso de deposición de N y S atmosféricos, acidifica el suelo y se libera aluminio, que es tóxico para las raíces y disminuye la eficiencia de la absorción (Freer-Smith 2001). Las plantas captan los nutrientes del suelo selectivamente, absorbiendo preferentemente los nutrientes que más limitan su crecimiento, en un continuo intercambio dinámico con las reservas de nutrientes del suelo. Generalmente, el nutriente que más limita el crecimiento determina las tasas de absorción del resto de los nutrientes, resultando en proporciones de nutrientes óptimos para el crecimiento de las plántulas (Ingestad 1979) y árboles. Sin embargo, si los nutrientes en el suelo no se encuentran en las proporciones adecuadas, las plantas no muestran síntomas de deficiencia, sino que simplemente crecen más lentamente (a no ser que el suministro de nutrientes sea muy bajo) (Clarkson y Hanson 1980, en Schlesinger 1997). Experimentos con plantas terrestres sugieren, que éstas ajustan su nutrición convergiendo hacia la relación de Redfield (N:P = 14:1), aunque puede haber cierta variabilidad en función de las cantidades de nutrientes que almacenen. Plantas con una relación mayor de 14:1 en sus tejidos generalmente responden a adiciones de nitrógeno, y plantas con relaciones mayores de 16:1 generalmente responden a la adición de fósforo, pero no de N (Chapin *et al.* 2002).

La aplicación de fertilizantes nitrogenados induce a veces deficiencias de otros nutrientes, lo cual limita el crecimiento de los árboles. Así, en sitios con baja disponibilidad de P, la adición de N puede agravar la deficiencia de P al acelerar la acidificación del suelo, inmovilizando el fósforo en el suelo y afectando a los hongos que forman las micorrizas. Hay sitios donde el nitrógeno ha sido reemplazado por el fósforo como elemento limitante del crecimiento (Nilson *et al.* 1995). Por lo tanto, antes de aplicar un tratamiento con fertilizante a una masa forestal es aconsejable evaluar los nutrientes del suelo y el estado nutricional de los árboles (Kimmins 2004).

3.2. Retranslocación

La retranslocación de nutrientes consiste en la reabsorción o transferencia de nutrientes solubles del tejido envejecido a través del floema (Chapin *et al.* 2002). Esta circulación de nutrientes puede tener lugar de las hojas a las ramas (del Arco *et al.* 1991), de las raíces finas a las gruesas (Millard y Proe 1993) o del duramen en formación a la albura (Attiwill y Leeper 1987). De estos procesos, la reabsorción de nutrientes de las hojas antes de su abscisión es probablemente el que más ha sido estudiado (Escudero *et al.* 1992, Pugnaire y Chapin 1993, Covello *et al.* 2008), aunque los mecanismos implicados todavía no se comprenden bien (Chapin *et al.* 2002). El N, P y K son los nutrientes más móviles en los ecosistemas forestales y predominan entre los elementos retranslocados. El porcentaje de nutrientes reabsorbido de las hojas es bastante variable según especies, sitios y edad del árbol, pero en promedio representa un 50 % (Chapin *et al.* 2002). Gracias a la retranslocación, los árboles pueden satisfacer un porcentaje

considerable de sus requerimientos anuales; por ejemplo, Switzer *et al.* 1968 (en Kimmins 2004) determinaron que en *Pinus taeda*, el nitrógeno retranslocado constituía un 45% del nitrógeno utilizado anualmente. No hay una relación consistente entre el estado nutricional de la planta (Aerts 1996) o la fertilidad del suelo y la retranslocación, probablemente debido a que hay múltiples factores que pueden potencialmente afectar a este proceso (Nambiar y Fife 1991).

Tampoco parece haber una relación consistente entre prácticas forestales, como la fertilización, y la retranslocación de nutrientes. En estudios sobre fertilización con nitrógeno en masas forestales de *Claytonia virginica* (Anderson y Eickmeier 2000) y *Pinus taeda* (Birk y Vitousek 1986) en Estados Unidos, los árboles de zonas fertilizadas retranslocaron menos nitrógeno desde las acículas senescentes que los árboles no fertilizados, al parecer por tener mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo. En otro estudio (Piatek y Allen 2000), la fertilización no influyó en las tasas de retranslocación de *Pinus taeda*. Sin embargo, Näsholm (1994) observó un aumento de la retranslocación de nitrógeno en árboles de *Pinus sylvestris* fertilizados, con respecto a los no fertilizados. Parece ser que la retranslocación del nitrógeno va a depender más del grado de movilidad del compuesto de nitrógeno en los tejidos (Näsholm 1994) que del estado nutricional de la planta o del ecosistema. Así, en el ejemplo anterior, los árboles fertilizados tenían mayores concentraciones de arginina, un aminoácido soluble muy móvil. Las diferencias entre estudios pueden reflejar también cambios en la importancia relativa de factores que afectan al proceso, como por ejemplo la humedad del suelo (Crane y Banks 1992). Es importante señalar, que especies muy eficientes en los procesos de retranslocación como *Pseudotsuga menziesii*, pueden beneficiarse de una fertilización de nitrógeno muchos años después de la misma, mediante la movilización interna del nitrógeno absorbido (Turner 1977).

Los tratamientos de reducción de la densidad de árboles (p. ej. claras y clareos) podrían provocar un efecto semejante al de la fertilización, ya que aumentan la disponibilidad de nutrientes para los árboles que permanecen en la masa, al disminuir la competencia (Kimmins 2004, Landsberg y Gower 1997). Sin embargo existen muy pocos trabajos que estudien el efecto de las claras en la retranslocación y, al igual que para otras prácticas, no parece existir una pauta general en los resultados obtenidos (p. ej. Carlyle 1998, Piatek y Allen 2000). Otra forma de estudiar los efectos de la fertilización o el aumento de nutrientes en el suelo sobre el ciclo de nutrientes, sería mediante la eficiencia en el uso de nutrientes, que está directamente relacionada con la retranslocación de nutrientes de las hojas. Este índice puede calcularse como el cociente entre el peso seco de las hojas o acículas en el desfronde ($\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) y el contenido del nutriente en esas hojas o acículas ($\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$). Utilizando este índice, Zak *et al.* (1986) observaron, siguiendo un gradiente espacial de concentraciones de nitrógeno, un aumento en la eficiencia en el uso de nitrógeno de *Tilia americana*, *Acer saccharum* y *Fagus grandifolia* al disminuir la disponibilidad de nitrógeno en el suelo. Sin embargo, Sardans *et al.* (2005) tras estudiar la fertilización de *Pinus halepensis* con fósforo, aconsejan utilizar varios índices de eficiencia para entender mejor la influencia de distintas variables sobre el uso de nutrientes en árboles. En este contexto, Blanco *et al.* 2009 utilizaron distintos índices de eficiencia para comparar el efecto de las claras en la eficiencia en el uso de nutrientes, en un bosque con clima continental y en otro con clima mediterráneo. Se observó que los dos bosques diferían en la estrategia para el uso de nutrientes, y que los árboles del bosque continental reducían la eficiencia en el uso de nutrientes disponibles en el suelo, tras las claras.

3.3. Desfronde

El desfronde consiste en el proceso de caída de hojas, ramas, corteza, frutos, etc. procedentes principalmente del dosel arbóreo. Generalmente, las hojas o acículas, constituyen entre el 60 y el 75 % del desfronde (Waring y Running 1998). Más del 90% del nitrógeno y el fósforo absorbido por las plantas de la mayoría de ecosistemas forestales, vienen de reciclar los nutrientes del des-

fronde de años anteriores (Chapin *et al.* 2002). Cuando consideramos grandes escalas espaciales la producción de hojarasca aérea disminuye al aumentar la latitud, en relación con cambios en la temperatura y la evapotranspiración (Bray y Gorham 1964). La variabilidad a escala regional resulta de la modificación del clima por la fisiografía (p. ej. pendiente y aspecto), diferencias en la humedad del suelo y la disponibilidad de nutrientes, o perturbaciones (Barnes *et al.* 1998). Las pérdidas por desfronde son generalmente mayores en sitios húmedos, cálidos, fértiles y con alta productividad, y menores en sitios secos, fríos, infértiles y de baja productividad (Kimmins 2004). Por ejemplo, en el Mediterráneo occidental, se han observado en bosques de pino carrasco próximos entre sí, valores de desfronde desde 900 kg ha⁻¹ de acículas en posición de cresta, hasta 3700 kg ha⁻¹ de acículas en fondo de valle, con mayor disponibilidad hídrica (Pausas 2000). También hay que considerar la variabilidad estacional, propia de cada especie, y la variaciones anuales, que suelen estar relacionadas con la meteorología. Generalmente, en los años secos las plantas no puede mantener toda su biomasa foliar y se incrementa el desfronde. Se ha observado que en un año seco, los bosques ibéricos situados en solana, con menor disponibilidad hídrica y menor productividad, presentan mayor desfronde que los bosques en umbría (Pausas 2000). En general los ecosistemas mediterráneos tienen relativamente bajos desfrondes (710-5980 kg ha⁻¹ año⁻¹) (Stock y Midgley 1995).

En la Tabla 17.1 se muestran aportes de nutrientes al suelo para algunas especies de plantas características del sur de Europa. Se aprecian dos grupos en cuanto a las cantidades relativas aportadas al suelo de cada nutriente: 1) Caducifolias, generalmente (N > Ca > K > Mg > P); 2) Perennifolias, el orden del K, Mg y P es similar al de las caducifolias; sin embargo, la importancia relativa entre el N y el Ca es mucho más variable, especialmente en las gimnospermas perennifolias, mientras que en las angiospermas perennifolias los valores de Ca son parecidos o superiores a los del N. Las cantidades medias de N, P, K y Mg son mayores en las caducifolias, mientras que las de Ca son mayores en las perennifolias. La cantidad de nutrientes transferidos desde los árboles al suelo por el desfronde es una función de la biomasa vegetal, especies de plantas, el tipo de hojarasca (hojas, ramas, corteza, etc.), la concentración de nutrientes, todos estos factores variando de sitio en sitio. La mayoría de los aportes al suelo de nitrógeno, calcio y magnesio se producen por desfronde, mientras que la mayoría de los aportes de potasio van incluidos en la trascolación. Los mayores aportes de fósforo corresponden a veces al desfronde y otras a la trascolación (Kimmins 2004).

Las prácticas forestales pueden alterar de forma importante el proceso de caída de hojarasca y retorno de nutrientes al suelo, al disminuir la biomasa viva del dosel arbóreo (Blanco *et al.* 2006a), que suele ser directamente proporcional a la biomasa del desfronde. La intervención mediante claras está considerada como una de las formas más racionales de explotar un bosque, pero todos los tipos de explotación acarrear un cambio potencial en el desarrollo natural del ecosistema. Así, la cantidad de nutrientes y materia orgánica que llega al suelo disminuye con la intensidad de clara. Esto ha sido comprobado en diferentes bosques, como pinares de *Pinus palustris* (Harrington y Edwards 1999), *Pinus sylvestris* (Blanco *et al.* 2006b, 2008) y *Pinus pinaster* (Montero *et al.* 1999), así como en robledales de *Quercus pyrenaica* (Cañellas *et al.* 1996) y castañares de *Castanea sativa* (Tokar 1998). Esta disminución puede provocar a largo plazo una reducción en la cantidad de nutrientes disponibles para los árboles, alterando los ciclos de nutrientes del ecosistema y afectando a la capacidad del lugar para producir madera (Kimmins 2004). Por lo expuesto más arriba, se deduce que la sustitución de una especie forestal por otra puede provocar a largo plazo cambios en la fertilidad del suelo. No solamente puede cambiar la cantidad de nutrientes aportada al suelo por el desfronde, sino también la variación estacional de estos aportes. Por ejemplo, en el País Vasco, Pozo *et al.* (1997) mostraron cómo plantaciones riparias de *Eucaliptus globulus* (pico en verano) aportaban un 67% menos de nitrógeno al río, que bosques riparios de frondosas (pico en otoño). Por ello, estas plantaciones pueden afectar, tanto al ciclo de nutrientes en las aguas dulces, como al ciclo de nutrientes en el bosque.

TABLA 17.1

**APORTES ANUALES DE NUTRIENTES MINERALES AL SUELO (KG HA⁻¹ AÑO⁻¹)
POR EL DESFRONDE, EN PLANTAS CADUCIFOLIAS (ANGIOSPERMAS) Y
PERENNIFOLIAS (ANGIOSPERMAS Y GIMNOSPERMAS) EN EL SUR DE EUROPA**

Localidad	Especie	N	P	K	Ca	Mg	Referencia
Caducifolias (angiospermas)							
Cuenca del Agüera (Bizkaia, Cantabria)	<i>Quercus robur</i>	88,0	2,9	–	–	–	Molinero 2000
Sierra de Gata (Salamanca)	<i>Quercus pyrenaica</i>	40,8	2,7	8,4	21,3	6,1	Gallardo <i>et al.</i> 1998
Sierra de Gata (Cáceres)	<i>Castanea sativa</i>	58,0	7,9	21,7	26,1	13,3	Gallardo <i>et al.</i> 1998
Etnia (Italia)	<i>Castanea sativa</i>	10,3	1,8	7,3	12,8	6,4	Santa Regina <i>et al.</i> 2001
Macizo Central (Francia)	<i>Castanea sativa</i>	43,7	–	17,3	10,4	5,0	Santa Regina <i>et al.</i> 2001
Sierra de la Demanda (Burgos, Logroño)	<i>Fagus sylvatica</i>	39,8	0,3	16,5	26,0	4,9	Santa Regina y Tarazona 2000
Valle de Santa Fe, Montseny (Barcelona)	<i>Fagus sylvatica</i>	25,3	1,8	22,6	38,0	4,5	Ferrés <i>et al.</i> 1984
Perennifolias							
Angiospermas							
La Castanya, Montseny (Barcelona)	<i>Quercus ilex ssp. ilex</i>	35,0	4,3	21,9	47,8	5,9	Ferrés <i>et al.</i> 1984
Torrent de la Mina, Montseny (Barcelona)	<i>Quercus ilex ssp. ilex</i>	37,0	2,5	11,7	33,0	3,5	Escarré <i>et al.</i> 1999b
L'Avic, Prades (Tarragona)	<i>Quercus ilex ssp. ilex</i>	25,5	2,1	20,9	31,8	3,1	Escarré <i>et al.</i> 1999b
Montpellier (Francia)	<i>Quercus ilex ssp. ilex</i>	27,4	1,6	12,4	47,5	3,8	Rapp <i>et al.</i> 1999
Muñovela (Salamanca)	<i>Quercus ilex ssp. ballota</i>	23,7	1,8	12,0	17,9	2,6	Martín <i>et al.</i> 1996
Montpellier (Francia)	<i>Quercus coccifera</i>	22,2	0,8	9,7	36,5	2,7	Lossaint y Rapp 1971*
Cuenca del Agüera (Bizkaia, Cantabria)	<i>Eucaliptus globulus</i>	40,0	1,4	–	–	–	Molinero 2000
Furadouro (Portugal)	<i>Eucaliptus globulus</i>	15,0	0,8	–	–	–	Madeira <i>et al.</i> 1995
Gimnospermas							
Sierra de la Demanda (Burgos, Logroño)	<i>Pinus sylvestris</i>	46,3	0,2	8,6	19,7	2,9	Santa Regina y Tarazona 2000
San Juan de la Peña, Pirineos (Aragón)	<i>Pinus sylvestris</i>	26,1	1,3	9,8	44,9	3,1	Alvera 1980
Aspurz, Pirineos (Navarra)	<i>Pinus sylvestris</i>	39,9	2,0	14,0	34,3	4,8	Blanco <i>et al.</i> 2008
Garde, Pirineos (Navarra)	<i>Pinus sylvestris</i>	28,0	2,2	10,1	28,6	3,8	Blanco <i>et al.</i> 2008
Montpellier (Francia)	<i>Pinus halepensis</i>	28,0	4,2	5,7	39,5	4,7	Rapp 1978
Cuenca de Duero (Zamora)	<i>Pinus pinaster</i>	8,4	0,8	0,8	11,0	3,3	Hernández 1989
El Puerto (Ciudad Real)	<i>Pinus pinaster</i>	14,0	1,3	7,1	20,6	5,0	Montero <i>et al.</i> al 1999
Cuenca del Duero (Zamora)	<i>Pinus pinea</i>	14,4	2,2	3,3	14,6	4,7	Hernández 1989
Posadero (Bizkaia)	<i>Pinus radiata</i>	45,7	1,7	12,0	15,5	3,7	González-Arias <i>et al.</i> 1998
Valle de Santa Fe, Montseny (Barcelona)	<i>Abies alba</i>	21,9	2,3	15,9	37,3	3,1	Ferrés <i>et al.</i> 1984

* En Gray y Schlesinger 1981.

3.4. Otras pérdidas

El lavado de nutrientes de las hojas o pluviolavado constituye en promedio, el 15% del retorno anual de nutrientes de la biomasa vegetal aérea al suelo (Chapin *et al.* 2002). La lluvia disuelve los nutrientes de las hojas y el tronco, y los transporta hasta el suelo como trascolación o escorrentía cortical. La concentración de nutrientes en la escorrentía cortical suele ser alta, pero su importancia con respecto a la trascolación es baja, ya que normalmente sólo una pequeña parte del agua sigue esta vía. La cantidad de lluvia necesaria para que empiecen la trascolación o la escorrentía cortical, varía dependiendo de la estructura aérea de la vegetación (Terradas 2001). Las cantidades de agua y de nutrientes que siguen estas vías pueden ser, por tanto, modificadas en cierto grado por el gestor forestal.

Generalmente, los herbívoros consumen una pequeña proporción (1 a 10%) de la producción primaria (Chapin *et al.* 2002), aunque en ciertos hábitats mediterráneos, los ungulados pueden llegar a consumir más del 50 % de la misma (Zamora *et al.* 2001) (ver capítulo 13). Los herbívoros tienen un impacto en el ciclo de nutrientes mucho más grande de lo que sugieren las pérdidas en biomasa. Por un lado, la herbivoría precede a la retranslocación, y las pérdidas por unidad de biomasa vegetal de N y P debidas a los herbívoros son el doble que aquellas debidas al desfronde (Chapin *et al.* 2002). Por otro lado, la defoliación por herbívoros, puede obligar a los árboles a agotar sus reservas para producir hojas nuevas, siendo estas últimas de menor calidad. Así, por ejemplo, después de un ataque de procesionaria en pino durante dos años, se determinó que la cantidad de nitrógeno en las acículas se había reducido hasta la mitad (Battisti 1998 en Zamora *et al.* 2001). Siguiendo el ciclo de nutrientes, la mayoría de los nutrientes transferidos desde las plantas a los herbívoros ungulados son devueltos rápidamente al suelo en las heces y la orina, y están en breve tiempo en formas disponibles para la absorción por las plantas, aunque parte del N puede ser perdido por volatilización (Singer y Schoenecker 2003). Los herbívoros en general, pueden alterar de manera importante los sumideros y los flujos de N, a través de distintos mecanismos, con lo que su gestión puede ser crucial en muchos ambientes mediterráneos.

3.5. Descomposición

La descomposición es el proceso general de transformación de la materia orgánica muerta procedente del desfronde, raíces, animales y microorganismos, en nutrientes inorgánicos directamente disponibles para las plantas y en dióxido de carbono (CO₂). Es por tanto, el proceso clave que enlaza el ciclo interno de nutrientes con la productividad del bosque. Esta materia orgánica muerta se acumula inicialmente en la capa superficial del suelo, llamada mantillo. A medida que avanza la descomposición, se liberan nutrientes inorgánicos, que son asimilados por las plantas y los microorganismos. El material restante, el humus, libera nutrientes poco a poco durante décadas o siglos. La descomposición puede dividirse en tres procesos: lavado, fragmentación de materia orgánica y degradación química (Landsberg y Gower 1997, Waring y Running 1998). El lavado es un proceso físico por el que los iones minerales y pequeños compuestos orgánicos de la materia orgánica muerta, se disuelven en el agua y pasan al suelo. Los animales del suelo, fragmentan y mezclan la hojarasca con el suelo mineral, aumentando la superficie y las oportunidades de colonización para los microorganismos. Durante la degradación química, se producen CO₂, agua, y energía para los microorganismos (bacterias, hongos y actinomicetes). Los microorganismos pueden actuar como sumideros (inmovilización) o fuentes (mineralización) de carbono y nutrientes, controlando la disponibilidad de nutrientes para la vegetación. En ecosistemas forestales, se suele considerar que valores de la relación C:N mayores de 25, indican que no hay liberación neta de nitrógeno en la materia orgánica en descomposición (Chapin *et al.* 2002).

La descomposición está controlada por tres tipos de factores: 1) el ambiente físico, principalmente la temperatura y la humedad del suelo; 2) la cantidad y la calidad de la hojarasca disponible para los descomponedores, y 3) las características de las comunidades de invertebrados y microorganismos (Swift *et al.* 1979). La actividad microbiana aumenta 2,4 veces con un aumento de temperatura de 10 °C ($Q_{10} = 2,4$; Raich y Schlesinger 1992), siendo los rangos óptimos de funcionamiento para las enzimas que intervienen en los procesos de descomposición de entre 20 y 30 °C (Gallardo 2001). En ecosistemas mediterráneos, la temperatura y la humedad del suelo interactúan de tal forma, que el proceso de descomposición puede estar ralentizado en invierno por las bajas temperaturas, cuando hay disponi-

bilidad de agua, y en verano por la baja disponibilidad de agua cuando las temperaturas son favorables (Gray y Schlesinger 1981). En estos ecosistemas, las características intrínsecas de la hojarasca que generalmente más influyen la tasa de descomposición son la dureza, y la concentración de lignina, cutina, nutrientes y polifenoles (Gallardo 2001). Además, si el resto de los factores son iguales, los tejidos con una relación superficie:volumen pequeña (p. ej. troncos) se descompondrán más lentamente que tejidos con una relación mayor, lo que indica la importancia de los microartrópodos como agentes fragmentadores de la hojarasca (Landsberg y Gower 1997).

El tiempo medio de residencia del N y el P en la materia orgánica del suelo, aumenta en el orden siguiente: bosque mediterráneos (N = 3,6 años, P = 0,9 años), árboles caducifolios en bosques templados (N = 5,5, P = 5,8), coníferas en bosques templados (N = 17,9, P = 15,3) (Cole y Rapp 1981). Estas son estimas del tiempo medio total que tardan estos nutrientes en liberarse de la materia orgánica. Durante ese periodo, las cantidades que se van a ir liberando, variarán principalmente en función de los procesos de inmovilización y mineralización por los microorganismos. Así, en ecosistemas mediterráneos la mineralización del N suele tener un comportamiento estacional con valores máximos en primavera y otoño (Serrasolses *et al.* 1999). Este tipo de información es muy útil para el gestor forestal ya que da una idea de los nutrientes disponibles para las plantas, y por tanto de su producción potencial. A modo de ejemplo, en bosques de encinas de Montseny se ha estimado una liberación anual de 35 kg N ha⁻¹ desde la hojarasca en el mantillo, que constituye el 5,6 % del N contenido en el suelo orgánico (i. e., niveles L, F, H), mientras que en los 20 primeros cm del suelo mineral se liberan 80 kg N ha⁻¹ año⁻¹, constituyendo el 0,87 % de las reservas de N del suelo mineral (1,5-2 m) (Serrasolses *et al.* 1999). Si tenemos en cuenta, que en condiciones normales estos bosques necesitan 44,5 kg N ha⁻¹ año⁻¹ (Escarré *et al.* 1999b) para satisfacer su crecimiento anual, las cantidades anuales de N liberadas, son más que suficientes para mantener la producción primaria.

La cantidad y calidad de la materia orgánica, y sus tasas de descomposición, ejercen un fuerte control sobre la disponibilidad de algunos nutrientes para las plantas, y por tanto sobre el crecimiento de las mismas. Para conseguir una producción sostenible, el gestor forestal tiene que mantener la materia orgánica del suelo, y un balance equilibrado entre las tasas de descomposición, la reserva de nutrientes disponibles en el suelo, y el crecimiento del bosque. El estudio de la influencia de las prácticas forestales sobre los procesos que controlan el contenido de carbono del suelo, como el flujo de CO₂, la formación de humus y la descomposición, es necesario para prever el efecto de ciertas prácticas sobre la productividad (Landsberg y Gower 1997). A veces, no es fácil decidir si los efectos de una práctica beneficiarán o no a este balance. Por ejemplo, un aumento en la descomposición tras una clara puede ser negativo a largo plazo al aumentar las salidas de nutrientes del ecosistema, pero también puede facilitar el desarrollo de nuevos árboles (Smidt y Puettmann 1998). También, si la descomposición es muy lenta se puede acumular mucha hojarasca en el mantillo, aumentando el riesgo de incendios. Si es muy rápida, o demasiado rápida para que los nutrientes liberados sean absorbidos por la vegetación, se puede llegar a pérdidas de fertilidad del suelo a largo plazo. Otras veces, las decisiones son más sencillas. Por ejemplo, plantar especies con hojarasca rica en nutrientes junto a plantas de crecimiento lento puede mejorar la productividad. En Suecia, el abeto noruego crece mejor en cultivos mixtos que en monocultivos debido en parte a que su hojarasca se descompone más rápidamente cuando está mezclada con hojarasca de especies caducifolias, más ricas en nutrientes (Sverdrup and Stjernquist 2002). Generalmente, las preparaciones del suelo que favorecen la reducción del tamaño de los residuos vegetales, facilitan la descomposición y liberación de

nutrientes al aumentar la relación superficie:volumen (Johnson 1992). Si la retención de nutrientes en suelo es buena, esta práctica puede ser muy positiva para favorecer la producción.

La prácticas forestales pueden afectar en distinto grado, según el contexto (especie, situación geográfica, época del año, etc), a los tres factores que controlan las tasas de descomposición. De entre todas las prácticas forestales, quizás las que más se han estudiado en relación a la descomposición son las cortas a hecho y claras, y la fertilización. Varios estudios han constatado una disminución (p. e.j. Whitford *et al.* 1981) o un aumento (p. ej. Gholz *et al.* 1985) de las tasas de descomposición después de cortas a hecho. Similares resultados ocurren con las claras: aumento (p. ej. Smidt y Puettman 1998), sin cambios (p. ej. Kim *et al.* 1996), disminución (p. ej. Berg 1988). Esta falta de un patrón consistente puede tener relación con la variación en la importancia relativa de la temperatura, la humedad del suelo y los organismos descomponedores. Aunque muchas veces las fuertes interacciones entre estos factores hacen difícil dilucidar las relaciones causa-efecto. El aumento de CO₂ en la atmósfera podría producir un aumento del desfronde (Stock y Midgley 1995) y de la relación C:N, disminuyendo las tasas de descomposición y mineralización (Strain y Thomas 1995). Por otro lado, este aumento de CO₂ puede favorecer un aumento en la producción de raíces finas, que tienen tasas de descomposición relativamente altas (Bonan 2002). En este posible escenario, en ecosistemas mediterráneos bajos en nutrientes, donde el fuego es el principal agente mineralizador, la hojarasca podría acumularse más rápidamente y conducir a fuegos más regulares e intensos. En ecosistemas mediterráneos ricos en nutrientes, donde los procesos de descomposición son responsables de la renovación de nutrientes, los cambios en la calidad de la hojarasca afectarían no sólo a la descomposición y frecuencia de fuegos sino también a la herbivoría (Stock y Midgley 1995). Sin embargo hay datos experimentales que indican que los resultados podrían ser más complejos de lo anticipado (Bottner *et al.* 1995).

La fertilización generalmente aumenta la cantidad de carbono del suelo aunque no se conocen bien los mecanismos implicados (Johnson 1992). Los efectos de la fertilización sobre la descomposición son variables. Por un lado, esta variabilidad puede ser debida, en parte, a los diferentes tipos de fertilizantes usados y a sus efectos sobre los microorganismos del suelo (Fog 1988). Por otro, y en cuanto a la fertilización con nitrógeno, las pérdidas de peso de la hojarasca parecen depender del momento de la adición en relación al proceso de descomposición. Así, se ha comprobado que la adición de N al sistema acelera la descomposición en las etapas iniciales al aumentar la actividad microbiana, pero la retarda en las finales al inhibir la producción de enzimas lignolíticas por parte de los microorganismos (Berg *et al.* 2002).

4. Sumideros de nutrientes

Generalmente, las mayores concentraciones de N, P y K en los árboles ocurren en las hojas (Fig. 17.3), seguidas por las raíces finas. Estas altas concentraciones reflejan la importancia de estos elementos en el metabolismo. La madera, en contraste, tiene concentraciones bajas de casi todos los elementos, debido a la gran proporción de xilema, que está formado por células muertas. Sin embargo, el Ca, que está asociado a las paredes celulares, tiene concentraciones más altas en la madera que en otros tejidos. Las raíces medias y gruesas tienen concentraciones intermedias de nutrientes en sus tejidos (Chapin *et al.* 2002). Las relaciones para distintos nutrientes entre distintas partes del árbol pueden servir para evaluar la extrac-

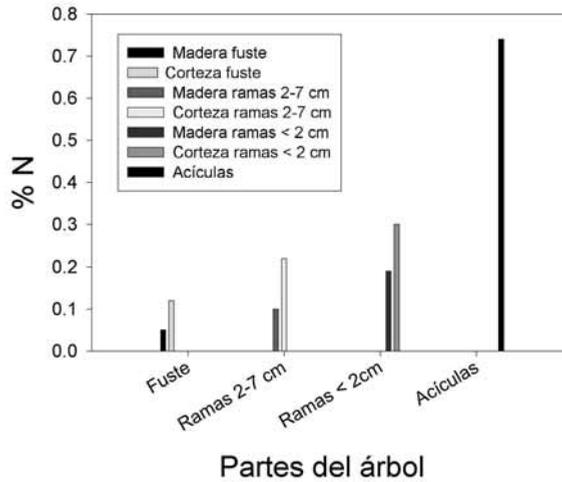


Figura 17.3. El contenido de nitrógeno y otros nutrientes (% peso seco) varía según la parte del árbol. Datos originales para *Pinus pinaster* Ait. en Montero *et al.* 1999. Medidas en cm corresponden a diámetros.

ción de nutrientes del ecosistema (Cuadro 17.1). Cuando consideramos todo el ecosistema forestal, la mayoría de los nutrientes en bosques templados suelen encontrarse en el suelo mineral (N = 69-84%) y en el suelo orgánico (N = 6-21%) (Barnes *et al.* 1998), al igual que en ecosistemas mediterráneos como Montseny con 90 % del N en el suelo mineral y 6 % en el suelo orgánico (Escarré *et al.* 1999b).

La concentración de nutrientes de las hojas puede aumentar con las claras (Carlyle 1998) y la fertilización (p. ej. Rodà *et al.* 1999). Sin embargo, también puede disminuir, tanto con las claras (p. ej. Santa Regina y Tarazona 1999), como con la fertilización (Aerts 1996). Las disminuciones en las concentraciones parecen ser debidas a un efecto de dilución al aumentar la fotosíntesis y la cantidad de carbohidratos en las hojas (Schlesinger 1997). Este efecto de dilución podría resultar amplificado si las concentraciones de CO₂ atmosférico continúan aumentando (Stock y Midgley 1995).

CUADRO 17.1

INFLUENCIA DEL TURNO DE CORTA EN LAS PÉRDIDAS DE NUTRIENTES

Las relaciones copa:fuste, corteza:madera, y albura:duramen tienen importancia para evaluar la extracción de nutrientes de un ecosistema forestal. Generalmente, la copa, la corteza y la albura tienen, respectivamente, concentraciones de nutrientes mayores que las del fuste, madera y duramen. Estas relaciones disminuyen con la edad del árbol, resultando en una disminución de la cantidad de nutrientes por unidad de biomasa (aunque la cantidad total de nutrientes en el árbol suele aumentar). En las rotaciones cortas se extraen pequeñas cantidades de biomasa con cantidades de nutrientes relativamente altas (especialmente si se retira el árbol entero). En las rotaciones largas se extrae más madera, pero con concentraciones de nutrientes más bajas. Por ejemplo, tres rotaciones de *Eucalyptus deglupta* de siete años extrajeron cerca del doble de K, Ca y Mg, y más biomasa, que una sola rotación de 21 años (Fölster y Khanna 1997). Tres rotaciones de 10 años de *Populus tremuloides*, extrayendo todo el árbol, aumentaron las pérdidas de N, P, K, y Ca por 345, 239, 234, y 173 % en relación a una sola rotación de 30 años (Boyle 1975, en Kimmins 2004).

5. Cambios temporales en el ciclo de nutrientes

El conocimiento de los cambios temporales de los ciclos de nutrientes es fundamental para conseguir una gestión forestal sostenible. El balance entre entradas y salidas de nutrientes del ecosistema parece variar de forma predecible durante una sucesión. Según Vitousek y Reiners (1975) (Fig. 17.4), la retención de nutrientes de importancia para la biota depende de la producción primaria neta. Cuanto más alto sea el incremento anual de biomasa menores serán las pérdidas de nutrientes de un ecosistema. La retención será mínima en los estadios iniciales y más maduros, y máxima en estadios intermedios. Basándose en este tipo de conocimientos, el gestor forestal puede utilizar técnicas selvícolas, según el estadio sucesional del ecosistema, para compensar desequilibrios en el balance de nutrientes o manipular la sucesión. Por ejemplo, después de una corta a hecho el objetivo principal podría ser disminuir las pérdidas de nutrientes del ecosistema y acelerar la recuperación de los nutrientes perdidos.

A escalas geológicas de tiempo (miles a millones de años), los minerales primarios desaparecen del suelo gradualmente debido a la meteorización de la roca madre y la erosión (Chapin *et al.* 2002). La mayoría de los elementos que se siguen liberando son perdidos o se unen a moléculas minerales u orgánicas de forma irreversible. De esta forma el elemento limitante es primero el nitrógeno y gradualmente pasa a ser el fósforo, particularmente en los suelos más viejos, como los de ecosistemas mediterráneos de Australia y Sudáfrica (Allen *et al.* 1995). Las talas forestales hacen retroceder a la sucesión e inician una sucesión secundaria, que generalmente comienza con una disponibilidad de nutrientes mayor que las sucesiones primarias. Después de la perturbación, la combinación de altas tasas de descomposición y de mineralización, la ausencia de absorción de nutrientes por las plantas y las lluvias, pueden causar grandes pér-

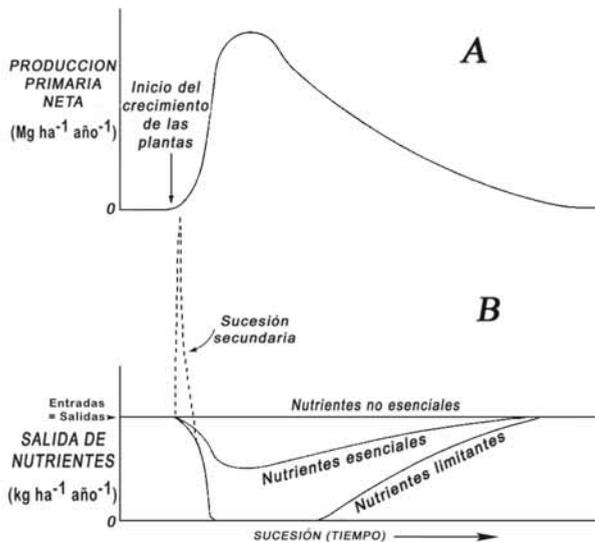


Figura 17.4. Relación entre la producción primaria neta (PPN) y la pérdida de nutrientes en ecosistemas terrestres durante las sucesiones primarias y secundarias. La figura A representa los cambios temporales de PPN durante una sucesión primaria (empieza sin materia orgánica en sustrato no alterado todavía por la biota), que aumenta rápidamente hasta llegar a un máximo y luego desciende gradualmente hasta cero. Una curva de forma similar se observaría durante una sucesión secundaria (p. ej. tras una tala). Las pérdidas de nutrientes son máximas al comienzo y al final de una sucesión, y mínimas en los estadios intermedios (Fig. B). Modificado a partir de Vitousek y Reiner (1975).

didas de nutrientes esenciales para las plantas (principalmente nitratos) hacia las aguas fluviales (Borman y Likens 1979) o subterráneas. Estos patrones normalmente son reversibles, y cuando la vegetación herbácea y arbustiva crece, el aumento de la absorción de nutrientes por las plantas hace disminuir las pérdidas de nutrientes. En esta fase, las entradas de la mayoría de los elementos en la precipitación y meteorización igualan a las salidas, ya que la producción primaria es todavía relativamente baja (Fig. 17.4 A y B). En los estadios intermedios de la sucesión la producción primaria neta y la eficiencia en la acumulación de nutrientes son máximas, siendo mínimas las pérdidas de nitrógeno y de otros elementos esenciales para el crecimiento de las plantas (Fig. 17.4 B). Se pasa de un ciclo abierto con posible importancia de la fijación de nitrógeno atmosférico, a un ciclo relativamente cerrado en el que el nitrógeno y otros elementos esenciales se reciclan dentro del ecosistema forestal. Si la biomasa y las reservas de los elementos se estabilizan en los últimos estadios de la sucesión, las pérdidas de elementos aumentan hasta que se igualan aproximadamente con las entradas de elementos (Fig. 17.4 B). Al igual que el balance de nutrientes, los procesos que forman los ciclos de nutrientes también parecen cambiar de manera predecible durante la sucesión (Cuadro 17.2).

El desarrollo sucesional de la estructura de la comunidad y el ciclo de nutrientes en ecosistemas mediterráneos está dominado por el papel del fuego. Después del fuego, la fijación de nitrógeno y la entrada de nutrientes atmosféricos pueden ser críticos para la recuperación del capital de nutrientes del ecosistema (Gray y Schlesinger 1981). Cuando los fuegos son frecuentes en una cuenca o región, las comunidades vegetales van a estar en distintos estadios sucesionales, con distintas acumulaciones de nutrientes, y por tanto con distintas eficiencias de retención de los mismos. Este tipo de información puede ser básico para determinar la capacidad de retención del ecosistema en relación a la deposición atmosférica (p. ej. aportes excesivos de N) o la fertilización con abonos, ocurriendo la retención mínima en los estadios iniciales y más maduros, y la retención máxima en estadios intermedios. Así una cuenca donde se exploten los bosques (p. ej. cortas a hecho o claras), y que además experimente incendios forestales, podría verse como un mosaico de manchas con distintas tasas de pérdidas de nutrientes según el estadio sucesional, perturbación (fuego o corta) y tamaño de la mancha. El conocimiento y modelado de los flujos de nutrientes dentro de cada mancha, las interacciones entre manchas y la salida de nutrientes hacia los ríos, puede permitir al gestor anticipar cambios en el ecosistema, y adaptar las técnicas forestales para conseguir los objetivos deseados (p. ej. calidad del agua y producción sostenible).

CUADRO 17.2

FLUJOS DE NUTRIENTES EN BOSQUES BOREALES Y TEMPLADOS

Landsberg y Gower (1997) han sintetizado la información existente sobre los cambios en la absorción, y las tasas de descomposición, mineralización y retranslocación durante sucesiones, en bosques templados y boreales. Las tasas de descomposición y de mineralización disminuyen según transcurre la sucesión. Esto es debido, a que a medida que el bosque envejece, aumentan los aportes de troncos grandes con alta relación C:N, que favorecen la inmovilización de los nutrientes por los microorganismos del suelo. Esta inmovilización reduce la disponibilidad de nutrientes para las plantas. Por otro lado, la absorción de nutrientes aumenta desde el comienzo de la sucesión, hasta que llega a un máximo en el momento en que se cierra el dosel arbóreo. Luego, según disminuye la disponibilidad de nutrientes en el suelo, la absorción disminuye y la retranslocación aumenta. Este aumento de la retranslocación hace que la calidad de la hojarasca disminuya, contribuyendo a aumentar más la inmovilización de nutrientes en el suelo. Los bosques gestionados raras veces llegan al climax, y los turnos de corta se planifican para cortar antes de que la producción neta y la absorción comiencen a disminuir, para maximizar los beneficios.

6. Efectos de la gestión en el ciclo de nutrientes y la fertilidad del suelo

La calidad del suelo es un factor clave en el manejo forestal sostenible porque define productividad actual y futura de la tierra. Entre los factores principales que mantienen la calidad del suelo se encuentra el mantenimiento de las reservas de nutrientes esenciales para las plantas, asegurando que estén disponibles en formas que las plantas puedan usar (Aber *et al.*, 2000). La magnitud de la pérdida de nutrientes debida a las talas, depende principalmente del tipo de nutriente, especie arbórea, edad de los árboles, densidad de la masa forestal, turno de corta, tipo de biomasa extraída (corteza, fuste, ramas, hojas, raíces), preparación del sitio (utilización de maquinaria pesada, quema de restos de corta, etc.), capacidad de retención del suelo, así como del clima (Kimmins 2004, Fisher y Binkley 2000, Attiwill y Weston 2001). Si la tala y la extracción de árboles ocurren más rápidamente que la recuperación de los nutrientes perdidos, el ecosistema sufrirá una pérdida neta de nutrientes, a no ser que se utilicen fertilizantes (Figura 17.5, Cuadro 17.3).

Hay numerosos estudios tanto empíricos (p. ej. Johnson *et al.* 1982) como de simulaciones con modelos (p. ej. Rolff y Agren 1999) que muestran cómo la extracción de todo el árbol (troncos, hojas, ramas, y a veces raíces) y/o el uso de rotaciones cortas, tienden a provocar importantes reducciones en las reservas de nutrientes del suelo. Las estimas de estas reducciones podrían ser aún mayores si se consideraran también las pérdidas por lixiviados y volatilización (p. ej. si se queman los restos de corta). Sin embargo, hasta la fecha parece que hay pocas evidencias de que estas pérdida de nutrientes causen una disminución de la productividad (Grigal 2000). Esto es probablemente debido, a que es necesario la obtención de muchos datos a largo plazo para poder determinar la posible relación entre pérdidas de nutrientes y disminución de la productividad, y este tipo de estudios es raro (p. ej. Johnson y Todd 1998).

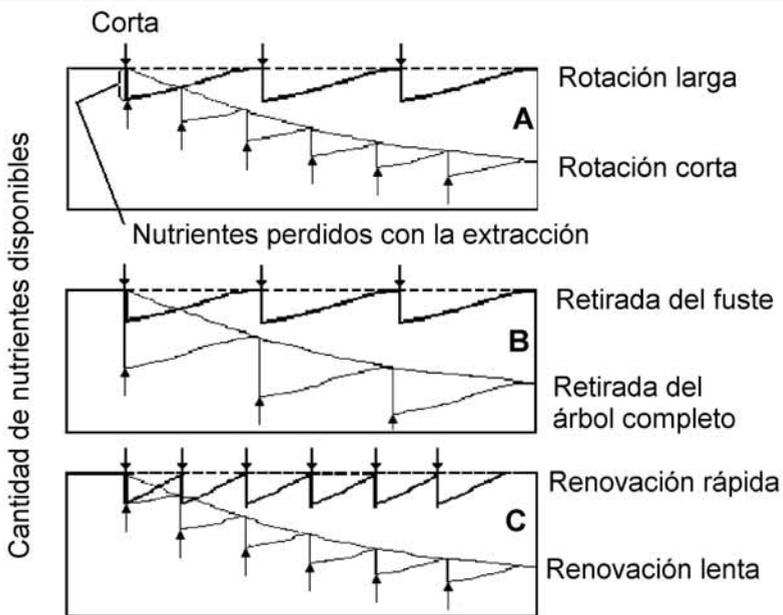


Figura 17.5. Representación gráfica del concepto de rotación ecológica. Relación entre la cantidad de nutrientes de un bosque y (A) la longitud de rotación, (B) la intensidad de la utilización y (C) las tasas de renovación de los nutrientes. Las líneas sin oscilaciones indican las tendencias esperadas a largo plazo (Kimmins 2004).

CUADRO 17.3

TIPOS DE ROTACIÓN Y SOSTENIBILIDAD

Entre cortas debe transcurrir un tiempo mínimo para que el ecosistema se recupere y que es conocido como *rotación ecológica*. Frente a esta forma de determinar la rotación de un bosque, suelen imponerse otras como la *rotación técnica* (período necesario para producir un tamaño de tronco requerido), la *rotación económica* (período en el que el retorno anual de capital se maximiza) o la *rotación de volumen máximo* (período de tiempo en el cual se maximiza el incremento anual medio del volumen de fuste) (Kimmins 2004, Smith *et al.* 1997). Estos conceptos son válidos tanto para las talas finales cuyo objetivo es la producción comercial de madera, como para las actuaciones intermedias que buscan la mejora de la calidad de ésta, como es el caso de la práctica de las claras. Para llevar a cabo una explotación sostenible, debería considerarse la rotación ecológica como el mínimo periodo a considerar, ya que es el único que garantiza que la explotación del bosque pueda mantenerse a largo plazo.

Kozłowski *et al.* (1991), mencionan estudios donde se ha encontrado una disminución de la productividad en *Pinus radiata*, durante la segunda o tercera rotación, pero las causas no están claras. Tras revisar la bibliografía existente, Attiwill y Weston (2001) opinaron que en bosques naturales o seminaturales los largos turnos de corta (80-150 años), probablemente garantizan que se dé el tiempo suficiente para la recuperación de los nutrientes perdidos. En las plantaciones, los turnos son mucho más cortos, de alrededor de 10 años para fibra y de 15 a 50 años para madera, pero en este caso se utilizan fertilizantes regularmente, y este tipo de práctica tiende a aumentar. Estos autores concluyeron, que aunque existe un caso bien documentado (Keeves 1966) en el que se ha observado pérdida de nutrientes y disminución de la productividad, no se puede generalizar para todas las plantaciones. Es importante señalar, que a corto plazo, los cambios físicos del suelo causados por las actividades forestales (p. ej. compactación del suelo por maquinaria pesada), y la extracción de restos de corta y suelo mineral, representan la amenaza más grave para la productividad de una masa forestal, particularmente si la superficie afectada es relativamente extensa (Fox 2000, Grigal 2000).

La baja productividad de muchos ecosistemas forestales mediterráneos puede ser debida no sólo a la baja disponibilidad de agua en verano, sino también a la baja disponibilidad de nutrientes (Rodà *et al.* 1999, Escarré *et al.* 1999b). Según estos autores, siglos de explotación maderera y la ocurrencia frecuente de incendios (ver capítulo 4), podrían haber producido una disminución de la disponibilidad de nutrientes, aunque no conocemos estudios al respecto. Además, hay que tener en cuenta, que muchos bosques típicamente mediterráneos han sido relegados a terrenos marginales, dejando las mejores tierras para la agricultura y las plantaciones de árboles de crecimiento rápido (Terradas 1999). En algunos casos, las prácticas forestales han respetado sorprendentemente el balance sostenible de nutrientes. Por ejemplo, Rubio y Escudero (2003), han mostrado como los turnos de cortas a hecho de 50 años (prácticas forestales con al menos 200 años de antigüedad) en rodales de *Castanea sativa* en Cáceres, son suficientes para que se recupere el suelo de las grandes pérdidas de materia orgánica, N y K causadas por las cortas.

No nos podemos olvidar, que, aunque la sostenibilidad de la explotación debería tener como base la rotación ecológica, generalmente, es la rotación económica la que marca los pasos a seguir. Sin embargo, debido a la importancia económica de la producción forestal, los estudios de ciclos de nutrientes en bosques están aumentando (Krebs 2001). Es quizás por esta razón, que los ciclos de nutrientes suelen tener los precios más altos en valoraciones económicas de los servicios de los ecosistemas (Constanza *et al.* 1997). En este contexto, en muchos

bosques suecos, las cortas con extracción de todo el árbol no son sostenibles, a menos que se añadan al suelo potasio y fósforo en el sur del país, y magnesio y potasio en el norte (Sverdrup 2002). Este tipo de problemas ha llevado a que en Suecia se estén desarrollando métodos de bajo costo para evaluar la sostenibilidad de nutrientes (P, Ca, Mg y K) en bosques privados (Sverdrup y Stjernquist 2002). En este escenario futuro de los bosques suecos, las cantidades de nitrógeno, fósforo, calcio, potasio y magnesio de un suelo forestal tendrán un valor monetario en el mercado (Sverdrup *et al.* 2002). Es de esperar, que este cambio de filosofía, que internaliza los costes de los nutrientes en el sistema económico, sea pronto adoptado por más países.

7. Modelos de ciclos de nutrientes y su aplicación en la gestión forestal

En los últimos años se han desarrollado muchos modelos que simulan los procesos ecológicos de un bosque, y su uso se está revelando de gran importancia para desarrollar una gestión forestal que busque la sostenibilidad del sistema de explotación. Estas herramientas permiten que sistemas complejos y no lineales sean investigados y los datos conseguidos puedan ser interpretados con más facilidad (Wallman *et al.* 2002).

Pueden distinguirse varios grupos de modelos en función de las aproximaciones que se utilizan para simular cada uno de los procesos, especialmente los relacionados con el suelo del bosque, elemento clave en la fertilidad del ecosistema. En primer lugar, los más realistas proceden de formulaciones teóricas que tratan de describir el ecosistema con el máximo detalle posible. Sin embargo, estos modelos suelen omitir uno o más procesos claves para centrarse en otros, por lo que su utilidad está limitada en cuanto a las cuestiones de manejo forestal que pueden responder (Kimmins 2004). Dentro de este grupo se encuentra el modelo Q de Agren y Bosatta (1996), que partiendo de conceptos simples es capaz de explicar tanto la evolución de los nutrientes en el suelo como en los árboles o en el conjunto del ecosistema. Este modelo teórico se ha mostrado útil para simular diferentes cuestiones silvícolas en Suecia (p. ej. Agren e Hyvönen 2003). También Rolff y Agren (1999) llegan a mostrar cómo el acortamiento de las rotaciones y la retirada del árbol completo pueden suponer un descenso a largo plazo del valor de la madera obtenida. Sin embargo, la gran cantidad y complejidad de los parámetros a determinar reduce en gran parte las posibilidades de utilizar este modelo en zonas fuera de las estudiadas por los autores, siendo necesarios trabajos previos para calibrar el modelo. A pesar de ello, su desarrollo teórico del proceso de descomposición es el más evolucionado hasta ahora.

En un nivel más bajo de realismo se encuentran los llamados modelos híbridos, que utilizan datos empíricos o históricos y simulaciones de los procesos más importantes. Estos modelos proporcionan flexibilidad ante los cambios, y evitan la complejidad de los modelos basados únicamente en procesos fisiológicos (Kimmins 2004). Estos son los modelos más empleados en la actualidad, siendo el más conocido el modelo CENTURY, desarrollado por Parton *et al.* (1987). CENTURY es un modelo mecanicista basado en datos empíricos y procesos fisiológicos, siendo posiblemente el más complejo de los desarrollados hasta ahora, ya que pretende simular gran cantidad de procesos e interacciones. Para emplear este modelo, es necesario determinar gran cantidad de parámetros iniciales, muchos de los cuales no están disponibles o no se miden de forma rutinaria en los trabajos de investigación forestal. Esto obliga a utilizar muchas asunciones, y datos bibliográficos o calculados mediante otros modelos (Landsberg 2003), lo cual añade incertidumbre al resultado final. Si se compara con otros modelos, el proceso de descomposición en CENTURY podría con-

siderarse una simplificación de la teoría de Agren y Bosatta (1996), ya que en vez de considerar la hojarasca como un continuo de materia con diferentes grados de calidad, considera cuatro compartimentos, desde la hojarasca recién caída hasta la materia orgánica estable. Con un nivel de complejidad similar se encuentran los modelos SIMA (Mäkipää *et al.* 1998), FORSANA (Grote *et al.* 1998), CenW (Kirschbaum 1999) y EFIMOD 2 (Komarov *et al.* 2003), entre otros. Todos estos modelos han sido utilizados con éxito para simular la evolución del ciclo de nutrientes cuando el bosque se somete a diferentes acciones silvícolas, y parecen ajustarse a los datos observados en las condiciones para las que han sido desarrollados. De este tipo de modelos destaca el modelo FORECAST (Kimmins *et al.* 1999), que se enfoca específicamente en la disponibilidad de nutrientes. Este modelo ha sido utilizado con éxito para simular la acumulación de carbono en bosques boreales (Seely *et al.* 2002) o para establecer el uso de la materia orgánica del suelo como un criterio de la sostenibilidad relativa de las diferentes alternativas de manejo (Morris *et al.* 1997). Este modelo ha sido validado frente a datos independientes (Bi *et al.* 2007, Blanco *et al.* 2007) y se ha integrado en un proceso jerárquico de toma de decisiones para evaluar a nivel regional estrategias de manejo forestal que integren aspectos sociales, económicos y biológicos (Seely *et al.* 2004).

Por último, los modelos más simples no pretenden explicar los procesos en profundidad, sino que establecen predicciones por medio de regresiones o de colecciones históricas de datos. En determinados casos, estos modelos pueden considerarse soluciones particulares de los anteriores. Por ejemplo, el modelo de Olson (1963) para el proceso de descomposición puede considerarse una solución particular de la teoría desarrollada por Agren y Bosatta (1996), como estos mismos autores señalan. Estos modelos pueden ser muy útiles, ya que son fáciles de comprender y utilizan pocos datos, permitiendo explorar las tendencias futuras que seguirá el bosque al estar sometido a diferentes tipos de manejo. Modelos de este tipo son NuCSS (Verburg y Johnson 2001) y PINEL (Blanco *et al.* 2005). En otra categoría, merece la pena también mencionar los modelos que operan a nivel de cuenca, como MAGIC, que es un modelo biogeoquímico para predecir los efectos de la deposición ácida, muy utilizado en el norte de América y Europa. Ávila (1999) utilizó este modelo, en cuencas de Montseny y Prades, para predecir el efecto de distintas combinaciones de deposición ácida, turnos de corta e intensidad de corta, en el porcentaje de saturación de bases (suelo y río) y alcalinidad (río). Esta simulación confirmó la sostenibilidad, en cuanto a los parámetros medidos, de la gestión forestal actual en Montseny, y detectó la necesidad de más información en Prades para aplicar el modelo correctamente.

El uso de un modelo en la gestión forestal depende de varios factores. En primer lugar, el modelo debe ser adecuado para los objetivos escogidos. Si se pretende explorar el comportamiento de un rodal a largo plazo, el uso de modelos basados en procesos fisiológicos diseñados que simulan variaciones en plantas individuales no es muy adecuado. En segundo lugar, debe ser posible revisar y entender las reglas y principios que el modelo está usando, a la vez que debe poder probarse el modelo para las condiciones de uso (Wallman *et al.* 2002). Esto implica que la mayoría de los modelos actuales, desarrollados para latitudes altas de América o de Europa, necesitan una comprobación rigurosa en condiciones mediterráneas, ya que no suelen contemplar las particularidades de los ecosistemas más meridionales, como una respuesta diferente de la descomposición a las claras (Blanco *et al.* 2003, Blanco 2004), o la mayor importancia de la biomasa subterránea en bosques de quercíneas respecto a los de coníferas. En tercer lugar, debe tenerse en cuenta la escala, tanto espacial como temporal, ya que los modelos difícilmente se integran en escalas diferentes a las empleadas en su desarrollo (Agren *et al.* 1991). Por último no debe olvidarse que los mejores modelos no son los más

complejos, si no que los que con un adecuado nivel de acercamiento a la realidad necesitan un esfuerzo asumible para determinar sus parámetros.

Como ejemplo de la utilidad de los modelos, puede citarse el uso del modelo PINEL (Blanco *et al.* 2005) para estudiar la sostenibilidad de la práctica de claras en los Pirineos llevado a cabo por el Grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad Pública de Navarra. En este trabajo se simularon los principales flujos de nutrientes del bosque: crecimiento, desfronde, retranslocación, descomposición, absorción radicular y manejo silvícola, obteniéndose las pérdidas potenciales de nutrientes que sufre un bosque durante su explotación (Fig. 17.6). Estas pérdidas son la suma de los nutrientes extraídos del bosque más los arrastrados por lixiviación cuando la mineralización desde los restos vegetales en descomposición supera a la absorción radicular de los árboles. Puede establecerse como criterio de sostenibilidad que las pérdidas por causas antrópicas no superen las entradas al ecosistema de forma natural, o de lo contrario sería necesaria la fertilización para evitar un descenso en las reservas de nutrientes. Asumiendo este criterio, por medio del modelo puede escogerse un plan de claras, es decir, una combinación de porcentaje de área basal a retirar y de los años entre claras sucesivas unido a la elección de la extracción del fuste o del árbol completo, que permanezca dentro de los límites de la sostenibilidad. También por medio de éste u otros modelos similares puede estudiarse el efecto del cambio global sobre los ciclos de nutrientes y la sostenibilidad de la gestión forestal. Así, es esperable que las emisiones antrópicas eleven la cantidad de nitrógeno y otros nutrientes que entran al ecosistema por medio de la deposición atmosférica. En el modelo ésto supondría una elevación

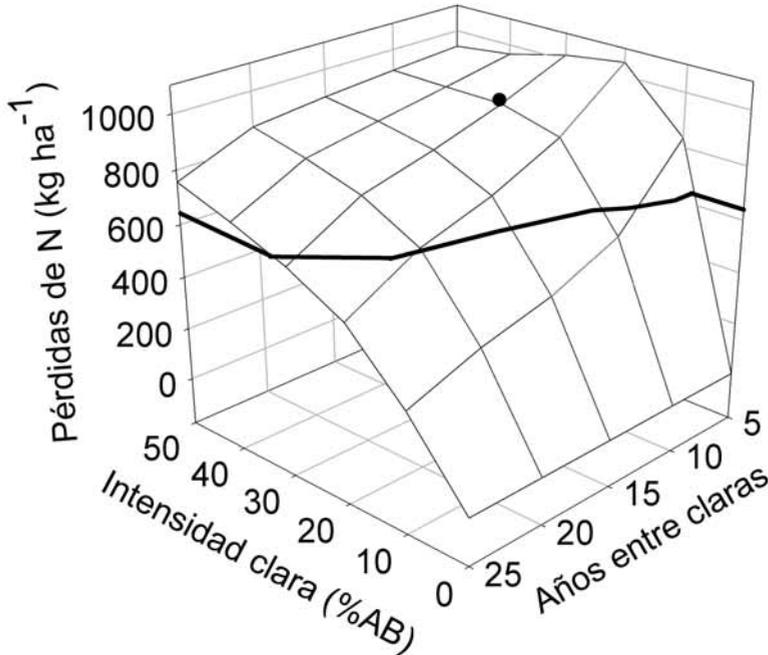


Figura 17.6. Salidas potenciales de nitrógeno acumuladas del ecosistema por influencia humana (extracción de árboles + aumento en lixiviado) para distintas intensidades de claras y tiempo entre claras, en un bosque de *Pinus sylvestris* L. del Pirineo navarro, tras 68 años de manejo continuado, extrayendo el árbol completo. La línea horizontal representa los aportes externos acumulados durante ese tiempo y son el límite de sostenibilidad ecológica (asumiendo una deposición atmosférica de $10 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$). El punto corresponde a la silvicultura recomendada para ese bosque (claras del 30% del área basal cada 10 años).

del nivel límite de extracción de nutrientes (Fig. 17.6, línea horizontal). Sin embargo, un aumento de las temperaturas provocaría una descomposición más rápida de los restos vegetales, por lo que aumentaría la mineralización de los nutrientes de la hojarasca en descomposición y como consecuencia también aumentarían las pérdidas potenciales por lavado.

8. Carencias en la investigación

Dentro de las necesidades de investigación forestal existentes, nos referiremos a las principales que se derivan de aspectos comentados en este capítulo. Estas vías de investigación son las siguientes: 1) Hacen falta muchos más estudios integrales de ciclos de nutrientes durante más de un turno de corta, para evaluar la sostenibilidad de prácticas forestales. La mayoría de los estudios consultados no relacionan empíricamente los flujos de nutrientes con la gestión forestal, y cuando lo hacen, generalmente, abordan aspectos parciales del ciclo de nutrientes; 2) En general, y dado que las interacciones entre distintos procesos de los ciclos de nutrientes se manifiestan de distinta forma según el contexto espacial y temporal, es necesaria la realización de más estudios a nivel local, para determinar las características particulares de los ciclos en cada sitio. Estos estudios a nivel local, podrían ayudar a dilucidar los mecanismos que explican la variabilidad de los ciclos de nutrientes a distintas escalas espaciales y temporales; 3) Los efectos de una práctica forestal pueden estar influenciados por las prácticas forestales que han tenido lugar previamente. Hacen falta buenos diseños experimentales pensados para dilucidar este tipo de efectos; 4) La información sobre los cambios de los distintos procesos que integran el ciclo de nutrientes durante la sucesión está muy fragmentada. Existe aun menos información sobre cómo las prácticas forestales alteran estos procesos a lo largo del tiempo. Hay datos que apoyan la hipótesis de Vitousek y Reiner (1975) sobre el balance entre las pérdidas de nutrientes del ecosistema forestal y la producción primaria neta (Gorham *et al.* 1979). Sin embargo, la mayoría de la información existente proviene de estudios realizados en latitudes altas (Estados Unidos, Canadá y norte de Europa). Los patrones pueden ser distintos en ecosistemas mediterráneos, donde las características climáticas y los regímenes de perturbaciones naturales y antrópicas son muy diferentes de los de latitudes altas; 5) La complejidad de los procesos que integran los ciclos de nutrientes, hacen necesaria la creación de más modelos matemáticos que integren los distintos procesos en ecosistemas mediterráneos, o en su defecto, la adaptación de modelos de otras latitudes a los ambientes mediterráneos; 6) La forma más común de calcular la absorción radicular es mediante balance de masas teniendo sólo en cuenta la biomasa aérea. Esto da lugar a valores de absorción más bajos de los reales. Hacen falta más estudios en los cuales la absorción se mida directamente, o indirectamente teniendo en cuenta las partes aéreas y subterráneas de los árboles; 7) Los bosques de galería tienen una función primordial para amortiguar los efectos de las prácticas forestales sobre la calidad de las aguas. Hace falta más información en distintas áreas geográficas sobre la influencia de la anchura mínima de la masa forestal, la densidad de árboles y los tipos de especies, en el ciclo de nutrientes, y especialmente sobre la absorción de nutrientes lavados de zonas pendiente arriba, donde han tenido lugar actividades forestales. Para ello es importante la colaboración entre ecólogos terrestres y limnólogos.

9. Implicaciones y perspectivas para la gestión

Vivimos en un mundo con cambios cada vez más rápidos, donde la gestión forestal se tiene que adaptar, principalmente, a las nuevas demandas de la sociedad sobre el bosque (i.e.,

multifuncionalidad), a cambios ambientales a nivel global (CO₂, temperatura, deposición de N, lluvia ácida), mercados madereros cada vez más competitivos, gestión a escalas temporales y espaciales mayores (p. ej. decenios y cuencas) y ordenación de bosques con distintas finalidades (gradiente producción-conservación).

En este escenario cambiante y complejo, cobra cada vez más importancia el conocimiento del funcionamiento de los ecosistemas, es decir, de los flujos de energía, agua, carbono y nutrientes. Son estos flujos, como hemos visto en este capítulo sobre los nutrientes, los que comunican por un lado, los compartimentos de un ecosistema dado, y por otro, los distintos ecosistemas. Es por esto, y sin olvidar la relación entre la estructura y la función, que si queremos entender y predecir el cambio en un ecosistema forestal y su influencia sobre ecosistemas adyacentes, es básico conocer su funcionamiento. Por ejemplo, muchos estudios de talas de bosques han mostrado como al alterar la estructura de la vegetación (paso de especies arbóreas a herbáceas), generalmente, los ciclos de nutrientes se vuelven más abiertos, y se produce un flujo de nutrientes más directo desde la atmósfera a los ríos, a través de los bosques. En un posible escenario de aumento excesivo de la deposición de N atmosférico, podríamos prever en este ecosistema, un aumento de la acidez del suelo y de las entradas de N a los ríos, y tal vez problemas de eutrofización. Por tanto, las tasas de retirada de los árboles y el resto de actividades que potencialmente pueden afectar a los sumideros y flujos de nutrientes, deberían ser planeados de forma que respeten la circulación natural de los elementos, con el objetivo de reducir o detener la degradación a largo plazo de los sumideros de nutrientes del suelo, y mantener o restaurar la productividad y otras funciones de la masa forestal.

En los ecosistemas mediterráneos la importancia de la explotación maderera disminuye considerablemente con respecto a la de latitudes altas. Los gestores forestales que trabajan en estos ambientes deben pensar en términos de cómo utilizar la información sobre ciclos de nutrientes en cada caso, para mejorar también prácticas forestales relativamente más importantes, como por ejemplo, la regeneración, la reforestación y la restauración de suelos. La tarea no es fácil, pues se trabaja en ecosistemas muy antropizados (ver capítulo 1) donde muchas variables influyen en los ciclos (p. ej. fuego, herbívoros, deposiciones atmosféricas de distintos orígenes, y el creciente aumento de la urbanización y la desertificación). El reto aumenta al considerar los efectos posibles y patentes de los cambios globales (p. ej. aumento de frecuencia de fuegos e impredecibilidad e intensidad de las lluvias), y las demandas sociales por reducir las externalidades de las prácticas forestales (p. ej. efectos sobre la calidad del agua). Estos cambios de escala global son incontrolables por el gestor, y resaltan la importancia de la gestión del suelo, cuyos sumideros y flujos sí que pueden manipularse en muchos casos para llegar a objetivos realistas. Esto nos lleva a una gestión adaptable, donde la experimentación tiene un papel importante (Everet *et al.* 1994), y a la necesidad de abordar cada problema o situación utilizando las escalas espaciales y temporales adecuadas. En este sentido, los modelos matemáticos tienen una misión importante de integración y comprensión de la información (ver capítulo 9), dirigida hacia la predicción de escenarios futuros, lo cual posibilita al gestor anticiparse a los cambios.

Agradecimientos

Las figuras 1, 2, y 4 fueron hechas por Manaïk Riviere (merci aussi à Armando Productions). Miguel Angel Zavala supervisó la elaboración del modelo PINEL, durante una estancia de Juan Blanco en la Universidad de Alcalá. Se agradece también al Gobierno de Navarra por la ayuda económica (Departamento de Educación y Cultura) y por la instalación de los

ensayos de claras (Departamento del Medio Ambiente). Gracias especiales a Fernando Puer-
tas, Carmen Traver y Ana Iriarte por su ayuda en distintos aspectos del proyecto.

Bibliografía

- Aber, J., N. Christense, I. Fernández, J. Franklin, L. Hiding, M. Hunter, J. MacMahon, D. Mladeroff, J. Pastor, D. Perry, R. Slanger y H. Miegroet. 2000. Applying ecological principles to management of the U.S. National Forests. *Issues in Ecology* 6:3-20.
- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *Journal of Ecology* 84: 597-608.
- Agren, G. I. y E. Bosatta. 1996. *Theoretical Ecosystem Ecology. Understanding element cycles*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Agren, G. I. y R. Hyvönen. 2003. Changes in carbon stores in Swedish forest soils due to increased biomass harvest and increased temperatures analysed with a semi-empirical model. *Forest Ecology and Management* 174: 25-37.
- Agren, G. I., R. E. McMurtrie, W. J. Parton, J. Pastor y H. H. Shugart. 1991. State-of-the-Art of models of production-decomposition linkages in conifer and grassland ecosystems *Ecological Applications* 1:118-138.
- Allen, M. F., S. J. Morris, F. Edwards y E. B. Allen. 1995. Microbe-plant interactions in Mediterranean-type habitats: shifts in fungal symbiotic and saprophytic functioning in response to global change. Páginas: 287-305 en J. M. Moreno y W. C. Oechel (editores). *Global change and Mediterranean type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlín.
- Alvera, B. 1980. Retorno al suelo de materia orgánica y bioelementos minerales en dos bosques alto aragoneses. *P. Centr. Pir. Biol. Exp.* 12: 55-62.
- Anderson, W. B. y W. G. Eickmeier. 2000. Nutrient resorption in *Claytonia virginica* L.: implications for deciduous forest nutrient cycling. *Canadian Journal of Botany* 78: 832-835.
- Andrews, J. A. y W. H. Schlesinger. 2001. Soil CO₂ dynamics, acidification, and chemical weathering in a temperate forest with experimental CO₂ enrichment. *Global Biogeochemical Cycles* 15: 149-162.
- April, R. y R. Newton. 1992. Mineralogy and mineral weathering. Páginas: 378-425 en D. W. Johnson y S. E. Lindberg (editores). *Atmospheric deposition and forest nutrient cycling*. Springer-Verlag, Berlín.
- Attwill, P. M. y G. W. Leeper. 1987. *Forest soils and nutrient cycles*. Melbourne University Press, Australia
- Attwill, P. M. y C. J. Weston. 2001. Forest soils. Páginas: 157-187 en J. Evans (editor). *The forest handbook*. Volume 1. An overview of forest science. Blackwell Science, Inc., Malden.
- Àvila, A. y F. Rodà. 1988. Export of dissolved elements in an evergreen-oak forested watershed in the Montseny mountains (NE Spain). *Catena Supplement* 12: 1-11.
- Àvila, A. 1999. Biogeochemical models. Páginas: 297-312 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlín.
- Barnes, B. V., D. R. Zak, S. R. Denton y S. H. Spurr. 1998. *Forest ecology*. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York.
- Battisti, A. 1988. Host-plant relationships and population dynamics of the Pine Processionary Moth *Thaumetopoea pityocampa* (Denis and Schiffermüller). *Journal of Applied Entomology* 105: 393-402.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996. *Ecology. Individuals, Populations and communities*. Blackwell Science, Inc., Malden, MA.
- Bellot, J. y A. Escarré. 1988. Balances de nutrientes en pequeñas cuencas de encinar. II. Quimismo de la precipitación y aportes de origen atmosférico. *Mediterránea Ser. Biol.* 10: 63-85.
- Berg, B. 1988. Dynamics of nitrogen (15N) in decomposing Scots pine (*Pinus sylvestris*) needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest. IV. *Canadian Journal of Botany* 66: 1539-1546.
- Berg, B., V. Meentemeyer, P. Hogberg, K. J. Nadelhoffer y S. E. Hobbie. 2002. Litter quality in a North European transect versus carbon storage potential. *Plant and Soil* 242: 83-92.
- Bi, J., J. A. Blanco, J. P. Kimmins, Y. Din, B. Seely y C. Welham. 2007. Yield decline in Chinese Fir plantations: A simulation investigation with implications for model complexity. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 1615-1630..
- Birk, E. M. y P. M. Vitousek. 1986. Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands. *Ecology* 67: 69-79.
- Blanco, J. A. 2004. La práctica de las claras forestales y su influencia en el ciclo interno de nutrientes en dos bosques de pino silvestre de los Pirineos navarros. Tesis doctoral, Universidad Pública de Navarra.
- Blanco, J. A., J. B. Imbert y F. J. Castillo. 2006a. Effects of thinning on nutrient content pools in two *Pinus sylvestris* forests in the western Pyrenees. *Scandinavian Journal of Forest Research* 21: 143-150.
- Blanco, J. A., J. B. Imbert y F. J. Castillo. 2006b. Influence of site characteristics and thinning intensity on litterfall production in two *Pinus sylvestris* L. forests in the western Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 237: 342-352.
- Blanco, J. A., J. B. Imbert y F. J. Castillo. 2008. Nutrient return via litterfall in two contrasting *Pinus sylvestris* forests in the Pyrenees under different thinning intensities. *Forest Ecology and Management* (doi: 10.1016/j.foreco.2008.07.011, en prensa).

- Blanco, J. A., J. B. Imbert y F. J. Castillo. 2009. Thinning affects nutrient resorption and nutrient use efficiency in two *Pinus sylvestris* stands in the Pyrenees. *Ecological Applications* (doi: 10.890/07-2003.1, en prensa).
- Blanco, J. A., J. B. Imbert, A. Ozcáriz y F. J. Castillo. 2003. Decomposition and nutrient release from *Pinus sylvestris* L. leaf litter in stands with different thinning intensity. Proceedings of the I.U.F.R.O. meeting on Silviculture and sustainable management in mountain forests in the western Pyrenees. Navarra.
- Blanco, J. A., B. Seely, C. Welham, J. P. Kimmins y T. M. Seebacher. 2007. Testing the performance of a forest ecosystem model (FORECAST) against 29 years of field data in a *Pseudotsuga menziesii* plantation. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 1808-1820.
- Blanco, J. A., M. A. Zavala, J. B. Imbert y F. J. Castillo. 2005. Evaluation of thinning sustainability using a nutrient cycling simulation model. *Forest Ecology and Management* 213: 209-228.
- Borman, F. H. y G. E. Likens. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag, Berlín.
- Bonan, G. B. 2002. Ecological climatology. Concepts and applications. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bottner, P., M. M. Coûteaux y V. R. Vallejo. 1995. Soil organic matter in Mediterranean-type ecosystems and global climatic changes: a case study-the soils of the Mediterranean basin. Páginas: 306-325 en J. M. Moreno y W. C. Oechel (editores). *Global change and Mediterranean type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlín.
- Boyle, J. R. 1975. Nutrients in relation to intensive culture of forest crops. *Iowa State J. Res.* 49: 293-302.
- Bray, J. R. y E. Gorham. 1964. Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological research* 2: 101-157.
- Cañellas, I., G. Montero y M.D. Jiménez. 1996. Litterfall in a rebollo oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) coppice thinned with various intensities. *Annali Istituto Sperimentales Selvicoltura* 27:25-29.
- Carlyle, J. C. 1998. Relationship between nitrogen uptake, leaf area, water status and growth in an 11-year-old *Pinus radiata* plantation in response to thinning, thinning residue, and nitrogen fertilizer. *Forest Ecology and Management* 108: 41-55.
- Chapin, F. S. III, P. A. Matson y H. A. Mooney. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, Nueva York.
- Clarkson, D. T. y J. B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31: 239-298.
- Cole, D. W. y M. Rapp. 1981. Elemental cycling in forest ecosystems. Páginas: 341- 409, D. E. Reichle (editor). Cambridge University Press, Londres.
- Constanza, R., R. Darge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naem, R.V. O'Neill, J. Paruelo, R. G. Raskin, P. Sutton, P. y M. Van deen Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Covelo, F., Durán, J. y A. Gallardo. 2008. Leaf resorption efficiency and proficiency in a *Quercus robur* population following forest harvest. *Forest Ecology and Management* 255: 2264-2271.
- Crane, W. J. B. y J. C. G. Banks. 1992. Accumulation and retranslocation of foliar nitrogen in fertilized and irrigated *Pinus radiata*. *Forest Ecology and Management* 52: 201-223.
- Del Arco, J. M., A. Escudero y M. V. Garrido. 1991. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology* 72: 701-708.
- Escarré, A., A. Carratalá, A. Àvila, J. Bellot, J. Piñol y M. Millán. 1999a. Precipitation chemistry and air pollution. Páginas: 195-208 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer, Berlín.
- Escarré, A., F. Rodà, J. Terradas y X. Mayor. 1999b. Nutrient distribution and cycling. Páginas: 253-269 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer, Berlín.
- Escudero, A., J. M. del Arco, I. C. Sanz, y J. Ayala. 1992. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia* 90: 80-87.
- Everett, R., C. Oliver, J. Saveland, P. Hessburg, N. Díaz y L. Irvin. 1994. Adaptive ecosystem management. Páginas: 340-354. *Ecosystem Management. Principles and Applications*. Volumen II. Seattle, USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, PNW-GTR-318.
- Ferrés, Ll., F. Rodà, A. M. C. Verdú y J. Terradas. 1984. Circulación de nutrientes en algunos ecosistemas forestales del Montseny (Barcelona). *Mediterránea Ser. Biol.* 7: 139-166.
- Fisher, R. F. y D. Binkley 2000. Ecology and management of forest soils. John Wiley & Sons, INC., Nueva York.
- Fog, K. 1988. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biol. Rev.* 63: 433-462.
- Fölster, H. y P. K. Khanna 1997. Dynamics of nutrient supply in plantation soils. Páginas: 339-378 en E. K. S. Nambiar y A. G. Brown (editores). *Management of soil, nutrients, and water in tropical plantation forests*. ACIAR monograph 43, Canberra.
- Fox, T. R. 2000. Sustained productivity in intensively managed forest plantations. *Forest Ecology and Management* 138: 187-202.
- Freer-Smith, P. 2001. Environmental stresses to forests. Páginas: 282-300 en J. Evans (editor). *The forest handbook*. Volume 1. An overview of forest science. Blackwell Science Ltd., Malden.
- Gallardo, A. 2001. Descomposición de hojarasca en ecosistemas mediterráneos. Páginas 95-122 En R. Zamora, y F. I. Pugnaire (Editores) *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. Textos Universitarios nº32, CSIC y AEET, Castillo y Edisart, S. L.

- Gallardo, J. F., A. Martín y I. S. Regina. 1998. Nutrient cycling in deciduous forest ecosystems of the Sierra de Gata mountains, aboveground litter production and potential nutrient return. *Annales des Sciences Forestières* 55: 749-769.
- Gholz, H. L., C. S. Perry, W. P. Cropper Jr, y L. C. Hendry. 1985. Litterfall, decomposition and nitrogen and phosphorus dynamics in a chronosequence of slash pine (*Pinus elliotii*) plantations. *Forest Science* 31: 463-478.
- González-Arias, A., I. Amezaga, A. Echeandía, M. Domingo y M. Onaindia. 1998. Effects of pollution on the nutrient return via litterfall for *Pinus radiata* plantations in the Basque Country. *Plant Ecology* 139: 247-258.
- Gorham, E., P. M. Vitousek y W. A. Reiners. 1979. The regulation of chemical budgets over the course of terrestrial ecosystem succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 53-84.
- Gray, J. T. y W. H. Schlesinger. 1981. Nutrient cycling in Mediterranean type ecosystems. Páginas: 259-285 en : P. C. Miller (editor). *Resource use by chaparral and matorral*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Grigal, D. F. 2000. Effects of extensive forest management on soil productivity. *Forest Ecology and Management* 138: 167-185.
- Grote, R., F. Suckow y K. Bellmann. 1998. Modelling of carbon-, nitrogen- and water balances in Scots pine stands. Páginas 251-281 en Hüttl R.F. y K. Bellmann K. (editores). *Changes of atmospheric and effects on forest ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, Londres.
- Harrington, T. B. y Edwards M. B. 1999. Understorey vegetation, resource availability, and litterfall responses to pine thinning and woody vegetation control in longleaf pine plantations. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1055-1064.
- Hernández, I. M. 1989. Contribución al estudio de la materia orgánica y bioelementos en bosques bajo clima semiárido de la Cuenca del Duero. Tesis doctoral. Universidad de Salamanca.
- Ingestad, T. 1979. Mineral nutrient requirements of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings. *Physiologica plantarum* 45: 373-380.
- Jarvis, P. G. y D. Fowler. 2001. Forests and the atmosphere. Páginas: 229-281 en J. Evans (editor). *The forest handbook*. Volume 1. An overview of forest science. Blackwell Science Ltd., Malden.
- Johnson, D. W. 1992. Effects of forest management on soil carbon storage. *Water Air Soil Poll.* 64: 83-120.
- Johnson, D. W., G. S. Henderson, D. D. Huff, S. E. Lindberg, D. D. Richter, D. S. Shriner, D. E. Todd y J. Turner. 1982. Cycling of organic and inorganic sulphur in a chestnut oak forest. *Oecologia* 54: 141-148.
- Johnson, D. W. y D. Todd. 1998. Harvesting effects on long-term changes in nutrient pools of mixed oak forest. *Soil Science Society of America Journal* 62: 1725-1735.
- Keeves, A. 1966. Some evidence of loss of productivity with successive rotations of *Pinus radiata* in the south-east of South Australia. *Australian Forestry* 30: 51-63.
- Kim, C., T. L. Sharik y M. F. Jurgensen. 1996. Canopy cover effects on mass loss, and nitrogen and phosphorus dynamics from decomposing litter in oak and pine stands in northern Lower Michigan. *Forest Ecology and Management* 80: 13-20.
- Kimmins, J. P. 2004. *Forest ecology. A foundation for sustainable management and environmental ethics*. Prentice-Hall, Nueva Jersey.
- Kimmins, J. P., D. Mailly y B. Seely. 1999. Modelling forest ecosystem net primary production: the hybrid simulation approach used in FORECAST. *Ecological Modelling* 122: 195-224.
- Kirschbaum, M.U.F. 1999. CenW, a forest growth model with linked carbon, energy, nutrient and water cycles. *Ecological Modelling*. 118: 17-59.
- Komarov, A., O. Chertov, S. Zudin, M. Nadporozhskaya, A. Mikhailov, S. Bykhovets, E. Zudina y E. Zoubkova. 2003. EFIMOD 2-a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems. *Ecological Modelling en prensa*.
- Kozłowski, T. T., P. J. Kramer y S. G. Pallardy. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press, INC. San Diego.
- Krebs, C. J. 2001. *Ecology*. Addison Wesley Longman Inc, San Francisco.
- Lambers, H., F. S. Chapin III y T. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer- Verlag, Berlín.
- Landsberg, J. J. y S. T. Gower. 1997. *Applications of physiological ecology to forest management*. Academic Press, San Diego.
- Landsberg, J. 2003. Modelling forest ecosystems: state of the art, challenges, and future directions. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 385-397.
- Madeira, M., M. C. Araújo y J. S. Pereira. 1995. Effects of water and nutrients supply on amount and on nutrient concentration of litterfall and forest floor litter in *Eucalyptus globulus* plantations. *Plant and Soil* 168-169: 287-295.
- Mäkipää, R., T. Karjalainen, A. Pussinen, M. Kukkola, S. Kellomäki y E. Mälkonen. 1998. Applicability of a forest simulation model for estimating effects of nitrogen deposition on a forest ecosystem: Test of the validity of a gap-type model. *Forest Ecology and Management* 108:239-250.
- Martín, A., J. F. Gallardo, I. Santa Regina. 1996. Aboveground litter production and bioelement potential return in an evergreen oak (*Quercus rotundifolia*) woodland near Salamanca (Spain). *Ann. Sci. For.* 53: 811-818.
- Mesanza J, H. Casado, F. J. Castillo. 1993. Nutrient concentrations in *Pinus radiata* D. Don needles in the Basque Country (Spain): a preliminary classification of parameters and sites. *Ann. Sci. For.* 50: 23-36.

- Millard, P. y M. F. Proe. 1993. Nitrogen uptake, partitioning and internal cycling in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. as influenced by nitrogen supply. *New Phytol.* 125: 113-119.
- Molinero, J. 2000. Nitrógeno y fósforo en la materia orgánica particulada bentónica: influencia de la vegetación riparia, de las características del cauce y de la química del agua. Tesis doctoral. Universidad del País Vasco.
- Montero, G., C. Ortega, I. Cañellas y A. Bachiller. 1999. Productividad aérea y dinámica de nutrientes en una repoblación de *Pinus pinaster* Ait. sometida a distintos regímenes de claras. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.:* Fuera de serie 1-diciembre.
- Moreno, Marcos, G. y J. F. Gallardo Lancho. 2002. Atmospheric deposition in oligotrophic *Quercus pyrenaica* forests: implications for forest nutrition. *Forest Ecology and Management.* 171: 17-29.
- Morris, D. M., J. P. Kimmins y J. P. Duckert. 1997. The use of soil organic matter as a criterion of the relative sustainability of forest management alternatives: a modelling approach using FORECAST. *Forest Ecology and Management* 94:61-78.
- Näsholm, T. 1994. Removal of nitrogen during needles senescence in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Oecología* 99: 290-296.
- Nambiar, E. K. S. y D. N. Fife. 1991. Nutrient retranslocation in temperate conifers. *Tree Physiology* 9: 185-207.
- Nason, G. E. y Myrold, D. D. 1992. Nitrogen fertilizers: Fates and environmental effects in forest. Páginas 67-81 en H. N. Chappell, G. F. Weetman, y R. E. Miller (editores). *Forest fertilization: sustaining and improving nutrition and growth of western forests.* Institute of forest resources, Contrib. No. 73. University of Washington, Seattle, Washington.
- Nilsson, L. O., R. F. Hüttl, U. T. Johansson y H. Jochheim. 1995. Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems-present status and future research directions. *Plant and soil* 168-169: 5-13.
- Oh, N. H., M. Hofmockel, M. L. Lavine y D. D. Richter. 2007. Did elevated atmospheric CO₂ alter soil mineral weathering?: an analysis of 5-year soil water chemistry data at Duke FACE study. *Global Change Biology* 13: 2626-2641.
- Olson, 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 14: 322-321.
- Palacios P. L., H. Casado, J. Mesana y F. J. Castillo. 1995. *Pinus radiata* site quality study in the Basque Country (Spain) using nutritional and physiological criteria. *Water, Air & Soil Pollut.* 85: 1275-1280.
- Parton, W. J., D. S. Schimel, C. Cole, y D. S. Ojima. 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in great plains grasslands. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 51:1173-1179.
- Pausas 2000. El desfonde en pinares. *Investigación y Ciencia.* 280: 37.
- Piatek, K. B. y H. L. Allen. 2000. Site preparation effects on foliar N and P use, retranslocation, and transfer to litter in 15-years old *Pinus taeda*. *Forest Ecology and Management* 129: 143-152.
- Pozo, J., E. González, J. R. Díez, J. Molinero, y A. Elósegui. 1997. Inputs of particulate organic matter to streams with different riparian vegetation. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 602-611.
- Puerto, A. 1997. La dehesa. *Investigación y Ciencia* 253: 66-73
- Pugnaire, F. I. y F. S. Chapin III. 1993. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen mediterranean species. *Ecology* 74: 124-129.
- Raich, J. W y W. H. Schlesinger 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* 44B: 81-99.
- Rapp, M. 1978. El ciclo biogeoquímico en un bosque de pino carrasco. Páginas: 97-118 en: P. Pesson (editor). *Ecología forestal.* Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.
- Rapp, M., I. Santa Regina, M. Rico, H. Antonio Gallego. 1999. Biomass, nutrient content, litterfall and nutrient soil in Mediterranean oak forests. *Forest Ecology and Management.* 119: 39-49.
- Rodà, F., J. Bellot, A. Avila, A. Escarré, J. Piñol y J. Terradas. 1993. Saharan dust and the atmospheric inputs of elements and alkalinity to Mediterranean ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution* 66: 277-288.
- Rodà, F., X. Mayor, S. Sabaté y V. Diego. 1999. Water and nutrient limitations to primary production. Páginas: 183-194 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests,* Springer, Berlín.
- Rolff, C. y G. I. Agren. 1999. Predicting effects of different harvesting intensities with a model of nitrogen limited forest growth. *Ecological Modelling.* 118: 193-211.
- Rubio, A. y A. Escudero. 2003. Clear-cut effects on chestnut forest soils under stressful conditions: lengthening of time-rotation. *Forest Ecology and Management* 183: 195-204.
- Santa Regina, I., S. Leonardi y M. Rapp. 2001. Foliar nutrient dynamics and nutrient-use efficiency in *Castanea sativa* coppice stands in southern Europe. *Forestry* 74: 1-10.
- Santa Regina, I. y T. Tarazona. 1999. Organic matter dynamics in beech and pine stands of mountainous Mediterranean climate area. *Annals of Forest Science* 56: 667-667.
- Santa Regina, I. y T. Tarazona. 2000. Nutrient return to the soil through litterfall and throughfall under beech and pine stands of Sierra de la Demanda, Spain. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 14: 239-252.

- Sardans, J., J. Peñuelas y F. Rodà. 2005. Changes in nutrient use efficiency, status and retranslocation in young post-fire regeneration *Pinus halepensis* in response to sudden N and P input, irrigation and removal of competing vegetation. *Trees* 19: 233-250.
- Schlesinger, W. H. 1997. Biogeochemistry-An analysis of global change. Academic Press, San Diego.
- Seely, B., J. Nelson, R. Wells, B. Peter, M. Meitner, A. Anderson, H. Harshaw, S. Sheppard, F. L. Bunnell, H. Kimmins y D. Harrison. 2004. The application of a hierarchical decision support system to evaluate multi-objective forest management strategies: a case study in northeastern British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* 199: 283-305.
- Seely, B., C. Welham y H. Kimmins. 2002. Carbon sequestration in a boreal forest ecosystem: results from the ecosystem simulation model, FORECAST. *Forest Ecology and Management* 169:123-135.
- Serrasolses, I., V. Diego y D. Bonilla. 1999. Soil nitrogen dynamics. Páginas: 223-235 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlín.
- Serrasolses, I. y R. Vallejo. 1999. Soil fertility after fire and clear-cutting. Páginas: 315-328 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlín.
- Singer, F. J. y K. A. Schoencker. 2003. Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling? *Forest Ecology and Management* 181: 189-204.
- Smidt, M. F. y K. J. Puettmann, K. J. 1988. Overstory and understory competition affect underplanted eastern white pine. *Forest Ecology and Management* 105: 137-150.
- Smith, D. M., B. C. Larson, M. J. Kelty y P. M. S. Ashton 1997. The practice of silviculture. Applied forest ecology. John Wiley & Sons, INC, Nueva York.
- Stock, W. D. y G. F. Midgley. 1995. Ecosystem response to elevated CO₂: nutrient availability and nutrient cycling. Páginas: 326-342 en J. M. Moreno y W. C. Oechel (editores). *Global change and Mediterranean type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlín.
- Strain, B. R. y R. B. Thomas. 1995. Anticipated effects of elevated CO₂ and climate change on plants from Mediterranean-type ecosystems utilizing results of studies in other ecosystems. Páginas: 121-139 en J. M. Moreno y W. C. Oechel (editores). *Global change and Mediterranean type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlín.
- Sverdrup, H., A. 2002. Nutrient sustainability for Swedish forests. Páginas: 427-432 en H. Sverdrup y I. Stjernquist (editores). *Developing principles and models for sustainable forestry in Sweden*. Kluwer Academic Publishers, Londres.
- Sverdrup, H., A. Hagen-Thorn, J. Holmqvist, P. Wallman, P. Warfvinge, C. Walse y M. Alveteg. y I. 2002. Biogeochemical processes and mechanisms. Páginas: 91-196 en H. Sverdrup y I. Stjernquist (editores). *Developing principles and models for sustainable forestry in Sweden*. Kluwer Academic Publishers, Londres.
- Sverdrup, H. y I. Stjernquist. 2002. Introduction to the SUFOR programme. Páginas: 1-12 en H. Sverdrup y I. Stjernquist (editores). *Developing principles and models for sustainable forestry in Sweden*. Kluwer Academic Publishers, Londres.
- Swift M. H. O. W. Heal y J. M. Anderson. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Universidad de California, Berkeley, California.
- Switzer, G. L., L. E. Nelson y W. H. Smith. 1968. The mineral cycle in forest stands. Páginas: 1-9 en *Forest fertilization. Theory and practice*. TVA, Muscle Shoals, Tennessee.
- Terradas J. 1999. Holm oak and holm oak forests: an introduction. Páginas: 3-14 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer, Berlín.
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Tokár, F. 1998 Influence of crown thinning on biomass production in mixed stands of Spanish chestnut (*Castanea sativa* Mill.) in Slovakia. *Acta horticulturae et regioculturae*. 2:36-40.
- Turner, J. 1977. Effect of nitrogen availability on nitrogen cycling in a Douglas-fir stand. *Forest Science* 23: 307-316.
- Verbug, P. S. J. y D.W. Johnson. 2001. A spreadsheet-based biogeochemical model to simulate nutrient cycling processes in forest ecosystems. *Ecological Modelling* 141:185-200.
- Vitousek, P. M. y W. A. Reiners. 1975. Ecosystem succession and nutrient retention: a hypothesis. *BioScience* 25: 376-381.
- Wallman, P., H. Sverdrup, M.G.E. Svensson y M. Alveteg. 2002. Integrated modelling. Páginas 57-83 en Sverdrup H. e I. Stjernquist. (Editores.) *Developing principles and models for sustainable forestry in Sweden*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- Waring, R. H. y S. W. Running. 1998. *Forest ecosystems. Analysis at multiple scales*. Academic Press, San Diego.
- Whitford, W. G., Meentemeyer, V., T. R. Seastedt, K. Cromack Jr., P. Santos, R. L. Todd y J. B. Waide. 1981. Exceptions to the AET model Deserts and clear-cut forests. *Ecology* 62: 275-277.
- Zak, D. R., K. S. Pregitzer y G. E. Host. 1986. Landscape variation in nitrogen mineralization and nitrification. *Canadian Journal of Forest Research* 16: 1258-1263.
- Zamora, R., J. M. Gómez y J. A. Hódar. 2001. Las interacciones entre plantas y animales en el Mediterráneo: importancia del contexto ecológico y el nivel de organización. Páginas 237-268 en R. Zamora y F. I. Pugnaire (editores). *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. Castillo y Edisart, S. L.