

Coexistencia en ecosistemas sub-Mediterráneos y cambio climático

Iván Prieto¹, Elena Marcos Porras¹, Jesús Rodríguez-Calcerrada², Guillermo G. Gordaliza², Leonor Calvo¹, Enrique de la Riva¹

- ¹ Grupo de Investigación GEAT. Área de Ecología, Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental, Facultad de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad de León. Campus de Vegazana s/n, 24071, León, España.
- ² Área de Producción Vegetal, Departamento de Sistemas y Recursos Naturales, Escuela Técnica Superior Ingeniería de Montes, Forestal y Medio Natural. Universidad Politécnica de Madrid.

Resumen

En la Península Ibérica se dan cambios graduales entre la vegetación Mediterránea y Eurosiberiana, encontrando áreas de ecotono donde conviven comunidades vegetales de ambas regiones, conocidas como zonas Sub-Mediterráneas. En general, estas zonas de ecotono se caracterizan por albergar una gran diversidad y representan áreas prioritarias desde el punto de vista de la conservación. Las predicciones del IPCC indican que el clima en la cuenca Mediterránea se volverá más cálido y seco, lo que implicará cambios sustanciales en la composición de especies de los ecosistemas forestales de estas zonas límite. Por lo tanto, se considera que son ecosistemas altamente vulnerables al cambio climático y un área de investigación prioritaria. En este artículo, abordamos cómo la ecología funcional, que focaliza sus estudios en los rasgos o características de la hoja, tallo y raíz, puede ayudar a explicar la coexistencia entre especies eurosiberianas, como el haya, y especies mediterráneas, como el roble melojo, en estos ecotonos o ecosistemas de transición. El Grupo de Ecología Aplicada y Teledetección (GEAT) de la Universidad de León desarrolla parte de su investigación en identificar y predecir cómo el cambio climático puede afectar a las comunidades vegetales de estos ecotonos.

Palabras clave

Bosque mixto, cambio climático, comunidades vegetales, *Fagus sylvatica*, hayedo de Montejo, *Quercus pyrenaica*

Las regiones Sub-Mediterráneas

Los ecosistemas de tipo Mediterráneo en Europa se ubican en el gradiente biogeográfico que va desde los bosques templados de la zona Eurosiberiana en el norte de Europa hasta los ecosistemas semiáridos en el sur. La Península Ibérica ocupa alrededor del 20 % de la superficie total de la región mediterránea (Quézel, 1985) con un gradiente claro entre las zonas típicamente Mediterráneas

y las pertenecientes a la región Eurosiberiana, distribuida principalmente en una pequeña franja al norte que engloba Galicia, el norte de la Cordillera Cantábrica y Pirineos. La zona de contacto entre ambas regiones es una de las fronteras más extensas entre la vegetación Mediterránea y Eurosiberiana, conocida como zona Sub-Mediterránea (de Dios *et al.*, 2009). Esta frontera no tiene un límite geográfico bien definido y depende de muchos factores como la latitud, la altitud y la orografía, por lo que estas zonas de transición se caracterizan por un cambio gradual de vegetación con una banda intermedia donde coexisten comunidades vegetales con especies características de ambas regiones, e incluso endemismos de estas áreas (de Dios *et al.*, 2009). Estas zonas Sub-Mediterráneas constituyen actualmente los márgenes más meridionales de los rangos de distribución de numerosas especies de Europa central, que coexisten con la vegetación Mediterránea. La dominancia de ciertas especies de arbolado como la encina (*Quercus ilex*) o el roble melojo (*Quercus pyrenaica*), ambas típicamente mediterráneas, o el haya (*Fagus sylvatica*), el abedul (*Betula alba*), el roble albar (*Quercus petraea*) o el roble carballo (*Quercus robur*), características de la vegetación Eurosiberiana y ausentes en los ecosistemas mediterráneos, permiten la diferenciación entre comunidades Mediterráneas y Eurosiberianas. Las especies Eurosiberianas están adaptadas a climas oceánicos o continentales de veranos húmedos y templados, si bien más de la mitad del año la temperatura es muy baja, por lo que se desprenden de su follaje y ralentizan su metabolismo con el fin de superar este período adverso sin sufrir daños. Durante el corto periodo con temperaturas favorables y humedad en el suelo, las especies Eurosiberianas ponen en marcha su eficiente maquinaria fotosintética (el proceso por el que las plantas captan CO₂ de la atmósfera y lo convierten en azúcares que nutren a la planta), lo que les permite crecer rápido y competir con ventaja frente a otras especies de árboles. Por otro lado, las especies Mediterráneas como el roble melojo o la encina están adaptadas a climas más cálidos, siendo capaces de resistir temperaturas muy altas y una fuerte y prolongada sequía estival, con el coste funcional que ello conlleva para sus tasas fotosintéticas y su crecimiento, más lento que el de las especies Eurosiberianas. En las zonas Sub-Mediterráneas donde conviven ambos tipos de especies, es posible que pequeñas variaciones en las condiciones ambientales locales debidas, por ejemplo, a la altitud o la orientación, puedan dar como resultado comunidades vegetales con diferente composición de especies, creando mosaicos heterogéneos que varían en una escala espacial muy pequeña (**Fig. 1**); Nagy *et al.* (2003) consideran estas áreas como unas de las más diversas del planeta.

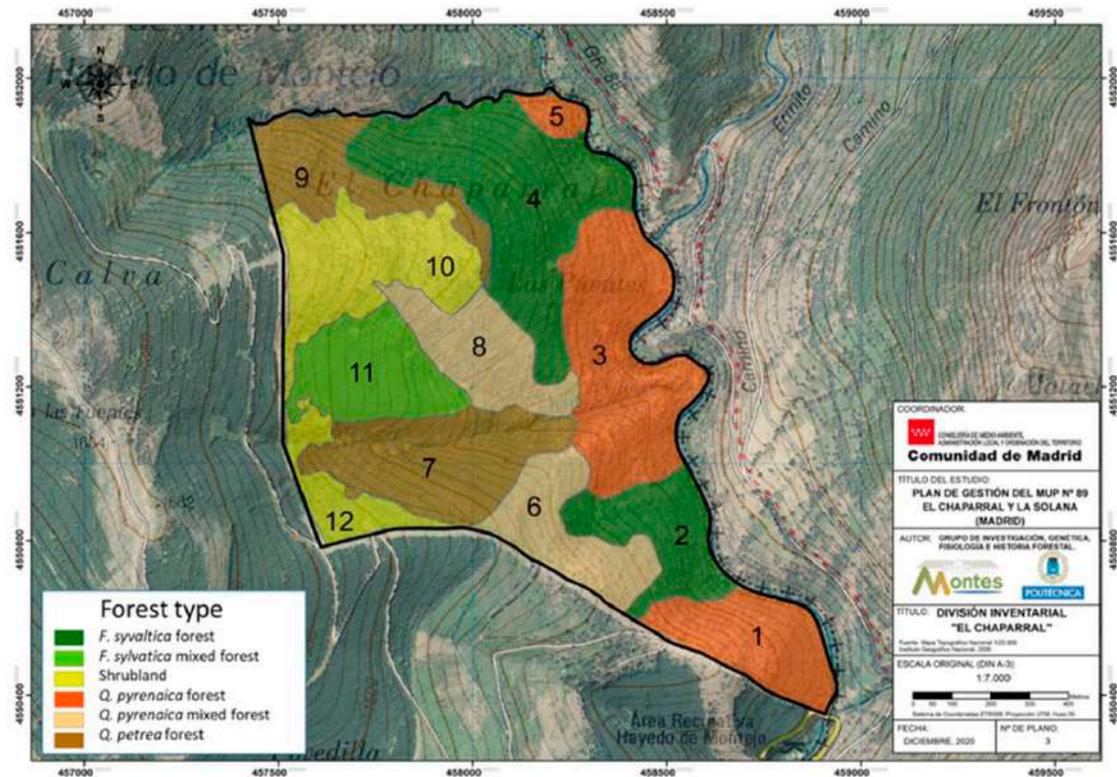


Figura 1. Ejemplo de distribución forestal en un bosque Sub-Mediterráneo (Hayedo de Montejo en la Sierra del Rincón, Comunidad de Madrid). Comunidades mediterráneas: bosques y matorrales de roble melojo (*Quercus pyrenaica*); comunidades eurosiberianas: bosques de haya (*Fagus sylvatica*) y roble albar (*Quercus petraea*); y bosques mixtos mediterráneos y eurosiberianos (bosques dominados por *Quercus pyrenaica* o *Fagus sylvatica*). Figura adaptada de Gil *et al.* (2010).

¿Cómo pueden coexistir especies tan diferentes en estos ecosistemas?

Un buen ejemplo de un bosque Sub-Mediterráneo se encuentra en el Hayedo de Montejo, que representa un enclave único que permite encontrar un paisaje propio de los bosques centroeuropeos en un entorno mediterráneo del centro peninsular (Gil *et al.*, 2011), donde conviven hayas y robles (Fig. 2), y que representa uno de los hayedos más meridionales de la Península Ibérica. Esta particularidad, entre otros factores, hizo que el Hayedo de Montejo se incorporase a la Reserva de la Biosfera Sierra del Rincón en el año 2005, con más de 15.000 ha, y en el año 2017 se declarase patrimonio de la humanidad por la UNESCO. Esto lo ha convertido en un lugar de referencia tanto a nivel de investigación como de gestión ambiental.

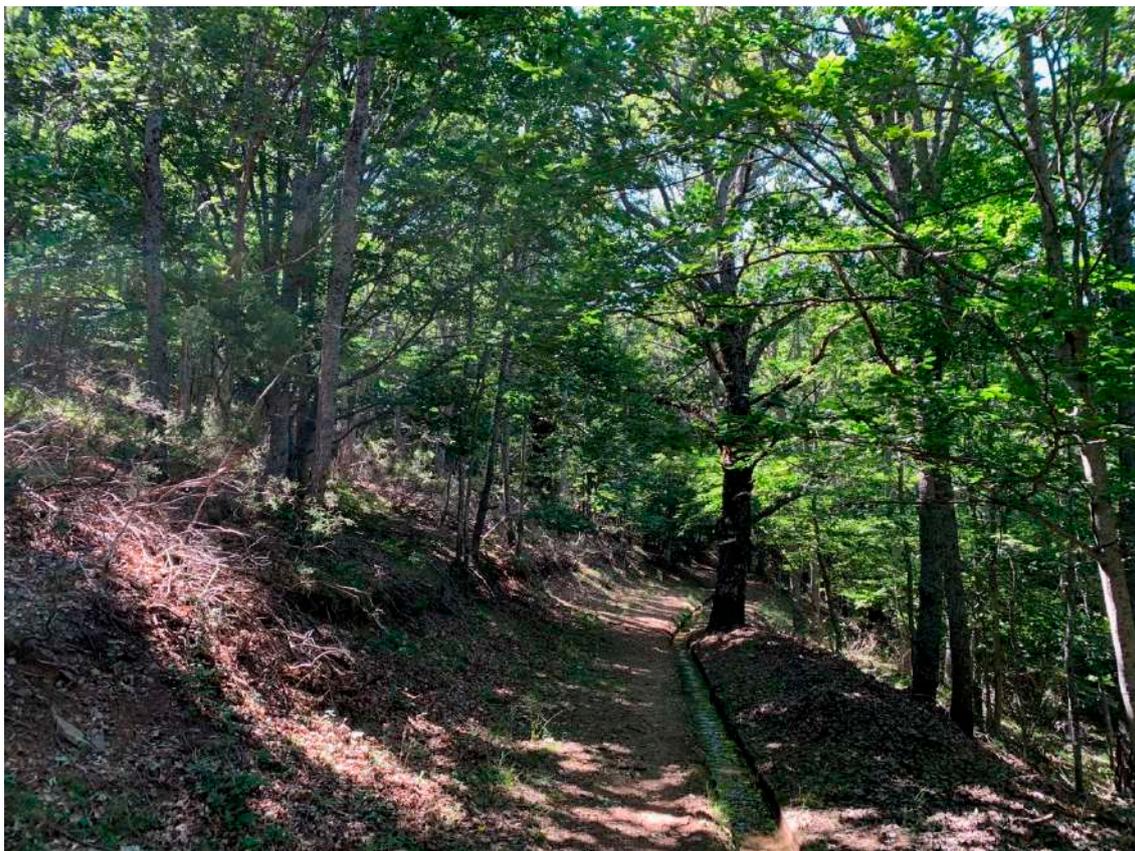


Figura 2. Camino de acceso a lo largo de una acequia de riego en la parte alta del Hayedo de Montejo bajo el dosel dominado por el haya (*Fagus sylvatica*).

Dos de las especies arbóreas dominantes que conviven en este bosque son el haya (*Fagus sylvatica*) y el melojo (*Quercus pyrenaica*) (**Fig. 3**). Para entender bien cómo estas dos especies son capaces de coexistir es preciso conocer algunos conceptos de su funcionamiento ecológico. Es esperable que dos especies coexistan en “armonía” si son capaces de reducir su competencia por los recursos (luz, agua y nutrientes), de tal manera que una especie no excluya a la otra. Esto puede ocurrir siempre que las especies no compartan el mismo espacio dentro del bosque, sino más bien que se diferencien espacialmente al utilizar los recursos de diferentes lugares, lo que se conoce como segregación **espacial**. Por lo tanto, la segregación espacial ocurre cuando las especies forman parte de comunidades diferentes dentro del bosque. La razón para que esto ocurra se basa en que pequeñas variaciones en las condiciones ambientales a escalas espaciales muy estrechas pueden beneficiar a una especie u otra –supongamos, por ejemplo, que las zonas más pedregosas, con mayor pendiente o diferente orientación favorecen más al roble melojo que al haya, que necesita suelos más profundos y permeables. También puede ocurrir que ambas especies compartan el mismo espacio, pero utilicen diferentes recursos para sobrevivir; por ejemplo, una especie utiliza el agua más superficial y otra el agua más profunda, lo que se conoce como segregación **funcional**. La segregación **funcional** se basa en que las especies

poseen características (rasgos funcionales) diferentes que les permiten convivir en un mismo sitio utilizando los recursos disponibles de manera complementaria. Por ejemplo, las hayas, por lo general de mayor tolerancia a la sombra que los melojos, tienen hojas con una mayor superficie foliar específica (es decir, mayor superficie foliar con relación a su masa foliar) lo que les hace invertir menos biomasa en formar hojas grandes y captar la luz solar de manera eficiente, en comparación a las hojas de melojo. Además de la segregación espacial y funcional, ambas especies son capaces de convivir manteniendo un equilibrio en sus esfuerzos reproductivos (*fitness*), es decir, el número de semillas que llegan a convertirse en árboles juveniles es similar en ambas especies. Diferenciar entre estos procesos y determinar cuál es el que realmente controla la coexistencia de estas especies es clave en regiones Sub-Mediterráneas ya que nos permitirá inferir los cambios del bosque en el futuro y dentro de un contexto de cambio climático. Por lo tanto, este conocimiento científico será la base para adoptar las medidas de gestión más adecuadas que permitan mantener la biodiversidad de este hayedo protegido y, por ende, de todos los que estén bajo el mismo escenario de cambio global.

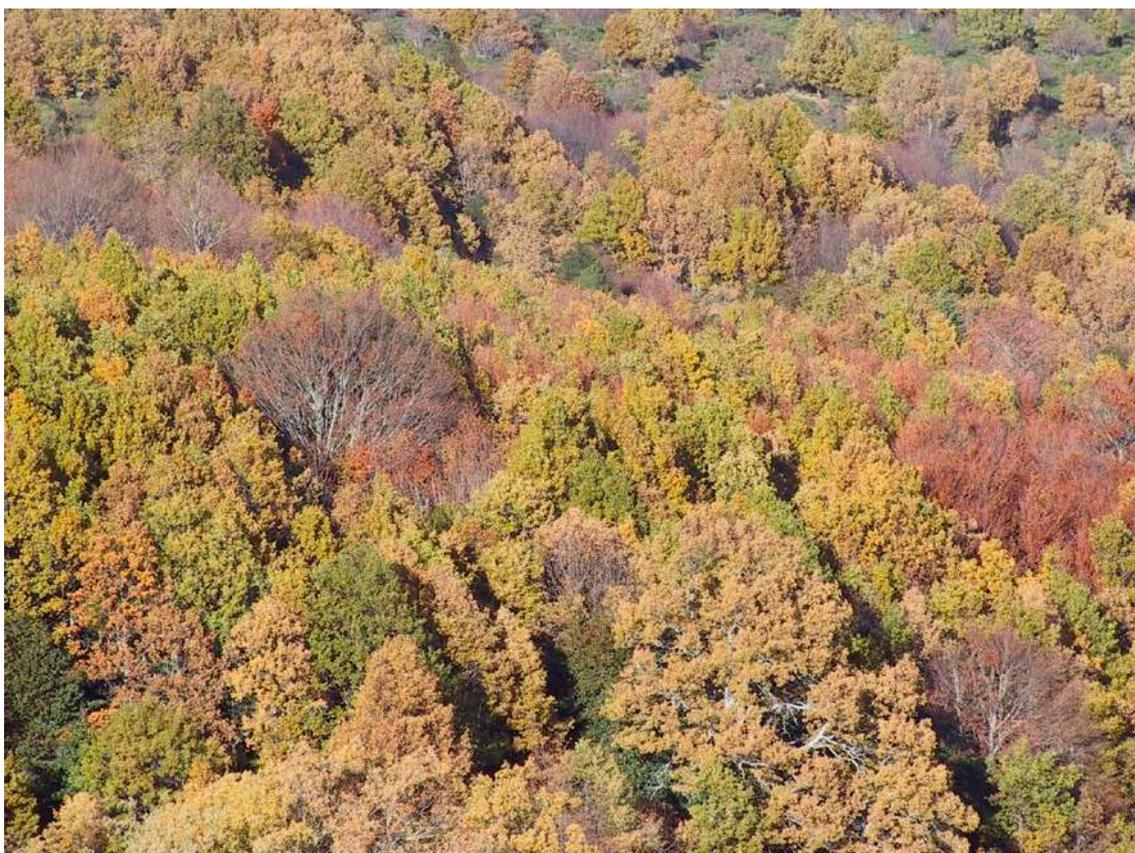


Figura 3. Vista del Hayedo de Montejo en otoño. Se pueden observar las hayas (hojas de color amarillo) conviviendo con los robles melojos (hojas de color cobrizo).

Entonces, ¿pueden *el haya y el roble melojo convivir (por ahora) pese a ser tan distintos?* La respuesta es sí. Gracias a un trabajo reciente publicado en la revista especializada "*Forest Ecosystems*" (de Tomás Marín *et al.*, 2023), obser-

vamos que el haya y el roble melojo muestran una fuerte segregación del nicho funcional, o dicho en otras palabras, poseen diferentes rasgos que les permiten utilizar los recursos de manera muy diferente (**segregación funcional**). Para entender esto un poco mejor hay que explicar que, en las plantas, dicha variación funcional se basa en un compromiso entre el gasto de recursos en construir sus diferentes tejidos y la longevidad y grado de resistencia de los mismos (Reich, 2014; Prieto *et al.*, 2018). Podemos decir que una planta es muy adquisitiva cuando hace un acopio veloz de recursos que invierte rápidamente en tejidos poco duraderos (lo equivalente a “vive rápido y muere joven”); en el lado opuesto están las especies conservativas que invierten mucho en construir tejidos duraderos y resistentes (por ejemplo, frente a la sequía). En este sentido, el haya posee estrategias de uso de los recursos más adquisitivas, en contraste con el roble melojo de tendencia conservativa. Además, algo a destacar es la elevada variabilidad que presenta el haya en sus características funcionales, lo que supone que la selección natural ha favorecido que las hayas posean características (por ejemplo, la superficie foliar específica) que les permiten adaptarse mejor que el roble melojo a las múltiples variaciones ambientales de Montejo. Por otro lado, también hemos observado que existe cierta **segregación espacial** entre las dos especies, ya que los robles melojos se distribuyen preferencialmente en zonas de mayor pendiente que las hayas. Esta segregación no está relacionada tanto con diferencias en sus nichos ambientales (requerimientos ambientales) sino con un fuerte componente histórico. El haya es una especie más sensible a la actividad humana que el roble melojo, por lo que históricamente se ha visto más perjudicada por el manejo histórico de este bosque (Gil *et al.*, 2011). El roble melojo, por su parte, consiguió establecerse en zonas de mayor pendiente donde es más difícil realizar actividades por el ser humano, utilizando estas zonas como refugio. Por último, en nuestro estudio vimos cómo ambas especies presentaban ligeras diferencias en su reproducción. Mientras que las hayas producen un gran número de plántulas que se distribuían por todo el bosque, pero con baja probabilidad de llegar a convertirse en árboles juveniles, el número de plántulas de roble melojo era más reducido y concentrado principalmente en las zonas donde domina el melojo, aunque su probabilidad de llegar a convertirse en árboles juveniles era mucho mayor.

Viviendo al límite: ¿comunidades vegetales en armonía o en competencia?

Como hemos visto, el haya y el roble melojo conviven en el Hayedo de Montejo, pero si alguna vez hemos paseado por algún bosque de la Península Ibérica es fácil imaginar que estas especies no viven solas, sino que comparten espacio con otras muchas especies de árboles y arbustos (nosotros hemos contabilizado 23 especies leñosas, a las que se suman más de 400 herbáceas). En el Hayedo de Montejo, además del haya y el roble melojo, podemos encontrar árboles tan emblemáticos como el acebo (*Ilex aquifolium*) o el tejo (*Taxus baccata*) y otros más comunes como el roble albar (*Quercus petraea*), el mostajo (*Sorbus aria*),

el serbal de cazadores (*Sorbus aucuparia*), el cerezo silvestre (*Prunus avium*) o el majuelo (*Crataegus monogyna*), además de arbustos como el rosal silvestre (*Rosa canina*) o la zarzamora (*Rubus ulmifolius*) y enredaderas como la hiedra (*Hedera helix*). La pregunta que nos hacemos entonces es, *¿cómo pueden todas estas especies compartir espacio en este bosque tan diverso?* La respuesta viene de la mano de nuevo de la ecología funcional. Al igual que para el haya y el roble melojo, cuantificamos las estrategias funcionales de cada especie en cuanto a los rasgos de hoja, tallo y raíz (de la Riva *et al.*, 2023) y observamos que, a medida que aumenta el número de especies en el bosque, la diversidad de estrategias funcionales (cantidad de estrategias diferentes) también aumenta. Esto puede ser más o menos esperable ya que, por probabilidad, al aumentar la cantidad de especies debería ser mayor la diversidad, pero en realidad, esto sólo ocurre cuando las estrategias de las especies son significativamente diferentes entre sí, como ocurre en Montejo. Imaginemos que todas las especies tuviesen similares estrategias funcionales, por ejemplo, un bosque con varias especies de pino; en este supuesto, la diversidad funcional no aumentaría, o aumentaría muy poco al aumentar el número de especies en la comunidad ya que seguirían siendo todas similares funcionalmente. Este aumento en la diversidad funcional del bosque en Montejo se debe probablemente a que, en estos ecotonos o zonas de transición entre dos ecosistemas tan diferentes, la heterogeneidad de condiciones crea una gran cantidad de recursos diferentes lo que facilita la coexistencia de muchas especies con estrategias funcionales diferentes. Asimismo, observamos que, al aumentar el número de especies en el bosque, también aumentaba el grado de solapamiento entre las estrategias funcionales, es decir, la cantidad de similitud en los rasgos funcionales entre especies, lo que podría aumentar la competencia entre ellas (al compartir el uso de los recursos). Sin embargo, se constató que a medida que el solapamiento aumenta, las especies que se incorporan a la comunidad están más especializadas en ocupar los nichos de recursos vacíos, reduciendo por tanto la competencia y facilitando la coexistencia con otras especies. Esto apoya la idea de que, en estas zonas de ecotono o transición, las comunidades vegetales son estables gracias a la modulación de la competencia por los recursos disponibles, dando lugar al gran mosaico de comunidades vegetales con diferente riqueza, composición y diversidad funcional.

Cambio climático: una amenaza para las áreas Sub-Mediterráneas

El clima en la cuenca del Mediterráneo occidental, en el que se encuentra la Península Ibérica, se está volviendo cada vez más cálido y seco (Ali *et al.*, 2022; IPCC, 2022), y todo apunta a que, incluso ligeras modificaciones en el clima, provoquen cambios sustanciales en la composición de las especies de plantas (de Dios *et al.*, 2009; Ruiz-Labourdette *et al.*, 2013), lo que hace que estas zonas Sub-Mediterráneas sean muy vulnerables al cambio climático y se conviertan en áreas prioritarias de interés para la investigación aplicada y básica. Gestionar las masas forestales para fomentar una mayor diversidad en este contexto no es una

tarea fácil puesto que estas comunidades vegetales son sistemas dinámicos y en constante evolución. Como hemos visto, las hayas y los robles melojos presentan estrategias funcionales diferentes, lo cual suele modular la competencia por los recursos, por lo que, en el contexto de clima actual, son capaces de cohabitar en estos bosques. Sin embargo, especies muy adquisitivas y con elevada capacidad de regeneración, como es el caso del haya, tienden a ser muy competitivas y a desplazar al resto de especies con las que cohabitan. Así pues, y en una evolución normal con condiciones favorables como las actuales, el haya terminaría desplazando al roble melojo. Observando los datos de distribución de las especies durante las últimas décadas en esta zona de estudio se corrobora el aumento del haya en detrimento del roble melojo (Gil *et al.*, 2010). Así, una posibilidad es que a medio plazo el haya se convierta en la especie dominante en Montejo, al igual que en la mayoría de los bosques templados europeos, relegando al roble melojo a zonas menos propicias, como puedan ser aquellas con suelos poco profundos y de elevada pendiente. En esta predicción es necesario incorporar otra variable climática clave que es la disponibilidad de agua. En ese sentido, el haya es una especie muy sensible a la escasez de agua y en diferentes estudios se ha constatado que su distribución se está constriñendo por la disminución de la precipitación y el aumento de temperatura debidas al cambio climático (Martinez del Castillo *et al.*, 2022). Por lo tanto, en situaciones futuras con un aumento de aridez, tal y como pronostica el IPCC, se alterará la distribución del haya en Montejo, dando una oportunidad al roble melojo para su mantenimiento en esta zona. De hecho, el número de años con condiciones climáticas óptimas para el desarrollo del roble melojo respecto del haya ha aumentado en los últimos años. Este mismo razonamiento se puede aplicar a todas las especies que conforman las comunidades vegetales en la zona ya que, si disminuye de manera significativa la cantidad de un recurso como el agua, disminuirá la cantidad de nichos disponibles para las distintas especies de árboles y arbustos, aumentando la competencia entre ellos y, por lo tanto, aumentando la probabilidad de que algunas especies más sensibles puedan desaparecer. La identificación de cómo puede afectar el cambio climático al uso del agua y a la distribución y ensamblaje de todas las especies que conforman este tipo de sistemas de alto valor ecológico es una de las líneas actuales de trabajo del equipo de investigación, a la que esperamos poder dar respuesta en el futuro. Por todo ello, si queremos mantener la diversidad de estos bosques mixtos, es importante desarrollar mecanismos dinámicos de gestión que favorezcan la coexistencia de las diferentes especies dominantes, adaptándose a las tasas de renovación de estas especies, para prevenir o mitigar los impactos negativos del cambio climático; por ejemplo, realizando labores de silvicultura atendiendo a la evolución espacial de las distintas especies, o favoreciendo el mantenimiento de parches de vegetación con menor cobertura arbórea en espacios más abiertos que mejore la regeneración de las especies, promoviendo su futura coexistencia.

Agradecimientos

Queremos agradecer la colaboración del equipo técnico del Hayedo de Montejo por su predisposición a facilitar nuestro trabajo en este bosque protegido y a la Consejería de Medio Ambiente de Madrid y a la Universidad Politécnica de Madrid por autorizar estos trabajos. Agradecer también la colaboración y predisposición del Servicio Territorial de Medio Ambiente de León por concedernos los permisos para poder desarrollar los trabajos actuales en ecosistemas Sub-Mediterráneos de la provincia de León.

Referencias

- Ali, E., Cramer, W., Carnicer, J., Hilmi, G.E.N., Le Cozannet, G. y Lionello, P. 2022. Mediterranean Region. En *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, ed. H. Pörtner, D. Roberts, M. Tignor, E. Poloczanska *et al.*, pp. 2233–2272. Cambridge, UK: Cambridge University Press. doi:10.1017/9781009325844.021.2233.
- de Dios, R.S., Benito-Garzón, M. y Sainz-Ollero, H. 2009. Present and future extension of the Iberian submediterranean territories as determined from the distribution of marcescent oaks. *Plant Ecology*, 204: 189–205.
- Gil, L., Alonso, J., Millerón, M., Aranda, I., González, I. y Gonzalo, J. 2011. El Hayedo de Montejo. Una gestión sostenible. Comunidad de Madrid.
- IPCC. 2022. *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Edited by HO Pörtner, DC Roberts, M Tignor, ES Poloczanska, K Mintenbeck, A Alegría, M Craig, S Langsdorf, *et al.* Cambridge, UK: Cambridge University Press. doi:10.1017/9781009325844.
- de la Riva, E.G., Prieto, I., de Tomás Marín, S., Rodríguez-Calcerrada, J., Golabvand, P. y Galán Díaz, J. 2023. Living at the edge: the functional niche occupation of woody plant communities in the submediterranean ecotone. *Annals of Botany*, 132(3): 471–484.
- Martinez del Castillo, E., Zang, C.S., Buras, A., Hacket-Pain, A., *et al.* 2022. Climate-change-driven growth decline of European beech forests. *Communications Biology*, 5: 1–9.
- Nagy, L., Grabherr, G., Körner, C. y Thompson, D.B.A. 2003. *Alpine Biodiversity in Europe*. Edited by Laszlo Nagy, Georg Grabherr, Christian Körner, and Desmond B. A. Thompson. Ecological Studies Vol. 167. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. doi:10.1007/978-3-642-18967-8.
- Prieto, I., Querejeta, J.I., Segrestin, J., Volaire, F. y Roumet, C. 2018. Leaf carbon and oxygen isotopes are coordinated with the leaf economics spectrum in Mediterranean rangeland species. *Functional Ecology*, 32: 612–625.

- Quézel, P. 1985. Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora. In Plant conservation in the Mediterranean area, ed. C. Gómez-Campo. Dordrecht: Junk.
- Reich, P.B. 2014. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102: 275–301.
- Ruiz-Labourdette, D., Schmitz, M.F. y Pineda, F.D. 2013. Changes in tree species composition in Mediterranean mountains under climate change: Indicators for conservation planning. *Ecological Indicators*, 24: 310–323.
- de Tomás Marín, S., Rodríguez-Calcerrada, J., Arenas-Castro, S., Prieto, I., González, G., Gil, L. y de la Riva, E.G. 2023. *Fagus sylvatica* and *Quercus pyrenaica*: Two neighbors with few things in common. *Forest Ecosystems*, 10: 100097.