

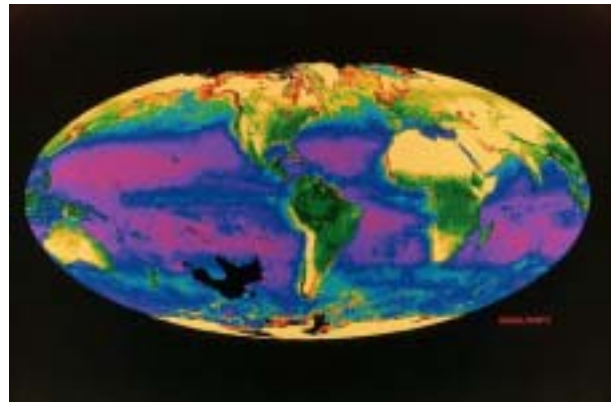
El cambio climático y la fenología de las plantas

Marco A. Alvarado*, Rahim Foroughbakhch*, Enrique Jurado**, Alejandra Rocha*

La Tierra es un sistema dinámico donde los cambios ambientales globales han sido parte de su evolución.^{1,2} De acuerdo a Vitousek¹ podemos identificar dos tipos principales de cambios globales, aquéllos que alteran el equilibrio de las cubiertas de la Tierra (atmósfera y océanos) y que se experimentan globalmente y aquéllos que ocurren en sitios discretos, pero que son expandidos hasta constituir un cambio global. Ejemplos del primer tipo incluyen: cambios en la composición de la atmósfera, cambio climático, disminución en la concentración del ozono e incremento en la radiación ultravioleta. El segundo tipo es ejemplificado por cambios en el uso de la tierra, pérdida de diversidad biológica, invasiones biológicas y cambios en la química de la atmósfera. El presente trabajo tiene como objetivo principal identificar los efectos del cambio climático global sobre los seres vivos en general y con un particular énfasis en la fenología de las plantas y cómo ésta puede constituirse en una excelente herramienta para evaluar el cambio.

El cambio climático. La mayoría de los investigadores ambientales coinciden en que el mundo se ha calentado durante el pasado siglo, y principalmente en las dos últimas décadas^{3,4} y el pronóstico es que este calentamiento continuará e incluso se acelerará en los próximos años.⁵ Se estima que el rango de calentamiento en el periodo 1990 – 2100 en un intervalo de confianza del 90% sea del orden de 1.7 a 4.9 °C;⁶ sin embargo, el que este cambio pronosticado ocurra depende enormemente de las medidas que sean tomadas para protección del ambiente.

Causas del cambio climático. La especie humana es una de las principales fuerzas evolutivas del mundo, ya que sus actividades han alterado los ecosistemas en forma global y han modificado la evolución de muchas especies⁷ y, de acuerdo a múltiples evidencias científicas, se considera que el factor



antropogénico ha sido determinante en el cambio climático,^{3,8} aunque algunos autores reportan también una contribución natural a este calentamiento, como puede ser la radiación solar y las emisiones volcánicas.⁹ Entre las principales causas de origen antropogénico se encuentran el incremento en los gases de invernadero de la atmósfera,^{3,10} principalmente CO₂,¹¹ la deforestación y la agricultura.¹²

Implicaciones para la especie humana. De acuerdo a las estimaciones realizadas por los investigadores se cree que el calentamiento global afectará grandemente al hombre en aspectos tales como: disminución en la producción y abastecimiento de alimentos,¹³ reaparición de viejas enfermedades como la malaria, la fiebre amarilla, incremento en la frecuencia de alergias y plagas.⁷ Se presentarán también fenómenos naturales magnificados como sequías, inundaciones, huracanes y tornados. Estos efectos son particularmente importantes para los países pobres, ya que vendrían a agravar su ya de por sí complicada situación.

* Departamento de Botánica, Fac. de Ciencias Biológicas, UANL.

** Facultad de Ciencias Forestales, UANL, Linares, N.L.

Efectos sobre la vida y los ecosistemas. En la figura 1 podemos apreciar los principales efectos del cambio climático sobre la vida en la Tierra. A nivel de ecosistemas se prevén cambios en los niveles de nitrógeno, fósforo, calcio y pH del suelo; cambios en la concentración de CO₂ atmosférico, incremento de la herbivoría y en las densidades de patógenos y depredadores,¹⁴ modificación de la resistencia de los hospederos y cambios en la fisiología de las interacciones hospedero-patógeno,¹⁵ incremento en el uso de pesticidas; eutroficación de los ecosistemas dulceacuícolas, marinos y terrestres; cambios en la diversidad, composición y funcionamiento de los ecosistemas, pérdida de especies.^{12,14} También se afectarán las interacciones de tipo multiespecies.¹⁶

Los cambios climáticos están afectando los comportamientos de hibernación y las migraciones en especies animales,¹⁷ la abundancia de macroinvertebrados en ecosistemas marinos,¹⁸ la evolución morfológica de gasterópodos marinos.¹⁹ Se prevé además que la riqueza de vertebrados ectotérmicos se incrementará en Norteamérica, disminuirá la riqueza de mamíferos y aves en el sur de Norteamérica y se incrementará en las áreas montañosas. En zonas áridas se ha observado que algunas especies animales anteriormente comunes se han extinguido localmente en las últimas décadas, mientras que otras que antes eran raras se han incrementado.²⁰

Efectos sobre la vegetación. Se han documentado ampliamente diversos efectos del cambio climático sobre las comunidades vegetales. Así, por ejemplo, se sabe que las plantas han respondido al cambio climático en dos formas principales, migración y adaptación;²² sin embargo, en la actualidad los altos niveles de fragmentación del hábitat podrían afectar las migraciones en el futuro.²³ Se sabe también que históricamente el incremento en la concentración de CO₂ en la atmósfera ha permitido a los árboles desarrollarse en zonas donde la vegetación estaba restringida a plantas de mucho menor tamaño.²⁴ Por otra parte, Peteet²⁵ señala, en base a evidencia paleontológica, que la respuesta de la vegetación a rápidos cambios climáticos se expresa mejor en los ecotonos, donde la sensibilidad al cambio climático es mayor.

En los últimos años se han propuesto múltiples modelos predictivos del cambio climático, considerando cada uno de ellos una diversidad de varia-



Fig. 1. Efectos principales del cambio climático pronosticado sobre la vida en el planeta. Adaptado de Hugues (21).

bles, por lo que se ha obtenido una serie de posibles escenarios, algunos de ellos contrastantes. Entre las principales predicciones de estos modelos tenemos que:

En el futuro se espera que cambie drásticamente la distribución y composición de los bosques de Norteamérica.²⁶ Por su parte Bachelet et al.²⁷ en un estudio para Norteamérica reportan que un moderado incremento en la temperatura produciría un incremento en la densidad de vegetación y secuestro de carbono en la mayor parte de Norteamérica y habría pequeños cambios en los tipos de vegetación. En tanto que, grandes incrementos en la temperatura causarían pérdida de carbono, modificaciones en la precipitación y grandes cambios en los tipos de vegetación, pudiendo desaparecer los bosques y convertirse en sabanas. Por otra parte, estudios en ecosistemas áridos reportan que la densidad y cobertura de arbustos leñosos se ha incrementado;²⁰ asimismo, se ha incrementado la herbivoría, reduciendo la biomasa de los pastos, lo cual ha favorecido el desarrollo de arbustos leñosos.²⁸

A escala más pequeña se sabe que los cambios en la concentración del CO₂ atmosférico afecta la

fisiología estomatal, la cual es de vital importancia para el intercambio de CO_2 entre las plantas y la atmósfera.²⁹ Por su parte, Field *et al.*³⁰ mencionan que las plantas responden a los desequilibrios causados por variaciones ambientales y tienden a compensarlo, al menos parcialmente. Estos mecanismos de ajuste son principalmente cambios en la capacidad bioquímica para asimilación de recursos, cambios en biomasa y cambios en la tasa de pérdida de tejido; esta adaptación permite a las plantas desarrollarse en un amplio rango de niveles de recursos; sin embargo, la plasticidad o habilidad de adecuación de las especies es limitada y grandes cambios en el balance de recursos puede ocasionar cambios en la composición de especies.

Por otra parte, uno de los mayores efectos sobre la vegetación tiene lugar sobre la fenología de las plantas, lo cual está ampliamente documentado y se discutirá más adelante.

Fenología de las plantas. Existen muy pocas regiones en el planeta donde las condiciones ambientales sean continuamente favorables para todas las funciones de las plantas, lo que sí es frecuente es



Fig. 2. ¿Cual es y será el efecto del cambio climático en ecosistemas tales como los pastizales y matorrales que dominan el Norte de México?. Lamentablemente no lo sabemos y urge conocerlo. Foto: Marco A. Alvarado.

que a lo largo del año se produzcan cambios estacionales en el clima y por lo mismo en la disponibilidad de recursos, lo que obliga a las plantas a crear mecanismos de cambio estacional en morfología y fisiología para poder sobrevivir;³¹ el estudio de estos mecanismos está fuertemente ligado a la fenología, la cual ha sido definida formalmente como el estudio de la secuencia temporal de eventos bioló-

gicos recurrentes, con la finalidad de interpretar las causas bióticas y abióticas de tales secuencias (Lieth, 1974).³² En forma más simple podemos decir que la fenología es "una lectura del pulso de la vida".³³

La repetición sincronizada con el clima de los eventos fenológicos, tales como floración, fructificación, es frecuentemente utilizada para definir las secuencias estacionales.³³ Esta estacionalidad se refiere tanto a los cambios regulares que se presentan en el ambiente, como a las respuestas biológicas condicionadas por esos cambios en el ambiente, de tal forma que podemos entender las estaciones como un integrador natural.³⁴

Los cambios en el ambiente ejercen diferentes presiones en las plantas e influyen en forma prácticamente única en el desarrollo de cada una de las especies, dando como resultado diversas formas de crecimiento, las cuales deben ser interpretadas como caminos distintos que han seguido las plantas para adaptarse a un determinado ambiente.³² No obstante, es posible identificar diferentes grupos funcionales de plantas que responden de manera similar a los cambios ambientales, aunque presentan diferencias con otros grupos, de tal manera que podemos encontrar especies cuya floración u otra fenofase está controlada por la temperatura, otras plantas donde el fotoperiodo es determinante, e incluso algunas especies donde la disponibilidad de agua sea el factor que desencadene un determinado evento fenológico.

Efectos del cambio climático sobre la fenología de las plantas. El principal factor climático que afecta la fenología de las plantas es la temperatura y se sabe que incrementos en la temperatura del aire pueden ser detectados fácilmente en los datos fenológicos.³⁵

Europa es, por mucho, la región donde se ha estudiado con mayor detalle el efecto del cambio climático sobre la fenología de las plantas. Diversos estudios realizados en el viejo continente revelan que los eventos fenológicos de primavera son particularmente sensibles a la temperatura, y el calentamiento que se ha experimentado en las últimas décadas ya ha mostrado efectos en la fenología, provocando en la mayoría de los casos un adelantamiento de los eventos fenológicos de primavera (fig. 3) y un alargamiento de la época de desarrollo.³⁶ Así por ejemplo, tenemos que entre 1959 y 1996 los eventos fenológicos de primavera de un gran número de

especies se han adelantado en promedio 6.3 días, mientras que los de otoño se han retrasado 4.5 días en promedio. De esta manera, tenemos que la estación de crecimiento se ha alargado 10.8 días en promedio.³⁵ Resultados y predicciones similares han sido obtenidos por otros autores.^{37,38} Otros han sido más precisos en sus predicciones como Bergant *et al.*³⁹, quien predijo para Eslovenia que *Taraxacum officinale* adelantará el inicio de su floración en cinco días para el año 2019 y en 10 a 11 días para el año 2049.

En otros estudios como el de Spano *et al.*⁴⁰ quienes evaluaron la sensibilidad natural de nueve especies a la variabilidad climática en Sardinia, Italia, durante el período 1986-1996 y donde cinco de las especies son típicas mediterráneas y cuatro son típicas de altas latitudes, reportan que se encontró una buena relación entre la aparición de las fenofases y la temperatura en las especies mediterráneas, las cuales estuvieron poco afectadas por variaciones en la precipitación, en tanto que el desarrollo fenológico de las especies no nativas se vio más afectado por los patrones de precipitación primaverales.

Si este patrón de floración temprana se extiende hacia el ártico tendrá severos efectos en las plantas ya que la fría y corta estación de crecimiento pone severas restricciones a los ciclos de vida y reproducción de la flora. Los patrones fenológicos anticipados pueden alterar la distribución de recursos en las plantas, tener implicaciones en los sistemas de polinización y pueden incrementar el tamaño, la riqueza de especies y la diversidad genética intraespecífica del banco de semillas del suelo.⁴¹

En la tundra se espera que las plantas respondan con patrones de desarrollo vegetativo y de flo-

ración más tempranos, aunque esto está fuertemente influenciado por las formas biológicas, ya que las plantas herbáceas responden de forma diferente a las leñosas.⁴²

En los bosque boreales la fenología está principalmente controlada por la temperatura, con lo cual se afectaría el período de inicio de la estación de crecimiento y por lo tanto su duración, así como la capacidad fotosintética. En los bosques templados es también la temperatura el factor determinante de los patrones fenológicos; en estas zonas los bosques están compuestos por mezclas de especies deciduas y diferencias en las respuestas fenológicas pueden afectar la competencia de las especies. Por otra parte la fenología de los bosques mediterráneos está principalmente afectada por la disponibilidad de agua, lo cual afecta el desarrollo de área foliar más que el desarrollo de los eventos fenológicos⁴³ aunque, según Royce y Barbour,⁴⁴ en el clima mediterráneo es fundamental el fotoperíodo para el inicio del crecimiento.

En cuanto a las regiones tropicales, se sabe que la mayoría de las plantas leñosas tropicales producen nuevas hojas y flores en períodos específicos, más que en forma continua, y la mayoría de los bosques tropicales presentan variación estacional en la aparición de nuevas hojas, flores y frutos, lo cual sugiere que los cambios fenológicos representan adaptaciones a factores bióticos y/o abióticos.⁴⁵

En América se han realizado menos estudios sobre la fenología y el cambio climático, y la mayoría de ellos han evaluado el efecto en la fenología de las plantas de Norteamérica, así tenemos, por ejemplo, que durante el siglo XX en el oeste de Canadá se han observado inviernos y primaveras con temperaturas más cálidas y en un estudio reciente en Alberta, Canadá, utilizando datos históricos y recientes se observó una tendencia de floración más temprana en *Populus tremuloides*, la cual es de casi 26 días, y se encontró una fuerte relación de este evento con las temperaturas del Océano Pacífico.⁴⁶ Por su parte, Bradley *et al.*³³ estudiaron la fenología primaveral de 55 fenofases en Wisconsin durante 61 años, encontrando que 19 de los eventos fenológicos han ocurrido en fechas cada vez más tempranas, lo cual de acuerdo con ellos es resultado del incremento en la temperatura. Reportan también que 20 fenofases no mostraron este comportamiento, lo cual indica que estas son controladas por fotoperíodo o señales fisiológicas, más que por la temperatura.

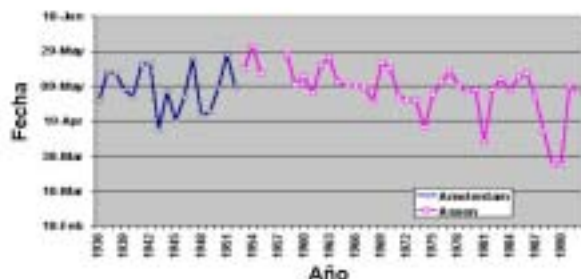


Figura 3. Tendencias de la floración de *Silene dioica* en dos localidades de Holanda, en el periodo 1936-1992. Modificado de European Phenology Network. Env. Systems Análisis Group, Wageningen University.

Además del efecto de la temperatura se sabe que la concentración de CO_2 influye en la fenología de las plantas, tal como lo muestra Sigurdsson⁴⁷ quien investigó el efecto del incremento en CO_2 sobre plantas de *Populus trichocarpa* en Islandia y reporta que no se observaron cambios en la fenología de primavera; sin embargo, sí se afectó notablemente la fenología de otoño de las plantas, las cuales mostraron cambios similares a los de las plantas que crecen en ambientes con poca disponibilidad de nutrientes. Por su parte, Rusterholz y Erhardt⁴⁸ señalan que la concentración elevada de CO_2 afecta, además de la fenología de floración, la producción de néctar y el contenido de aminoácidos.

En México los estudios científicos formales de la fenología de las plantas de zonas áridas apenas han comenzado,⁴⁹ y los pocos trabajos existentes se circunscriben en su mayoría a las dos últimas décadas y sólo cubren pequeños periodos de observación, por lo que ante los cambios climáticos globales que se están presentando y se pronostica que continuarán, urge conocer el escenario fenológico actual, a fin de poder evaluar los cambios que ya se están presentando.

Aportes de la fenología a la investigación del cambio climático. El uso de los eventos fenológicos como registro del avance de los meses y las estaciones ha sido utilizado desde hace siglos, por ejemplo, en el calendario fenológico chino, en el cual se ilustra la forma en que los cambios biológicos están sincronizados con los cambios climáticos estacionales.³⁴ Los estudios fenológicos también han mostrado utilidad en la predicción de las etapas de producción en cultivos y en la medición de la respuesta de las plantas a cambios en la temperatura.³³

En la actualidad, se están llevando a cabo intensas investigaciones sobre la variabilidad ambiental, cambio climático y la estimación de los efectos antropogénicos. Para esto se han utilizado métodos estadísticos, aunque el uso de plantas como indicadores biológicos se está haciendo más popular, dada su sensibilidad a las condiciones ambientales,^{38,50} ya que las plantas no sólo responden al ambiente, sino que lo predicen y en algunos casos lo anticipan.³⁴

Las observaciones fenológicas son una valiosa fuente de información para investigar las relaciones entre la variación climática y el desarrollo vegetal. La floración es considerada como una de las eta-



Fig. 4. "Anacahuíta" (*Cordia boissieri*). ¿Como son y serán afectados los patrones fenológicos en las plantas de nuestra región donde sabemos que uno de los factores determinantes en su desarrollo es el agua, más que la temperatura?. Foto: Marco A. Alvarado.

pas fenológicas más sensibles a cambios climáticos.⁴⁰ Si nosotros entendemos esta relación, entonces los datos fenológicos nos proporcionarán información adicional acerca de las condiciones climáticas, incluso cuando los datos meteorológicos no estén disponibles o sean inadecuados.³⁸

Por lo anterior, la fenología ha emergido recientemente como un importante enfoque de la investigación ecológica, esto principalmente debido a su probado potencial en la investigación sobre cambio global. El desarrollo tecnológico de los sensores remotos también ha contribuido a su resurgimiento mediante la generación de extensas bases de datos sobre la biósfera y que requieren cuidadosa calibración e interpretación. El factor principal para concretar la contribución de la fenología en el estudio del cambio global dependerá del desarrollo sistemático de redes de observación a escala nacional y global en los próximos años,⁵¹ para poder así conocer la fenología actual, y poder determinar la magnitud de los cambios e incluso poder predecirlos.

Consideraciones finales

Los cambios globales forman parte de la dinámica natural de nuestro planeta; sin embargo, el hombre está acelerando esos cambios y en muchos casos los está redirigiendo. La biósfera a través de la historia ha desarrollado mecanismos de adaptación naturales como respuesta a estos cambios; sin embargo, en la actualidad y en el futuro cercano estos son y serán demasiado rápidos y bruscos, por lo que difícilmente los ecosistemas y las especies se adaptarán a esa velocidad.

De acuerdo a las predicciones, los efectos de estos cambios sobre la biósfera pueden ir de leves o moderados a catastróficos, por lo que es importante la implementación de medidas y políticas regulatorias para minimizar el factor antropogénico de estos cambios.

Ciertamente en la comunidad científica poco podemos hacer para disminuir de forma directa el efecto antropogénico sobre el cambio global, ya que están involucrados enormes intereses económicos y políticos; sin embargo, es nuestra responsabilidad ante la sociedad señalarlo, evaluarlo y predecirlo. En este sentido la fenología puede ser una excelente herramienta, sobre todo en países con poca infraestructura o desarrollo tecnológico.

Resumen

La Tierra es un sistema dinámico donde los cambios ambientales globales han sido parte de su evolución; sin embargo, los científicos coinciden en que el mundo se ha calentado en forma anómala durante el pasado siglo, y principalmente en las dos últimas décadas, y el pronóstico es que este calentamiento continuará e incluso se acelerará en los próximos años. Se considera que el factor antropogénico ha sido determinante en el cambio climático, principalmente a través de la emisión a la atmósfera de gases de invernadero. Los efectos pronosticados, y algunos ya visibles, impactan nuestro planeta en su flora, fauna, ecología, el océano, patrones climáticos, aspectos económicos, de salud, etc. En el presente trabajo se documenta la evidencia de todos estos efectos, particularmente sobre las plantas, destacando el impacto sobre la fenología de las mismas y resaltando el potencial de los estudios fenológicos, para evaluar los efectos del cambio climático e incluso para su predicción.

Palabras clave: Cambio climático, Calentamiento global, Fenología.

Abstract

Earth is a dynamic system where global environmental changes have been a part of its evolution. However scientists agree that the world has been getting unusually warmer over the past century and more so during the last two decades. The forecast is that this warming will prevail and even increase in years to come. It is thought that human influence has determined this change in climate, mainly through the emission of green house gasses. The forecasted and already apparent effects impact on the biosphere in its weather patterns, flora, fauna, ocean currents as well as human health and economy. In this article evidence of these aspects is documented with particular emphasis on plant phenology, highlighting the potential of phenology studies to evaluate and perhaps predict effects of imminent climate change.

Keywords: Climate change, Global warming, Phenology.

Referencias

1. Vitousek, P.M. 1992. Global environmental change: an introduction. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23:1-14.
2. Zachos J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas and k. Billups. 2001. Trends, rhythms and aberrations in global climate 65 ma to present. *Science*. Vol. 292:686-690.
3. Kerr R.A. 2002. Reducing uncertainties of global warming. *Science*. Vol 295:29-30
4. Hansen J., R. Ruedy and M. S. K. Lo. 2002. Global warming continues. *Science*. Vol. 295(5553):275.
5. Hansen J., M. Sato, R. Ruedy. A. Lacis and V. Oinas. 2000. Global warming in the twenty-first century: an alternative scenario. *Proc. Natl. Acad. Sci.* Vol. 97(18):9875-9880.
6. Wigley T.M.L., P.D. Jones and S.C.B. Raper. 1997. The observed global warming record: What does it tell us?. *Proc. Natl. Acad. Sci.* Vol. 94:8314-8320.
7. Palumbi, S.R. 2001. Humans as the world's greatest evolutionary force. *Science*. Vol. 293: 1786-1790.

8. Levitus, S. J.I. Antonov, J. Wang, T. L. Delworth, K. W. Dixon and A. J. Broccoli. 2001. Anthropogenic warming of earth's climate systems. *Science*. Vol. 292:267-270.
9. Stott P.A., S.F.B. Tett, G.S. Jones, M.R. Allen, J.F.B. Mitchell and G.J. Jenkins. 2000. External control of 20th century temperature by natural and anthropogenic forcings. *Science*. Vol. 290:2133-2137.
10. Kerr R.A. 2001. Climate change: it's official: humans are behind most of global warming. *Science*. Vol. 291 (5504):566.
11. Joos F., G.K. Plattner, T. F. Stocker, O. Marchal and A. Schmittner. 1999. Global warming and marine carbon cycle feedbacks on future atmospheric CO₂. *Science*. Vol. 284:464-467.
12. Tilman D., J. Fargione, B. Wolff, C. Antonio, A. Dobson, R. Howart, D. Schindler, W. H. Schlesinger, D. Simberloff and D. Swackhamer. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*. Vol. 292:281-284.
13. Evenson R.E. 1999. Global and local implications of biotechnology and climate change for future food supplies. *Proc. Natl. Acad. Sci.* Vol. 96(11):5921-5928.
14. Tilman D. and C. Lehman. 2001. Human-caused environmental change: impacts on plant diversity and evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* Vol. 98 (10):5433-5440.
15. Coakley, S.M. 1999. Climate change and plant disease management. *Annu. Rev. Phytopathol.* 37:399-426.
16. Buse, A., S.J. Dury, R.J.W. Woodburn, C.M. Perrins and J.E.G. Good. 1999. Effects of elevated temperature on multi-species interactions: the case of Pedunculate Oak, Winter Moth and Tits. *Functional Ecology* 13 (Suppl. 1): 74-82.
17. Inouye D.W., B. Barr, K. B. Armitage & B. D. Inouye. 2000. Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *PNAS*. Vol. 97(4): 1630-1633.
18. Sagarin, R. D., J. P. Barry, S. E. Gilman and Ch. H. Baxter. 1999. Climate-related change in a intertidal community over short and long time scales. *Ecological Monographs* 69(4): 465-490.
19. Hellberg M.E., D.P. Balch and Roy. 2001. climate-driven range expansion and morphological evolution in a marine gastropod. *Science*. Vol. 292:1707-1710.
20. Brown J.H., T.J. Valone and C.G. Curtin. 1997. Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci.* Vol. 94:9729-9733.
21. Hughes L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?. *Tree*. Vol. 15(2):56-61.
22. Etterson, J. R and R.G. Shaw. 2001. Constraint to adaptive evolution in response to global warming. *Science*. Vol. 294:151-154.
23. Schwartz, M.W., L.R. Iverson and A. Prasad. 2001. Predicting the potential future distribution of four tree species in Ohio using current habitat availability and climate forcing. *Ecosystems* 4: 568-581.
24. Farquhar G. D. 1997. Climate change: carbon dioxide and vegetation. *Science* Vol. 278 (5342):1411.
25. Peteet, D. 2000. Sensitivity and rapidity of vegetational response to abrupt climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97(4): 1359-1361.
26. Iverson, L.R. and A.M. Prasad. 2001. Potential changes in tree species richness and forest community types following climate change. *Ecosystems* 4:186-199.
27. Bachelet, D., R.P. Neilson, J.M. Lenihan and R.J. Drapek. 2001. Climate change effects on vegetation distribution and carbon budget in the United States. *Ecosystems*. 4:164-185.
28. Van Auken O.W. 2000. Shrub invasions of north American semiarid grasslands. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31:197-215.
29. Morison J. 1998. Stomatal response to increased CO₂ concentration. *Journal of Experimental Botany*. Vol. 49:443-452.
30. Field C.H., F.S. Chapin III, P.A. Matson and H.A. Mooney. 1992. Responses of terrestrial ecosystems to the changing atmosphere: a resource-based approach. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23:201-235.
31. Vázquez-Yanes, C. 1999. La fisiología ecológica de las plantas. En R. Orellana, J.A. Escamilla y A. Larqué-Saavedra (editores). *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. CICY, Mérida, Yucatán, México.
32. Montenegro, G. y R. Ginocchio. 1999. La fenomorfología y su expresión a través del crecimiento modular en las plantas leñosas perennes. En R. Orellana, J.A. Escamilla y A. Larqué-

- Saavedra (editores). Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos. CICY, Mérida, Yucatán, México.
33. Bradley, N.L., A.C. Leopold, J. Ross and W. Huffaker. 1999. Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 96: 9701-9704.
 34. Battey, N.H. 2000. Aspects of seasonality. Journal of Experimental Botany 51(352): 1769-1780.
 35. Menzel, A. 2000. Trends in phenological phases in Europe between 1951 y 1996. Int. J. Biometeorol. 44(2): 76-81.
 36. Peñuelas, J. and I. Filella. 2001. Phenology: Responses to a warming world. Science 294: 793-795.
 37. Roetzer, T., M. Wittenzeller, H. Haeckel and J. Nekovar. 2000. Phenology in central Europe – differences and trends of spring phenophases in urban and rural areas. Int. J. Biometeorol. 44(2): 60-66.
 38. Walkovszky, A. 1998. Changes in phenology of the locust tree (*Robinia pseudoacacia* L.) in Hungary. Int. J. Biometeorol. 41(4): 155-160.
 39. Bergant, K., L. Kajfez-Bogataj and Z. Crepinsek. 2001. Statistical downscaling of general-circulation-model-simulated average monthly air temperature to the beginning of flowering of the dandelion (*Taraxacum officinale*) in Slovenia. J. Biometeorol. 46:22-32.
 40. Spano, D., C. Cesaraccio, P. Duce and R. L. Snyder. 1999. Phenological stages of natural species and their use as climate indicators. Int. J. Biometeorol. 42(3): 124-133.
 41. Thorhallsdottir, T.E. 1997. Flowering phenology in the central highland of Iceland and implications for climatic warming in the Artic. Oecologia 114(1): 43-49.
 42. Arft, A. M., M. Walker, J. Gurevitch, J. Alatalo, M. Bret-Harte, M. Dale, M. Diemer, F. Gugerli, G. Henry, M. Jones, R. Hollister, I. Jónsdóttir, K. Laine, E. Lévesque, G. Marion, U. Molau, P. Mølgard, U. Nordenhäll, V. Raszhivin, C. Robinson, G. Starr, A. Stenström, M. Stenström, Ø. Totland, P. Turner, L. Walker, P. Webber, J. Welker and P. Wookey. 1999. Responses of tundra plants to experimental warming: Metaanalysis of the international tundra experiment. Ecological Monographs 69(4): 491-511.
 43. Kramer, K., I. Leinonen and D. Loustau. 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. Int. J. Biometeorol. 44(2): 67-75.
 44. Royce E.B. and M.G. Barbour. 2001. Mediterranean climate effects. II. Conifer growth phenology across a Sierra Nevada ecotone. American Journal of Botany. 88(5):919-932.
 45. Van Schaik, C. P., J.W. Terbourgh and S.J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. Annu. Rev. Ecol. Syst. 24: 353-377.
 46. Beaubien, E.G. and H.J. Freeland. 2000. Spring phenology trends in Alberta, Canada: Links to ocean temperature.
 47. Sigurdsson, B.D. 2001. Elevated [CO₂] and nutrient status modified leaf phenology and growth rhythm of young *Populus trichocarpa* trees in a 3-year field study. Trees 15: 403-413.
 48. Rusterholz, H.P. and A. Erhardt. 1998. Effects of elevated CO₂ on flowering phenology and nectar production of nectar plants important for butterflies of calcareous grasslands. Oecologia 113(3): 341-349.
 49. Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. CONABIO, Instituto de Biología UNAM, Agrupación Sierra Madre. p 847.
 50. Linkosalo, T. 1999. Regularities and patterns in the spring phenology of some boreal trees. Silva Fennica. 33(4):238-245.
 51. Schwartz, M. D. 1999. Advancing to full bloom: planning phenological research for the 21st century. Int. J. Biometeorol. 42(3): 113-118.