

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 tendrían 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

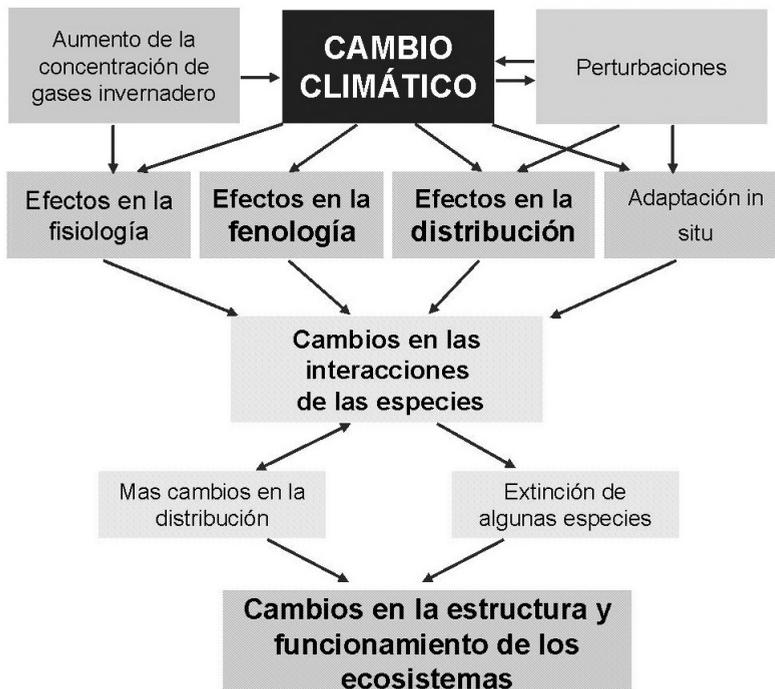


Figura. 15.1. Efectos biológicos del cambio climático. (Basado en Hughes, 2000).

Cambios en el periodo 1952-2000

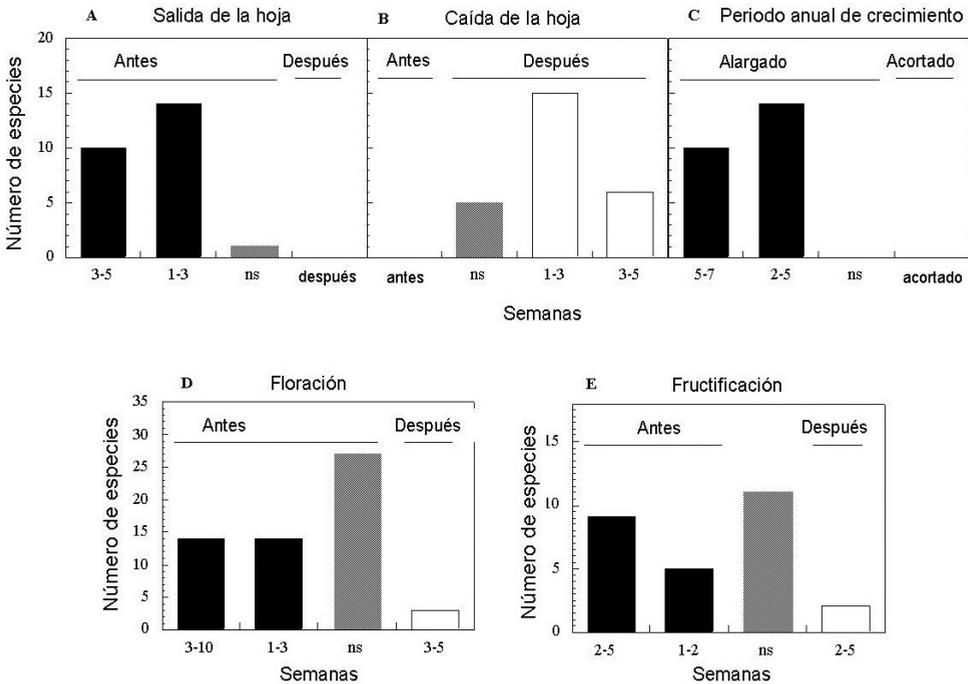


Figura 15.2. Frecuencia de especies vegetales y animales con fenología alterada durante las últimas cinco décadas (desde 1952 al 2000) en Cardedeu (Vallès Oriental). (De Peñuelas *et al.*, 2002).

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).

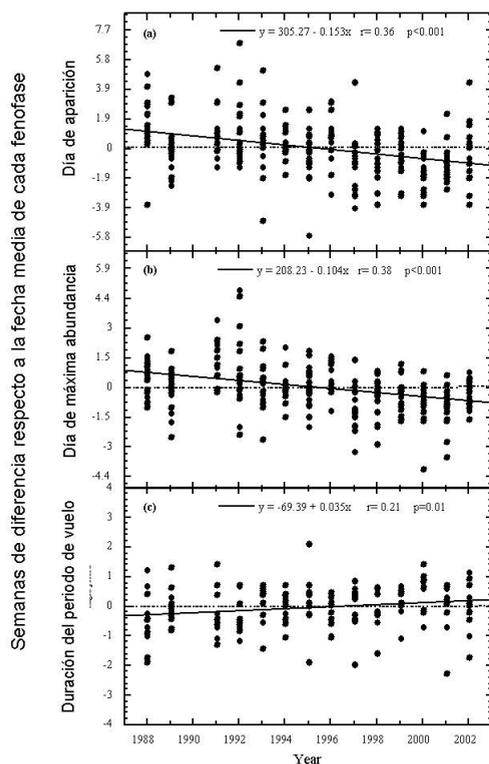


Figura. 15.3. Cambios en la aparición, el pico de abundancia y la duración del vuelo de 13 especies de mariposas en los Aiguamolls de l'Empordà durante los últimos 15 años. (De Stefanescu *et al.*, 2004)

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-

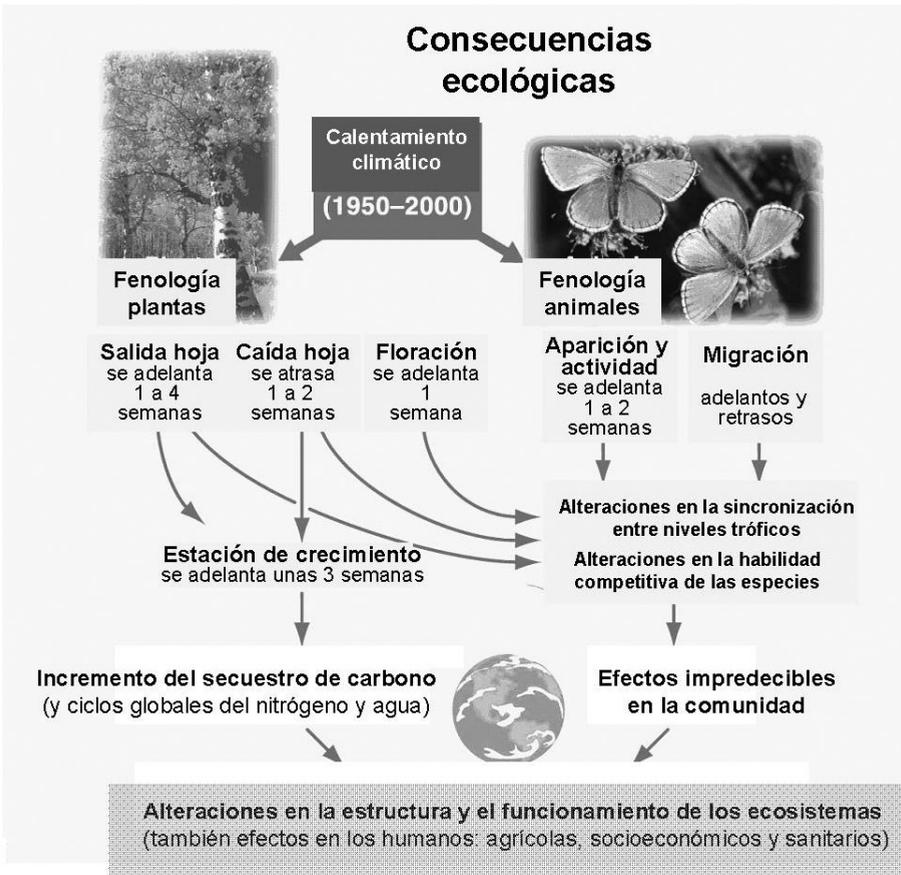


Figura. 15.4. Efectos ecológicos de los cambios fenológicos producidos por el cambio climático. (De Peñuelas y Filella, 2001).

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

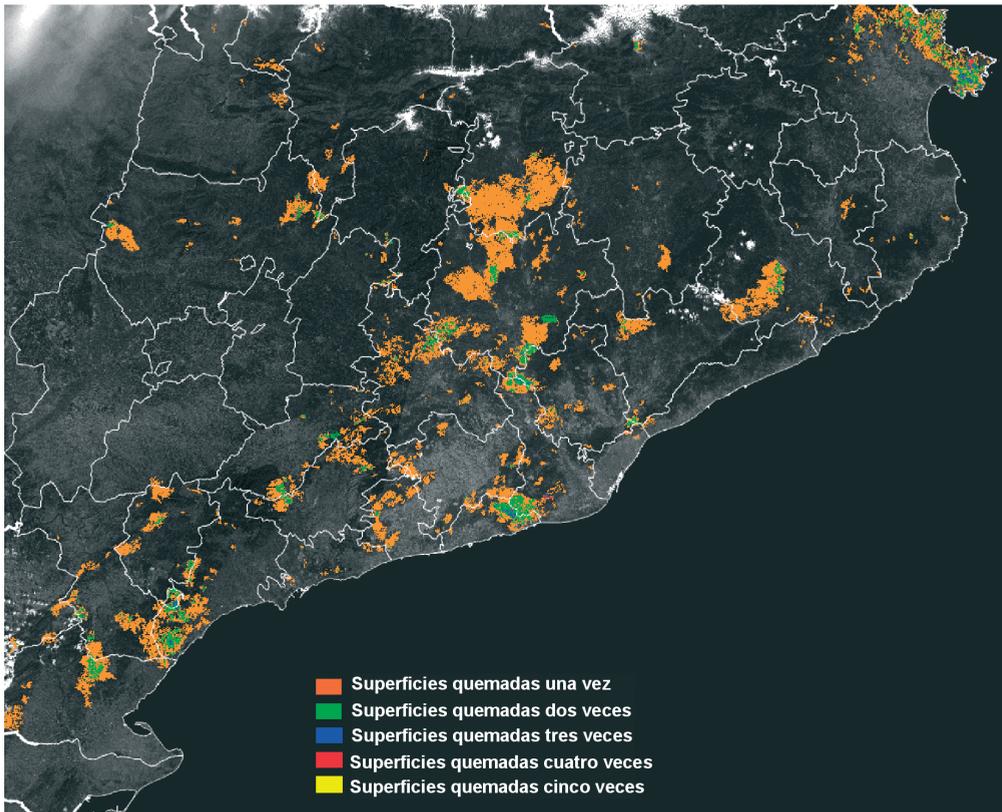


Figura. 15.5. Recurrencia de los incendios forestales en Cataluña entre 1975 y 1995. (De Díaz-Delgado *et al.*, 2002).

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, NO_x, 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 CO_2 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) dónde 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 CO_2 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 CO_2 atmosférico. Sobre los efectos directos de este aumento de

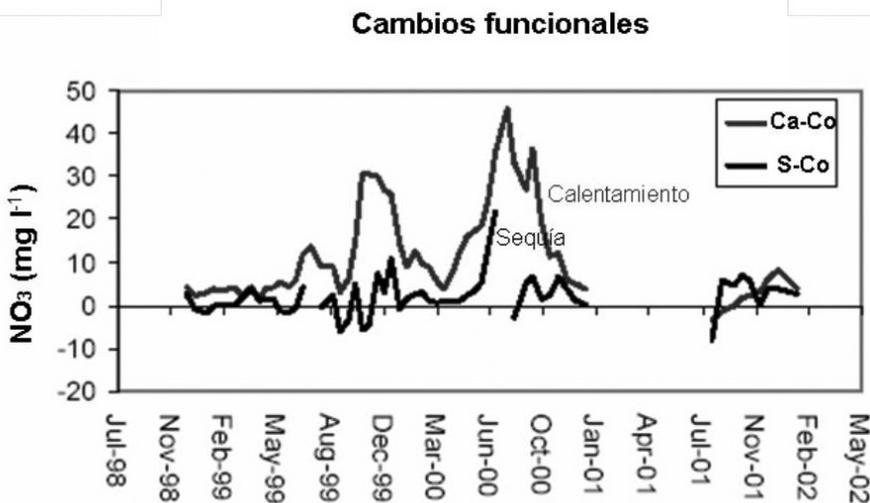


Figura 15.6. Ejemplo de cambio funcional ecosistémico producido por el cambio climático en un matorral de *Calluna vulgaris* en Holanda: Liberación de nitratos al agua del suelo en respuesta a un calentamiento de alrededor de un grado centígrado y a una disminución del 33% de la humedad del suelo. Se 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-

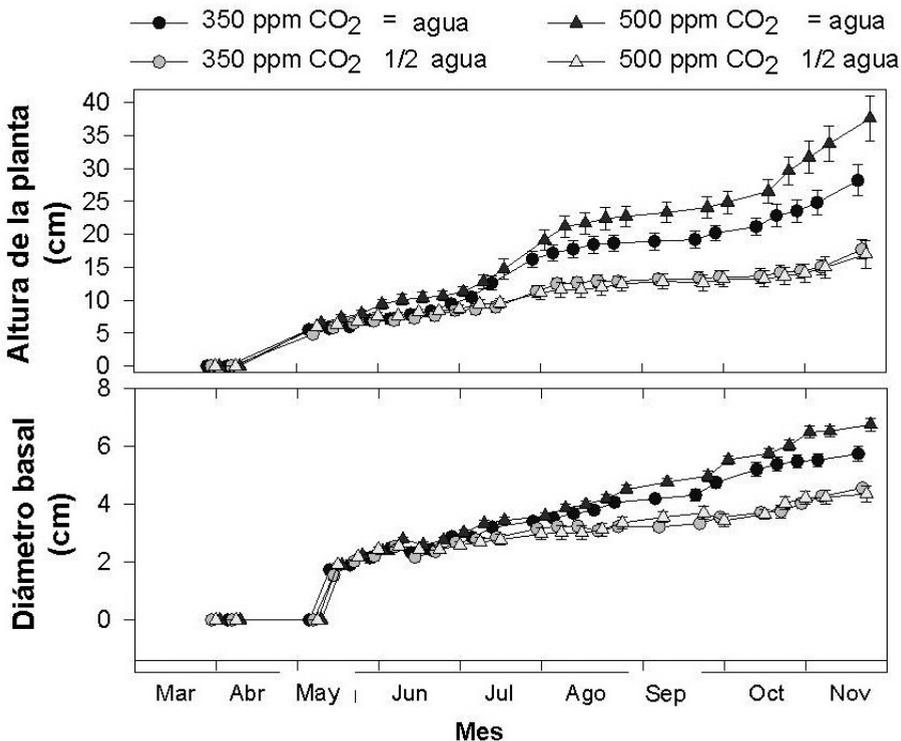


Figura 15.7. Crecimiento de plántulas de encina en condiciones de CO₂ y agua controladas. El agua se dosificó reproduciendo el clima mediterráneo de Prades (= agua) o bien la mitad de la precipitación habitual (1/2 agua). El CO₂ se mantuvo a concentraciones de 350 y 500 ppmv (De López *et al.*, 1997).

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

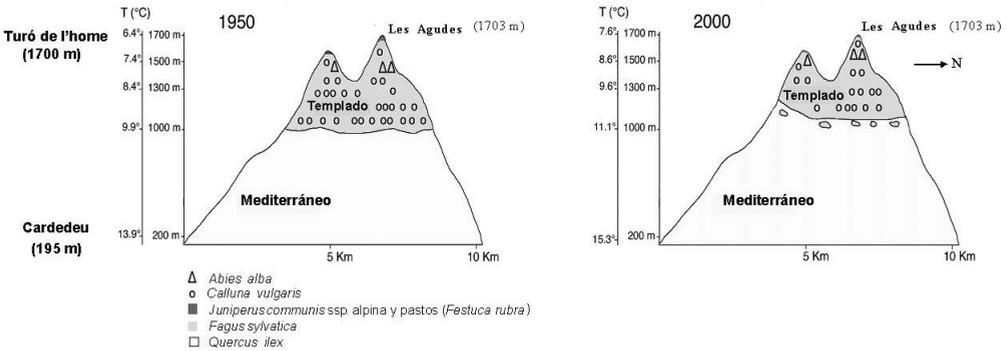


Figura. 15.8. Esquema de los desplazamientos altitudinales de la vegetación del Montseny durante los últimos 50 años. (Basado en Peñuelas y Boada, 2003).

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 porqué 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 para 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 de 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-

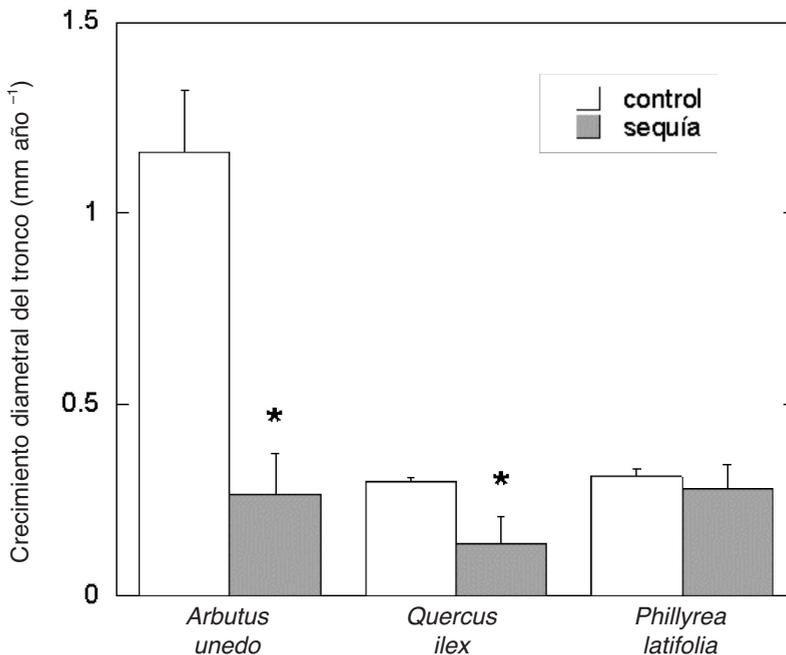


Figura. 15.9. Distinta respuesta a la sequía (disminución del 15% de la humedad del suelo) en las tres especies dominantes del encinar de Prades. (Basado en el estudio de Ogaya *et al.*, 2003).

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-

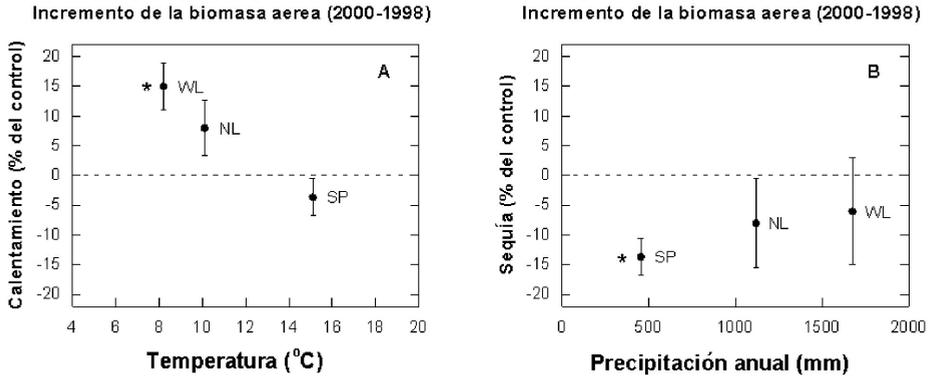


Figura 15.10. Cambios relativos en la acumulación de biomasa aérea en matorrales de ericáceas en tres países europeos (Gales –WL–, Holanda –NL–, y España –SP–) producidos por un calentamiento de aproximadamente 1°C y una sequía de 20-30% de disminución de la humedad del suelo y representados aquí en 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

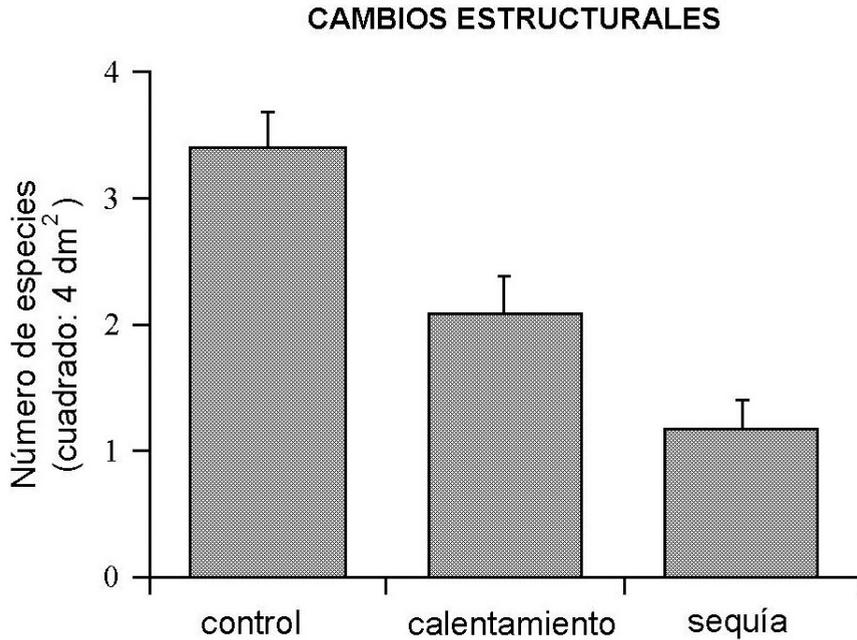


Figura. 15.11. Ejemplo de cambios ecosistémicos estructurales producidos por el cambio climático: Disminución de la densidad de especies reclutadas en parcelas de matorrales mediterráneos del Garraf sometidos a 1°C de calentamiento o a una disminución de la humedad del suelo de 20%. (Basado en el estudio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

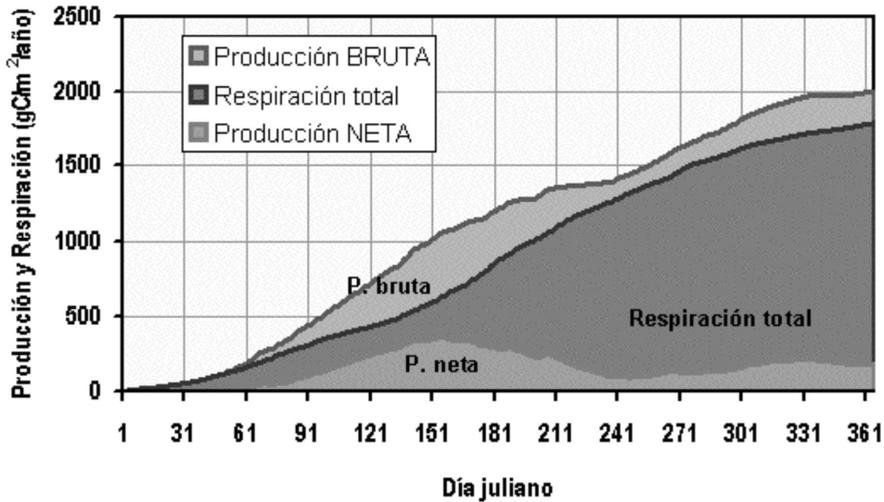
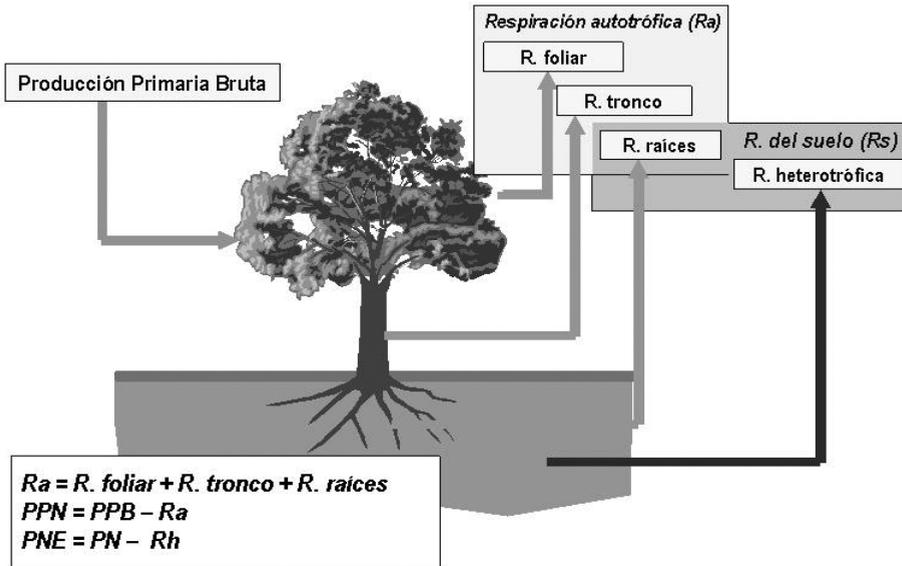


Figura 15.12. Arriba: Representación esquemática y simplificada de los principales componentes para el cálculo del balance de carbono en los bosques y matorrales. Abajo: La producción y la respiración son, a escala anual, del mismo orden de magnitud. El balance de carbono es el resultado de restar estos 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.

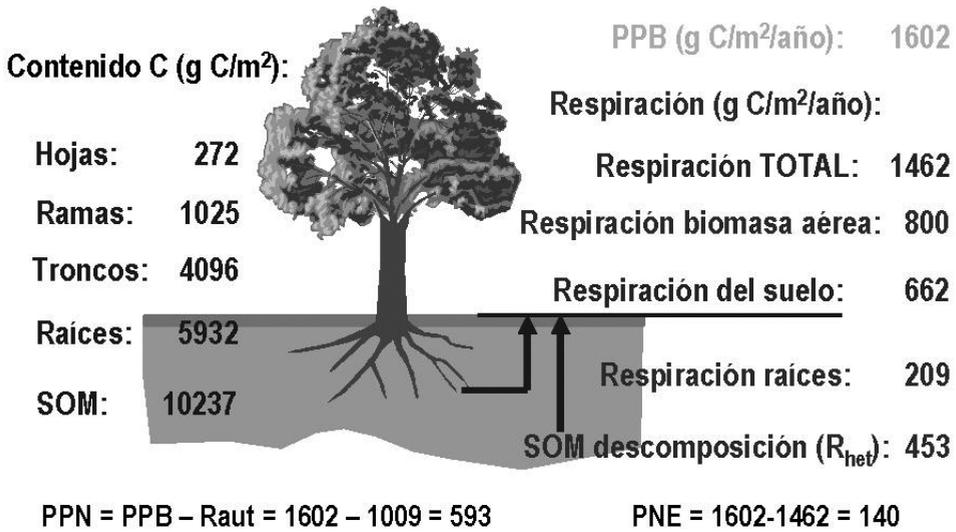


Figura 15.13. Contenido y flujos de carbono en un encinar tipo (datos de Prades, Montseny y Puechabon).

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 resultado 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

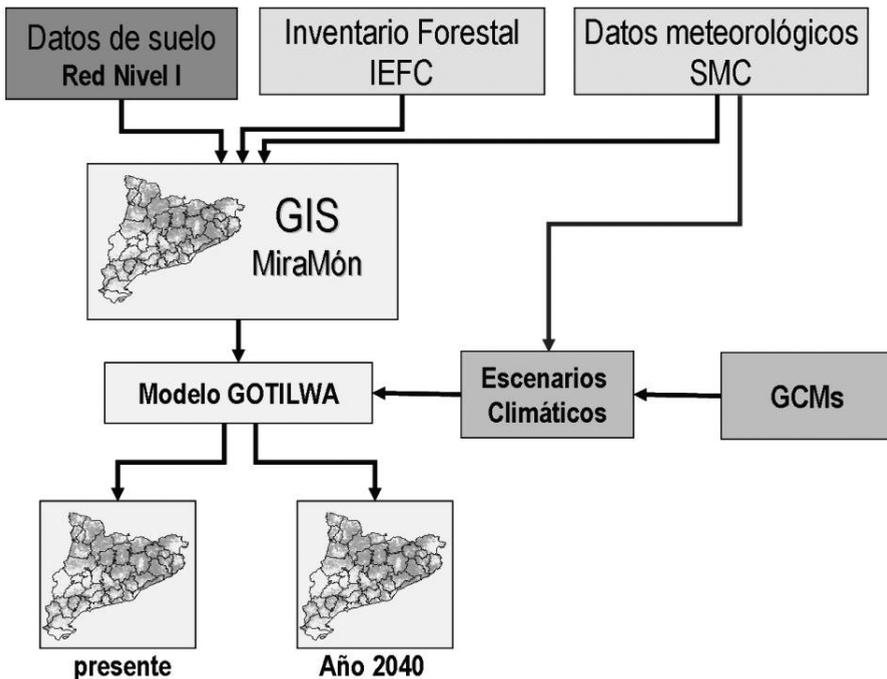


Figura 15.14. Representación esquemática del método de análisis basado en la aplicación del modelo GOTILWA+ para simular la situación actual y la esperable en el 2040 en los ecosistemas forestales de Cataluña.

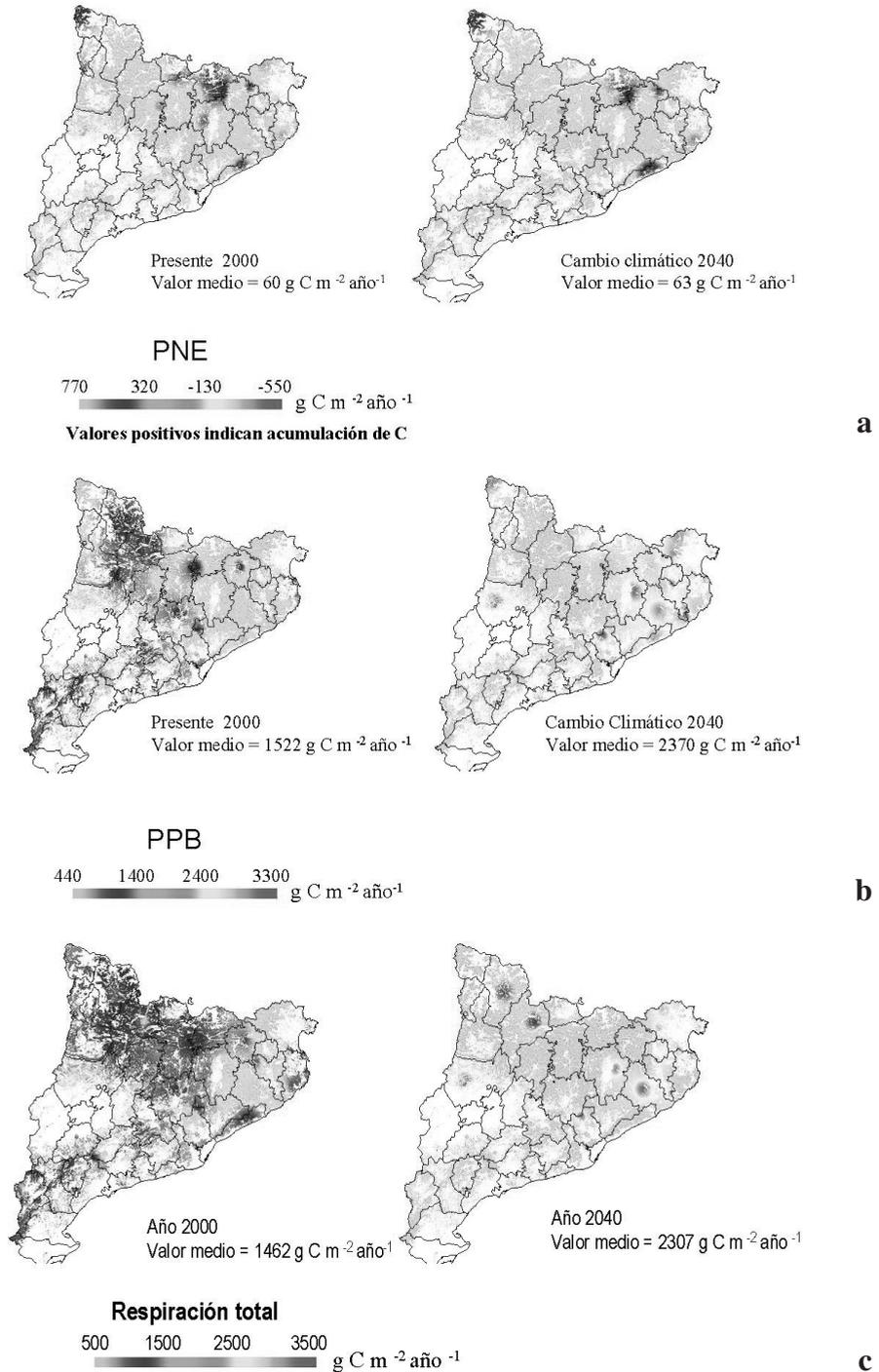
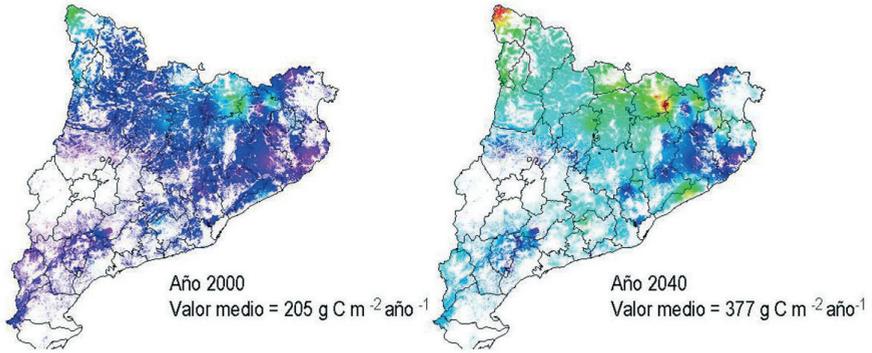


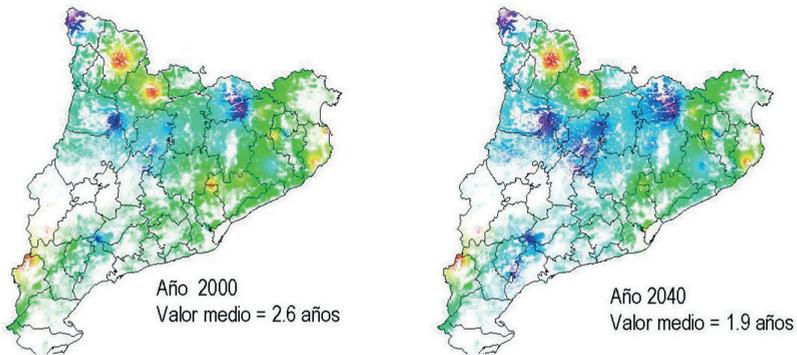
Figura. 15.15 Representación cartográfica de los resultados del análisis simulador esquematizado en la Fig. 15.14 para simular la situación actual y la esperable en el 2040 en los ecosistemas forestales de Cataluña. a) Producción neta del ecosistema. b) Producción primaria bruta (fijación del carbono). 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 gC m⁻² any⁻¹

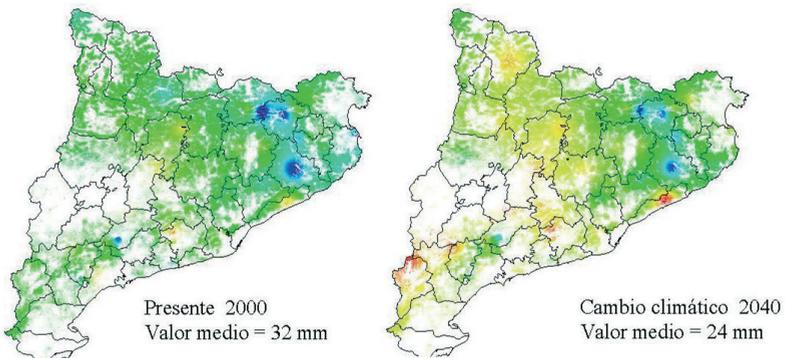
d



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., Callender 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, en prensa.
- 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*, en prensa.
- 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.
- Winnert, S. M. 1998. Potential effects of climate change on US forests: a review. *Climate Research* 11: 39-49.