



Universidad de Oviedo
Universidá d'Uviéu
University of Oviedo



Universidad de Oviedo

Escuela Politécnica de Mieres

Trabajo de fin de grado

Cambios en la fenología de especies funcionalmente raras en respuesta al cambio climático

Mateo Pasantes Campaña

Ingeniería forestal y del medio natural

Tutor:

David Álvarez Fernández

Cotutora:

María del Mar Delgado Sánchez

Contenido

INTRODUCCIÓN	2
CAMBIO CLIMÁTICO	6
EFEKTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LAS ESPECIES	7
Especies animales y cambio climático	8
Especies vegetales y cambio climático	13
ESPECIES RARAS	16
Respuestas fenológicas de las especies raras al cambio climático	17
MATERIALES Y MÉTODOS	19
MATERIALES	19
MÉTODOS	23
RESULTADOS	24
DISCUSIÓN	27
AGRADECIMIENTOS	30
BIBLIOGRAFÍA	31

INTRODUCCIÓN

La diversidad biológica es la variabilidad de los organismos vivos, incluyendo todos aquellos que habitan ambientes terrestres, marinos y otros sistemas acuáticos (variabilidad tanto genotípica como fenotípica) así como la variabilidad de los complejos ecológicos de los que forman parte. Es decir, la biodiversidad es un concepto que engloba la diversidad dentro de las especies, entre las especies y de los ecosistemas (Organización de las Naciones Unidas, 1992).

La biodiversidad es buena. Esta declaración del valor intrínseco de la biodiversidad fue pronunciada como uno de los postulados dentro del campo de la biología de la conservación en la década de los 80' del siglo pasado, postulado que fue aceptado por unanimidad, y no sólo dentro de la comunidad científica. El impulso de preservar la naturaleza no es algo nuevo. Desde sus orígenes, el hombre ha sentido una profunda conexión con la naturaleza y su asombrosa diversidad de formas de vida, y desde siempre hemos sentido la necesidad de promulgar argumentos sobre el valor de la biodiversidad para el bienestar humano. Argumentos que personas importantes dentro del campo de la biología de la conservación como Norman Myers, Paul Ehrlich y E. O Wilson, han codificado en múltiples libros de biología de la conservación, sin dejar duda alguna acerca de si la biodiversidad es buena.

Esta mejora las funciones de los ecosistemas, como el uso de recursos o la producción de biomasa, en un amplio espectro de organismos y sistemas. También se ha demostrado que la biodiversidad determina las propiedades de los ecosistemas, como la capacidad de permanecer cerca del equilibrio frente a perturbaciones ambientales o la resistencia de un control de arriba a abajo por parte de los consumidores. Por lo tanto, el equilibrio ecológico es un estado estable entre todos los seres vivos de un ecosistema (Verma, 2017). Los cambios de biodiversidad deben ser, de hecho, analizados desde el punto de vista de su contribución a las funciones de los ecosistemas, siendo éstos el ciclo de nutrientes, servicios ecosistémicos, regulación del clima y de la calidad del agua, aprovisionamiento de agua, control de enfermedades y plagas, y servicios socioculturales.

Durante los últimos 15 años, se ha producido un cambio de paradigma importante en la percepción científica de la biodiversidad. Clásicamente, la biodiversidad se analizaba como un reflejo de la composición de la comunidad regulada por factores abióticos y bióticos sobre la coexistencia y dominancia de las especies, donde el principal objetivo científico era comprender la regulación y el mantenimiento de las especies – es decir, los patrones de biodiversidad. Este énfasis se ha desplazado hacia un interés sobre los efectos de la biodiversidad en las funciones de los ecosistemas, siendo ahora el objetivo principal comprender las consecuencias que los cambios de la biodiversidad tienen en los mismos. Aunque algunos elementos de este concepto se publicaron mucho antes (Darwin, 1859), este nuevo enfoque se inició con un libro (Schulze & Mooney, 1994) y una serie de artículos seminales al comienzo de los años 90'.

Sin embargo, es una realidad que las actividades humanas están provocando una pérdida general, y a nivel global, de la biodiversidad (Frankel & Soulé, 1981). Aunque los impactos humanos sobre la biodiversidad no son unidimensionales, podemos identificar varias categorías:

1. **Pérdida y fragmentación de hábitat:** se suele reducir la riqueza de especies en el área modificada. Sin embargo, al crear una estructura de hábitat más heterogénea, la riqueza de especies de la meta comunidad a una escala biogeográfica mayor puede aumentar, por ejemplo, atrayendo especies de hábitat abierto o de borde. Es decir, la pérdida y fragmentación de hábitat no sólo conlleva la pérdida de especies, sino también cambios en la estructura de las comunidades.
2. **Contaminación:** la contaminación, en general, disminuye la riqueza de especies. Aunque no siempre, ya que los efectos de la contaminación por fertilizantes (eutrofización) son muy complejos, y el número de especies puede de hecho aumentar o disminuir dependiendo de varios factores, como por ejemplo la cantidad de fertilizante, clima, etc. (Brändle, Amarell, Auge, Klotz, & Brandl, 2001).
3. **Sobreexplotación:** la explotación no selectiva ha disminuido drásticamente la biomasa y la riqueza de especies, pero la explotación selectiva de los depredadores superiores a veces puede conducir a la liberación de determinadas especies y obtener como resultado una mayor biomasa o riqueza de especies.
4. **Cambio climático:** La alta velocidad con la que está cambiando el clima en estas últimas décadas es innegable. Existe un consenso casi absoluto entre los científicos de que el ser humano es uno de los principales causantes de este problema (Van der Linden, Leiserowitz, Feinberg, & Maibach, 2015) y ahora miles de especies se encuentran con un entorno que cambia muy rápido y deben responder o perecer. La fenología no es más que la relación que existe entre esas variaciones climáticas estacionales y las distintas fases del ciclo de vida de los seres vivos.

Aunque se han hecho predicciones catastróficas sobre la pérdida de especies debido al cambio climático (Thomas et al., 2004), es difícil probar que alguna especie se haya extinguido hasta el momento debido al cambio climático actual. El registro paleontológico proporciona datos contradictorios según las especies. Por ejemplo, en Norteamérica hay comunidades con árboles que han perdido sólo una especie y pequeños mamíferos norteamericanos han ganado riqueza de especies debido a invasiones a través de los ciclos glacial-interglaciares del Cuaternario. La diversidad de árboles en Asia muestra patrones similares a las encontradas en norteamérica, mientras que en Europa se ha perdido un número significativo de especies durante el mismo período.

5. **Disrupción de la estructura de las comunidades ecológicas:** donde hay que mencionar el efecto alarmante de las invasiones de especies (Muñoz, Mendoza Alfaro, Gutiérrez, & Suárez Morales, 2009).

Los efectos de las actividades humanas sobre la biodiversidad son complejos y siempre difíciles de evaluar. De lo que no hay duda es que innumerables atributos de la naturaleza de un enorme valor y cuya pérdida sería irreparable, están siendo dañados por nuestras acciones, que a grandes rasgos están provocando: (1) extinción de especies; (2) cambios en la abundancia de especies y en la estructura de las comunidades ecológicas; (3) pérdida de hábitat y cambios en el uso del espacio; y (4) cambios en la distribución de las especies (MITECO, 2019).

Desde que el término biodiversidad se generalizó a finales de la década de los 80' del siglo XX, los ecólogos y conservacionistas han desarrollado varios índices para cuantificarla. El índice más antiguo es el de la riqueza de especies, también llamado índice de Simpson, que se define como el número de especies en un lugar y tiempo determinados (Simpson, 1949). La riqueza de especies es quizás la medida de la biodiversidad de la que más información se ha recogido, y de una manera suficientemente estandarizada para permitir comparaciones generales entre diferentes regiones, hábitats, taxones o escalas espaciales y temporales. La riqueza de especies no incorpora juicios de valor a priori sobre las diferentes especies presentes en función de sus orígenes geográficos, por lo tanto, si una especie nativa se extingue mientras que se establece una especie no nativa (o viceversa), la riqueza de especies no cambia. Estos argumentos se contradicen con los valores intrínsecos de la biodiversidad, en particular con respecto a las especies no nativas, ya que, en algunas ocasiones, puede producirse una pérdida de especies nativas, sin que la biodiversidad de una determinada zona no haya cambiado o incluso haya aumentado. Este hecho se denomina paradoja de la conservación de la biodiversidad (Vellend, 2017). Potencialmente, podemos resolver esta paradoja, al menos en parte, considerando que los patrones y procesos ecológicos ocurren a diferentes escalas espaciales, un tema de discusión ancestral en ecología.

Con la necesidad urgente de comprender cómo los rápidos cambios asociados a las actividades antropogénicas pueden estar afectando a la distribución de las especies, a sus riesgos de extinción, y la fenología y las interacciones bióticas dentro de las comunidades ecológicas, el concepto de biodiversidad pasó a ocupar un lugar central en las políticas de conservación en todo el mundo. A partir del año 2016, 196 países o unidades políticas se unieron en lo que se denominó el Convenio sobre la Diversidad Biológica (CBD, 2016), que se abrió por primera vez para su firma en 1993. El objetivo del Convenio sobre Diversidad Biológica es "*la conservación de la biodiversidad, el uso sostenible de sus componentes y la participación justa y equitativa de los beneficios resultantes de la utilización de los recursos genéticos*". Este Convenio fue el primer acuerdo global para abordar todos los aspectos de la diversidad biológica: recursos genéticos, especies y ecosistemas, y el primero en reconocer que la conservación de la diversidad biológica es "*una preocupación común de la humanidad*", y una parte integral del proceso de desarrollo. Para alcanzar sus objetivos, el Convenio promueve la asociación entre países, siendo sus disposiciones sobre la cooperación científica y tecnológica, acceso a los

recursos genéticos y la transferencia de tecnologías ambientalmente la base de esta asociación.

La situación actual requiere grandes esfuerzos, ya que la conservación de la biodiversidad necesita mejorar la cobertura de datos necesaria para tomar decisiones sobre las perspectivas futuras de la biodiversidad. Medir adecuadamente el impacto de las actividades humanas sobre la biodiversidad precisa de un requisito clave: la disponibilidad de información sobre el estado y las tendencias de la biodiversidad de una forma que sea fácilmente comprensible, oportuna, científicamente rigurosa, estandarizada, relevante y global, siendo además representativo de poblaciones de especies de diferentes taxones y regiones a lo largo del tiempo. El Grupo de Observación de la Tierra y la Red de Observación de la Biodiversidad (GEO BON) asumió este desafío y propuso el concepto de “las variables esenciales de biodiversidad” (EBV), orientadas a lograr una integración dirigida a evaluar las acciones de conservación, gestión y sociopolíticas destinadas a tramitar y mantener las múltiples funciones y beneficios de la biodiversidad. Las EBVs pretenden estimar los componentes constituyentes clave del cambio de biodiversidad. Las EBVs pueden verse como un marco conceptual unificador para organizar datos complejos de biodiversidad de diversos ecosistemas y especies en diferentes partes del mundo en un conjunto limitado de variables biológicas para documentar el cambio de biodiversidad.

El establecimiento de las EBVs como unidades para medir la biodiversidad (o algo parecido) requiere un cambio en la forma en que se definen y consideran las "unidades" de conservación, desde un enfoque orientado a las especies a uno que incluye la diversidad a otros niveles de organización, desde el individuo, las poblaciones, las especies, las comunidades y los ecosistemas. Por ejemplo, la salud de un ecosistema puede depender no sólo del número de especies presentes, pero también de la diversidad de los rasgos de esas especies. La diversidad funcional es una medida de la diversidad de rasgos, que debería permitir predecir los cambios en los procesos del ecosistema en función de los cambios en la composición de la comunidad. Los rasgos funcionales se definen como características morfológicas, fisiológicas o fenológicas de un organismo que afectan el fitness de los individuos. El tamaño corporal, las tasas de crecimiento o las fases de la historia de vida pueden considerarse como rasgos funcionales. Al pasar del nivel de individuo al de comunidad, los rasgos funcionales se caracterizan como componentes del fenotipo de un organismo que influyen en los procesos a nivel del ecosistema. La diversidad funcional comprende diferentes descriptores de variación en los rasgos, que juntos dan una imagen mucho más completa de la biodiversidad.

CAMBIO CLIMÁTICO

El cambio climático se puede definir como la variación de las condiciones climáticas terrestres, que perdura durante un período variable de tiempo, que puede ser de varias décadas a varios siglos, hasta volver a alcanzar un nuevo sistema de equilibrio (Stocker, 2013). Estos cambios han existido desde los comienzos de la Tierra como planeta y han sido causados por factores muy diversos, como por ejemplo la diferente energía del sol que llega a la tierra (Lockwood, 2009) o la actividad de volcanes o meteoritos (Petersen, Dutton, & Lohmann, 2016).

Para que se produzca una variación en el sistema climático, el balance energético del propio sistema climático debe verse modificado. Como se ha mencionado anteriormente, esta modificación puede estar causada por varios factores que impidan, por ejemplo, que se reciba una determinada cantidad de energía procedente del sol o que la energía que se recibe no se libere hacia el espacio, lo que implicaría un aumento de la temperatura. Un buen ejemplo de esto son los impactos de meteoritos de gran tamaño sobre la superficie terrestre, ya que, un impacto de ese calibre puede suponer un gran cambio energético y puede acabar con muchas especies, tanto por el propio impacto, como por las consecuencias posteriores del mismo (Fortey, 1999).

La famosa extinción masiva del Cretácico – Paleógeno tuvo como detonante el impacto de un meteorito. Pero lo que de verdad cambió el curso de la vida fueron los acontecimientos posteriores a dicho impacto. La acidificación de los océanos o la variación en la intensidad de luz en determinadas zonas, provocaron la extinción de muchas especies y aceleraron la evolución de otras, que se adaptaron a unas condiciones que hasta ese momento no existían (Renne, 2013).

Pero este no es más que uno de los muchos ejemplos de cambios climáticos que se han producido a lo largo de la historia en la Tierra. Sabemos que el cambio climático ha existido y seguirá existiendo. Sin embargo, el principal problema en la actualidad es que estos cambios se están produciendo a mayor velocidad que todos los anteriores por culpa de las acciones del ser humano. Esto se debe sobre todo al efecto invernadero, incrementado por la liberación de emisiones industriales a la atmósfera procedentes, sobre todo, de la quema de combustibles fósiles. (L. Bindoff & A. Stott, 2013)

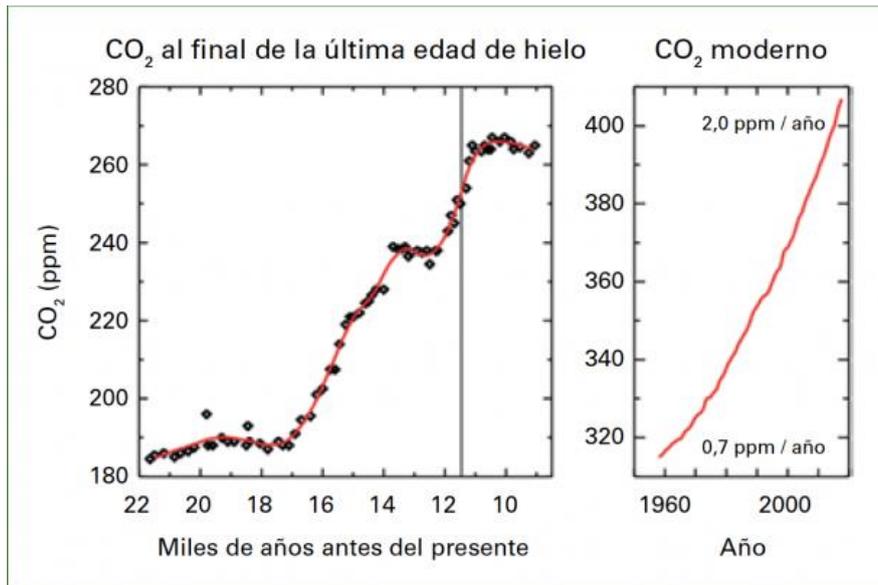


FIGURA 1. GASES DE EFECTO INVERNADERO (OMM, 2017)

En la figura 1 se representa la concentración de CO₂ (dióxido de carbono) desde hace 22000 años, cuando la última edad de hielo tocaba su fin, hasta la actualidad. También se puede apreciar el incremento en la concentración de CO₂ en los últimos 40 años, cuando se ha acumulado más CO₂ que en miles de años en el pasado. Este gas de efecto invernadero es responsable, junto a otros gases como el metano, el óxido nitroso y el ozono, de la subida de la temperatura y de los consiguientes cambios en los ecosistemas terrestres (OMM, 2017).

EFFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LAS ESPECIES

La velocidad con la que se están produciendo estos cambios en el planeta es muy superior a la que ocurría en épocas anteriores, y por ello, las especies tienen que hacer frente a ellos de la manera más rápida posible. Los registros fósiles sugieren que muchas especies han sabido hacer frente a pasados cambios climáticos de manera exitosa, logrando muchas de ellas poder sobrevivir a estos a lo largo de los años; pero los pronósticos de impactos futuros no son tan halagüeños, ya que muchas especies han alterado de manera muy brusca sus rangos o límites de distribución y su fenología (Moritz & Agudo, 2013).

A continuación, comentaré los efectos del cambio climático en las especies, y como estas responden a ellos.

Especies animales y cambio climático

Las especies han respondido a los cambios que se han ido produciendo, muchas veces con éxito, adaptándose o evolucionando; y otras veces con menos acierto, sufriendo los cambios y viendo reducidos sus números, muchas de ellas llegando incluso a la extinción. La clave para que una especie logre adaptarse al ambiente en el que vive o va a vivir es la velocidad del cambio a la que se produzca el acontecimiento y la capacidad de cambio que tenga la especie.

La capacidad de cambio depende, entre otras cosas de la plasticidad fenotípica, esta es la capacidad que tiene cada organismo de alterar su fenotipo teniendo en cuenta las condiciones ambientales. Ahora bien, no todos los organismos tienen la misma capacidad de plasticidad, y tampoco la tiene el mismo organismo en las diferentes fases a lo largo de su vida. Lo que es cierto es que todas las especies presentan plasticidad, y que esta se verá aumentada debido al ambiente tan cambiante en el que nos encontramos (Fragata et al, 2016).

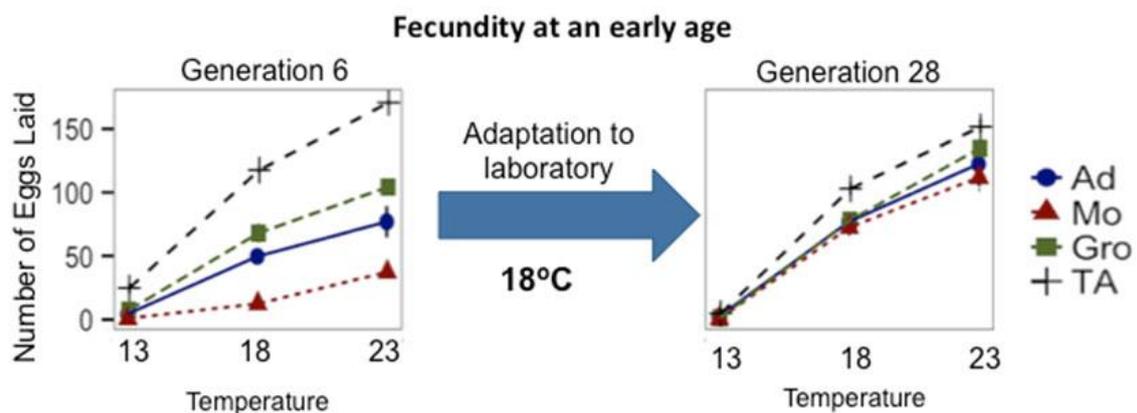


FIGURA 2. PERSISTENCIA DE LA PLASTICIDAD TÉRMICA DURANTE LA ADAPTACIÓN A UN ENTORNO CONSTANTE EN DROSOPHILA SUBOBSCURA. TODAS LAS POBLACIONES (ADARGA DE COLOR AZUL, MONTPELIER DE COLOR ROJO Y GRONINGEN EN VERDE) MUESTRAN PLASTICIDAD TÉRMICA PARA LA FECUNDIDAD (FRAGATA ET AL, 2016)

En la figura 2 tenemos un ejemplo de cómo la plasticidad persiste a lo largo de las generaciones a pesar de vivir en un entorno constante, sin experimentar cambios. Las tres especies de moscas del estudio cuentan con plasticidad frente a diferentes condiciones térmicas en la generación 28 y no la han perdido a lo largo de las generaciones. Esto nos ayuda a entender como los seres vivos han ido evolucionando a lo largo de la historia y como responden o pueden responder a los cambios que se le presentan (Fragata et al, 2016).

Actualmente vemos que la temperatura del planeta (al menos en el hemisferio norte) está aumentando de manera muy rápida, lo que hace que las especies tengan problemas para adaptarse a este cambio y, por consiguiente, muchas especies se extinguen. La ONU calcula que se podrían estar extinguiendo unas 100 especies al día debido a la alta velocidad de cambio producida por el cambio climático entre otras cosas (Djoghla, 2007).

Que suban las temperaturas de manera rápida puede dar lugar a desajustes en su ciclo de vida. Un ejemplo de ello es lo que ocurre con muchas aves insectívoras, ya que mientras que su ciclo reproductivo se rige por el fotoperiodo, la emergencia de las presas con las que alimentan a sus crías está condicionada por la temperatura ambiental. De esta forma, se produce un solapamiento entre los ciclos de las aves y de sus presas, coincidiendo el nacimiento de las crías con la emergencia de las presas con las que los padres los alimentan (Crick, 2004).

Una de estas aves es el carbonero común (*Parus major*), en la que, como ocurre con otras aves, se está produciendo un desajuste entre la puesta y eclosión de sus huevos y la abundancia de presas, ya que estas están disponibles un tiempo después de la eclosión de sus huevos, efecto producido por el aumento de las temperaturas. Las plantas de las que se alimentan tardan un poco más en sacar sus hojas y, por lo tanto, ellas también retrasan su salida, lo que, en conjunto, como podemos ver, afecta a otras especies dependientes de estas, como las orugas que a su vez son el alimento de los pollos del carbonero (Stenseth & Mysterud, 2002).

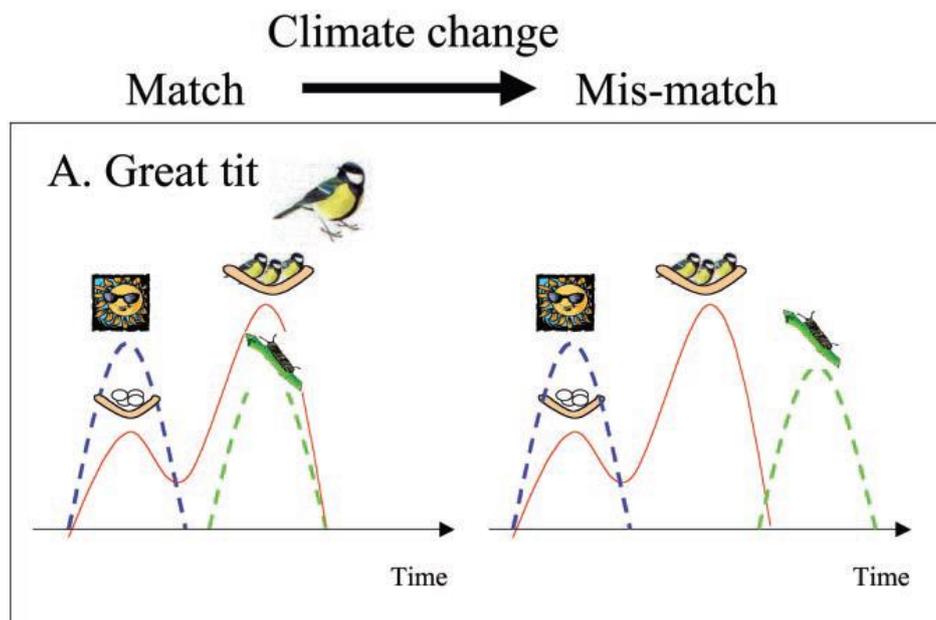


FIGURA 3. DESAJUSTE DE PUESTA DE HUEVOS DEL CARBONERO COMÚN CON LOS PICOS DE ABUNDANCIA DE LOS RECURSOS TRÓFICOS (STENSETH & MYSTERUD, 2002)

Pero, como hemos dicho anteriormente, un cambio puede mitigarse si una especie responde de manera adaptativa experimentando cambios morfológicos, fisiológicos o de comportamiento. Estos cambios pueden reducir el impacto o grado de desajuste entre fenotipo y ambiente. Dichos cambios fenotípicos reciben el nombre de respuesta adaptativa, en este caso al cambio climático (Radchukt et al, 2019) .

Un ejemplo de respuesta al medio es la regla de Allen. Esta regla habla sobre el tamaño de los apéndices de ciertos animales según se encuentren en unas latitudes u otras. De esta forma, un animal que viva en un clima cálido, como pueden ser zonas ecuatoriales, tendrá los apéndices más largos para así, poder disipar mejor el calor. Mientras que un animal que viva en latitudes donde la temperatura es baja, tendrá unos apéndices más pequeños, para retener la mayor temperatura posible (Allen, 1877).

Muchas veces se infravalora el estudio de dichos apéndices, pero estos cumplen un papel primordial en cuanto a termorregulación animal, y, por lo tanto, juegan un papel muy importante a la hora de hablar de cambio climático. Con apéndices se habla de las partes o órganos que se encuentran en las extremidades de los animales, sobre todo del pico y las patas de las aves, que suelen ser objeto de estudio.

Actualmente se están estudiando diversas especies de aves y el tamaño de sus apéndices (pico y patas), ya que, con el aumento de las temperaturas, las especies tiendes a cambiar la morfología para adaptarse a este cambio (Ryding et al, 2021) .

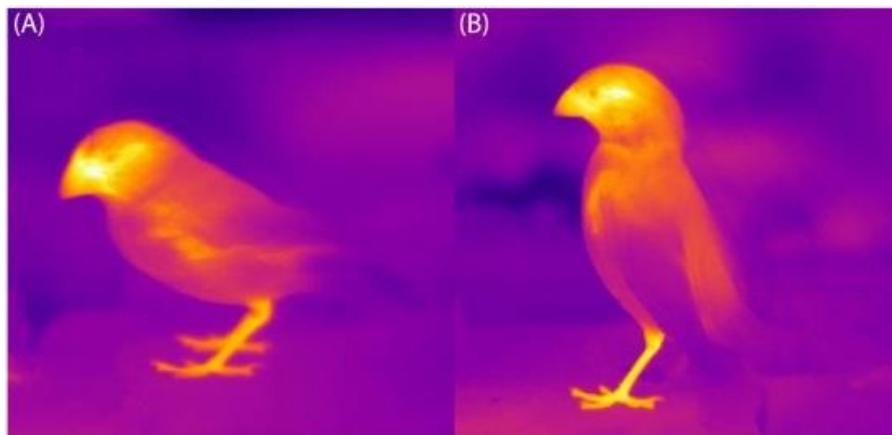


FIGURA 4. ESTUDIO DEL INTERCAMBIO DE CALOR A TRAVÉS DE PICO Y PATAS (TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION) (RYDING ET AL, 2021)

Otro buen ejemplo sobre como la variación de temperatura afecta a los animales está en los pinzones de las Galápagos, famosos gracias a los estudios de Darwin. En un estudio realizado con el pinzón terrestre mediano (*Geospiza fortis*), que tiene dos formas distinguibles en función del tamaño del pico (una de pico pequeño y otra de pico grande) se analizó el efecto de la precipitación y de la temperatura sobre su comportamiento y supervivencia (Beausoleil et al., 2019).

Los autores llegaron a la conclusión de que la temperatura, pero no la precipitación, era causante de unos comportamientos u otros a nivel de la población. Mientras que los individuos con la forma de pico más grande tienen menos problemas para sobrevivir en épocas o años cálidos, los individuos con la forma de pico más pequeño no son capaces de regular la temperatura y pierden más calor por evaporación, lo que se traduce como un déficit hídrico, y, por lo tanto, una menor tasa de supervivencia (Figura 5).

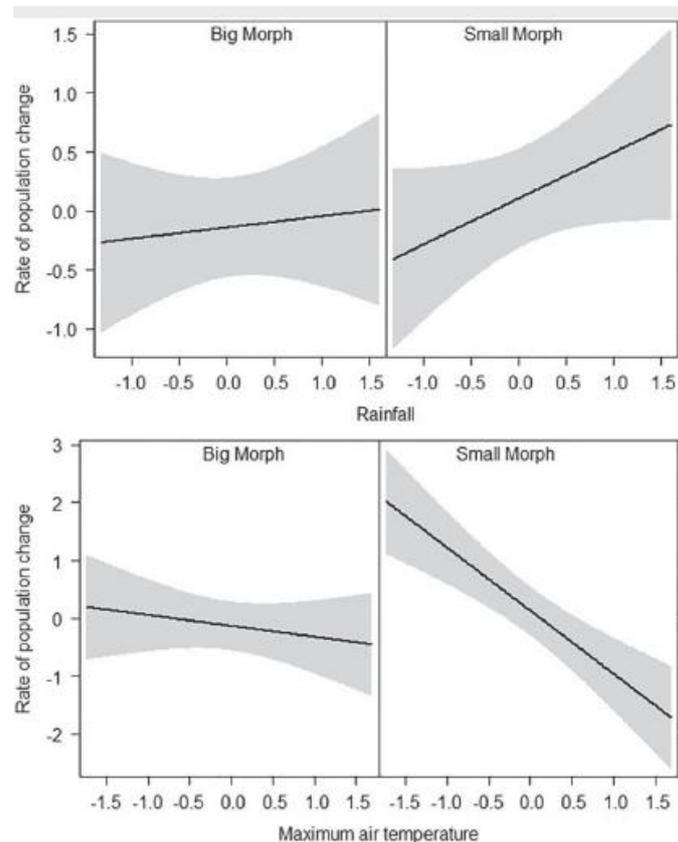


FIGURA 5. EL EFECTO DE LA PRECIPITACIÓN Y LA TEMPERATURA MÁXIMA (ESTANDARIZADA) EN LA TASA DE CAMBIO DEL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN DE GEOSPIZA FORTIS (TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION) (RYDING ET AL, 2021)

Este es sólo uno de los muchos casos estudiados y analizados en cuanto al tamaño de los apéndices y el cambio climático (Tabla 1).

TABLA 1. CAMBIOS EN LOS APÉNDICES PRODUCIDOS POR EL CAMBIO CLIMÁTICO (TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION) (RYDING ET AL, 2021)

Type of experiment	Animal	Is Allen's rule present across latitudinal gradients?	Does shape shifting occur (i.e., do appendages change in response to climate change?)
Across time (year as covariate)	Australian parrots		
	Mulga parrot (<i>Psephotus varius</i>)	No	Bills increase

	Gang-gang cockatoo (<i>Callocephalon fimbriatum</i>)	No		
	Red-rumped parrot (<i>Psephotus haematonotus</i>)	No		
	Crimson rosella (<i>Platycercus elegans</i>), males	Yes		
	Crimson rosella (<i>Platycercus elegans</i>), females)	Yes		No change
	King parrot (<i>Alisterus scapularis</i>)	No		
	Australian whistlers	Bill	Tarsus	Bills increase (nonlinear relationship), tarsus length does not change
	Crested shrike-tit (<i>Falcunculus frontatus</i>)	Yes	No	
	Grey shrike-thrush (<i>Colluricincla harmonica</i>)	Yes	Yes	
	Little shrike-thrush (<i>Colluricincla megarhyncha</i>)	Opposite of expected	No	
	Golden whistler (<i>Pachycephala pectoralis</i>)	Yes	No	Bills and tarsi decrease or no change (except <i>P. rufiventris</i> , where tarsus length increases)
	Grey whistler (<i>Pachycephala simplex</i>)	Yes	No	
	Rufous whistler (<i>Pachycephala rufiventris</i>)	No	Yes	
	Olive whistler (<i>Pachycephala olivacea</i>)	No	Yes	
	Gilbert's whistler (<i>Pachycephala inornata</i>)	No	No	
	Red knots <i>Calidris canutus</i>	Not tested		Bills increase ^a
	Chinese bats			
	Great roundleaf bat (<i>Hipposideros armiger</i>)	Yes		Wings increase
	Leschenault's rousette (<i>Rousettus leschenaultia</i>)	Yes		No change
	Wood mice (<i>Apodemus sylvaticus</i>)	Not tested (but there is widespread support within Rodentia in general)		Ear length increase ^b
	Galapagos finches	Not tested		Bills increase
	Medium ground finch (<i>Geospiza fortis</i>)			
	Great tits (<i>Parus major</i>)	Not tested		Bills increase
	California Savannah sparrows			
	<i>Passerculus sandwichensis alaudinus</i>	Partly (only bill length, not overall bill size)		Bills increase
	<i>P. sandwichensis beldingi</i>	Not tested		No increase
	<i>P. sandwichensis brooksi</i>			
	<i>P. sandwichensis nevadensis</i>			
Across climate or temperature (year not as covariate, but samples spanning several decades)	Masked shrews <i>Sorex cinereus</i>	Yes		Tail and legs increase
	Dark-eyed junco <i>Junco hyemalis</i>	Yes		Bills increase
Post-introduction events	House sparrows, New Zealand <i>Passer domesticus</i>	Yes		Bills increase
	Starlings, Australia <i>Sturnus vulgaris</i>	Yes, in invasive range		Bills increase

Otro ejemplo es la regla de Bergmanns, que dice que en las especies polítípicas de animales homeotermos, las subespecies o razas geográficas tienen mayor tamaño cuanto más baja sea la temperatura media del ambiente en el que viven (UCSD, 2006).

Pero estas reglas deben tomarse con prudencia, ya que con las condiciones que se están dando en este actual cambio climático, estas reglas deberían ser actualizadas (Goldenberg, Bisschop, D'Alba, & Shawkey, 2022).

Especies vegetales y cambio climático

Como es evidente, la mayoría de las plantas dependen del clima porque necesitan agua y luz para completar su ciclo de vida. A parte de esto, las plantas tienen más limitaciones que los animales, ya que no pueden desplazarse para buscar los recursos que necesitan. Por ello, estos seres vivos son los que más sufren las consecuencias de cambio climático (Pérez-Ramos et al, 2019).

Hay muchos estudios acerca de los efectos del cambio climático sobre la fenología de las plantas, como la floración o la salida de las hojas (Piao et al, 2019). También hay estudios que predicen que las plantas cambiarán su distribución según la temperatura que experimenten en el futuro, haciendo que determinadas especies sean capaces de habitar en zonas en las cuales nunca se las había visto (Bakkenes, Alkemade, Ihle, & Latour, 2002). Tampoco son ajenas al cambio climático las plantas marinas, en las que también se han documentado cambios en su distribución en los últimos años (Short & Neckles, 1999).

Se ha investigado mucho sobre el cambio climático y la fenología de las plantas. Uno de los primeros estudios sobre la fenología tuvo lugar en Japón hace más de 1000 años, concretamente en el año 801, cuando se estudió la floración de los cerezos (Aono & Kazui, 2007). Mas recientemente, en el año 2006, Menzel confirmó el adelanto de los eventos primaverales en Europa, concretamente a un ritmo de 1,8 días por cada década en el período 1959-1993, y de 2,5 días de adelanto por cada década en el período 1971-2000 (Menzel et al, 2006).

Muchos de los estudios existentes se han desarrollado a una escala local, debido a su facilidad y factibilidad. Por ejemplo, Fitter y Fitter (2002) demostraron que las primeras floraciones en el Reino Unido se estaban adelantando 4 días y medio por cada década (Fitter & Fitter, 2002). También en Japón, Doi y Katano (2008) tomaron datos sobre la brotación de las hojas de 4 especies de árboles en diferentes zonas del país y llegaron a la conclusión de que, en las zonas más afectadas por el calentamiento global, en los últimos 50 años, la brotación de dichas especies se había adelantado 5,6 días por cada década (Doi & Katano, 2008). Esto último tiene relación con los cambios en el rango de distribución que están experimentando las especies, es decir, cambios o desplazamientos de su zona natural, buscando otras en las que las condiciones sean adecuadas (Hamann & Wang, 2006).

Una especie muy conocida en Asturias, el acebo (*Ilex aquifolium*), suele vivir en zonas donde las temperaturas acostumbran a ser invernales, es decir, climas fríos, y tiene un estrecho vínculo con la isoterma 0 °C, es decir, el nivel al que supuestamente, la temperatura del aire alcanza los 0° C (Minder, Durran, & Roe, 2011). Pero en estos últimos 50 años, la isoterma se ha desplazado hacia el norte, haciendo que el acebo haya subido su rango de distribución hasta esas zonas, concretamente en el sur de las costas de Suecia (Walther, Beißner, & Burga, 2005).

Evidentemente, el desplazamiento de las plantas no se produce al mismo ritmo que el de los animales, ya que estos se pueden mover, mientras que las plantas son sésiles; se predice que las especies vegetales tengan un desplazamiento de alrededor de 10-30 metros por década (depende mucho de la especie) (Kullman, 2001).

Gracias a estos estudios y muchos otros, se puede predecir cómo afectará el cambio climático a la pérdida de especies en determinadas zonas y por lo tanto a la pérdida de diversidad. Una predicción no es la realidad, pero intenta aproximarse y dar una idea de lo que puede pasar con más probabilidad apoyándose en ciertos estudios. A continuación, se puede ver un mapa de Europa donde se han aplicado proyecciones para determinar la pérdida de múltiples especies teniendo en cuenta la subida de las temperaturas y la disponibilidad de humedad. En colores rojos se indica un exceso de pérdida de especies y en color gris se indica un déficit (Thuiller, Lavorel, Araújo, Sykes, & Prentice, 2005).

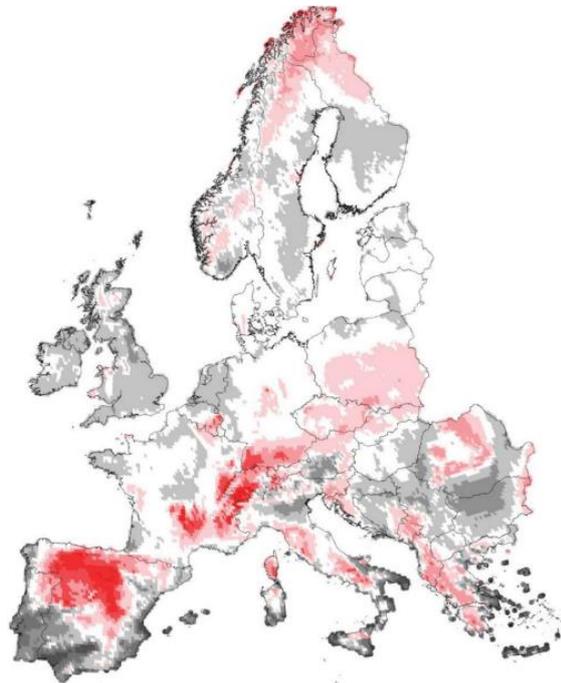


FIGURA 6. PROYECCIONES DE PÉRDIDA MÚLTIPLE DE ESPECIES (THUILLER, LAVOREL, ARAÚJO, SYKES, & PRENTICE, 2005)

En resumen, muchas especies están respondiendo al cambio climático intentado adaptarse a él, pero no todas lo consiguen y ello hace que se puedan extinguir. Estos cambios en las

especies podrían provocar desajustes en las relaciones con otras especies de sus comunidades ecológicas, y hace que se creen nuevas relaciones o que alguna de las especies afectadas sufra las consecuencias, con su consiguiente pérdida de biodiversidad (Sykes, 2009) .

ESPECIES RARAS

En nuestro planeta existen una gran variedad de especies, tanto vegetales como animales. Unas son muy abundantes y otras son menos abundantes. Incluso algunas veces, una especie es abundante en un lugar concreto y poco abundante en otro. Además, también ocurre que especies que antes eran comunes, ahora se están volviendo raras debido a determinadas acciones producidas por el ser humano.

Históricamente, una especie se consideraba rara cuando era poco frecuente o tenía una distribución geográfica muy limitada (Mac Nally & W Brown, 2001). Sin embargo, en la búsqueda por comprender los mecanismos subyacentes a la coexistencia entre especies, así como para entender las consecuencias del calentamiento global, los ecólogos han reconocido recientemente la importancia del paso de contar el número de especies a tener en cuenta también sus funciones (Carmona, Bello, Mason, & Leps, 2016) (Violle et al, 2017). Este cambio reconoce explícitamente la necesidad de valorar la importancia de los rasgos funcionales como uno de los principales motores de las respuestas de las especies a los cambios en las condiciones ambientales. Esto incluye el papel de las especies funcionalmente raras.

Las especies raras pueden realizar funciones complementarias a las de otras especies como resultado de sus particulares características funcionales, aumentando, de este modo, la diversidad funcional de las comunidades ecológicas (Petchey & Gaston, 2002). El aumento de la diversidad funcional es esencial para el mantenimiento del funcionamiento de los ecosistemas (Mouillot, Villéger, Scherer-Lorenzen, & Mason, 2011), proporcionando a los mismos la capacidad de mantener sus principales funciones frente a las fluctuantes condiciones ambientales. Un aspecto clave es que las especies raras pueden realizar funciones exclusivas, pero también pueden facilitar adicionalmente otras funciones por su papel en las interacciones biológicas en las comunidades (Leitão, 2016). Por tanto, las especies funcionalmente raras son claves para que las poblaciones y comunidades ecológicas puedan persistir en el tiempo (Kunin & Gaston, 1997) (Leitão, 2016).

Mouillot y colaboradores (2013) publicaron un estudio sobre la importancia de las funciones realizadas por especies raras dentro de un ecosistema. El estudio se realizó en tres ecosistemas diversos (846 peces de arrecifes de coral, 2979 plantas alpinas y 662 árboles tropicales), demostrando que la mayoría de las combinaciones distintas de rasgos estaban respaldadas predominantemente por especies raras, tanto en términos de abundancia local como de ocupación regional. Por lo tanto, el interés de conservar especies raras no reside sólo en su valor estético, cultural o de diversidad taxonómica. Las mismas pueden aumentar desproporcionadamente el potencial de los ecosistemas en lo que a funcionalidad se refiere (Mouillot et al, 2013).

Respuestas fenológicas de las especies raras al cambio climático

Hasta la fecha, la gran mayoría de los trabajos acerca de cómo las especies de animales y plantas pueden cambiar su fenología en respuesta al cambio climático se han centrado en estudios experimentales o en trabajos observacionales de una o pocas especies (Visser & Holleman, 2001) (Lehikoinen et al, 2009) (Goodenough et al, 2010) (Delgado et al, 2021). Aunque los estudios de especies individuales en sitios particulares han contribuido a mejorar nuestro conocimiento general de los efectos del cambio climático, sólo las informaciones sobre comunidades ecológicas enteras pueden proporcionarnos evidencias robustas. Esto es debido a que las respuestas plásticas de las especies que alteran su reloj biológico (es decir, su fenología), que en principio puede considerarse un mecanismo clave que les permite adaptarse a los cambios espaciales y temporales proyectados por el cambio climático (Anderson & Gezon, 2015) (Chevin, Lande, & Mace, 2010), pueden sin embargo alterar la sincronía entre las especies si las respuestas al calentamiento en curso difieren considerablemente de unas especies a otras. Mientras que varios estudios han demostrado que los cambios en la fenología, en respuesta al cambio climático, pueden crear desajustes entre algunas especies (Harrington et al, 1999) (Visser et al, 2006), y potencialmente afectar a las interacciones tróficas de las especies (Tylianakis et al, 2008), otras aproximaciones teóricas, experimentos a pequeña escala y estudios observacionales han sugerido que muchos sistemas terrestres y acuáticos no tendrían por qué verse afectados por una pérdida de sincronía entre las especies (Donnelly et al, 2011). Por ejemplo, Ovaskainen y colaboradores (2013) demostraron que, incluso si las especies están cambiando su fenología a ritmos diferentes, las especies sincrónicas tienden a cambiar en congruencia, lo que sugiere que el cambio climático podría alterar la armonía a nivel de comunidades ecológicas menos de lo que hasta ahora se había pensado. Este resultado alentador puede ser, desafortunadamente, solo una parte de la historia.

La cuestión acerca de si grupos funcionales, con historias de vida muy diferentes, que interactúan con otros en comunidades ecológicas están respondiendo de manera diferente al cambio climático (Harrington et al, 1999, Parmesan, 2007, Thomson, 2010), o lo que están haciendo en sincronía (Hegland et al, 2009), sigue estando aún sin resolver. Esta pregunta es particularmente importante si las nuevas condiciones climáticas están afectando de forma diferente a especies con funciones únicas en las comunidades ecológicas. El cambio en el gradiente común-raro (es decir, en la dinámica de la rareza funcional) puede afectar seriamente la estructura, dinámica y persistencia de las comunidades ecológicas (Kunin & Gaston, 1997). A pesar de su importancia, los efectos del cambio climático sobre la dinámica de la rareza funcional no se han investigado hasta el día de hoy.

Un análisis a gran escala de la variación espacial de la respuesta fenológica puede servir para predecir las posibles consecuencias de las respuestas de las especies y comunidades al cambio climático. La dinámica fenológica ha sido reconocida como uno de los

indicadores más fiables de las respuestas de las especies a los cambios del clima (Post, Forchhammer, Stenseth, & Callaghan, 2001). Esto junto con otros mecanismos de adaptación como cambios en la distribución espacial o adaptaciones fisiológicas, se considera un mecanismo clave por el cual plantas y animales se están adaptando continuamente en un mundo tan cambiante (Koh et al, 2004)

El objetivo de este trabajo es estudiar si las especies funcionalmente raras están cambiando su fenología en respuesta al cambio climático de forma diferente a los cambios que están teniendo las especies funcionalmente comunes. De ser así, analizaremos en qué medida lo está haciendo, y discutiremos en un amplio contexto las consecuencias para la estabilidad y persistencia de las comunidades ecológicas.

MATERIALES Y MÉTODOS

MATERIALES

Los datos para la realización de este trabajo proceden de una extensa base de datos, recogida a largo plazo y multitaxón (es decir, comprende observaciones de aves, plantas, anfibios y reptiles, insectos y hongos) sobre la fenología y la variación climática, en 471 localidades de la ex Unión Soviética (es decir, en países como Rusia, Ucrania, Uzbekistán, Bielorrusia y Kirguistán). Los datos cubren el período 1890-2018, con el 96% de los datos de 1960 en adelante. Estos datos se recogieron dentro de dos programas, uno de ellos llamado Crónicas de la Naturaleza (métodos estandarizados por personal permanente de parques nacionales y reservas naturales (87% de los datos)) y otro, una red de monitoreo voluntaria de observadores fenológicos (13% de los datos). El programa de seguimiento Crónicas de la naturaleza se basa en una red de áreas protegidas y parques nacionales.

En el programa de monitoreo de Crónicas de la Naturaleza los eventos fenológicos de las aves se recogieron en transectos, mientras que los datos de la fenología de las plantas, al igual que la de los hongos fueron tomados en parcelas. Las observaciones de los insectos se realizaron mediante la colocación de trampas específicas. Por otro lado, la red de voluntarios fue establecida por la sociedad geográfica rusa en 1848, con cuestionarios enviados a contactos seleccionados entre la comunidad científica, incluidos profesores y público general. Estos participantes realizaron observaciones durante todo el año para recopilar datos sobre un conjunto limitado predefinido de eventos fenológicos de plantas, animales, etc.

Estos programas evolucionaron de manera gradual a principios del siglo pasado, y se establecieron formalmente en 1940. Los datos de los programas se fueron publicando anualmente en libros, que se fueron guardando en los diferentes parques y reservas. Estos libros quedaron ocultos en medio de los archivos durante mucho tiempo, a pesar de su valor para estudiar como la fenología de las especies están respondiendo al cambio climático.

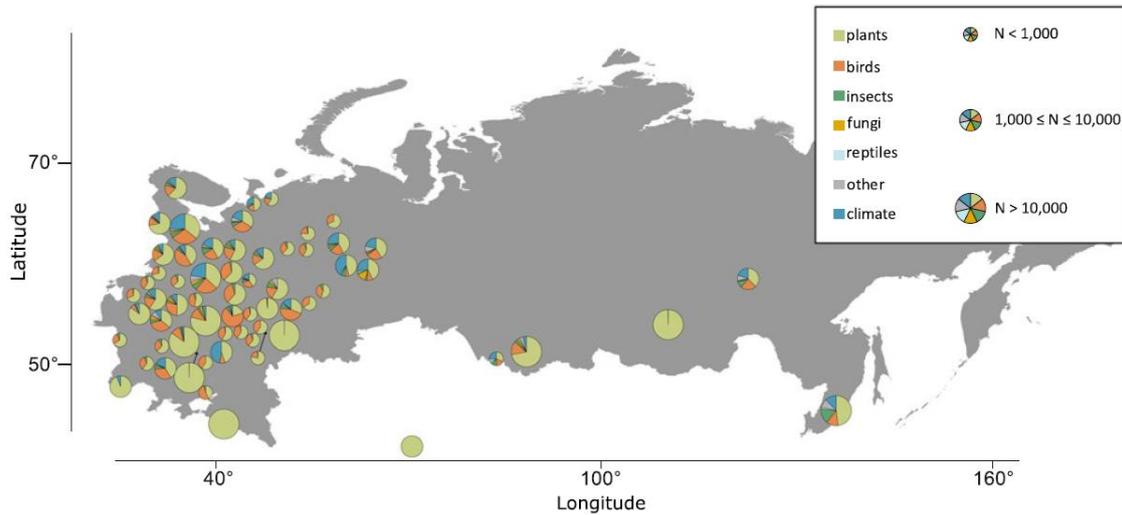


FIGURA 7. DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y TAXONÓMICA DE LOS DATOS. EL TAMAÑO DE CADA CÍRCULO MUESTRA EL NÚMERO TOTAL DE OBSERVACIONES FENOLÓGICAS Y LOS SECTORES COLOREADOS LAS PROPORCIONES DE OBSERVACIONES PERTENECIENTES A CADA GRUPO TAXONÓMICO. EL NÚMERO DE LOCALIDADES DISTINTAS EN LA BASE DE DATOS ES DE 471, PERO EN LA FIGURA LOS DATOS DE LAS LOCALIDADES CERCANAS SE HAN AGRUPADO EN 63 LOCALIDADES QUE ESTÁN SITUADAS A UNA DISTANCIA MÍNIMA DE 100 KM (OVASKAINEN ET AL, 2020).

Para ejemplificar la naturaleza y la cantidad de datos recogidos, se presenta a continuación la figura 8, donde se puede ver un extracto de una serie de eventos fenológicos recogidos en plantas en diversas localidades. Para el comienzo de la floración (Onset of blooming), por ejemplo, se cuenta con más de 76000 registros recogidos en más de 300 lugares.

Group	Phenological events	N	L	S	S/L
Plantae	Onset of blooming	76527	317	845	12.2
Plantae	Onset of leaf unfolding	29395	286	393	4.8
Plantae	End of blooming	26243	91	489	14.5
Plantae	Onset of fruiting (ripe)	26009	110	446	10.9
Plantae	Onset of mass blooming	24866	88	476	13.8
Plantae	Onset of flower budding	19667	83	445	10.9
Plantae	Mass fruiting	18026	79	367	10.4
Plantae	Onset of autumn colouring	16262	245	202	3.3
Plantae	Leaf fall end	15501	254	160	3.2
Plantae	Start of vegetation	14159	50	321	13
Plantae	Onset of fruiting (unripe)	13013	40	248	13
Plantae	Onset of leaf fall	10809	102	160	5.6
Plantae	Onset of fruit dispersion	10736	71	270	8.2
Plantae	Start swelling of buds	9330	60	149	8.5
Plantae	Full autumn colouring of leaves	8970	67	153	7.3
Plantae	Onset of withering away	6933	44	202	8.2
Plantae	Onset of budburst	5865	37	156	8.5
Plantae	End of mass blooming	5786	30	159	10.5
Plantae	End of fruit dispersion	4558	22	146	10.7
Plantae	Onset of sap bleeding	4335	182	7	1
Plantae	Mass leaf fall	4167	47	67	5
Plantae	Emergence of seedlings	3943	34	112	6.4
Plantae	Completely withered away	3944	18	105	12.6

TABLA 2. ESTRUCTURA DE LOS DATOS PARA ALGUNOS EVENTOS FENOLÓGICOS. CADA FILA CORRESPONDE A UN TIPO DE EVENTO FENOLÓGICO. PARA CADA EVENTO SE MUESTRA, EL NÚMERO TOTAL DE REGISTROS (N), EL NÚMERO DE LUGARES DONDE SE ORIGINAN LOS REGISTROS (L), EL NÚMERO DE ESPECIES QUE ESTÁN INVOLUCRADAS (S) Y EL NÚMERO MEDIO DE ESPECIES POR LUGAR (S/L) (OVASKAINEN ET AL, 2020)

De la totalidad de datos, en este trabajo vamos a trabajar exclusivamente con datos de aves. Para ello, para cada especie de ave de la que teníamos datos sobre su fenología, buscamos en diferentes fuentes bibliográficas información acerca de sus rasgos funcionales, tanto de aquellos relacionados con su morfología como con el fitness de los individuos (es decir, rasgos relacionados con la reproducción y la supervivencia). A continuación, se detallan los rasgos funcionales de los que obtuvimos información.

Grupo 1: rasgos funcionales relacionados con la morfología

LenghtU MEAN	Longitud media del ave, sin sexar
WingU MEAN	Longitud media del ala, sin sexar
WingM MEAN	Longitud media del ala, macho
WingF MEAN	Longitud media del ala, hembra
TailU MEAN	Longitud media de la cola, sin sexar
TailM MEAN	Longitud media de la cola, macho
TailF MEAN	Longitud media de la cola, hembra
BillU MEAN	Longitud media del pico, sin sexar

BillM MEAN	Longitud media del pico, macho
BillF MEAN	Longitud media del pico, hembra
TarsusU MEAN	Longitud media del tarso, sin sexar
TarsusM MEAN	Longitud media del tarso, macho
TarsusF MEAN	Longitud media del tarso, hembra
WeightU MEAN	Peso medio en época reproductiva, sin sexar
WeightM MEAN	Peso medio en época reproductiva, macho
WeightF MEAN	Peso medio en época reproductiva, hembra
Sexual dimorphism	Diferencia entre macho y hembra en tamaño y color de plumaje

TABLA 3. RASGOS FUNCIONALES RELACIONADOS CON LA MORFOLOGÍA

Grupo 2: rasgos funcionales relacionados con la reproducción y la supervivencia (es decir, el fitness)

Clutch MIN	Tamaño mínimo de nidada
Clutch MAX	Tamaño máximo de nidada
Clutch MEAN	Tamaño medio de nidada
Broods per year	Número medio de crías por temporada de reproducción (no incluyen las crías reemplazadas)
EggL MEAN	Longitud media del huevo
EggW MEAN	Ancho medio del huevo
Egg mass	Peso medio del huevo
Young	Tipo de joven; AL= altricial, SA= semi-altricial, PR= precocial
Association during nesting	Asociación de adultos durante la anidación; S= solitario, SC= semicolonial, C= colonial
Nest type	Tipo de nido; G= suelo, directamente sobre el suelo; H= hoyo, en árbol banco, suelo, grieta; OA= arbóreo abierto, copa en arbusto, árbol, en saliente acantilado; CA= arbóreo cerrado; GC= cerca del suelo, nido en matas muy cerca del suelo, pero no directamente sobre el suelo, escondido en la vegetación rodeada
Nest building	Sexo contruyendo el nido; M= macho, F= hembra, B= ambos, N= ninguno
Mating system	Tipo de sistema de apareamiento; M= monógamo, PG= polígamo, PA= poliándrico; PM= promiscuo
Incubation period	Duración media de la incubación de los huevos
Incubation sex	Sexo que incuba los huevos; M= Macho; F= hembra, B= ambos, N= ninguno
Hatching	Tipo de eclosión; AS= nacimiento asíncrono dentro de 2 o más días, SY= nacimiento síncrono dentro de 1 día
Eggshells	Las cáscaras de huevo se dejan en el nido o no
Nestling period	Edad promedio de las crías al salir del nido
Fledging period	Edad promedio de las crías al emplumar
Parental feeding	Edad promedio cuando los jóvenes no son alimentados regularmente por los padres; NA= aves que alimentan a las crías, pero se desconoce el período, 0= aves que no alimentan a las crías
Age of independence	Edad promedio cuando los jóvenes se separan totalmente de los padres
Feeding independence	Edad promedio cuando las crías son independientes de la alimentación de sus padres, calculada como la media de alimentación de los padres y la edad de independencia

Age of first breeding	Edad media de la primera cría
Life span	Máxima esperanza de vida registrada en estado salvaje
Post-fledging mortality	Mortalidad media de crías en el primer año de vida
Mortality of adults	Mortalidad media anual de adultos

TABLA 4. RASGOS FUNCIONALES RELACIONADOS CON LA REPRODUCCIÓN Y LA SUPERVIVENCIA (FITNESS)

MÉTODOS

Como se ha mencionado anteriormente, para este trabajo hemos seleccionado, de toda la base de datos, la relativa a aves, y sólo en dos localidades que consideramos muy representativas para el estudio por tratarse de zonas donde se han recogido datos de una amplia variedad de aves durante un largo período de tiempo (> 60 años). Estas localidades son las correspondientes a Kanivsky (3.819E, 6.207N) y Petrozavodsk (3.433E, 6.178N).

En primer lugar, y para reducir la influencia de posibles valores extremos, transformamos logarítmicamente las variables que representan los rasgos funcionales considerados (es decir, la masa corporal, la longitud del pico, la longitud del tarso, la longitud del ala y longitud de la cola, así como el tamaño de puesta y fecha de incubación). Estos rasgos funcionales transformados los analizamos con un análisis de componentes principales (PCA) para reducir la dimensionalidad de los mismos (Tabla 3). En segundo lugar, para describir las comunidades en términos de su diversidad funcional, tratamos los ejes obtenidos en el análisis de PCA como "rasgos" y obtuvimos una medida de la rareza funcional de cada especie dentro de su comunidad (Tabla 3). Para ellos, nos apoyamos en el marco conceptual basado en la densidad de probabilidad de rasgos (Carmona et al C. , 2019). En particular, realizamos la estima de la rareza funcional a través de la librería en R denominada TPD (Carmona et al C. , 2018). Además, para cada especie dentro de cada comunidad, analizamos su variación fenológica a lo largo del tiempo. Finalmente, estudiamos la relación de los cambios en la fenología con la rareza de la especie (Tabla 4). Los análisis se realizaron en el programa R (R Development Core Team 2009).

Hay que recordar que se debe tener mucho cuidado a la hora de analizar datos, ya que el cambio climático no afecta de la misma forma a las distintas especies, depende mucho, como hemos dicho, de las condiciones locales. Y esto es muy interesante si se analizan los datos de forma correcta, ya que podríamos conocer muchas cosas de las especies dependiendo del sitio en el que se encuentren.

RESULTADOS

Los resultados de este trabajo muestran, en primer lugar, una relación clara entre la rareza funcional y la rareza en la fenología en las poblaciones estudiadas (Fig. 8 y Fig. 9). En particular, aquellas especies más raras desde un punto de vista morfológico son aquellas especies que tienen una fenología raramente adelantada (Fig. 8), mientras que aquellas especies más raras desde un punto de vista del fitness son aquellas que presentan una fenología raramente retrasada (Fig. 8 y Fig. 9).

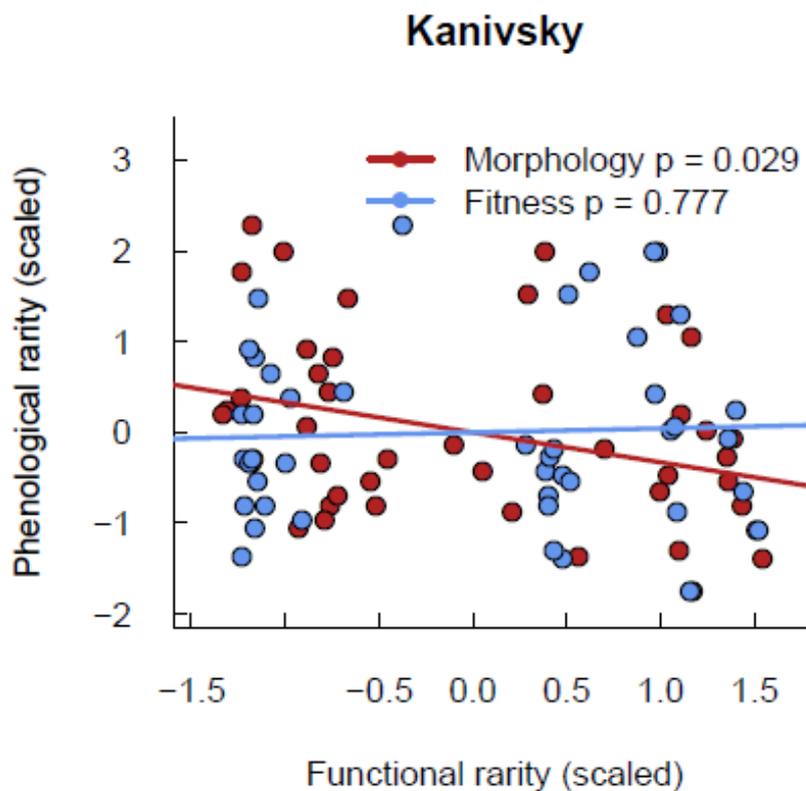


FIGURA 8. GRÁFICA QUE PERMITE COMPARAR LA RAREZA DE LA MORFOLOGÍA (PUNTOS Y LÍNEA ROJA), LA RAREZA DEL FITNESS (PUNTOS Y LÍNEA AZUL) CON LA RAREZA EN LA FENOLOGÍA EN LA LOCALIDAD DE KANIVSKY.

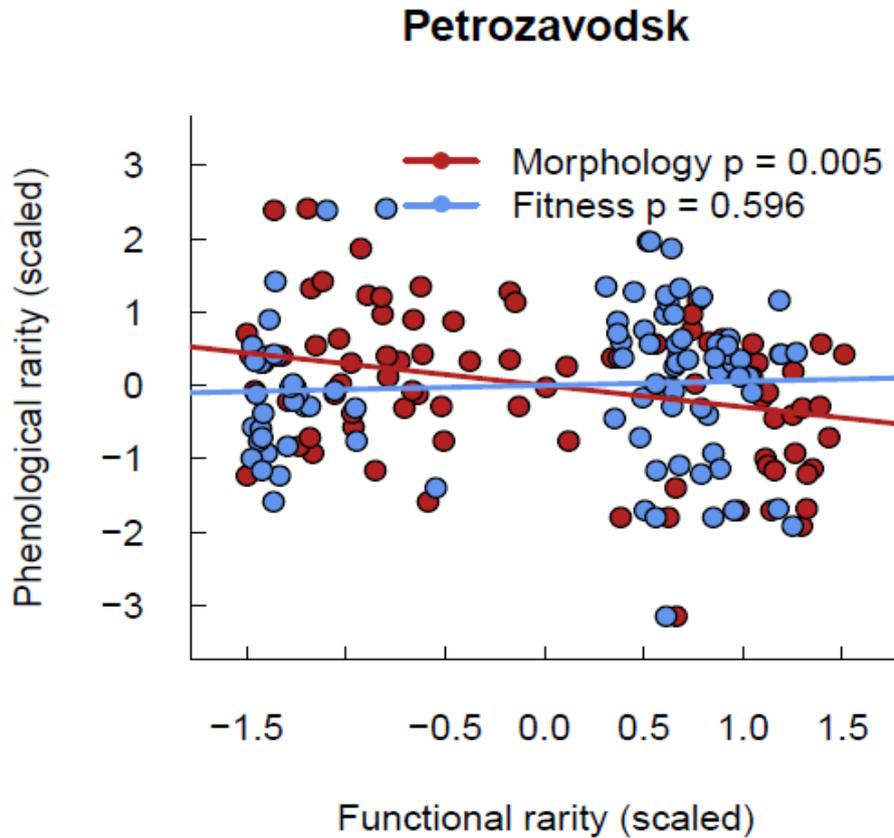


FIGURA 9. GRÁFICA QUE PERMITE COMPARAR LA RAREZA DE LA MORFOLOGÍA (PUNTOS Y LÍNEA ROJA), LA RAREZA DEL FITNESS (PUNTOS Y LÍNEA AZUL) CON LA RAREZA EN LA FENOLOGÍA EN LA LOCALIDAD DE PETROZAVODSK.

En segundo lugar, observamos una relación entre la rareza funcional y los cambios fenológicos de las diferentes especies. Sin embargo, esta relación es dependiente de la localidad. Mientras que en Kanivsky se observa que aquellas especies que son más raras desde un punto de vista funcional están retrasando su fenología (Fig. 10), en Petrozavodsk aquellas especies funcionalmente más raras están adelantando su fenología (Fig. 11).

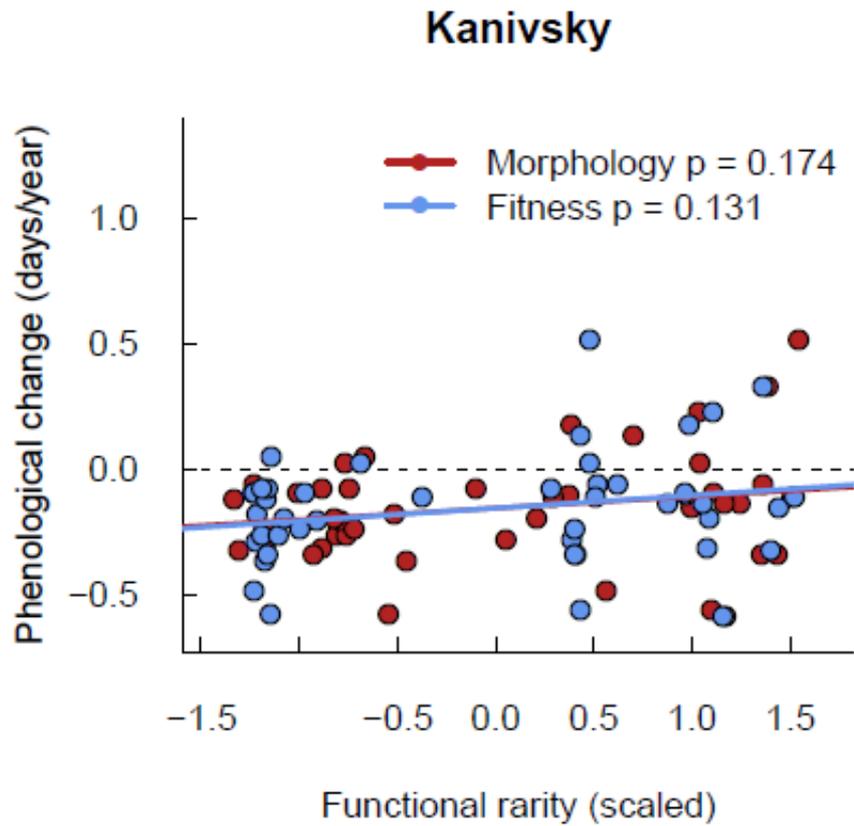


FIGURA 10. CAMBIOS QUE LAS ESPECIES ESTÁN EXPERIMENTANDO EN SU FENOLOGÍA EN FUNCIÓN DE LA RAREZA FUNCIONAL (EN COLOR ROJO, RELACIÓN RELATIVA A LA MORFOLOGÍA; EN COLOR AZUL, LA RELATIVA AL FITNESS) EN KANIVSKY.

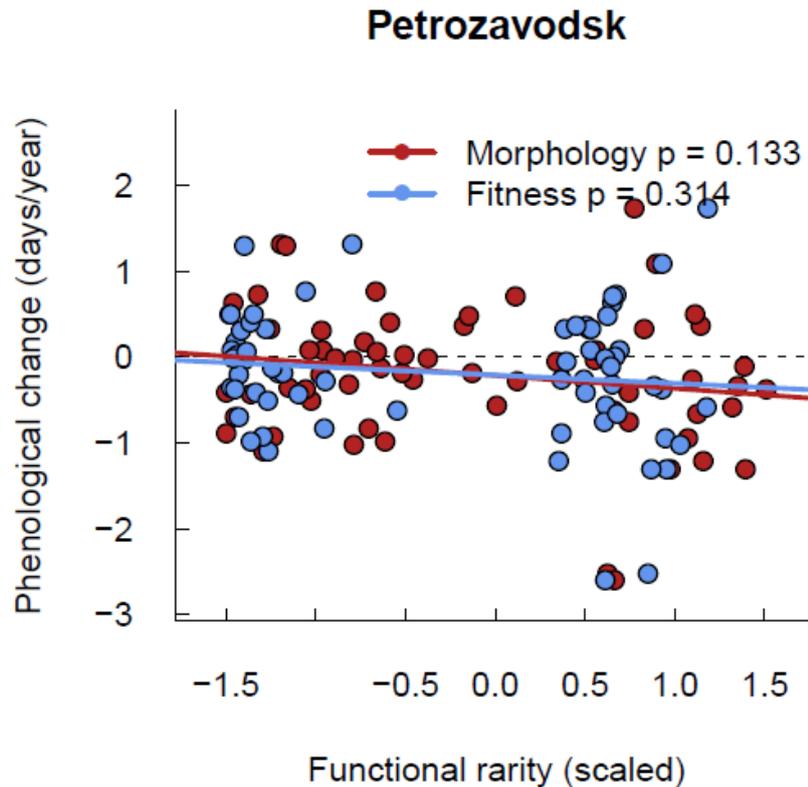


FIGURA 11. CAMBIOS QUE LAS ESPECIES ESTÁN EXPERIMENTANDO EN SU FENOLOGÍA EN FUNCIÓN DE LA RAREZA FUNCIONAL (EN COLOR ROJO, RELACIÓN RELATIVA A LA MORFOLOGÍA; EN COLOR AZUL, LA RELATIVA AL FITNESS) EN PETROZAVODSK.

DISCUSIÓN

El cambio climático está afectando la fenología de las especies (Moritz & Agudo, 2013), haciendo que algunos eventos se adelanten y otros se retrasen. Debido a que el efecto del cambio climático no afecta de la misma forma a todas las especies, ni a todos los eventos biológicos, estudios previos han ya advertido acerca de la posibilidad de potenciales desajustes que se podrían dar a nivel de comunidades ecológicas (Viejo Montesinos, 2007). En general, los estudios que se han realizado acerca de los efectos del cambio climático sobre la fenología de las especies han intentado analizar largas series temporales de datos, o datos que fueran espacialmente extensos. Esto ha llevado que los mismos se centrasen generalmente en especies comunes. En este trabajo, damos un paso adelante en el estudio de los efectos del cambio climático en la fenología de las especies, analizando el efecto del mismo en relación a las funciones que desempeñan las especies dentro del ecosistema.

Los resultados de los análisis demuestran que las especies con funciones más exclusivas (es decir, más raras desde un punto de vista funcional) tienen una fenología más distinta que el resto de las especies de las comunidades de las que forman parte. Estas especies, además, se están viendo más afectadas por el cambio climático. Esto podría tener consecuencias muy serias a nivel de las comunidades ecológicas y de los ecosistemas, ya que estas especies realizan funciones complementarias a las de otras especies como resultado de sus particulares características funcionales, aumentando, de este modo, la diversidad funcional de las comunidades ecológicas (Petchey & Gaston, 2002). El

aumento de la diversidad funcional es esencial para el mantenimiento del funcionamiento de los ecosistemas (Mouillot, Villéger, Scherer-Lorenzen, & Mason, 2011), proporcionando a los mismos la capacidad de mantener sus principales funciones frente a las fluctuantes condiciones ambientales.

Los cambios en la fenología de las especies funcionalmente raras podrían tener efectos drásticos sobre las cadenas tróficas y el ecosistema en su conjunto. Por ejemplo, la mayoría de las especies de aves ajustan su época reproductiva de forma que el nacimiento de las crías coincida con los picos de abundancia de sus presas, en particular aquellas que se alimentan de insectos. En un contexto de cambio climático, como el que estamos experimentando actualmente, se han confirmado numerosos casos de desajustes entre el inicio de la época reproductiva y la emergencia de los insectos de los que se alimentan (Visser & Holleman, 2001). Además de los efectos negativos sobre el éxito reproductivo de las aves, debido a la escasez de insectos con los que alimentar a los pollos durante la crianza, la menor presión de depredación sobre los insectos en el momento en el que se produce la emergencia de los mismos podría ocasionar una superpoblación que diera lugar a plagas con efectos graves sobre sus plantas nutricias. En nuestro caso, los resultados obtenidos confirman que las especies más raras en su morfología han experimentado cambios en su fenología en los últimos años. Esto podría ser de gran importancia, ya que esa rareza funcional, por ejemplo, una determinada longitud o forma del pico, podría estar relacionada con la especialización en el consumo de unas determinadas larvas de insecto. Un ejemplo de ello lo tenemos en el agateador común (*Certhia brachydactyla*), un ave especializada en comer ciertos tipos de insectos que se encuentran en zonas en las que otras aves no podrían llegar, y ello gracias al tamaño y forma de su pico (Basile & al, 2016). O el pájaro carpintero dorsiblanco (*Dendrocopos leucotos*), que es muy difícil de ver fuera de bosques caducifolios maduros, con abundancia de árboles grandes y viejos, troncos podridos y madera muerta, que es donde se encuentran sus presas (Carlson, 2000).

En ese caso, los cambios en la fenología de esas aves podrían provocar el aumento de la población de unas determinadas especies de insecto y dependiendo de la dieta de este, podría afectar a sus plantas nutricias.

Los cambios fenológicos también pueden afectar a la llegada de las especies migratorias, y al igual que el caso que comentaban Visser & Holleman (2001), el retraso o el adelanto en las fechas de llegada a los lugares de cría, puede tener efectos drásticos sobre las especies de las que se alimentan esas aves, ya que sus picos de abundancia podrían producirse cuando esas aves migratorias aún no han llegado a sus lugares de cría.

La llegada de las aves migratorias depende entre otros factores de la temperatura, ya que necesitan condiciones óptimas para poder criar. Con las variaciones de temperatura actuales muchas de estas especies migratorias deciden iniciar la migración antes o después de la fecha que en teoría estaba fijada para ello, produciéndose desajustes en algunas especies de días de diferencia. Llegar muy pronto a la zona de cría puede tener riesgo de hipotermia debido a las bajas temperaturas que aún se podrían dar, además, la eclosión de los polluelos podría producirse antes de la abundancia máxima de recursos. Por el contrario, llegar demasiado tarde puede suponer no encontrar sitio para hacer el nido, menos abundancia de posibles parejas y menos abundancia de recursos porque estos ya habrían sido explotados (Pulido, 2007).

Los resultados obtenidos indican que los cambios en la fenología dependen de la localidad, por eso podemos decir que la adaptación local tiene una gran importancia en las respuestas de las especies al cambio climático.

La adaptación local en fenología puede tomar dos formas. 1) La magnitud del cambio fenológico puede variar a lo largo de los gradientes ambientales de manera que se intensifiquen los efectos ambientales sobre los rasgos fenológicos, un proceso conocido como variación cogradiante. En tal caso, la covarianza entre las influencias genéticas sobre los rasgos fenológicos y las influencias ambientales es positiva. 2) Los genotipos podrían contrarrestar los efectos ambientales, disminuyendo así el cambio en la expresión media del rasgo a lo largo del gradiente ambiental. Este último escenario, denominado variación de contragradiante, ocurre cuando las influencias genéticas y ambientales sobre los rasgos fenotípicos se oponen entre sí. (Conover, Duffy, & Hice, *The Covariance between Genetic and Environmental Influences across Ecological Gradients*, 2009) (Conover & Schultz, *Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation*, 1995)

Nuestros resultados apuntan a que la adaptación local juega un papel importante en las respuestas fenológicas de las especies raras al cambio local. Sería importante, en futuros trabajos, determinar si el patrón de respuestas generalizadas a la temperatura es consistente con el tipo de diferenciación que varía en cogradiante, o en contragradiante.

Por otro lado, la coincidencia actual entre el clima local y la fenología de las especies en el espacio y el tiempo es el producto combinado de la adaptación local y la plasticidad fenotípica. Sería igualmente interesante estudiar si los patrones descubiertos sugieren si la plasticidad fenotípica como tal, es demasiado débil o no para proporcionar una coincidencia precisa entre la fenología de las especies raras y la variación de la temperatura.

En el mejor de los casos, el cambio evolutivo continuo permitirá el seguimiento eficiente de las condiciones ambientales, pero los mecanismos para tal seguimiento parecen variar sustancialmente para los eventos de las especies raras. Solo el tiempo y los estudios intensivos dirán como se desarrollará a continuación. Lo que sí está claro es que este trabajo demuestra que el cambio climático afecta a las funciones de las especies raras, proporcionando con este estudio un paso más al ya proporcionado por trabajos previos. Además, este tipo de trabajos todavía puede ser mejorado si se añaden más localidades o especies al estudio, ya que contar con más datos permitirá poder realizar análisis más robustos, permitiendo abrir un importante camino hacia futuros estudios para que puedan ir aumentando el entendimiento que tenemos sobre las funciones de las especies y cómo éstas pueden cambiar en respuesta al cambio climático.

AGRADECIMIENTOS

No quería finalizar este trabajo sin hablar de la importancia que ha tenido todo el trabajo previo realizado para poder llegar hasta este punto. Todas las personas y todas las horas de trabajo invertidas no deben quedar en el olvido, ya que estos datos pueden ser muy útiles para hacer diversos estudios. Seguir desarrollando estos datos para posibles trabajos valdría para intentar conocer si otras especies se comportan de igual o de distinta manera a las analizadas.

BIBLIOGRAFÍA

- Allen, J. A. (1877). The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical review*, 108-140.
- Anderson, J. T., & Gezon, Z. J. (2015). Plasticity in functional traits in the context of climate change: a case study of the subalpine forb *Boechera stricta* (Brassicaceae). *Global change biology*, 1689-1703.
- Aono, Y., & Kazui, K. (2007). Phenological data series of cherry tree flowering in Kyoto, Japan, and its application to reconstruction of springtime temperatures since the 9th century. *International Journal of Climatology*.
- Bakkenes, M., Alkemade, J., Ihle, F., & Latour, J. (2002). Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology*, 390-407.
- Basile, M., & al, e. (2016). Patchiness of forest landscape can predict species distribution better than abundance: the case of a forest-dwelling passerine, the short-toed treecreeper, in central Italy. *PeerJ*.
- Beausoleil et al., M.-O. (2019). Temporally varying disruptive selection in the medium ground finch (*Geospiza fortis*). *The Royal Society publishing*.
- Brändle, M., Amarell, U., Auge, H., Klotz, S., & Brandl, R. (2001). Plant and insect diversity along a pollution gradient: understanding species richness across trophic levels. *Biodiversity and conservation*.
- Carlson, A. (2000). The effect of habitat loss on a deciduous forest specialist species: the White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*). *Forest Ecology and Management*, 215-221.
- Carmona et al, C. (2018). Homogenization and impoverishment of taxonomic and functional diversity of ants in Eucalyptus plantations. *Scientific Reports*.
- Carmona et al, C. (2019). Trait probability density (TPD): measuring functional diversity across scales based on TPD with R. *Ecology*.
- Carmona, C. P., Bello, F., Mason, N. W., & Leps, J. (2016). Traits Without Borders: Integrating Functional Diversity Across Scales. *Trends in Ecology and Evolution*, 382-394.
- CBD. (2016). *Convention on Biological Diversity*. Retrieved from <https://www.cbd.int/>
- Chevin, L. M., Lande, R., & Mace, G. M. (2010). Adaptation, Plasticity, and Extinction in a Changing Environment: Towards a Predictive Theory. *Plos Biology*.
- Conover, D., & Schultz, E. (1995). Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation. *Trends in Ecology & Evolution*, 248-252.
- Conover, D., Duffy, T., & Hice, L. (2009). The Covariance between Genetic and Environmental Influences across Ecological Gradients. *The New York Academy of Sciences*, 100-129.
- Crick, H. Q. (2004). The impact of climate change on birds. *IBIS*, 48-56.
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*. Londres: Routledge.

- Delgado et al, Á. (2021). Agroclimatic requirements and phenological responses to climate change of local apple cultivars in northwestern Spain. *Scientia Horticulturae*.
- Djoghlaif, A. (2007). Mensaje del secretario ejecutivo, Ahmed Djoghlaif, con motivo del día internacional de la diversidad biológica. (p. 2). Montreal: UNEP.
- Doi, H., & Katano, I. (2008). Phenological timings of leaf budburst with climate change in Japan. *Agricultural and Forest Meteorology*, 512-516.
- Donnelly et al, A. (2011). A review of climate-driven mismatches between interdependent phenophases in terrestrial and aquatic ecosystems. *International Journal of Biometeorology*, 805–817.
- Fitter, A. H., & Fitter, R. S. (2002). Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*.
- Fortey, R. (1999). *Life: A natural history of the first four billion years of life on Earth*. VINTAGE.
- Fragata et al, I. (2016). *Evolution*. Retrieved from <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/evo.12828>
- Frankel, O., & Soulé, M. (1981). *Conservation and evolution*. Cambridge university press.
- Goldenberg, J., Bisschop, K., D´Alba, L., & Shawkey, M. D. (2022). The link between body size, colouration and thermoregulation and their integration into ecogeographical rules: a critical appraisal in light of climate change. *Oikos*.
- Goodenough et al, A. E. (2010). Is adjustment of breeding phenology keeping pace with the need for change? Linking observed response in woodland birds to changes in temperature and selection pressure. *Springer*, 687–697.
- Hamann, A., & Wang, T. (2006). POTENTIAL EFFECTS OF CLIMATE CHANGE ON ECOSYSTEM AND TREE SPECIES DISTRIBUTION IN BRITISH COLUMBIA. *Ecology*, 2773-2786.
- Harrington et al, R. (1999). Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 146-150.
- Hegland et al, S. J. (2009). How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters*, 184-195.
- Koh et al, L. P. (2004). Species Coextinctions and the Biodiversity Crisis. *Science*, 1632-1634.
- Kullman, L. (2001). 20th century climate warming and tree-limit rise in the southern Scandes of Sweden. *Ambio*, 72-80.
- Kunin, W. E., & Gaston, K. (1997). *The biology of rarity: Causes and consequences of rare-common differences*. London: Springer-Science+Business Media, B.V.
- L. Bindoff, N., & A. Stott, P. (2013). Detection and Attribution of Climate Change: from Global to Regional. In T. F. Stocker, *Climate Change 2013 The Physical Science Basis* (pp. 869-927). Cambridge: Cambridge University Press.

- Lehikoinen et al, A. (2009). Reproduction of the common buzzard at its northern range margin under climatic change. *Oikos*, 829-836.
- Leitão, R. P. (2016). Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings of The Royal Society B*.
- Lockwood, M. (2009). Solar change and climate: an update in the light of the current exceptional solar minimum. *The Royal Society publishing*.
- Mac Nally, R., & W Brown, G. (2001). Reptiles and habitat fragmentation in the box-ironbark forests of central Victoria, Australia: predictions, compositional change and faunal nestedness. *Oecologia*, 128:116-125.
- Menzel et al, A. (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* .
- Minder, J. R., Durran, D. R., & Roe, G. H. (2011). Mesoscale Controls on the Mountainside Snow Line. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 2107-2127.
- MITECO. (2019). *MITECO*. Retrieved from Ministerio para la transición ecológica y el reto demográfico:
<https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/temas/conservacion-de-la-biodiversidad/biodiversidad-y-cambio-climatico/default.aspx>
- Moritz, C., & Agudo, R. (2013). The Future of Species Under Climate Change: Resilience or Decline? *Science*, 504-508.
- Mouillot et al, D. (2013). *PLOS Biology*.
- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M., & Mason, N. W. (2011). Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. *Plos One*.
- Muñoz, A., Mendoza Alfaro, A., Gutiérrez, E., & Suárez Morales, E. (2009). Especies exóticas invasoras. impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía. *Capital natural de México*, 277-318.
- OMM. (2017). *Boletín de la OMM sobre los gases de efecto invernadero*.
- Organización de las Naciones Unidas, O. (1992). *United Nations*. Retrieved from www.un.org
- Ovaskainen et al, O. (2020). Chronicles of nature calendar, a long-term and large-scale multitaxon database on phenology. *Scientific Data*.
- Parmesan, C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 1860-1872.
- Pérez-Ramos et al, I. (2019). Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. *Nature communications*.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 402-411.
- Petersen, S., Dutton, A., & Lohmann, k. (2016). End-Cretaceous extinction in Antarctica linked to both Deccan volcanism and meteorite impact via climate change. *Nature communications*.

- Piao et al, S. (2019). Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. *Global Change Biology*, 1922-1940.
- Post, E., Forchhammer, M. C., Stenseth, N. C., & Callaghan, T. V. (2001). The timing of life-history events in a changing climate. *The Royal Society Publishing*, 15–23.
- Pulido, F. (2007). Phenotypic changes in spring arrival: evolution, phenotypic plasticity, effects of weather and condition. *Inter-Research Science Publisher*.
- Radchukt et al, V. (2019). Adaptive responses of animals to climate change are most likely insufficient. *Nature communications*.
- Renne, P. R. (2013). Time Scales of Critical Events Around the Cretaceous-Paleogene Boundary. *Science*, 339, 684-687.
- Ryding et al, S. (2021). Shape-shifting: changing animal morphologies as a response to climatic warming. *Trends in ecology & evolution*.
- Schulze, E.-D., & Mooney, H. A. (1994). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer.
- Short, F. T., & Neckles, H. A. (1999). The effects of global climate change on seagrasses. *Aquatic Botany*, 169-196.
- Simpson, E. (1949). Measurement of Diversity. *Nature*.
- Stenseth, N. C., & Mysterud, A. (2002). Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and match–mismatch to the environment. *PNAS*.
- Stocker, T. F. (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge : Cambridge University Press.
- Sykes, M. T. (2009). Climate Change Impacts: Vegetation. *Encyclopedia of Life Sciences*.
- Thomas et al., C. D. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 145-148.
- Thomson, J. D. (2010). Flowering phenology, fruiting success and progressive deterioration of pollination in an early-flowering geophyte. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, 3187-3199.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the*, 8245–8250.
- Tylianakis et al, J. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 1351-1363.
- UCSD. (2006). Bigger is only better in the cold. *Astrobiology magazine*.
- Van der Linden, S. L., Leiserowitz, A. A., Feinberg, G. D., & Maibach, E. W. (2015). The Scientific Consensus on Climate Change as a Gateway Belief: Experimental Evidence. *PLOS ONE*.
- Vellend, M. (2017). The Biodiversity Conservation Paradox. *American Scientist*, 94-101.
- Verma, A. (2017). Necessity of Ecological Balance for Widespread Biodiversity. *Indian journal of biology*.
- Viejo Montesinos, J. L. (2007). Cambio climático y fauna. *Boletín de la Institución Libre de Enseñanza*, 115-130.

- Vincent et al, H. (2019). Rare species perform worse than common species under changed climate. *Biological conservation*.
- Violle et al, C. (2017). Functional Rarity: The Ecology of Outliers. *Trends in Ecology and Evolution*, 356-367.
- Visser et al, M. (2006). Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia*, 164-172.
- Visser, M., & Holleman, L. J. (2001). Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *The Royal Society*.
- Walther, G.-R., Beißner, S., & Burga, C. A. (2005). Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science*, 541-548.