

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 dis-

tribution and phenology, favouring outbreaking 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 2001, Peñuelas *et al.* capítulo 14).

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:

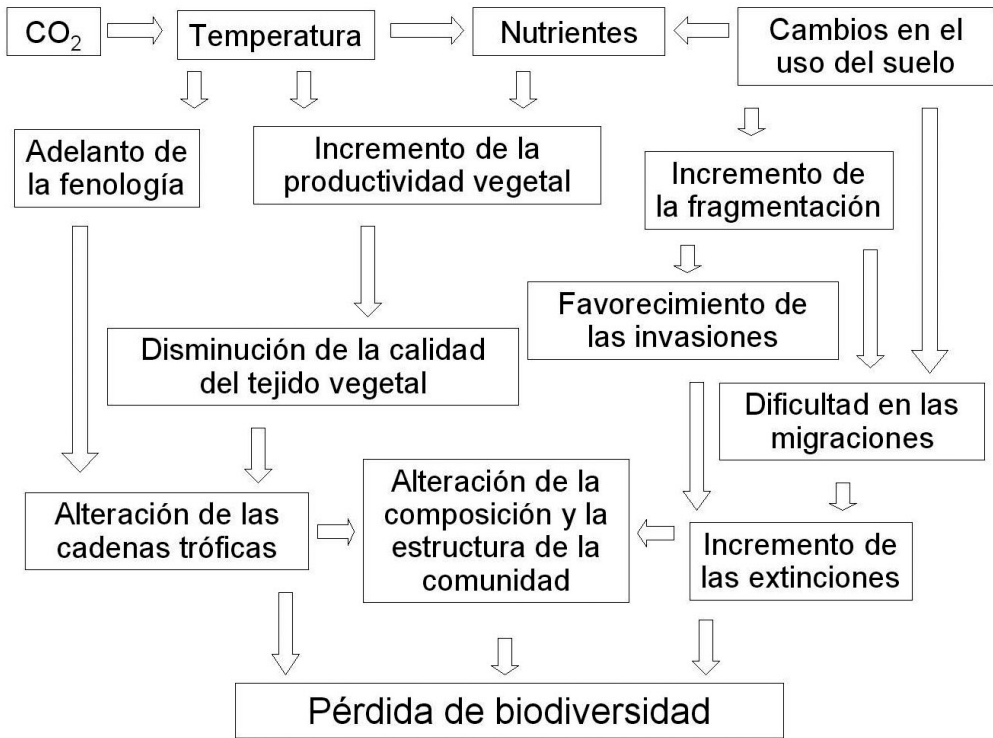


Figura 16.1. Diagrama de flujo mostrando algunas de las principales vías de acción de los principales factores relacionados con el cambio global, y sus resultados consiguientes sobre la biodiversidad de las comunidades ecológicas.

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, aunque 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, Pospisilova 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). 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). 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 CO₂ y temperatura por parte de las plantas no depende exclusivamente de estos dos factores. El esperado incremento de producción con CO₂ 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 Matala 1990, Peñuelas y Estiarte 1998, Loladze 2001). Así pues, un factor clave a la hora de analizar las consecuencias reales de la fertilización con CO₂ 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 CO₂ 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).

En efecto, el incremento en CO₂ 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 CO₂ 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 CO₂, en las que las plantas están sometidas a elevadas concentraciones de CO₂ 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 CO₂ 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; 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 efec-

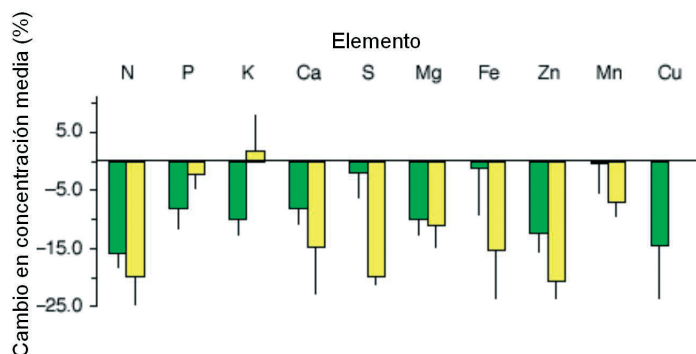


Figura 16.2. Reducción en la concentración promedio de diversos elementos esenciales en los tejidos (verde: hojas, amarillo: semillas) de varias especies vegetales sometidas a concentraciones elevadas de CO_2 en el aire, con respecto a plantas crecidas en condiciones control. De Loladze (2002, *Trends in Ecology and Evolution* 17: 457-461, reproducido con permiso).

tos tróficos. Así, en las lombrices de tierra se ha encontrado un incremento de actividad asociado al incremento de CO_2 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 CO_2 sobre ellas (Zaller y Arnone III 1998). Por el contrario, no van a mostrar una respuesta directa a la fertilización por CO_2 o N. El incremento de CO_2 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 CO_2 que se prevé alcanzar. Por ejemplo, el ser humano tolera sin apenas efecto concentraciones de CO_2 de hasta el 0,9% (Jarvis 2000), muy por encima de los niveles que las previsiones más pesimistas anuncian para mediados o finales de este siglo (alrededor del 0,055%, el doble de la concentración pre-1850).

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 poiquilotermos, 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. 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.

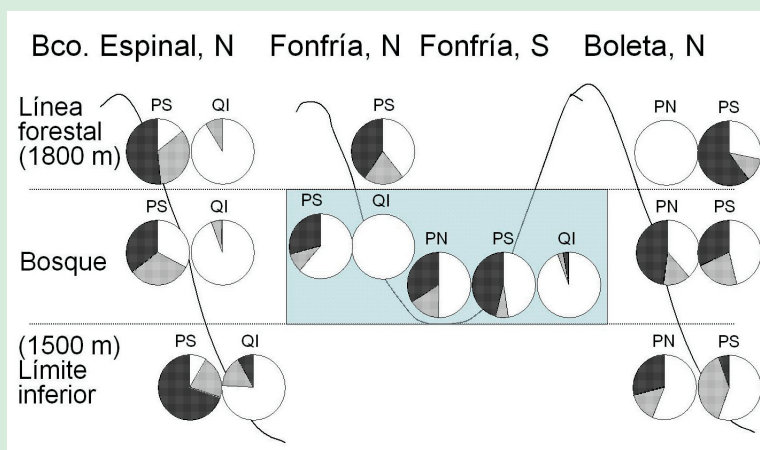
En la península Ibérica tenemos algunos casos de cambios en fenología y distribución bastante bien documentados. Peñuelas *et al.* (2002b) encuentran en Cardedeu (Cataluña) que en la segunda mitad del siglo XX los árboles han adelantado un promedio de 16 días la aparición de las hojas en primavera, han 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 14) 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 mediado el 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 dis-

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).



tribución 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 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). 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). 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).

4.5. Conexión entre fenologías o distribuciones alteradas

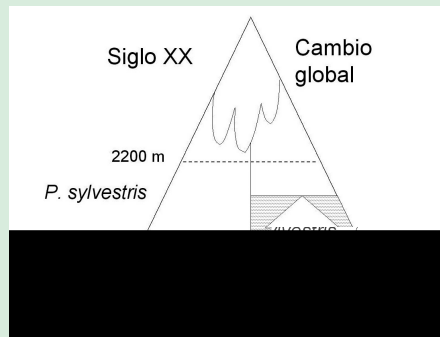
Una interacción ecológica suele requerir de la coincidencia espacio-temporal de los individuos de las especies que toman parte en ella. Lógicamente, cualquier alteración en la fenología de uno de los participantes puede hacer que una interacción que hasta ahora funcionaba perfectamente deje de hacerlo, 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 cali-

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).



dad 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).

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). 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 desconocimiento 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.

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 miniexperimentos, 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." Algu-

Número de artículos con cambio global y...

Factores aislados	CO ₂ 260	Temperatura 197	Ozono 36
	CO ₂ y T ^a 81	T ^a y Ozono 12	Ozono y CO ₂ 8
	CO ₂ , Temperatura y Ozono 4		

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 2003. 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.

nos 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 heterogeneidad 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.
- 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.
- Bearling, 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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, Intergovernmental Panel on Climate Change. 2001. *Climate change 2001: impacts, adaptation and vulnerability. Summary for policymakers – A report of working group II of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC, Génova, Suiza.

- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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. Adriaansen, 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. Arnone 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.