

# La vida i les lleis de la vida: aprenent a interpretar el canvi global i els límits per a la sostenibilitat

Discurs de presentació de Josep Peñuelas i Reixach  
com a membre numerari de la Secció de Ciències  
Biològiques, llegit el dia 18 de juny de 2018



Institut  
d'Estudis  
Catalans

SECCIÓ  
DE CIÈNCIES  
BIOLÒGIQUES

La vida i les lleis de la vida:  
aprenent a interpretar  
el canvi global i els límits  
per a la sostenibilitat



# La vida i les lleis de la vida: aprenent a interpretar el canvi global i els límits per a la sostenibilitat

Discurs de presentació de Josep Peñuelas i Reixach  
com a membre numerari de la Secció de Ciències  
Biològiques, llegit el dia 18 de juny de 2018

Barcelona, 2018



Institut  
d'Estudis  
Catalans

SECCIÓ  
DE CIÈNCIES  
BIOLÒGIQUES

**Peñuelas, Josep, autor**

La Vida i les lleis de la vida : aprenent a interpretar el canvi global i els límits per a la sostenibilitat. — Primera edició

Bibliografia

ISBN 9788499654386

I. Institut d'Estudis Catalans. Secció de Ciències Biològiques II. Títol

1. Adaptació (Biologia) 2. Canvi mediambiental global 3. Canvis climàtics

4. Cicles biogeoquímics

575.826:551.588

575.826:57.02

© Josep Peñuelas i Reixach

© 2018, Institut d'Estudis Catalans, per a aquesta edició

Carrer del Carme, 47. 08001 Barcelona

Primera edició: novembre del 2018

Text revisat lingüísticament per la Unitat de Correcció del Servei Editorial de l'IEC

Disseny de la coberta: Azcunce | Ventura

Compost per fotocomposició gama, s. l.

Imprès a Open Print, SL

ISBN: 978-84-9965-438-6

Dipòsit Legal: B 28004-2018

Són rigorosament prohibides, sense l'autorització escrita dels titulars del *copyright*, la reproducció total o parcial d'aquesta obra per qualsevol procediment i suport, incloent-hi la reprografia i el tractament informàtic, la distribució d'exemplars mitjançant lloguer o préstec comercial, la inclusió total o parcial en bases de dades i la consulta a través de xarxa telemàtica o d'Internet. Les infraccions d'aquests drets estan sotmeses a les sancions establertes per les lleis.

## 1. INTRODUCCIÓ

La vida a la Terra és el resultat de l'acumulació, combinació i innovació contínua d'informació estructural i funcional de la matèria tot usant energia endosomàtica (de dins de l'organisme) i exosomàtica (de fora de l'organisme). Aquesta vida és el resultat de processos discontinus de mort i destrucció que reciclen els materials que formen les estructures, la informació i els compostos energètics. Aquests processos vitals no poden trencar els límits de mida i proporcionalitat existents a la natura, donat que estan delimitats per l'espai, la matèria i l'energia; la biologia es basa en allò que és possible dins d'aquests límits físics. Aprendre de com la natura s'enfronta a aquestes limitacions de mida i proporcionalitat, dins les quals pot adquirir i expandir energia i recursos per al seu manteniment, creixement i competència, ens ajudarà no tan sols a entendre i modelitzar la vida al nostre planeta, sinó també a gestionar el nostre futur ambiental i la nostra sostenibilitat.

Els materials que formen els organismes vius estan formats per àtoms dels diversos bioelements. Aquests bioelements s'utilitzen en la construcció de molècules, teixits, òrgans, organismes i comunitats tal com els coneixem. Els organismes necessiten aquests bioelements en quantitats i proporcions específiques per a sobreviure i créixer. Les diferents espècies tenen funcions i estratègies de vida diverses i, per tant, han desenvolupat estructures diferents i han adoptat una combinació de processos metabòlics i fisiològics distinta. Per tant, cada espècie també té requeriments diferents per a cada bioelement. Per aquesta raó, proposem que un «nínxol biogeoquímic» (BN) es pugui associar amb el nínxol ecològic clàssic de

cada espècie. El nínxol biogeoquímic proposat es caracteritza per un elementoma particular, definit en funció del seu contingut en bioelements. Les diferències d'elementoma entre espècies són degudes a la taxonomia (distància filogenètica), l'homeòstasi i la simpatría (les composicions bioelementals haurien de diferir més entre espècies coexistents que entre les espècies no coexistents, per tal d'evitar la pressió competitiva). Aquest nínxol biogeoquímic és un concepte integral que té l'avantatge de poder-se caracteritzar fàcilment mitjançant la quantificació real d'un tret mesurable: l'elementoma de l'organisme o de la comunitat. Els canvis en la disponibilitat bioelemental poden determinar la selecció genotípica i, per tant, tenir una retroalimentació en la funció i l'organització dels ecosistemes i, finalment, convertir-se en un altre motor de l'evolució de la vida i, fins i tot, del medi ambient.

Els humans estem alterant la disponibilitat de bioelements a la biosfera, però aquestes alteracions estan també subjectes a les lleis físiques, químiques i biològiques de la natura. Per això, els efectes positius produïts per la fertilització de diòxid de carboni i de nitrogen sobre el segrest de carboni per part dels ecosistemes es poden frenar en el futur degut a les restriccions emergents de nutrients, al canvi climàtic que redueix l'efecte d'aquesta fertilització i als canvis en els usos del sòl, la gestió de la terra i les pertorbacions. A més, les temperatures elevades i les sequeres produeixen impactes negatius en els embornals de carboni. Conjuntament, aquests fenòmens poden provocar un canvi entre un període dominat pels efectes positius de la fertilització als embornals de carboni i un període caracteritzat per la saturació d'aquests efectes i per l'augment dels impactes negatius del canvi climàtic.

## **2. LA VIDA ÉS MATÈRIA I ENERGIA EN FORMES QUE ACUMULEN INFORMACIÓ EN L'ESPAI I SÓN SOTMESES A PRESSIONS SELECTIVES**

La vida a la terra és complexa i diversa, està feta d'individus discontinus que pertanyen a milions d'espècies diferents. La vida és el resultat dels processos d'evolució que actuen sobre acumulacions contínues d'estructura-informació mitjançant la combinació i innovació en l'ús de la matèria i de l'energia endosomàtica i exosomàtica. La vida també és el resultat de processos discontinus de mort i destrucció que reciclen els materials que formen les estructures, la informació i els compostos energètics, com ara les proteïnes, el DNA i l'ATP, respectivament.

La combinació construeix àtoms a partir de partícules elementals, molècules a partir d'àtoms, polímers a partir de monòmers, teixits a partir de polímers, òrgans a partir de teixits, organismes a partir d'òrgans, comunitats a partir de poblacions. Així, peces preexistents en l'ambient o, fins i tot, altres organismes s'uneixen en

estructures més grans (Terradas i Peñuelas, 2009). És possible assolir una gran diversitat i complexitat de maneres diverses, utilitzant un nombre d'elements relativament petit: per exemple, només en l'àmbit molecular, uns pocs elements químics com C, N, P, S, H, O, K o Ca es poden combinar per a formar grups que, ordenats o interactuant de maneres diferents, poden produir un nombre inimaginable de possibilitats; o, com a exemple pel que fa als polímers, al voltant de vint aminoàcids proporcionen les peces per a construir múltiples proteïnes, enzims i altres estructures.

Els organismes vius emmagatzemen, copien i combinen aquestes peces juntament amb tota la informació implícita que contenen. Les peces copiades es modifiquen per mutació i per altres mecanismes genètics que representen processos addicionals d'innovació. El DNA i l'RNA tenen l'habilitat de fer-ho. La vida té uns tres bilions d'anys i s'ha produït una gran diversificació en la seva composició, forma i composició d'espècies. Curiosament, el DNA es manté com l'única forma d'informació de transferència de la vida a la Terra, fins al punt que Dawkins (1976), des d'un punt de vista particularment extrem però atractiu, argumenta que la vida només és una lluita entre gens, una dinàmica de canvi en l'estructura genètica per tal d'afavorir la informació més adequada per a la millora contínua de les interaccions dels organismes amb l'ambient. «La vida no és més que la maximització de la supervivència del DNA», un combat cruel entre gens en el qual el DNA no entra. El DNA només existeix.

Els individus vius, resultat de la combinació i innovació, són sistemes oberts que importen energia i materials que seran utilitzats per les seves cèl·lules. Utilitzen compostos químics com l'ATP i l'NADPH per a transferir energia i RuBP per a fixar carboni. Les formes de vida autòtrofes, que realitzen la fotosíntesi, amb un autoabastiment com el de les plantes o els cianobacteris, són les que dominen la biosfera. L'energia solar absorbida per les fulles i els cianobacteris s'utilitza per a assimilar  $\text{CO}_2$ , produir  $\text{O}_2$  i sintetitzar carbohidrats ( $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ ); l'energia química emmagatzemada en forma de carbohidrats és la primera font d'energia, o aliment, per a la majoria de la vida a la Terra. La posterior extracció d'energia química dels carbohidrats està associada a metabolismes heterotròfics o quimioautotròfics diversos, que utilitzen de manera jeràrquica reaccions biogeoquímiques de tipus redox. Aquesta energia és usada per a alimentar diverses formes de treball (químic, osmòtic, mecànic) que sustenten la vida. L'escala redox determina la quantitat d'energia que s'extreu, la qual depèn de l'acceptador d'electrons terminal. Si hi ha energia per a extreure al llarg de l'escala redox, sempre hi ha un grup diferent de microbis que ha evolucionat per a extreure aquella energia. Els organismes han de treballar per tal d'adquirir matèria per a créixer, eliminar els seus competidors, moure's, evitar depredadors i, finalment, reproduir-se, i així passar els seus gens a la generació següent.



D'aquesta manera, la vida depèn del flux d'energia per al manteniment del metabolisme: les plantes usen l'energia solar, els animals i els fongs utilitzen matèria orgànica, i els bacteris i els arqueobacteris poden usar fonts diverses d'energia química. Els ecosistemes consisteixen en una xarxa complexa d'interaccions entre les espècies i un ambient fisicoquímic. Aquestes xarxes són jeràrquiques, organitzades sota el flux d'energia, en un procés gradual durant el qual es dissipa calor. Precisament per aquest lligam entre vida i dissipació d'energia, la vida pot ser vista com una manifestació de la segona llei de la termodinàmica (Schneider i Kay, 1994 i 1995; Schrödinger, 1944 i 1989).

Però conjuntament amb aquest relativament dèbil flux endosomàtic (de dins dels organismes) que permet el metabolisme, els organismes i els ecosistemes depenen en bona mesura de grans quantitats d'energia exosomàtica (externa als organismes (Margalef, 1997)). L'evapotranspiració fa pujar l'aigua i els nutrients del sòl cap a les fulles de les plantes. Aquest transport és possible gràcies a la radiació solar. Moltes espècies es beneficien del transport mitjançant el vent o l'aigua per a dispersar-se, caçar o trobar parelles reproductives. Algunes espècies són especialment efectives utilitzant energia exosomàtica en benefici propi. Als ecosistemes aquàtics, els moviments de l'aigua són formes alternatives d'energia per als organismes. En el cas dels humans, aquesta tendència s'ha vist beneficiada per l'avantatge que suposa la transmissió de coneixement i la ràpida comunicació. L'enorme desenvolupament cultural en l'ús d'energia exosomàtica per part dels humans representa un cas extrem d'una tendència més general de l'evolució de la vida. Aquest desenvolupament cultural permet un increment continu en l'ús i control de l'espai i de recursos no explotats mai anteriorment, i també interconnecta l'evolució cultural i el creixement de la població, però, alhora, cal tenir en compte que implica i incrementa el perill de perturbacions del clima, la pèrdua de biodiversitat i l'exhauriment de recursos.

En aquesta cursa per l'energia i la matèria: 1) l'èxit reproductiu transmet gens amb característiques exitoses per als organismes, en funció de la disponibilitat de recursos i la seva habilitat per a extreure'ls i usar-los; 2) la diferenciació d'espècies (via evolució, competició i selecció) produeix els trets que defineixen l'estructura i el funcionament de microbis, plantes i animals; 3) l'estructura i el funcionament proporcionen els mecanismes per a la competència i la captura d'energia lluminosa, l'adquisició d'aigua i nutrients, la modulació de la difusió de gasos dins i fora dels estomes de les plantes, la pastura per part dels herbívors i la cacera d'herbívors per part de carnívors, i 4) les bactèries, els fongs i altres microorganismes reciclen materials mitjançant l'explotació del potencial redox associat a l'energia química dels carbohidrats i a la disponibilitat d'acceptadors d'electrons, i aquests són l'oxigen, el nitrat, el sulfat, l'ió fèrric ( $\text{Fe}^{3+}$ ) o el diòxid de carboni.

Des de Schrödinger (1944) existeix la idea d'entropia negativa basada en l'habilitat de la vida d'extreure energia de l'ambient. Els organismes només poden

mantenir-se vius si contínuament extreuen entropia negativa de l'ambient. Els organismes controlen l'entropia negativa i eviten el propi deteriorament menjant, bevent, respirant i, en el cas de les plantes, assimilant (Schrödinger, 1944). D'aquesta manera, la mort és el resultat eventual de no haver adquirit energia i recursos. Però la mort és útil i necessària, si pensem en la vida i en un sistema interconnectat. Quan un organisme mor i deixa d'assimilar productes de fotosíntesi, s'imposarà inevitablement una transició cap a l'entropia, que produirà un deteriorament del cos, descomposició i reciclatge de matèria cap a la generació de vida següent.

### 3. L'ACUMULACIÓ D'INFORMACIÓ ÉS ASIMÈTRICA I CONTÍNUA

L'ecologia, ja des de final del segle XIX (Lindeman, 1991; Odum, 1968; Vernadsky, 1926; Winogradsky, 1887), s'ha mostrat especialment interessada en aquests fluxos i balanços d'energia i matèria, entenent l'ecologia com l'estudi dels fluxos d'energia i matèria, per la qual cosa podem afirmar que la física estableix els límits de la vida, però la biologia descriu com està feta. No obstant això, alguns investigadors, com Margalef (1997), ja van destacar als anys seixanta del segle passat la importància del tercer principi aristotèlic, la forma, l'estructura, reinterpretada com a informació. Aquesta informació no només regula la construcció de l'estructura, sinó també la funció i el metabolisme. El contingut d'informació augmenta més ràpidament que la mida material del seu magatzem, és a dir, el contingut d'informació no és simplement proporcional a la mida material d'on s'emmagatzema, sinó una potència amb un exponent superior a u.

$$\text{Informació} = \Phi (\text{Mida magatzem}^{>1})$$

El resultat final de la majoria dels esdeveniments en la vida és un augment gradual de la complexitat. Això no es pot mantenir per sempre. Els canvis que condueixen a la simplificació ocorren de manera discontinua, de tant en tant i de manera aparentment aleatòria, esborrant grans magatzems d'informació. El procés d'adquisició d'informació és històric i no es pot executar a l'inrevés, no es pot rebobinar. L'asimetria, per tant, regula aquesta adquisició de la vida en relació amb el naixement, el creixement i la mort dels individus, la successió dels ecosistemes i la seva destrucció catastròfica, i fins i tot el desplegament i el col·lapse de les cultures humanes: hi ha una histèresi basada en el fet que la construcció és lenta, mentre que la destrucció pot ser molt ràpida. Els canvis cap a la simplificació es donen de manera discontinua, aparentment distribuïts a l'atzar (Gould, 2007), però és impossible extreure ordenadament les peces que van arribant en successius *inputs* i interaccions en l'evolució biològica, una darrera l'altra. La inclusió de la mort com un esdeveniment normal en el programa de vida és molt

eficient i barat, ja que els mecanismes de còpia i reproducció genètica dels organismes funcionen molt bé i són termodinàmicament econòmics.

Els ecosistemes també es destrueixen cíclicament per incendis, fortes ventades, inundacions, esllavissades de terra o altres pertorbacions, tot i que en els casos amb els components menys integrats es fa possible certa manipulació i restauració. Després d'un gran col·lapse (per exemple, un incendi forestal), el sistema es reconstrueix en bona part a partir de peces que s'han conservat, llavors i espores que estaven protegides o enterrades. A la història de la Terra, després de les grans extincions, l'espai i els recursos són conquistats per supervivents que evolucionen i es diversifiquen (radiacions adaptatives) ràpidament per a utilitzar els nínxols buits, és a dir, per a formar una nova xarxa jeràrquica de camins energètics: després que els dinosaures es van extingir, els mamífers es van diversificar a partir de les espècies supervivents i van omplir el buit. La vida omple pràcticament tots els buits de la Terra: a sota dels llacs de l'Antàrtida, a les fosses oceàniques més profundes, als deserts més secs...

D'aquesta manera, tots els processos vitals i ecològics es construeixen en un continu termodinàmic on s'agreguen entropies i es multiplica la informació. Com a resultat, és més eficaç unir-se a un magatzem d'informació existent que no pas començar-ne un de nou (estratègia guanyadora en un joc de selecció). Potser és per això que el DNA només es va formar una vegada, perquè la informació s'acumula de manera fàcil i ràpida a partir d'un nucli gran. El creixement de la informació és al·lomètric, ja que la majoria dels processos relatius a la vida ho són. Així, apareix aquí també el principi de sant Mateu, que afirma que aquells que ja tenen més obtenen més a causa de l'avantatge que suposa la seva organització anterior.

L'efecte d'interès compost també té un paper aquí. Per tant, el temps ofereix la possibilitat que els sistemes de vida augmentin i compliquin les seves estructures, i es mantenen funcionalment coherents, fins a un límit imposat per la distància entre els reactius potencials. Els sistemes més complexos poden aparèixer amb el pas del temps i la història acumulada. Els mecanismes bàsics, com ara la selecció natural, els processos no aleatoris i els mecanismes d'autoorganització, són particularment útils per a entendre aquesta gran complexitat d'organismes i ecosistemes, aquesta acumulació enorme d'informació biològica evolutiva a través de la combinació, la innovació i la mort, a través del reciclatge de matèria i energia. La selecció natural i els processos aleatoris, no guiats per selecció, actuen en individus (genotips) i regeixen els trets que influeixen en l'eficàcia biològica i en com aquests varien en funció de l'entorn. L'autoorganització funciona en comunitats i ecosistemes regint les interaccions entre els components del sistema. Aquests mecanismes expliquen com la vida a la Terra genera la seva gran complexitat, una complexitat i heterogeneïtat que es pot veure com a soroll en física o com a màgia de la vida en ecologia, una complexitat que nosaltres, els humans, estem modificant de manera intencionada o

involuntària en la història més recent de la Terra. El sistema més complex i divers és aquell que més informació conté. Això passa tant en els sistemes biològics com en els físics o culturals. Comprendre com s'acumula la informació als organismes i als ecosistemes és un dels principals reptes de la biologia i l'ecologia.

#### 4. LES LLEIS DE LA VIDA

La física té lleis universals. L'ecologia l'enveja perquè no en té pas moltes, de lleis universals que expliquin la vida a la Terra. Aquestes són les cinc lleis més importants corresponents a la vida i l'ecologia que es dedueixen del que s'ha exposat fins aquí (figura 1):

1. La matèria no es pot crear ni destruir (en un món no nuclear).
2. La primera llei de la termodinàmica: l'energia no es pot crear ni destruir en un sistema aïllat.

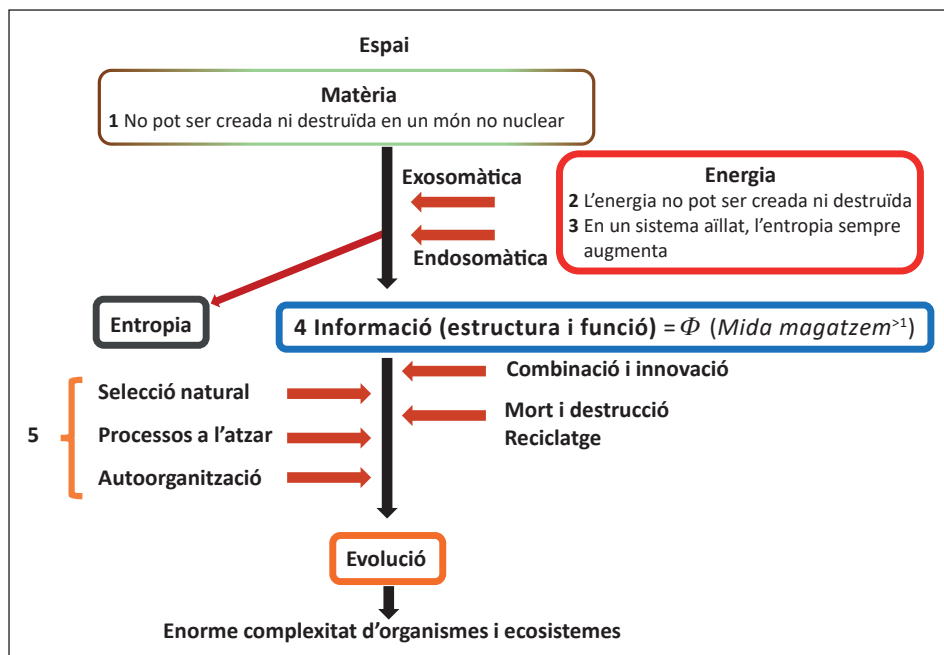


FIGURA 1. Cinc lleis de la vida a la Terra numerades de la 1 a la 5 i representades en esquemes de fluxos vitals de matèria, energia i informació sobre l'espai al llarg de processos evolutius.  
FONT: Elaboració pròpia.

3. La segona llei de la termodinàmica: l'entropia de tot sistema aïllat sempre s'incrementa.

4. El contingut d'informació és una potència de la mida del material on s'emmagatzema, i té un exponent superior a u.

5. Mecanismes bàsics com la selecció natural, els processos aleatoris no dirigits per la selecció i l'autoorganització dirigeixen l'evolució tot generant la gran complexitat existent d'organismes i ecosistemes.

Aquestes cinc lleis de la natura es tradueixen, principalment, en «principis dels límits», com el fet que dues coses no poden ser presents simultàniament al mateix lloc o que la mateixa energia no es pot utilitzar dues vegades de manera contínua ni de la mateixa manera. Aquestes lleis esdevenen, alhora, lleis particulars de camps més específics, com ara que un bosc pot estar format per molts arbres petits o per alguns arbres grans, però no per molts arbres grans. Tot el desplegament biològic depèn de la conservació de la massa i l'energia, de la disponibilitat d'espai, matèria i energia. La vida necessita adquirir energia per a treballar i matèria per a treballar-hi en un tros d'espai. Com que hi ha una quantitat limitada d'energia solar i de matèria per metre quadrat de sòl o metre cúbic d'aigua, hi ha un límit superior per al metabolisme d'un ecosistema.

Atès que la vida és un sistema d'ompliment d'espais, exponents potencials caracteritzen les relacions entre l'energia i la massa.

L'energia metabòlica d'un organisme  $ME$  necessària per a sustentar el metabolisme de la massa d'un organisme és proporcional a la massa de l'organisme  $M$  elevada a la potència  $3/4$  (lleï de Kleiber):

$$ME \approx M^{3/4}.$$

El nombre d'individus és proporcional a la massa elevada a la potència  $-3/4$  (modificació de la llei de Yoda):

$$N \approx \frac{M^{-3/4}}{a}.$$

L'energia metabòlica d'un ecosistema  $E$  es manté invariable amb la massa (exponent igual a zero):

$$E = N ME \approx M^{-3/4} M^{3/4} \sim M^0.$$

Les lleis físiques estableixen els límits i la biologia s'adapta a allò que hi ha disponible, recicla material i extreu energia del medi ambient mentre evoluciona

per a desenvolupar estructures i funcions òptimes en el seu entorn. A causa de l'acumulació d'informació en organismes i ecosistemes, unir-se a un magatzem d'informació existent és més eficaç (l'estratègia guanyadora en un joc selectiu) que no pas començar un nou magatzem. Les lleis i els límits físics fan que algunes formes i funcions siguin inviables. Un arbre de 100 m no creix en el desert, ni els ecosistemes evaporen més aigua de la disponible a causa de les precipitacions o aigües subterrànies, ni es pot esperar que un període de fertilització de  $\text{CO}_2$  com el que ha viscut la Terra en les últimes dècades duri molt més, puix que altres recursos n'estableixen els límits (Peñuelas *et al.*, 2017), com comentem al final del discurs.

## **5. ELS BIOELEMENTS I LA CONSTRUCCIÓ DE MOLÈCULES, TEIXITS, ORGANISMES I COMUNITATS**

Tots els éssers vius estan formats per àtoms de diversos bioelements. Els bioelements més comuns són: l'hidrogen (H) 59 %, l'oxigen (O) 24 %, el carboni (C) 11 %, el nitrogen (N) 4 %, el fòsfor (P) 1 % i el sofre (S) 0,1-1 % (percentatges del nombre total d'àtoms als organismes) (Slade, 2006). C, H i O són la base de l'estructura dels organismes, per exemple de l'aigua i de les molècules estructurals primàries, mentre que N, P i S entren en les diverses biomolècules permetent les reaccions bioquímiques. C, H i O del  $\text{CO}_2$  i  $\text{H}_2\text{O}$  es converteixen en l'esquelet de tot tipus de molècules orgàniques mitjançant fotosíntesi i quimiosíntesi. Les estructures moleculars que controlen els processos de vida (per exemple, Rubisco o clorofilla), les que porten informació (per exemple, DNA i RNA) i les que controlen l'emmagatzematge i l'alliberament de l'energia quan i on sigui necessari (per exemple, ATP i NAD), totes incorporen N, P i, en menor quantitat, també S.

Aquests sis bioelements, però, no són els únics que tenen papers importants en organismes (Slade, 2006). Altres bioelements, normalment presents en concentracions baixes com el potassi (K), el magnesi (Mg), el ferro (Fe), el calci (Ca), el molibdè (Mo), el manganès (Mn) i el zinc (Zn), tenen funcions més específiques. Són cofactors en reaccions catalítiques de diversos processos bioquímics i fisiològics. Per exemple, a les plantes, K, Mg, Fe, S, Ca i Zn participen en la fotosíntesi, la respiració, la regulació de l'equilibri iònic en cloroplasts i vacúols, el transport de sucre al floema, el metabolisme secundari, el manteniment de l'osmosi cel·lular interna o l'equilibri del pH, i en les estratègies de control estomàtic i de prevenció de l'estrès hídric (Baribault *et al.*, 2012; Bourgis *et al.*, 1999; Knight *et al.*, 1991; Naples i Fisk, 2010; Peñuelas *et al.*, 2013a; Peñuelas i Sardans, 2009; Rivas-Ubach *et al.*, 2012; Sardans i Peñuelas, 2015; Shaul, 2002; Tripler *et al.*, 2006). Tots aquests bioelements contribueixen a funcions essencials (figura 2).

Les concentracions i les proporcions de C, N i P han sigut la base de l'estequiometria ecològica (Elser *et al.*, 2000 i 2001; Sardans *et al.*, 2015*b* i 2016). No obstant això, per a poder vincular la composició bioelemental i l'estequiometria amb els trets ecològics en tot tipus d'organismes i comunitats, serà necessari poder comptar amb informació sobre la composició bioelemental més enllà de les ràtios C:N:P (Peñuelas i Sardans, 2009). Els altres bioelements com S, Ca o Mg també són crucials i també poden ser limitants en alguns ecosistemes terrestres (Baribault *et al.*, 2012; Lapenis *et al.*, 2013; Naples i Fisk, 2010). Tots aquests bioelements s'han de tenir en compte en els estudis estequiomètrics ecològics.

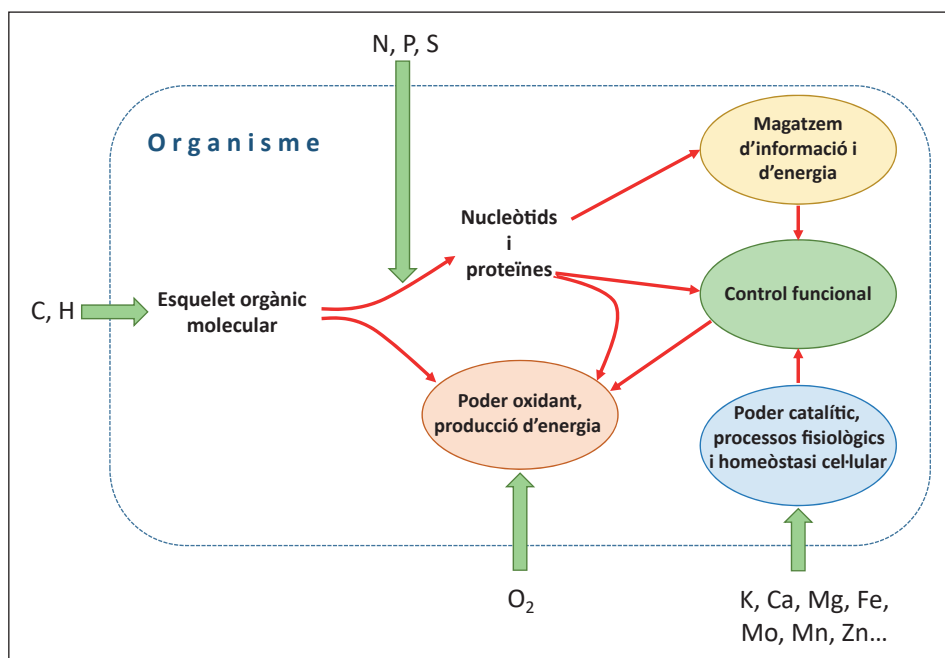


FIGURA 2. Esquema de l'ús dels bioelements per part dels organismes en diferents funcions. C, H i O són la base de l'estructura dels organismes, mentre que N, P i S formen part de diverses biomolècules que permeten reaccions bioquímiques. Les molècules que controlen els processos vitals (p. ex., Rubisco o clorofilla), les que porten informació (p. ex., DNA i RNA) i les que controlen l'emmagatzematge i alliberament de l'energia quan i on sigui necessari (p. ex., ATP i NAD) incorporen N, P i en menor quantitat també S. Altres bioelements, normalment presents en concentracions baixes com ara K, Mg, Fe, Ca, Mo, Mn i Zn, són cofactors en reaccions catalítiques en diversos processos bioquímics i fisiològics, incloent-hi, per exemple, la fotosíntesi, la respiració o l'equilibri iònic cel·lular. Les fletxes no indiquen proporcions; indiquen només els processos en què intervé cada bioelement.

FONT: Elaboració pròpia.

## 6. L'ELEMENTOMA I EL NÍNXL BIOGEOQUÍMIC

Hi ha un ús diferent de tots aquests bioelements segons l'estratègia ecològica de cada espècie (figura 3). Les espècies han evolucionat per a adaptar-se a un hàbitat determinat, multiespacial i específic per a cada espècie, format per tres eixos, per cadascuna de les tres estratègies ecològiques principals: competidor, tolerant a l'estrès i ruderal (Grime, 1977). Per tant, cada espècie tendeix a optimitzar el seu funcionament general amb una estratègia o una combinació d'aquestes estratègies en un espai abiòtic i biòtic particular. Cada espècie té funcions i estratègies vitals diferents i, per tant, ha desenvolupat estructures diferents i ha adoptat una certa combinació de processos metabòlics i fisiològics. Per tant, cada espècie té també diferents requisits de cada bioelement.

La nostra hipòtesi és que, com més separades estiguin funcionalment dues espècies, més diferent serà el seu ús dels bioelements. Això ens porta a proposar un *nínxl biogeoquímic*, definit com l'espai multidimensional de les concentracions de bioelements en els individus d'una determinada espècie. Aquest nínxl biogeoquímic es caracteritza per un *elementoma* particular, definit com el contingut de tot l'espectre d'elements (o, si més no, del màxim nombre d'elements) d'un organisme. Es basa en les necessitats específiques de cada espècie i en l'ús, en diferents quantitats i proporcions, dels bioelements, com a conseqüència de l'estructura i el funcionament de l'organisme en un determinat espai ambiental abiòtic i biòtic, en el qual l'espècie ha evolucionat (Peñuelas *et al.*, 2008 i 2010). Per tant, cada espècie ha de tenir una composició bioelemental òptima, el seu elementoma òptim, com a conseqüència de les seves adaptacions funcionals i estructurals. El nínxl biogeoquímic representa estratègies específiques de cada espècie de creixement i d'absorció de recursos, i també de diferències en l'ocupació del sòl-espai.

Els processos subjacents a l'existència de l'elementoma específic de cada espècie i al nínxl biogeoquímic estan basats en tres regles complementàries bàsiques (figures 4 i 5): 1) els diversos grups taxonòmics mostren elementomes diferents, amb diferències entre ells més grans a mesura que incrementa la distància taxonòmica i el temps d'evolució; 2) existeix un compromís entre l'adaptació a ser competitiu en un entorn estable i tenir èxit en entorns més fluctuants, cosa que dona lloc a un continu d'estratègies de les espècies amb diferències en grau d'homeòstasi i plasticitat, i 3) en equilibri, les espècies coexistents solen tenir elementomes diferents per tal de minimitzar la pressió competitiva. Les distàncies entre els nínxols biogeoquímics de les espècies han de ser, per tant, una funció de les diferències taxonòmiques, de plasticitat i de simpatria (coexistència).



| Estratègia ecològica                     | Variables ecològiques |                    |                |                                                    | Característiques estequiomètriques                                                    |                              |     |     |     |     |     |     |     |
|------------------------------------------|-----------------------|--------------------|----------------|----------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|                                          | Temps de vida         | Taxa de creixement | Mida del cos   | Estratègia reproductiva                            | Altres                                                                                | Flexibilitat estequiomètrica | [C] | [N] | [P] | [K] | N:P | C:N | C:P |
| Estratègia de la K (competidor)          | Llarg                 | Mitjana            | Gran           | Poques llavors però amb reserves calòriques grans  | Forta inversió en estructura                                                          | Mitjana                      | —   | ↑   | ↑   | —   | —   | ↓   | ↓   |
| Estratègia de la A (tolerant a l'estrès) | Mitjà                 | Lenta              | Mitjana-petita | Mitjana                                            | Forta inversió en compostos secundaris rics en C                                      | Baixa                        | ↑   | ↓   | ↓   | ↑   | ↑   | ↑   | ↑   |
| Estratègia de la r (ruderal)             | Curt                  | Ràpida             | Petita         | Moltes llavors però amb reserves calòriques baixes | Tendència general a desenvolupar estructures vegetatives i reproductores subterrànies | Alta                         | —   | ↑   | ↑↑  | —   | ↓   | ↓   | ↓   |

FIGURA 3. Usos asimètrics dels bioelements en l'evolució de les plantes, depenent de l'estratègia ecològica de cada espècie.  
 FONT: Elaboració pròpia.

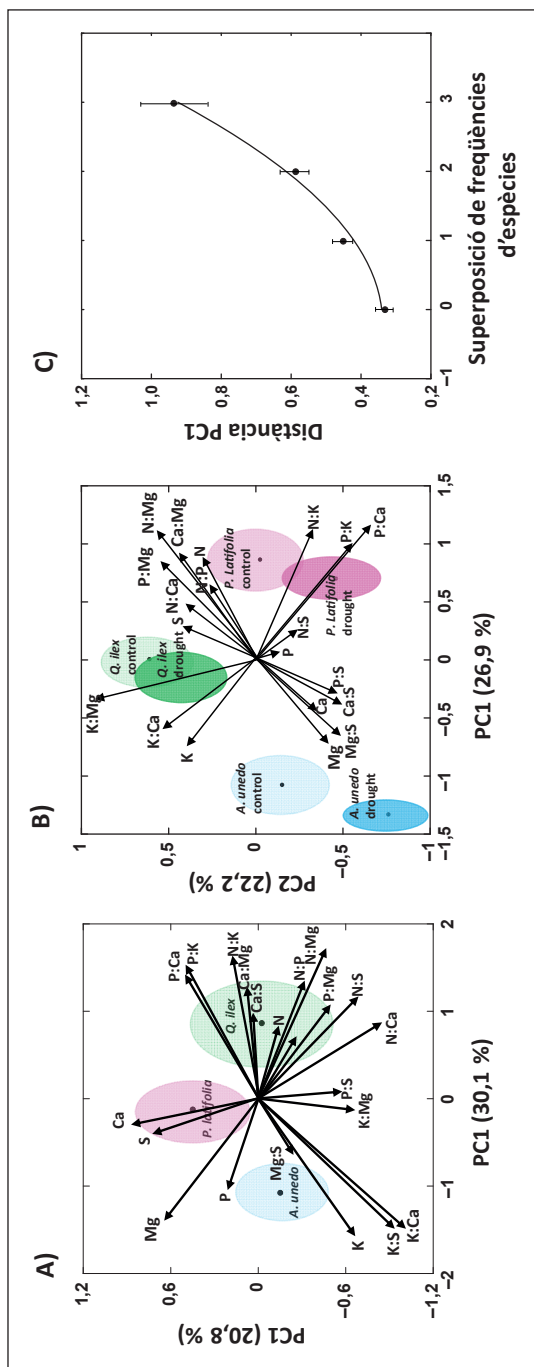


FIGURA 4. A) Segregació dels nínxols biogeoquímics entre espècies vegetals coexistents. Anàlisi dels elementomes foliars de tres arbres dominants (*Quercus ilex*, *Arbutus unedo* i *Phillyrea latifolia*) en un experiment de camp de manipulació climàtica en un bosc mediterrani perenne a les muntanyes de Prades (Catalunya). Es van traçar les puntuacions de les plantes per als dos primers components de l'anàlisi de components principals (PCA) realitzats amb concentracions foliars N, P, K, S, Ca, Mg i les seves ràtios com a variables. B) Canvis en el nínxol biogeoquímico en un experiment de sequera. Els intervals de confiança mitjana (95 %), representats mitjançant el·lipsis) de la interacció de les espècies per clima es representen al gràfic, de manera que es comparen les plantes de control amb aquelles sotmeses a una disminució del 20 % en la disponibilitat d'aigua durant sis anys en condicions de camp. C) Distàncies del PC1 de la PCA d'estequeometria foliar (concentracions foliars de N, P, K, S, Ca i Mg i les seves proporcions) en el conjunt de les dotze espècies mediterrànies més representatives del sud d'Europa en funció de la freqüència de parelles d'espècies cohabitant superposades (coincidència a la mateixa comunitat): sis espècies de fulla ampla —*Quercus ilex*, *Q. faginea*, *Q. pyrenaica*, *Q. suber*, *Castanea sativa* i *Eucalyptus globulus*— i sis espècies de fulla acicular —*Pinus halepensis*, *P. pinaster*, *P. nigra*, *P. pinea*, *Juniperus oxycedrus* i *J. thurifera*). 0, sense superposició; 1, superposició ocasional; 2, superposició moderada; 3, superposició freqüent.

Font: Elaboració pròpia basada en Rivas-Martínez *et al.* (2001), Bolos i Vigo (2001), Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals (2013) i Folch i Guillén *et al.* (1984).

$$BN_i = elementoma_i = (C:N:P:K:S:Mg:Ca:Mo \dots)_i$$

$$\Delta BN_{i-j} = (BNtax_i - BNtax_j) + \frac{\partial BNtax_i - \partial BNtax_j}{\partial Env}$$

$$\frac{\partial BNtax_i - \partial BNtax_j}{\partial Env} = \left[ \varnothing(Tax_i, Hom_i, Simp_i) - \varnothing(Tax_j, Hom_j, Simp_j) \right]$$

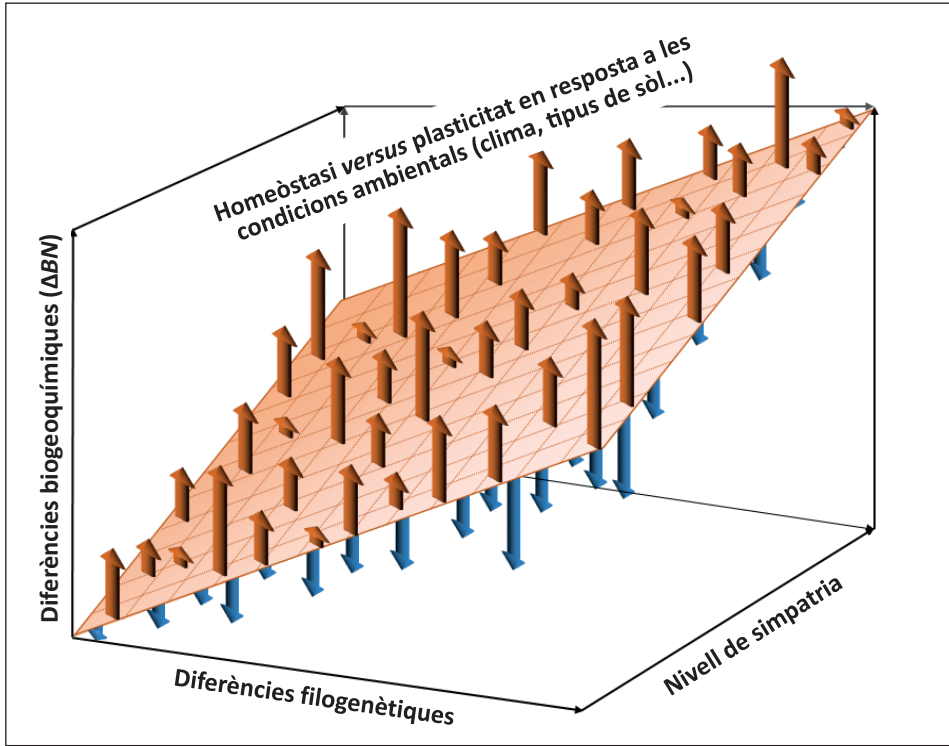


FIGURA 5. Distribució teòrica de les diferències biogeoquímiques entre espècies en funció de: 1) les seves distàncies filogenètiques, 2) el nivell de simpatria (freqüència de superposició en les seves àrees de distribució) i 3) la resposta homeostàtica o flexible a les condicions ambientals actuals (clima, característiques del sòl...). La superfície representa la distància biogeoquímica resultant de la distància filogenètica i el nivell de simpatria, i les fletxes representen la part de la distància biogeoquímica induïda per les condicions ambientals (clima, trets del sòl, veïns...).

FONT: Elaboració pròpia.

El nínxol biogeoquímic d'un tàxon és el resultat de la seva evolució taxonòmica i de la seva capacitat per a respondre als canvis en les condicions externes, que, en part, està determinada, també, taxonòmicament. Els canvis externs inclouen la disponibilitat de nutrients (incloent-hi el nivell de CO<sub>2</sub> atmosfèric), els canvis en la durada de la temporada de creixement, els règims de pertorbació i, a llarg termini, els canvis en les propietats del sòl. Aquesta capacitat per a respondre als canvis ambientals és, al seu torn, una funció de la taxonomia, l'homeòstasi i la simpatria (coexistència):

$$\begin{aligned} BN_i &= BNtax_i = elementoma_i = (C:N:P:K:S:Mg:Ca \dots)_i = \\ &= BNtax_i + \frac{\partial BNtax_i}{\partial Env} = BNtax_i + \emptyset(Tax_i, Hom_i, Simp_i), \end{aligned}$$

on:

$BNtax_i$  = nínxol biogeoquímic explicat per la taxonomia del tàxon  $i$ ,

$\frac{\partial BNtax_i}{\partial Env}$  = canvis en el  $BNtax_i$  del tàxon  $i$  explicats pels canvis ambientals,

$Tax_i$  = taxonomia del tàxon  $i$ ;  $Hom_i$  = homeòstasi-plasticitat del tàxon  $i$ ,

i  $Simp$  = coexistència-simpatria del tàxon  $i$  amb altres tàxons competidors ( $j$ ).

$$BN_j = BNtax_j = elementoma_j = (C:N:P:K:S:Mg:Ca \dots)_j$$

$$BN_j = BNtax_j + \frac{\partial BNtax_j}{\partial Env} = BNtax_j + \emptyset(Tax_j, Hom_j, Simp_j).$$

La distància  $BN$  entre els tàxons  $i$  i  $j$ ,  $\Delta BN_{i-j}$ , serà:

$$\begin{aligned} \Delta BN_{i-j} &= (BNtax_i - BNtax_j) + \frac{\partial BNtax_i - \partial BNtax_j}{\partial Env} = (BNtax_i - BNtax_j) + \\ &+ [\emptyset(Tax_i, Hom_i, Simp_i) - \emptyset(Tax_j, Hom_j, Simp_j)]. \end{aligned}$$

El concepte *nínxol biogeoquímic* és una extensió del concepte *nínxol ecològic* (Schoener, 1989) envers els components bioelementals de la vida. El nínxol biogeoquímic pretén establir, a partir de mesures internes de variables, l'adaptació morfològica i funcional als trets abiòtics i biòtics que defineixen la teoria del nínxol. Es basa en el fet que els diferents elements bioactius contribueixen de manera asimètrica a diferents funcions dels organismes i a diferents estructures morfològiques.

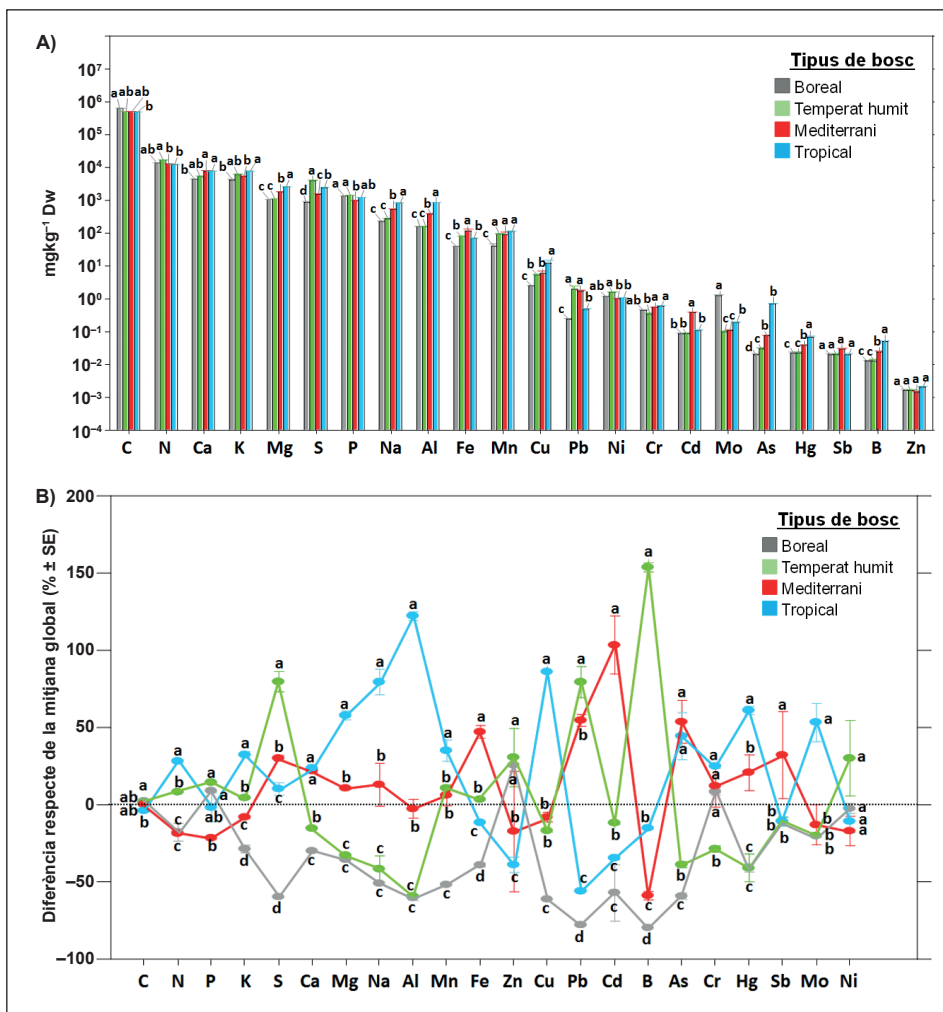


FIGURA 6. Elementoma, espectre complet de contingut bioelemental, de boscos boreals, humits, temperats, mediterranis i tropicals. A) Elements calculats a partir del web de dades científiques incorporades a la nostra base de dades GEU-CREAF (bosc boreal: 473 llocs i 1.890 arbres; bosc temperat humit: 2.882 llocs i 12.665 arbres; bosc mediterrani: 2.001 llocs i 2.901 arbres; bosc humit tropical: 1.100 llocs i 1.821 arbres). B) Els valors al gràfic B mostren la diferència de cada tipus de bosc en relació amb la mitjana global (% ± SE).

FONT: Elaboració pròpia.

El seu avantatge principal sobre altres conceptes teòrics de nínxol clàssic és que es pot caracteritzar per la composició mesurable en bioelements (l'elementoma) de l'organisme, l'espècie o la comunitat (figura 6). Així, aquest nínxol biogeoquímic quantitatiu es pot utilitzar per a millorar les projeccions sobre com les espècies respondran als canvis ambientals, sempre que es conegui la plasticitat de l'elementoma en un horitzó de temps determinat.

## **7. EVIDÈNCIES DE DADES OBSERVACIONALS**

### **7.1. *Taxonomia***

La hipòtesi del nínxol biogeoquímic se sustenta en evidències d'estudis recents. Les dades observacionals (Sardans i Peñuelas, 2014) proporcionen evidències que les espècies vegetals, animals i microbianes tenen el seu propi elementoma. Diferents grups d'espècies en diversos biomes climàtics tenen composicions bioelementals foliars i estequiometries diferents (Sardans *et al.*, 2015a i 2016; Sardans i Peñuelas, 2014). La composició bioelemental foliar de les espècies arbòries forestals, per exemple, s'ha correlacionat positivament amb la distància filogenètica entre els tàxons a escales geogràfiques diferents, des de la local fins a la continental (Sardans *et al.*, 2015a i 2016; Sardans i Peñuelas, 2014). La composició bioelemental foliar i l'estequiometria tendeixen, doncs, a diferir més entre espècies d'arbres filogenèticament distants que entre espècies filogenèticament properes (Sardans *et al.*, 2015b i 2016; Sardans i Peñuelas, 2014), en una demostració del primer procés subjacent a la hipòtesi biogeoquímica. L'estequiometria dels teixits vegetals sota una determinada condició climàtica i edàfica ve determinada, en part, per l'absorció de nutrients per part de la planta i per l'eficiència amb què la planta utilitza cada bioelement, tot això depenent de l'equilibri entre les diferents funcions vegetals que maximitzen l'aptitud de la planta en aquesta situació climàtica específica. Cada espècie i tàxon té el seu espai en la trama bidimensional formada pels dos primers components del PCA de la composició foliar i de les variables estequiomètriques (concentracions N, P, S, K, Ca i Mg i les seves proporcions) (vegeu l'exemple en la figura 4A).

### **7.2. *Plasticitat i canvis evolutius***

Els canvis en la disponibilitat i el subministrament mediambiental (per exemple, en la composició bioelemental del sòl o de l'aigua) poden afectar la composició bioelemental dels organismes, tal com s'observa a les plantes (He *et al.*, 2016; Salvaggiotti *et al.*, 2017) o als microbis (Frenken *et al.*, 2017). Les diferències que es donen al llarg del contínuum d'estratègies d'homeòstasi-plasticitat en la composi-

ció bioelemental i l'estequiometria entre individus, espècies i comunitats (figures 3 i 4) s'hauria de basar en un equilibri entre les adaptacions per tal de ser competitius en entorns estables *versus* el fet de tenir èxit en entorns menys estables. De fet, les concentracions més altes de N i P i els valors més baixos de la seva ràtio N:P coincideixen amb una gran plasticitat estequiomètrica de les espècies de plantes oportunistes (estratègia de la r) més important que en espècies de plantes competidores (estratègia de la K) (Yu *et al.*, 2011). El clima també pot explicar algunes de les variacions en la composició bioelemental dels teixits vegetals interespecífiques (Sardans *et al.*, 2015a i 2016; Zhang *et al.*, 2012), indirectament, a través dels controls climàtics sobre la disponibilitat bioelemental i, directament, amb un forçament dels trets relacionats amb l'elementoma. Els entorns amb una disponibilitat fluctuant de nutrients, en relació amb la vida de les espècies, però, afavoreixen els organismes amb més plasticitat estequiomètrica. La plasticitat estequiomètrica tendeix a disminuir en resposta a la fertilització a mesura que augmenta la riquesa de nutrients, tant en sistemes terrestres com aquàtics (Sistla *et al.*, 2015), fet que suggereix una posició diferent de les espècies en entorns rics en nutrients *versus* entorns pobres en nutrients en el contínuum homeòstasi-plasticitat.

Les espècies tenen estratègies estequiomètriques per a adaptar-se a entorns heterogenis (Sun *et al.*, 2017) i són capaces d'adaptar les seves composicions elementals a les de l'entorn després de diverses generacions (Turner *et al.*, 2017). Així, l'estequiometria del fitoplàncton sembla reflectir l'estequiometria oceànica a escala temporal geològica (Quigg *et al.*, 2003; Reinhard *et al.*, 2017). Les ràtios N:P de la comunitat microbiana es correlacionaven amb les ràtios N:P de la comunitat vegetal i del sòl (Cleveland i Liptzin, 2007; Kerkhoff i Enquist, 2006). La variació en el subministrament ambiental de P afecta l'expressió de gens altament conservats (per exemple, els del sistema de transport de fosfat), i l'adquisició, assimilació i assignació de P és genèticament variable (Jeyasingh i Weider, 2007). Els estudis de transcriptòmica d'algues (Grossman, 2000), microbis (Baek i Lee, 2007), plantes terrestres (Morcuende *et al.*, 2007) i, més recentment, d'herbívors (Jeyasingh *et al.*, 2011) també han mostrat que la disponibilitat de P influeix en l'expressió genètica. Aquests efectes en el subministrament de P han d'afectar l'eficàcia biològica i impulsar el canvi evolutiu. Jeyasingh *et al.* (2009) van observar que, en condicions d'índexs C:P baixos, els heterozigots per la fosfoglucosa isomerasa (Pg) de *Daphnia pulex* desplaçaven homozigots Pg, mentre que en condicions de ràtios elevades de C:P es va observar el contrari.

La disponibilitat i l'estequiometria dels bioelements poden, per tant, determinar l'expressió dels gens, l'estructura metabolòmica (Rivas-Ubach *et al.*, 2012) i la selecció fenotípica (Chowdhury *et al.*, 2015), i poden afectar genomes i convertir-se, així, en motors evolutius dels organismes i dels ecosistemes a llarg termini (Acquisti *et al.*, 2009). Per exemple, els mecanismes que controlen l'adquisició de P

són genèticament variables, i l'expressió dels gens que hi estan implicats es veu fortament afectada per l'oferta de P ambiental (Grossman, 2000; Jeyasingh *et al.*, 2011; Jeyasingh i Weider, 2007). La selecció en entorns amb molt baixa disponibilitat de N pot afavorir nous gens més rics en nucleòtids pobres en N (Acquisti *et al.*, 2009). L'evolució també es pot controlar influint directament en la qualitat de la matèria (per exemple, diferents proporcions de N:P disponibles per als genomes per a l'assignació òptima de N i P al DNA/RNA per tal de maximitzar l'eficàcia biològica (Peñuelas *et al.*, 2010)).

Les comunitats tenen més capacitat d'ajustar la seva estequiometria a les entrades de nutrients addicionals i a variacions en les condicions estequiomètriques que no pas les espècies (Danger *et al.*, 2008). A mode d'exemple senzill, només tenint en compte les concentracions de N i P i l'estequiometria, es pot observar que, quan s'afegeix P a una comunitat d'aigua dolça, es produeix un canvi en la composició comunitària en favor dels organismes fixadors de N, amb una posterior cascada de canvis cap a un nou equilibri en la composició de la comunitat (Davidson i Howarth, 2007). La identificació de la veritable causa ecològica i evolutiva de l'èxit d'una homeòstasi estequiomètrica alta o baixa o dels bioelements que es poden utilitzar com a indicadors de la composició bioelemental general, tant dels organismes com de les comunitats, sobre la base de funcions biològiques i ecològiques, és una necessitat i una gran oportunitat per a l'ecologia.

### 7.3. Coexistència

Recentment, s'han descrit diferències en la composició estequiomètrica foliar més grans entre espècies simpàtriques que entre espècies allopàtriques (Sardans *et al.*, 2015a i 2016), cosa que indica que la simpatria afegeix diferenciació als elementomes en un tercer procés bàsic del nínxol biogeoquímic. La freqüència de superposició de totes les comparacions dos a dos entre moltes espècies d'arbres es correlaciona amb les distàncies dels elementomes dels parells d'arbres corresponents (figura 4C), fet que corrobora aquest tercer procés. Diferents espècies d'herbes i arbusts que creixen en condicions climàtiques diverses i en comunitats amb composicions d'espècies diverses, mantenen diferents composicions foliars específiques de cada espècie, tot i que hi pot haver un desplaçament, una expansió o una concentració de l'espai biogeoquímic que ocupen (figura 7) depenent de les espècies coexistents (Tyrrell, 1999; Urbina *et al.*, 2017). L'ús que fan les espècies dels bioelements i la seva composició canvien en paral·lel a les variacions en el nínxol d'aquestes espècies, conforme a noves funcions òptimes que responen a noves condicions ambientals; la contracció, l'expansió i el desplaçament es complementen amb la construcció (especiació allopàtrica), l'extinció, la segregació i l'homogeneïtzació a llarg termini, tant per als nínxols estenoics com per als eurioics (figura 8).



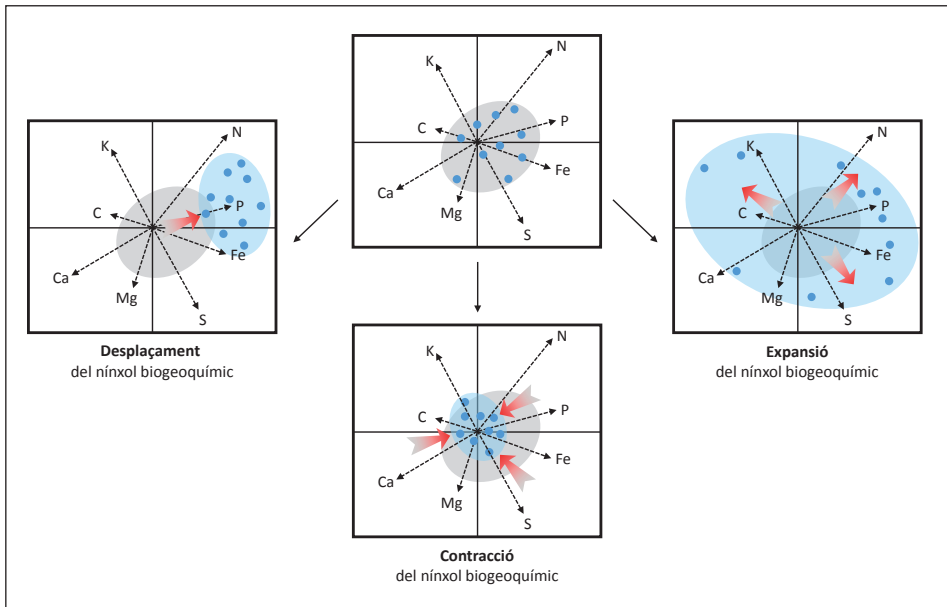


FIGURA 7. Tres possibles respostes del nínxol biogeoquímic als canvis a curt termini en les condicions ambientals: contracció, expansió o desplaçament.

FONT: Elaboració pròpia.

## 8. RETROALIMENTACIÓ AL MEDI AMBIENT

Les relacions entre l'evolució i la composició bioelemental dels ecosistemes són bidireccionals, ja que el subministrament de nutrients pot afectar els processos evolutius, però, alhora, els canvis imposats als processos evolutius també poden afectar el subministrament de nutrients. Com a resultat, les estequiometries de l'oceà i el sòl a llarga escala de temps podrien haver estat controlades parcialment per organismes (Hatton *et al.*, 2015; Lenton i Klausmeier, 2007; Tyrrell, 1999; Zederer *et al.*, 2017).

El suport més fort a la ràtio de Redfield prové del fet que la proporció N:P a les zones de mar obert dels oceans més importants és notablement similar a la relació N:P del plàncton (16:1). Això s'explica pel temps de residència d'aquests dos elements en l'oceà (104 anys), en relació amb el temps de circulació de l'oceà (103 anys) (Falkowski i Davis, 2004). Tanmateix, a més de les causes geoquímiques, els processos biològics també són subjacents a les proporcions de Redfield. La fixació de  $N_2$  pot tenir un paper important en la relació amb l'homeòstasi de la ràtio N:P a l'oceà (Ganeshram *et al.*, 2002; Kenesi *et al.*, 2009; Lenton i Watson, 2000; Tyrrell,

1999). Quan els nivells de contingut oceànic de la ràtio N:P queden massa baixos, la fixació de nitrogen augmenta mitjançant l'increment de la biomassa de fixadors  $N_2$ , i quan aquests fixadors  $N_2$  es descomponen o són menjats, la seva substància orgànica rica en N es converteix en amoni i nitrat dissolt en l'aigua, cosa que augmenta la ràtio N:P de l'aigua. Per contra, quan la proporció augmenta massa, les

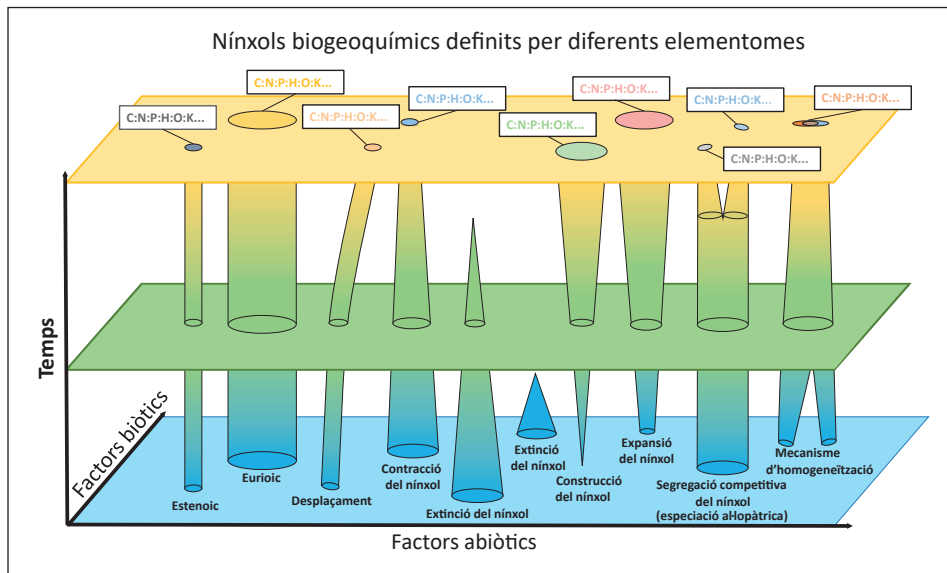


FIGURA 8. Possibles respostes del nínxol biogeoquímic a canvis a llarg termini en les condicions ambientals abiòtiques i biòtiques. Les espècies tenen una funció òptima relacionada amb les característiques del seu nínxol i, per tant, un ús i una composició òptims en bioelements. L'ús i la composició en bioelements de les espècies canvia paral·lelament als canvis del seu nínxol, d'acord amb les noves funcions òptimes sorgides de les noves condicions ambientals. La contracció, l'expansió i el desplaçament es complementen amb la construcció (aïllament al·lopàtric), l'extinció, la segregació i la compensació a llarg termini tant per als nínxols estenoics (distribució estreta) com per als euroics (distribució àmplia). Les comunitats resultants de les interaccions amb els canvis en les condicions abiòtiques i biòtiques estan encara més capacitades que les espècies individuals per a ajustar la seva estequiometria a un nou subministrament de nutrients i condicions estequiomètriques. Cada nínxol particular constitueix una posició funcional i física singular en l'ecosistema que pot variar en el temps en resposta als canvis en les variables abiòtiques (clima, perturbacions, com ara erupcions volcàniques, etc.) i també als canvis en els impactes i les retroalimentacions amb altres organismes amb els quals conviuen (factors biòtics). En aquest context, cada nínxol ha de determinar en cada moment un ús específic i particular de diferents bioelements. Això també ha de determinar un elementoma singular que acompanya les característiques de cada nínxol i de cada genotip i cada espècie a escala microevolutiva i macroevolutiva.

FONT: Elaboració pròpia.

entrades de fixació  $N_2$  disminueixen per la limitació de P en la fixació de  $N_2$  i, per tant, es restaura la proporció N:P de l'aigua. Aquest procés conferiria a P un control primari de la producció oceànica (Lenton i Klausmeier, 2007; Tyrrell, 1999).

La composició elemental del sòl també està controlada per les espècies de plantes (Zederer *et al.*, 2017), la microbiota del sòl (Hartman *et al.*, 2017) i les interaccions entre les plantes i la comunitat fúngica del sòl (les espècies de *Quercus* controlen la dinàmica dels nutrients i defineixen la composició i l'activitat de la comunitat fúngica del sòl del bosc (Chávez-Vergara *et al.*, 2016) i el tipus de fulla-raca (Hatton *et al.*, 2015)). Les coníferes acidifiquen el sòl i en redueixen la disponibilitat de nutrients (cations base i P) i, així, exclouen espècies amb un nínxol biogeoquímic diferent.

Per tant, hauríem d'esperar una retroalimentació constant entre els organismes i el seu entorn. La comprensió dels processos subjacents als canvis en la composició bioelemental de les espècies i la seva base genètica ens ajudarà a entendre les respostes dels organismes als canvis ambientals (Leal *et al.*, 2017; Yamamichi *et al.*, 2015) i, alhora, els efectes dels organismes sobre el funcionament i els serveis dels ecosistemes (Frisch *et al.*, 2014; Leal *et al.*, 2017). Actualment, seguim avançant cap a la comprensió i la identificació de la retroalimentació entre l'evolució de les espècies i els canvis en la composició bioelemental dels ecosistemes, i de com aquestes retroalimentacions interactuen i determinen els processos ecosistèmics i evolutius. Tanmateix, sembla que les dades que tenim a l'abast indiquen que la disponibilitat i l'ús dels bioelements a llarg termini poden determinar la selecció fenotípica i, per tant, la funció i organització dels ecosistemes i l'evolució de la vida, i fins i tot del medi ambient.

## **9. TOT APLICANT LES LLEIS DE LA VIDA A L'ESTUDI DEL CANVI GLOBAL. EL CAS DEL CANVI D'UN PERÍODE DOMINAT PER LA FERTILITZACIÓ A UN PERÍODE DOMINAT PER L'ESCALFAMENT**

Els humans estem alterant la disponibilitat de bioelements a la biosfera, però aquestes alteracions estan també subjectes a les lleis físiques, químiques i biològiques de la natura, a les lleis ecològiques. Per això, els efectes positius produïts per la fertilització de diòxid de carboni i de nitrogen sobre el segrest de carboni per part dels ecosistemes es poden frenar en el futur degut a les restriccions emergents de nutrients, sòl, pertorbacions, disponibilitat d'aigua i calor, que redueixen l'efecte d'aquesta fertilització.

Els humans estem fertilitzant fortament el planeta. Les activitats humanes provoquen l'augment de les concentracions atmosfèriques de diòxid de carboni ( $CO_2$ ) (IPCC, 2013) i de les entrades de N als ecosistemes (Galloway *et al.*, 2008). Aquesta fertilització condueix a més disponibilitat de C i N a la biosfera, i poten-

cia el metabolisme dels organismes. A més, l'escalfament (IPCC, 2013) està allargant els períodes de creixement a l'hemisferi nord (IPCC, 2014; Peñuelas i Filella, 2001). Aquests factors potencien el creixement de les plantes, que és un motor dels embornals de C, però no n'hi ha prou amb ell sol: cal que hi hagi compartiments dins dels ecosistemes on el C quedi retingut abans no sigui retornat cap a l'atmosfera, i les plantes són les que han d'assignar C cap a aquests compartiments de llarga durada. De fet, la magnitud dels embornals de C i la seva durada depenen tant de la velocitat d'augment de les aportacions de C com del temps de residència del C captat pels ecosistemes. Els canvis en aquests dos processos afectaran l'evolució futura dels embornals i, per tant, també del CO<sub>2</sub> atmosfèric i del clima. Per exemple, si s'alenteix i eventualment se satura l'entrada als dipòsits de carboni terrestres per part de la producció primària a causa de les restriccions nutricionals emergents que afecten la productivitat de les plantes, i si el temps de residència de l'excedent de carboni roman constant, llavors els embornals disminuiran lentament i eventualment desapareixeran. En canvi, si el temps de residència de carboni es fa més curt, per exemple en cas d'augment de la mortalitat de la biomassa o per un increment de l'assignació de carboni a reservoris de curta durada, com ara arrels fines i fulles, llavors els ecosistemes perdrien una part de la seva capacitat d'embornal encara que la seva productivitat continués augmentant. Exemples d'aquest últim cas es produeixen quan pertorbacions com el foc provoquen una reducció de llarga durada de la biomassa forestal i del carboni del sòl o l'exposició a la descomposició del carboni d'un sòl prèviament protegit. En el cas d'una pertorbació irreversible no seguida d'una recuperació de les reserves de carboni, no només hi ha una sortida inicial de CO<sub>2</sub> cap a l'atmosfera, sinó que es produeix, a més, la substitució d'un sistema de recirculació lent per un de velocitat de rotació ràpida, fet que redueix la capacitat de retenció a llarg termini; un exemple d'això és la conversió de terres forestals en terres de conreu. Els canvis en els temps de residència són a causa dels canvis en l'ús i la gestió del sòl, pertorbacions, canvis en l'assignació de carboni, descomposició i canvis en l'estructura dels ecosistemes. Els canvis passats, actuals i futurs dels embornals de carboni terrestres són resultat de la interacció entre un canvi global de la productivitat i canvis en els temps de residència del carboni en els ecosistemes. Tant la producció com els temps de residència responen al canvi de la disponibilitat de CO<sub>2</sub>, al clima i a la disponibilitat de nutrients (Fernández-Martínez *et al.*, 2016).

Les evidències actuals suggereixen que l'emmagatzematge de C al sòl i, per tant, els embornals de C al sòl augmenten a escala global, i que la fertilització amb CO<sub>2</sub> i N i l'escalfament (i canvis en altres variables climàtiques) provocats pels humans tenen un paper clau en aquest augment. Aquest embornal ha crescut ràpidament en les últimes cinc dècades, en congruència amb l'augment ràpid de les emissions de CO<sub>2</sub>, conseqüència de l'ús de combustibles fòssils i amb el canvi que

s'ha produït en els usos del sòl (Le Quéré *et al.*, 2016). A escala local, les estimacions obtingudes a partir dels registres a llarg termini de torres de flux mostren que la producció primària bruta (GPP, *gross primary production*) i la producció neta d'ecosistemes (NEP, *net ecosystem production*) han augmentat un 1 % anual des de 1995 fins a 2011 en vint-i-tres boscos d'Europa i els Estats Units (Fernández-Martínez *et al.*, 2017). Les observacions per satèl·lit mostren una tendència generalitzada al reverdiment en el 25-50 % de les zones amb vegetació durant els últims trenta anys, en comparació amb només el 4 % de les zones que mostren una disminució de la verdor (Zhu *et al.*, 2016). Alguns estudis basats en inventaris forestals també mostren un emmagatzematge del carboni cada vegada més gran en boscos tropicals intactes (Lewis *et al.*, 2009) i altres boscos (Pan *et al.*, 2011). Els estudis d'atribució a factors suggereixen que l'augment del CO<sub>2</sub> atmosfèric és el factor que més probablement està associat al reforçament creixent de l'embornal de carboni. Aquest és el cas de les localitats amb torres de flux a Europa i als Estats Units (Fernández-Martínez *et al.*, 2017), i l'augment també s'explica per les tendències globals de reverdiment (Zhu *et al.*, 2016), en què les simulacions factorials amb els models d'ecosistemes globals suggereixen que la fertilització amb CO<sub>2</sub> explica el 70 % de la tendència al reverdiment; la deposició de nitrogen hi contribueix amb un 9 %; el canvi climàtic, amb el 8 %, i el canvi de cobertes del sòl, amb el 4 %. L'efecte global relativament petit del canvi climàtic és degut al fet que els efectes del clima s'oposen regionalment entre si, mentre que l'efecte de fertilització de CO<sub>2</sub> és més uniforme i constant en tots els biomes. Les anàlisis de dades d'inventaris forestals també han conclòs que l'augment actual de les reserves de carboni a la biomassa dels boscos europeus i nord-americans només es pot explicar per una contribució d'un CO<sub>2</sub> creixent que incrementa la producció (Bellassen *et al.*, 2011; Zhang *et al.*, 2013). Aquestes dades, juntament amb resultats d'experiments a curt termini sobre fertilització amb CO<sub>2</sub> i escalfament, malgrat les seves mancances, confirmen la teoria d'una millora de la producció en resposta a un increment del CO<sub>2</sub> (Dieleman *et al.*, 2012; Niu *et al.*, 2013; Zeng i Wang, 2015). El fet que l'embornal residual global al sòl hagi augmentat en les últimes tres dècades, que les torres de flux mostrin increments a llarg termini de NEP i que les dades de teledetecció i d'inventaris forestals mostrin un embornal més gran en la majoria de les regions, suggereix que el temps de residència de l'excés de carboni no s'ha reduït significativament en les darreres dècades, si més no amb una magnitud suficient per a compensar l'emmagatzematge de carboni induït per la productivitat.

Tanmateix, ara hi ha indicis que aquestes tendències d'augment dels embornals es poden estar alentint. Aquí assenyallem quins són aquests indicis per a, posteriorment, discutir les possibles limitacions subjacents a un increment de l'eficàcia dels embornals de carboni per a la fertilització (limitacions de nutrients clau com el P, disminució de la sensibilitat a l'escalfament, respostes negatives a les

temperatures mínimes ( $T_{\min}$ ) i les onades de calor, sequeres, incendis, canvis en els usos del sòl i les seves seqüeles, collites i perturbacions climàtiques i humanes que condueixen a reduccions de temps de residència del C). Aquesta discussió finalment ens condueix a plantejar la hipòtesi que un debilitament a llarg termini de l'embornal natural al sòl en relació amb les emissions de  $\text{CO}_2$  a partir de combustibles fòssils pot conduir fins al començament d'una transició antropocènica d'un període dominat per la fertilització de la vegetació fins a un període dominat per restriccions climàtiques i de nutrients en el futur creixement de les plantes, i amb impactes del canvi climàtic més importants.

## 10. INDICIS DE L'ALENTIMENT DEL CREIXEMENT DELS EMBORNALS

A tot el món, i particularment a les latituds septentrionals, la diferència entre les concentracions mínimes i màximes anuals de  $\text{CO}_2$  (l'amplitud) ha anat augmentant des dels anys seixanta. Això sembla, principalment, conseqüència de l'augment del creixement de les plantes al nord. La forta estacionalitat de la producció primària bruta i la respiració dels ecosistemes provoquen una amplitud mitjana més gran de  $\text{CO}_2$  a les altes latituds septentrionals que a les latituds baixes. Les anàlisis d'aquests registres de concentració atmosfèrica de  $\text{CO}_2$  a llarg termini de les estacions de Mauna Loa a Hawaii i Point Barrow a Alaska mostren que la sensibilitat de l'amplitud anual de  $\text{CO}_2$  per a un increment d'1 ppm de  $\text{CO}_2$  es va reduir a 0 el 2015, mentre que la sensibilitat per escalfament es va reduir a 0 ja a principi dels anys noranta i actualment és negativa, especialment a les latituds més septentrionals (figura 9). Aquestes tendències suggereixen que els ecosistemes terrestres responen més dèbilment al creixement continuat del  $\text{CO}_2$  atmosfèric (efecte de fertilització) i que també estan disminuint els efectes positius de l'escalfament en altes latituds, que condueixen a unes taxes d'absorció de carboni més importants.

Entre les dues primeres dècades i les dues darreres dècades del registre de Mauna Loa, la ràtio entre l'embornal del sòl i les emissions de combustibles fòssils i de canvis en els usos del sòl va disminuir de  $0,34 \pm 0,08$  a  $0,28 \pm 0,05$  ( $p = 0,09$ ), la qual cosa suggereix un lleuger decreixement de l'eficiència dels ecosistemes naturals a l'hora d'absorbir les emissions (taula 1). Aquesta disminució en l'eficiència dels embornals terrestres es va produir malgrat l'erupció del Pinatubo (que va provocar un breu augment dels embornals de carboni). Encara que els embornals de C segueixen augmentant, el flux combinat de l'embornal de  $\text{CO}_2$  entre l'oceà i els continents per unitat de  $\text{CO}_2$  atmosfèric per sobre dels nivells preindustrials ha disminuït un terç entre 1959 i 2012 (Raupach *et al.*, 2014), cosa que implica que els embornals de  $\text{CO}_2$  augmenten més lentament que l'excés de  $\text{CO}_2$ .

L'anàlisi de  $\delta^{13}\text{C}$  dels anells dels arbres i del seu creixement durant els darrers quaranta anys en quaranta-set localitats, que cobreixen tots els tipus principals de

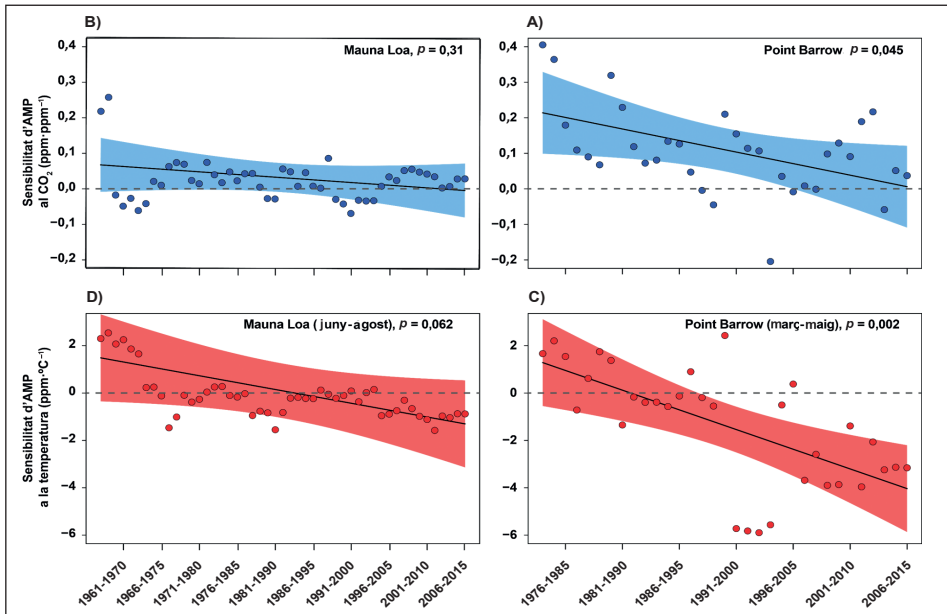


FIGURA 9. Sensibilitat de l'amplitud anual (AMP) al  $\text{CO}_2$  i a la temperatura a les estacions de Point Barrow (A, C) i Mauna Loa (B, D). L'AMP és la diferència entre les concentracions de  $\text{CO}_2$  atmosfèric anuals mínimes i màximes. Per a realitzar aquestes anàlisis de sensibilitat, es va utilitzar la concentració de  $\text{CO}_2$  atmosfèric mitjà mensual per a observatoris de Mauna Loa (1958-2015) i Point Barrow (1974-2015), dades proporcionades per la Scripps Institution of Oceanography (programa Scripps  $\text{CO}_2$ ) i la National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), Earth System Research Laboratory and Global Monitoring Division (<http://www.esrl.noaa.gov/gmd>), respectivament. Es va calcular l'AMP com la diferència en la concentració de  $\text{CO}_2$  entre el mes amb més concentració de  $\text{CO}_2$  i el mes amb menys concentració de  $\text{CO}_2$ , dins del mateix any. També hem descarregat les dades de temperatura mitjana mensual dels continents del conjunt Complete Berkeley Dataset (<http://berkeleyearth.org/land-and-ocean-data/>) i la temperatura mitjana mensual dels continents i els oceans de l'hemisferi nord de la base de dades de temperatura superficial de la NASA GISS (<http://data.giss.nasa.gov/gistemp/>). Per ambdues bases de dades de temperatura, vam calcular les temperatures de primavera (març-maig) i estiu (juny-agost). A continuació, vam ajustar els models de mínims quadrats generalitzats (GLS, *generalized least squares*), en els quals la variable de resposta era l'AMP i les variables de predicció eren concentracions anuals mitjanes de  $\text{CO}_2$  i les temperatures de primavera i estiu, tot considerant l'autocorrelació temporal per al «lag 1». Vam executar repetidament aquests models per un interval mòbil de temps de deu anys des del principi fins al final de la sèrie temporal de cada observatori. Per cada període de deu anys analitzat, es van extreure les estimacions del model de  $\text{CO}_2$  (és a dir, la sensibilitat de l'AMP a l'augment del  $\text{CO}_2$ ) i la temperatura de primavera i estiu (és a dir, la sensibilitat de l'AMP a l'escalfament). A continuació, es van utilitzar aquestes estimacions com a variables de resposta en models GLS ajustats corregits per l'autocorrelació temporal, per tal de calcular les tendències en la sensibilitat al  $\text{CO}_2$  i a la temperatura. Per a Mauna Loa vam fer servir dades de temperatura de les bases de dades de Berkeley (global), mentre que per a Point Barrow vam emprar les de la NASA GISS (hemisferi nord).  
FONT: Peñuelas *et al.* (2017).



TAULA 1

*Emissions mitjanes de combustibles fòssils ( $\text{Pg C y}^{-1}$ ), emissions de canvi en els usos del sòl, els embornals terrestres residuals i la ràtio entre els embornals terrestres residuals i les emissions derivades dels usos del sòl i de l'ús de combustibles fòssils, als anys seixanta i setanta i els últims vint anys. Les desviacions estàndard de les quatre finestres de cinc anys de cada període es presenten entre parèntesis. El canvi en la ràtio dels embornals terrestres residuals i les emissions és significatiu a  $*p = 0,09$  (t-test).*

|           | <i>Emissions<br/>de combustibles<br/>fòssils</i> | <i>Emissions<br/>de canvis d'usos<br/>del sòl</i> | <i>Embrenals<br/>terrestres</i> | <i>Ràtio entre els<br/>embrenals<br/>terrestres<br/>i les emissions</i> |
|-----------|--------------------------------------------------|---------------------------------------------------|---------------------------------|-------------------------------------------------------------------------|
| 1960-1979 | 3,88 (0,14)                                      | 1,44 (0,35)                                       | 1,71 (0,49)                     | 0,32 (0,08)                                                             |
| 1996-2015 | 8,42 (0,35)                                      | 1,50 (0,35)                                       | 2,68 (0,57)                     | 0,28 (0,05)*                                                            |

FONT: Elaboració pròpia.

biomes forestals, inclosos els biomes boreals, humits, mediterranis, semiàrids i tropicals, també mostra que el creixement dels arbres en aquests llocs no ha augmentat significativament, tot i l'augment de les concentracions atmosfèriques de  $\text{CO}_2$  en més de 50 ppm i un augment del 20,5 % en l'eficiència d'ús d'aigua (Peñuelas *et al.*, 2011). Aquest fet suggereix que hi ha altres factors que contraresten els beneficis potencials de creixement d'un món ric en  $\text{CO}_2$  en molts dels llocs estudiats (Peñuelas *et al.*, 2011). S'han trobat resultats similars per als arbres tropicals (Sleen *et al.*, 2014). També hi ha altres estudis basats en inventaris forestals que suggereixen una disminució en la taxa de l'embornal als boscos europeus (Nabuurs *et al.*, 2013), als boscos tropicals intactes (Pan *et al.*, 2011) i en l'acumulació de biomassa de boscos amazònics (Brienen *et al.*, 2015). Les possibles explicacions d'aquest descens són les temperatures nocturnes més altes als tròpics, que condueixen a una respiració de l'ecosistema més gran (Anderegg *et al.*, 2015) i a una mortalitat de la biomassa més important (Brienen *et al.*, 2015). Altres estudis (Piao *et al.*, 2014 i 2017) també han informat d'un debilitament del control de la temperatura sobre les variacions interanuals de l'absorció de carboni durant la primavera en les terres del nord durant els darrers disset anys i suggereixen que és atribuïble a la disminució de la resposta a la temperatura de la producció primària neta de primavera (NPP) en comptes de canvis en la respiració heteròtrofa o en els patrons de transport atmosfèric. La reducció del refredament durant el repòs vegetatiu i la limitació de la llum són possibles mecanismes que contribueixen a la pèrdua de la resposta a l'escalfament de l'NPP. Queda pendent resoldre la pregunta de si a les regions on els embornals de carboni es poden estar alentint, aquest fet és degut a una productivitat estancada o a la reducció dels temps de residència.



Els estudis ecològics no han demostrat plenament la universalitat de l'efecte de fertilització de  $\text{CO}_2$ , mentre que diversos estudis han documentat bé els efectes negatius de l'escalfament i la sequera sobre l'emmagatzematge de carboni dels ecosistemes (figura 10). Els impactes de l'escalfament i la sequera en els ecosistemes terrestres són negatius quan l'augment de la demanda d'evaporació i la disminució de la disponibilitat d'aigua del sòl augmenten l'efecte de l'estrès de la sequera i la mortalitat. Als tròpics es produeix també l'impacte negatiu de l'increment probable de temperatures per sobre del que és òptim, fet que faria disminuir la GPP i l'NPP. De fet, les temperatures òptimes (Cordell *et al.*, 2008) als boscos tropicals són properes als valors actuals. A les latituds mitjanes i a les regions boreals, un possible impacte negatiu addicional prové de l'augment del risc d'incendi durant les estacions seques. A les regions boreals i àrtiques, amb grans reserves de carboni al sòl, l'escalfament fa incrementar la respiració del sòl i la pèrdua de carboni també del sòl, a partir de les reserves de carboni congelat. Per cada grau d'escalfament, es calcula que s'alliberen aproximadament 30 Pg de carboni del sòl a l'atmosfera, o al voltant de 2-3 vegades més que les emissions anuals degudes a les activitats humanes (Carney *et al.*, 2016; Crowther *et al.*, 2016). La pèrdua de carboni del permagel només pot ser compensada parcialment per increments beneficiosos de la temperatura sobre el creixement dels arbres dels boscos boreals i per l'allargament dels períodes de creixement degut a un fort escalfament en aquestes regions.

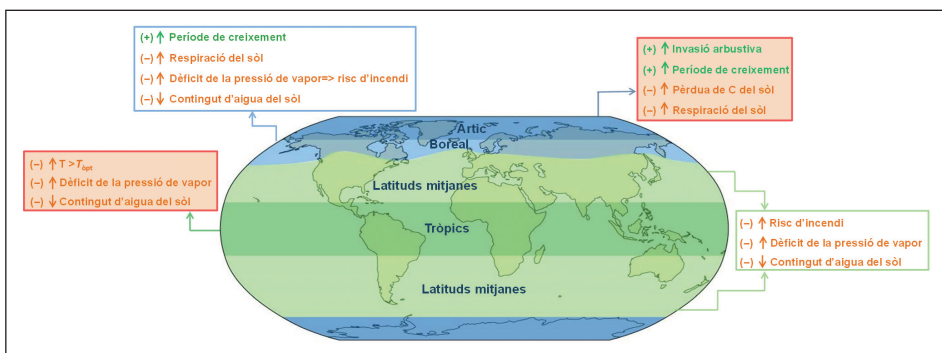


FIGURA 10. L'escalfament impacta en l'emmagatzematge de C als tròpics, a les latituds mitjanes, a les zones boreals i a les àrtiques. Els impactes positius es representen amb color verd i els negatius en vermell.  $T_{opt}$  = temperatura òptima. La biomassa forestal tropical i les torberes i el carboni congelat d'altres latituds es ressalten en rectangles vermells, ja que acumulen quantitats molt més grans de C, de manera que petits percentatges de pèrdua allí representen quantitats més grans de pèrdues de C que els improbables grans percentatges de pèrdues de biomassa forestal temperada i boreal.

FONT: Elaboració pròpia.

Les dues reserves de carboni més grans i més vulnerables són: 1) la biomassa forestal tropical vulnerable a la sequera (Davidson *et al.*, 2004) i l'augment de la temperatura (Corlett, 2016) (encara que aquest aspecte és encara controvertit (Salska *et al.*, 2007)), i 2) les reserves de carboni del sòl boreal i àrtic vulnerables a l'escalfament i a la descongelació (Schuur *et al.*, 2009). La biomassa forestal tropical i el carboni del sòl tenen uns 400 Pg C, mentre que les torberes tropicals del sud-est asiàtic, vulnerables als incendis, tenen al voltant de 100 Pg C (Gruber *et al.*, 2004). Les existències de carboni congelades són d'uns 1.600 Pg C, entre els quals de 130 a 160 Pg C són vulnerables a la pèrdua induïda pel clima (Schuur *et al.*, 2009 i 2015). En comparació amb aquests grups de carboni grans i potencialment vulnerables, la biomassa de boscos temperats té només 41 Pg C i els boscos panboreals, 50 Pg C (Pan *et al.*, 2011). Així, la pèrdua plausible del 10 % de la biomassa forestal tropical, o de 37-174 Pg C del carboni congelat en altes latituds cap al 2100 (Schuur *et al.*, 2015), representa una quantitat de carboni comparable amb la poc probable pèrdua del 100 % de la biomassa forestal temperada i boreal.

Totes aquestes dades observacionals suggereixen que, tot i que encara continuï augmentant la magnitud dels embornals, s'està produint una disminució en l'eficiència dels embornals de carboni en l'eliminació de l'excés de CO<sub>2</sub> atmosfèric. Juntament amb l'evidència experimental que els efectes de l'augment del CO<sub>2</sub> atmosfèric en el creixement de les plantes sovint mostren una saturació de l'efecte de fertilització de CO<sub>2</sub> (Norby *et al.*, 2010; Reich i Hobbie, 2012), les dades suggereixen que existeixen límits en la capacitat de tamponament de la biosfera. Les evidències indiquen una desacceleració dels efectes de fertilització de CO<sub>2</sub> i N en el segrest de carboni dels ecosistemes i una ràpida aparició d'impactes negatius del canvi climàtic global en els ecosistemes, que poden conduir a un canvi d'un període dominat per la fertilització a un altre període caracteritzat per una fertilització saturada i un fort canvi climàtic. És a dir, els impactes futurs de l'escalfament en els embornals seran molt probablement més grans que els beneficis de la fertilització del CO<sub>2</sub>, degut a les limitacions de nutrients i del clima, a la gestió i a les pertorbacions que redueixen l'augment de les reserves de carboni i, per tant, el seu potencial de segrest.

## **11. PROBABLES LIMITACIONS PER A LA MILLORA DELS EMBORNALS DE CARBONI**

Diversos factors poden limitar la millora dels embornals de carboni (figura 11). La disponibilitat de nutrients com el P o el K, una reducció en la sensibilitat a l'increment de CO<sub>2</sub> i a l'escalfament, respostes negatives a la  $T_{\min}$  i a les ones de calor, a la sequera, a la contaminació atmosfèrica i als incendis, canvis en els usos del sòl, les collites, o les pertorbacions climàtiques i humanes que condueixen a reduccions en els temps de residència, en són alguns exemples.

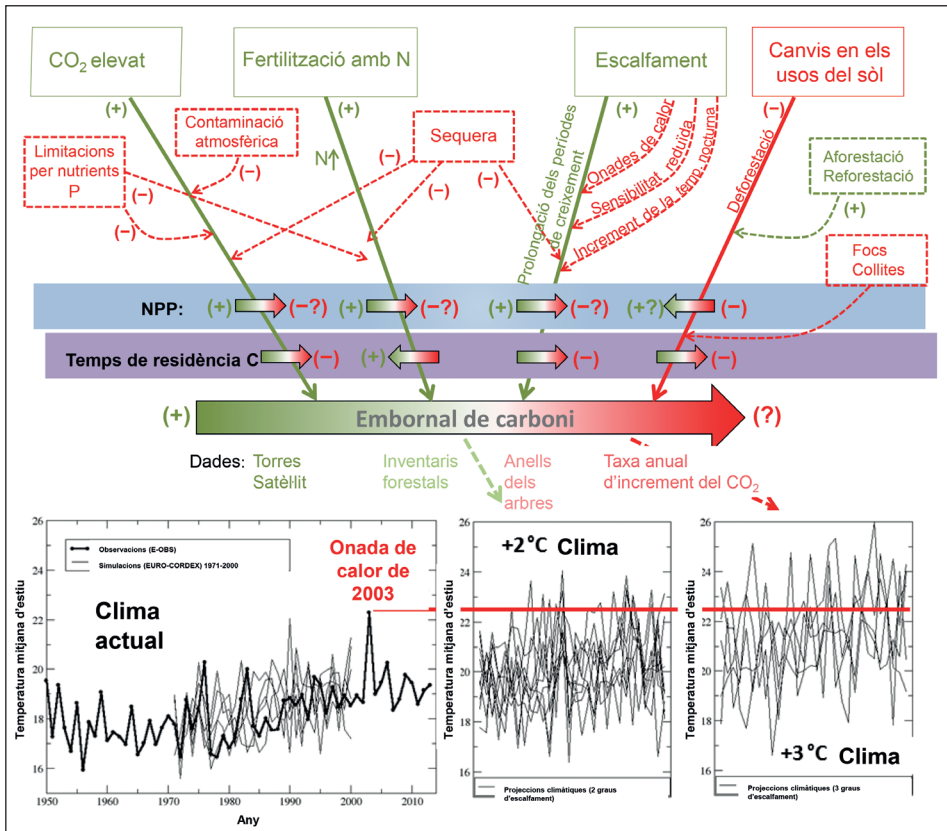


FIGURA 11. Esquemes per als impactes i les retroalimentacions dels motors del canvi global sobre els embornals de carboni mitjançant canvis en la productivitat i el temps de residència del C. Les línies contínues indiquen com es considera actualment que funcionen i les línies discontinúes indiquen com funcionen realment o com poden funcionar en un futur que tendeix cap a la saturació. Els motors del canvi global poden ajudar a mantenir el clima dins de límits sostenibles, en funció de les seves respectives fortaleeses, i poden ajudar a evitar canvis bruscos com, per exemple, passar d'un escenari d'escalfament de 2 °C, en el qual el clima d'estiu d'Europa encara tindria en rars ocasions onades de calor com la de 2003 (6%), fins a un escenari d'escalfament de 3 °C, amb onades de calor com la de l'estiu de 2003 que es produirien cada quatre anys. El panell inferior de la figura mostra observacions (E-OBS69) i projeccions climàtiques regionals (EURO-CORDEX70) de temperatures mitjanes d'estiu a la zona de París, i defineix els períodes de temperatura segons la metodologia utilitzada per al projecte IMPACT2C, descrita a Vautard *et al.* (2014). Vegeu, també, l'atles IMPACT2C (<https://www.atlas.impact2c.eu/en/>).  
FONT: Peñuelas *et al.* (2017).

### 11.1. *Nutrients clau*

Els augments antropogènics del CO<sub>2</sub> i la deposició de nitrogen atmosfèric no coincideixen amb un augment similar en les entrades d'altres nutrients clau com són el fòsfor i/o el potassi. Una simple aproximació al balanç de masses de les demandes d'NPP i de C ja ens indica que la disponibilitat limitada de P i els corresponents desequilibris N:P provocaran una eliminació de CO<sub>2</sub> als ecosistemes terrestres durant aquest segle menor de la que actualment preveuen els models biogeoquímics i del sistema terrestre (ESM, *earth system models*) (Peñuelas *et al.*, 2013b; Wieder *et al.*, 2015). Les modificacions que el canvi climàtic produeix en la mineralització i en altres processos que regeixen el reciclatge de nutrients suposen una gran incertesa pel que fa a la quantitat de nutrients disponibles per a l'acumulació de nova biomassa (Peñuelas *et al.*, 2013b). Tanmateix, una demanda biològica creixent de P probablement superarà les entrades de P exògenes, cosa que suggereix que el reciclatge accelerat de les reserves de P existents serà crucial per a mantenir la productivitat i també els embornals de carboni. L'augment de la quantitat de P a partir de la meteorització també és possible en condicions de fort escalfament, però els efectes de l'escalfament climàtic sobre la dinàmica del P són encara menys coneguts. Per tant, els canvis en la disponibilitat futura de P són incerts, però les evidències actuals suggereixen una escassetat general d'aquest nutrient, que actuarà com un factor limitant per a satisfer la demanda pel creixement de plantes (Peñuelas *et al.*, 2013b; Vitousek *et al.*, 2010; Wieder *et al.*, 2015). Es necessita una millor comprensió dels factors que regulen els intercanvis al sòl entre les reserves de P «disponibles» i «no disponibles». A més, és necessària una millor quantificació de com la limitació de N restringeix els embornals de C malgrat la fertilització de CO<sub>2</sub>, tant per la limitació en l'augment d'NPP com per una menor assignació a la fusta, ja que les plantes es veuen obligades a assignar recursos al sòl per a obtenir N per NPP.

### 11.2. *Sensibilitat reduïda a l'escalfament i respostes negatives a la T<sub>min</sub> i a les onades de calor*

L'escalfament allarga les estacions de creixement a les latituds del nord, però la resposta aparent a l'escalfament climàtic en el desplegament de la fulla (expressada en dies d'avançament del desplegament de fulles per °C d'escalfament) ha disminuït un 40 % des de 1980 fins a 2013 als boscos caducifolis d'Europa (Fu *et al.*, 2015). La reducció de la sensibilitat és parcialment atribuïble a la reducció del refredament hivernal i a altres mecanismes, com ara la limitació del fotoperíode (Korner i Basler, 2010), que pot arribar a ser limitant, en darrera instància, quan el desplegament de les fulles es produeix massa aviat en l'estació, cosa que produeix una desacceleració de l'avançament de la fenologia de l'arbre de primavera.

A més, l'índex de vegetació de diferència normalitzada (NDVI, *normalized difference vegetation index*), un indicador de la verdor de la vegetació basat en dades obtingudes per satèl·lit, es correlaciona negativament amb  $T_{\min}$  en regions boreals de l'hemisferi nord (Peng *et al.*, 2013). Es van detectar patrons similars en mapes d'intercanvi net de  $\text{CO}_2$  terrestre obtinguts a partir d'una inversió atmosfèrica d'alta resolució (Peng *et al.*, 2013). A més, l'anàlisi de registres a llarg termini de la concentració de  $\text{CO}_2$  atmosfèric de l'estació Point Barrow ( $71^\circ\text{N}$ ) a Alaska suggereix que l'amplitud anual dels valors de la concentració atmosfèrica de  $\text{CO}_2$  incrementa un  $28 \pm 11\%$  per una anomalia de  $+1^\circ\text{C}$  en la  $T_{\max}$  de maig a setembre en terres al nord de la latitud  $51^\circ\text{N}$ , però va disminuir un  $34 \pm 14\%$  per una anomalia de  $+1^\circ\text{C}$  en la  $T_{\min}$ . Aquesta asimetria és especialment important donat que les dades de temperatura del segle passat mostren un escalfament  $40\%$  més ràpid en la temperatura nocturna ( $T_{\min}$ ) que en la diürna ( $T_{\max}$ ) (IPCC, 2013), tot i que aquest efecte és incert per al futur per les fortes reduccions d'aerosols que suggereixen els escenaris climàtics de les trajectòries de concentracions representatives (RCP, *representative concentration pathways*). Aquestes múltiples evidències suggereixen que l'asimetria en l'escalfament diürn-nocturn és un procés important que afecta els ecosistemes terrestres. Les temperatures nocturnes més altes provoquen un augment de la respiració nocturna, amb implicacions importants per al cicle del carboni.

Les onades de calor regionals severes també és probable que siguin més freqüents en un clima canviant (Meehl i Tebaldi, 2004; Seneviratne *et al.*, 2012) (figura 3), i el seu impacte negatiu en el segrest terrestre de carboni pot arribar a ser també important. Per exemple, la sequera i l'onada de calor de 2003 van fer disminuir la producció primària bruta europea en un  $30\%$ , fet que va provocar una font anòmla neta de  $\text{CO}_2$  ( $0,5 \text{ Pg C y}^{-1}$ ) a l'atmosfera; aquest efecte equival a revertir quatre anys de segrest net de carboni als ecosistemes del continent europeu (Ciais *et al.*, 2005). Sovint, les onades de calor es produeixen alhora que es donen seques en latituds mitjanes, les quals poden explicar alguns dels impactes produïts (Dreesen *et al.*, 2014; Wolf *et al.*, 2016). L'estiu de 2003 es va caracteritzar per condicions seques i càlides. Per al cicle del carboni, és més probable que les condicions de sequera fossin les que afectessin més les anomalies netes de carboni (Gratier *et al.*, 2007).

### 11.3. Sequeres

Una sèrie de grans seques en latituds mitjanes també ha contribuït al debilitament de la taxa de creixement dels embornals de carboni terrestre en les últimes dècades (Angert *et al.*, 2005; Ciais *et al.*, 2005). Aquestes seques a gran escala han reduït l'NPP estacional en aquestes àrees i han afeblit l'embornal terrestre de carboni. No obstant això, les pèrdues en la producció estival es poden compensar

amb guanys en la producció durant la primavera (Wolf *et al.*, 2016) i la tardor (Dreesen *et al.*, 2014). D'aquesta manera, la resposta de l'NPP a la sequera dependrà del moment en què aquesta es produeixi dins del període de creixement i de la capacitat de l'ecosistema de resistir la sequera (per exemple, arrels profundes i eficiència en el control dels estomes). Hi ha una dificultat inherent per a quantificar les sequeres i una gran variabilitat en les seves projeccions; malgrat aquestes limitacions, hi ha regions on s'espera que la sequera augmenti. En altres regions, malgrat la incertesa en les projeccions, no es pot dir que hi hagi risc de sequera baix, ja que els escenaris potencials inclouen grans augments de la sequera tant en regions agrícoles com en ecosistemes clau (Orlowsky i Seneviratne, 2013). De fet, s'espera que augmenti la mortalitat dels arbres i la pèrdua dels boscos en condicions més càlides i més seques (Allen *et al.*, 2015). Més enllà de les restriccions produïdes per la sequera als embornals de carboni terrestres en latituds mitjanes, les regions tropicals, i particularment l'Amazònia, han estat sotmeses durant l'última dècada a nivells de sequera sense precedents, amb una reducció associada al creixement dels embornals de carboni (Doughty *et al.*, 2015; Zscheischler *et al.*, 2014).

#### **11.4. Incendis, canvis en l'ús del sòl, collites i alteracions climàtiques i humanes: reduccions dels temps de residència**

El canvi climàtic causat per l'ésser humà i les concentracions elevades de CO<sub>2</sub> també poden reduir els temps de residència a través de vies complexes i poc conegudes. Per exemple, hi ha proves que demostren que, sota el futur escalfament global, les perturbacions degudes a incendis augmentaran en diverses regions, com ara les que tenen clima mediterrani, cosa que donarà lloc a un menor temps de residència de carboni del sòl i, per tant, a una reducció de la capacitat de l'embornal de la biosfera terrestre.

Un CO<sub>2</sub> atmosfèric més elevat en el futur pot reduir els temps de residència tot accelerant la competència i la mortalitat als boscos, i afavorint la descomposició del carboni del sòl a través de l'entrada de matèria orgànica fresca (Ciais *et al.*, 2013). Concentracions elevades de CO<sub>2</sub> fan augmentar la taxa de reciclatge del sòl, i d'aquesta manera el potencial de segrest addicional de C al sòl queda limitat (Groenigen *et al.*, 2017). Tanmateix, l'efecte de fertilització del CO<sub>2</sub> produeix matèria orgànica del sòl amb una qualitat inferior en nutrients (ràtios C:N i C:P més elevades), cosa que bloqueja la descomposició però augmenta encara més la limitació de nutrients en l'absorció de carboni per part de les plantes. A més d'afavorir el creixement de les parts aèries de les plantes, diversos experiments d'enriquiment de diòxid de carboni a l'aire lliure (FACE, *free-air CO<sub>2</sub> enrichment*) van mostrar un increment de l'assignació de C a les parts subterrànies (Norby *et al.*, 2010), de manera que el carboni no s'emmagatzemava en un compartiment de

llarga durada, tot i que les arrels fines de les plantes s'acabin convertint, en part, en matèria orgànica del sòl, que a més també inclou components de llarga durada. No obstant això, aquests experiments són de curta durada, de manera que els canvis d'emmagatzematge a llarg termini no s'han pogut quantificar realment.

A més dels canvis atmosfèrics i climàtics, la majoria dels canvis en els usos del sòl, els incendis i les collites, que s'espera que augmentin en el futur (IPCC, 2013; Pechony i Shindell, 2010; Ray i Foley, 2013), redueixen els temps de residència, cosa que disminueix la capacitat de retenció de la biosfera terrestre.

## 12. MODELITZACIÓ

La saturació potencial o l'augment més lent de la capacitat de retenció dels ecosistemes terrestres, o fins i tot la seva transició cap a esdevenir una font de CO<sub>2</sub>, més enllà del que es reflecteix en diversos ESM, mostra la rellevància excepcional de les polítiques climàtiques, centrades, ara, a assolir els objectius de temperatura acordats a la United Nations Climate Change Conference a París, França, el 2015, en la 21a sessió de la Conferència de les Parts (COP21). Per exemple, els ESM i les projeccions climàtiques del Panell Intergovernamental d'Experts sobre el Canvi Climàtic (IPCC, Intergovernmental Panel on Climate Change) podrien millorar mitjançant una quantificació més acurada dels embornals de carboni terrestres, mitjançant unes restriccions més realistes a partir de les limitacions de nutrients. Els models i les projeccions també podrien millorar mitjançant una quantificació més afinada de les respostes dels ecosistemes naturals als diferents aspectes de l'escalfament (per exemple, el contrast entre l'escalfament nocturn i diürn) i els extrems de sequera/clima o la interacció entre la contaminació ambiental (per exemple, ozó, metalls pesants o contaminants orgànics) i l'augment de les concentracions atmosfèriques de CO<sub>2</sub>. A més del paper dels ecosistemes terrestres en la captació de CO<sub>2</sub>, també s'han de quantificar altres processos biogeoquímics i biofísics dels ecosistemes terrestres que també influeixen sobre el clima, com ara intercanvis de compostos orgànics volàtils biogènics, CH<sub>4</sub> i N<sub>2</sub>O, calor latent i sensible, albedo i rugositat (Luyssaert *et al.*, 2014; Tian *et al.*, 2016). Els senyals bioquímics, òptics i gasosos de l'estat energètic, l'estructura i el funcionament de les plantes i els ecosistemes (Peñuelas *et al.*, 2015) podrien ser útils en aquestes quantificacions. Aquests models millorats podrien ajudar a comprendre les respostes als diferents nivells d'escalfament global (especialment en l'interval 1,5-3 °C de l'acord de París i les polítiques vigents).

Alguns ESM ja incorporen diversos d'aquests processos (per exemple, refredament o diferents efectes de  $T_{\min}$  i  $T_{\max}$ ). Actualment, també hi ha molts estudis de modelització sobre la dinàmica futura dels embornals terrestres, que inclouen alguns experiments amb limitacions de nutrients i sense, amb canvi en els usos del



sòl i sense, amb descongelació del permagel o sense, amb diferents sensibilitats a canvis en el règim de pluges i temperatures, etc. Aquests no són els grans conjunts de models que es presenten a l'IPCC, però hi ha molts avenços pel que fa a modelització individual, i alguns d'aquests processos seran considerats en els pròxims exercicis de Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6) (Lawrence *et al.*, 2016; Hurk *et al.*, 2016). Tanmateix, hi ha altres mecanismes que encara falten als ESM, com ara les seqüeles dels canvis en els usos del sòl, pertorbacions i esdeveniments climàtics extrems sobre l'activitat de l'embornal de carboni (Anderegg *et al.*, 2015) i els factors que controlen l'estructura, la densitat, la gestió i la pertorbació de l'hemisferi nord. De la mateixa manera, tampoc no es té en compte l'efecte de l'augment de la competència als boscos tropicals, en els quals la fertilització per CO<sub>2</sub> podria augmentar el creixement individual, però al seu torn provocaria també l'increment de les autoaclerides, de la recirculació de C (Brienen *et al.*, 2015) i de la capacitat de retenció. Els models climàtics actuals, a causa de la seva baixa resolució, no representen de manera acurada necessàriament els esdeveniments extrems (per exemple, precipitació extrema, tempestes de vent i ciclons tropicals) (Meehl i Tebaldi, 2004; Seneviratne *et al.*, 2012) o restringeixen de manera insuficient les interaccions terra-atmosfera (Stegehuis *et al.*, 2013). De la mateixa manera, molts models mostren una desacceleració del creixement dels embornals; alguns consideren els embornals saturats, i uns pocs fins i tot consideren els embornals terrestres en disminució (Dai *et al.*, 2016; IPCC, 2013). L'addició de més processos als models només donarà lloc a models encara més complexos i poc comprensibles, per la qual cosa defensem que els modelitzadors se centrin en l'avaluació dels models orientats en els processos, basats en hipòtesis que puguin ser discriminades mitjançant dades. Per exemple, en comptes de models d'anàlisi comparatives per estocs i fluxos, les estimacions de la sensibilitat dels fluxos i estocs a diferents variables de control, com ara el CO<sub>2</sub> elevat i el clima, poden permetre comparar els experiments de manipulació local (per exemple, experiments FACE, alteracions en el règim de pluges i en la fertilització per nutrients) amb les estimacions de les variables del C basades en observacions globals (Jung *et al.*, 2017; Saatchi *et al.*, 2011).

### **13. TRANSICIÓ D'UN PERÍODE DOMINAT PER LA FERTILITZACIÓ A UN ALTRE DE DOMINAT PER L'ESCALFAMENT**

Aquí, per tant, plantejem la hipòtesi que un debilitament de l'embornal natural terrestre en relació amb les emissions de CO<sub>2</sub> provinent de combustibles fòssils pot conduir fins al començament d'una transició entre un període dominat per la fertilització de la vegetació a un període dominat per limitacions en nutrients i en clima sobre el creixement de la planta, així com per grans impactes del canvi climàtic.



Les fertilitzacions amb CO<sub>2</sub> i N són dos motors principals de l'augment dels embornals naturals del sòl (Ciais *et al.*, 2013). No obstant això, es desconeix quina serà la força d'aquests motors de fertilització en les pròximes dècades, en presència d'unes limitacions de nutrients que progressivament aniran limitant l'efecte del CO<sub>2</sub> elevat sobre un magatzem de C augmentat, tal com s'observa en alguns experiments de tipus FACE (Norby *et al.*, 2010; Reich i Hobbie, 2012) a llarg termini. Per contra, l'escalfament continuat i la consegüent reducció de la disponibilitat d'aigua en diverses regions està guanyant importància i dona lloc a impactes negatius en el creixement de la biosfera. En comparació amb el període històric, l'escalfament futur, la sequera i els seus efectes és probable que siguin més grans que els beneficis obtinguts dels efectes de la fertilització amb CO<sub>2</sub> i N, a causa de les limitacions en els nutrients i en el clima, en la gestió intensiva del sòl i en els canvis en el règim de les perturbacions que redueixen les reserves de C i, per tant, la capacitat de retenció dels ecosistemes terrestres. Hi ha moltes incògnites sobre el moment en què es produirà aquesta transició, de manera que continua sent molt necessària una millor comprensió dels impactes del canvi climàtic en les reserves de carboni per tal d'entendre el nivell de mitigació del clima necessari per a assolir els objectius de temperatura pactats en l'acord recent de París, COP21.

A més, cal tenir en compte que l'efecte del CO<sub>2</sub> en la fotosíntesi té un rendiment decreixent, i que la fertilització del CO<sub>2</sub> només condueix a una millora en el creixement i emmagatzematge de plantes sempre que augmenti el CO<sub>2</sub> atmosfèric. Encara que l'efecte del CO<sub>2</sub> no es redueixi fins ben entrada la segona meitat d'aquest segle perquè les plantes podrien utilitzar l'excés de CO<sub>2</sub> per a satisfer els costos en carboni per a obtenir N i P (Gill i Finzi, 2016) addicionals (per exemple, a través de l'augment de l'assignació a les arrels i l'associació amb micorrizes (Terrer *et al.*, 2016) o l'augment de la fixació biològica de nitrogen), la nostra hipòtesi es mantindrà en la mesura que el clima es continua escalfant i els extrems es tornen més extrems. Aquesta dinàmica subratlla la importància d'investigar els impactes del canvi climàtic sobre els embornals de carboni més que no pas mantenir l'esperança en els beneficis de la fertilització del CO<sub>2</sub>, que esdevindran més petits, particularment en els escenaris de baixa temperatura establerts en el marc de l'Acord Climàtic de París.

Tot i que el clima encara no ha canviat dràsticament durant l'Antropocè, les pròximes dècades seran, molt probablement, diferents: els nivells atmosfèrics de CO<sub>2</sub> es mantindran alts, però els canvis en el clima no seran equiparables als succeïts en la història humana recent, fins i tot per als anomenats escenaris «segurs». Els panells inferiors de la figura 11 mostren que un escalfament de 2 °C augmentaria lleugerament la freqüència de les onades de calor com la de 2003 al nord de França. Un escalfament de 3 °C produiria, en canvi, condicions molt diferents, amb un estiu com el de 2003 cada dos o tres anys, fet que afectaria, per tant, l'embornal de C dels boscos d'Europa molt més que en el passat.

A més de les tendències descrites en aquest discurs, també existeix la possibilitat que es produeixin fenòmens que tenen una baixa probabilitat però un alt impacte, i que conduirien a retroalimentacions positives ràpides en el sistema climàtic (Drijfhout *et al.*, 2015). Aquests inclouen, entre d'altres: el potencial de transicions regionals ràpides en el sistema climàtic, el declivi massiu de la selva amazònica a causa de la reducció del règim de pluges, la caiguda dramàtica de la temperatura a l'Atlàntic Nord a causa del col·lapse del corrent oceànic que transporta aigua superficial càlida cap al nord, col·lapse de la capa de gel i/o descomposició del carboni del permagel (Drijfhout *et al.*, 2015). Aquests fenòmens són poc probables especialment per a escenaris de baixa temperatura. Tanmateix, és molt més cert que actualment estem entrant en un nou període d'escalfament en el qual els ecosistemes es veuen sotmesos a una tensió creixent. Les temperatures extremes rècord dels darrers anys són la il·lustració d'aquesta transició, amb un augment de focs al sud-est de l'Àsia sense precedents, la decoloració del corall a Austràlia, la sequera a l'Àfrica i les inundacions a l'Amèrica del Sud, tot associat a uns dels fenòmens d'El Niño més llargs de la història. D'acord amb les altes temperatures, els darrers anys també van registrar la taxa anual més important de creixement de CO<sub>2</sub> atmosfèric des que van començar les observacions atmosfèriques a Mauna Loa l'any 1958 (NOAA/ESRL i Scripps Institution of Oceanography).

#### **14. MODELS FISICOQUIMICOBIOLOGICS DE LA BIOSFERA I SOSTENIBILITAT**

Les cinc lleis ecològiques aquí presentades suggereixen els *a priori* bayesians i relacions pels trets, l'estructura i el funcionament d'organismes i ecosistemes i, per tant, ens acosten al que els paràmetres dels models poden i no poden ser. Tant els models fisicoquimicobiològics del sistema Terra (ESM) com els models d'avaluació integrats amb els humans i les seves activitats (IAM, *integrated assessment models*), i especialment la gestió ambiental, han de tenir en compte aquestes lleis ecològiques generals, bàsicament els principis que estableixen els límits de l'espai, la matèria, l'energia i l'evolució de l'acumulació asimètrica d'informació. La majoria de models apliquen implícitament la major part d'aquestes lleis. Els ESM i IAM han de considerar, a més, que mecanismes bàsics com la selecció natural i la intencionada, així com també processos aleatoris no guiats per la selecció, són el motor de l'evolució de les espècies, i que l'autoorganització és el motor de l'evolució dels ecosistemes, els quals, conjuntament, generen els processos de retroalimentació altament complexos en organismes, comunitats i ecosistemes.

La vida s'ha adaptat a aquests límits físics durant milers de milions d'anys i, si els humans volem desenvolupar un món sostenible, faríem bé de no oblidar-los en el nostre ús de l'espai, la matèria i l'energia. Al final, només som una altra espècie d'entre les milions d'altres que hi ha a la Terra i ocupem un breu període de

temps en la història de la Terra. Tot i que la nostra espècie ha adquirit un poder creixent en la utilització de la matèria, l'energia i la informació exosomàtiques gràcies a les revolucions industrials i tecnològiques, continuen sent vàlides les limitacions en l'espai, la matèria i l'energia i l'acumulació asimètrica d'informació en funció de la mida del magatzem, i s'han de tenir presents, a més, múltiples i complexes retroalimentacions, sovint inesperades.

Per exemple, quan ens fixem en la geoenginyeria de l'absorció de CO<sub>2</sub> per part de les plantes, els límits esmentats i les múltiples retroalimentacions generen respostes de l'ecosistema que poden tenir efectes contrarestats sobre l'objectiu original. L'absorció de CO<sub>2</sub> s'acompanya de canvis no desitjats d'albedo, en la calor latent i sensible o en l'assecamment de rius, i també es donen costos energètics i ambientals per al sòl, l'aigua, l'aire i en l'ús de la terra, a més dels costos socials i ètics. La solució real és reduir les emissions de carboni. Altres exemples giren al voltant de l'aigua, la seva disponibilitat i l'ús. El disseny i l'expansió de les ciutats n'és un exemple. Com que la ciutat es fa cada vegada més gran, hi ha una congestió creixent per a aconseguir recursos a l'interior. Aquestes lleis s'apliquen també als diners per a finançar projectes socials. No es pot esperar l'èxit invertint una quantitat enorme i il·limitada de diners en un problema. Es necessita temps per a construir la infraestructura per a utilitzar aquest recurs. De fet, les lleis ecològiques suara descrites també s'apliquen a les activitats humanes, incloent-hi l'arquitectura del paisatge i el disseny, l'economia o els sistemes de transport d'aigua i vehicles a través de les ciutats. Hi ha només una energia solar limitada disponible per a una superfície de terra concreta, que determina el nombre i la mida de plantes, animals i microorganismes.

Els ESM i IAM i les estratègies de gestió per a la sostenibilitat han d'aprendre de sistemes vius com ara arbres o coralls, que s'han convertit en estructures i funcions optimitzades per als seus entorns, que han après a adaptar-se a allò disponible, reciclar material i extreure energia de l'entorn d'una manera sostenible. Els humans ens hem d'ajustar a les mateixes regles i als mateixos límits que totes les altres formes de vida. Hem d'escoltar i aprendre les lliçons que ens ofereix la natura, que han evolucionat durant diversos milions d'anys, i aconseguir fer-ho tan bé com puguem.

## **AGRAÏMENTS**

La recerca realitzada per Josep Peñuelas i Reixach ha estat finançada per l'European Research Council Synergy Grant ERC-SyG-2013-610028 IMBALANCE-P, el Govern espanyol a través del projecte CGL2016-79835-P i el Govern català mitjançant el projecte SGR 2017-1005.

## REFERÈNCIES

- ACQUISTI, C.; ELSEY, J. J.; KUMAR, S. (2009). «Ecological nitrogen limitation shapes the DNA composition of plant genomes». *Mol. Biol. Evol.*, núm. 26, p. 953-956. DOI: 10.1093/molbev/msp038.
- ALLEN, C. D.; BRESHEARS, D. D.; MCDOWELL, N. G. (2015). «On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene». *Ecosphere*, núm. 6, p. 1-55. DOI: 10.1890/ES15-00203.1.
- ANDEREGG, W. R. L.; BALLANTYNE, A. P.; SMITH, W. K.; MAJKUT, J.; RABIN, S.; BEAULIEU, C. (2015). «Tropical nighttime warming as a dominant driver of variability in the terrestrial carbon sink». *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, núm. 112, p. 15591-15596. DOI: 10.1073/pnas.1521479112.
- ANGERT, A.; BIRAUD, S.; BONFILS, C.; HENNING, C. C.; BUERMANN, W.; PINZON, J.; TUCKER, C. J.; FUNG, I. (2005). «Drier summers cancel out the CO<sub>2</sub> uptake enhancement induced by warmer springs». *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, núm. 102, p. 10823-10827. DOI: 10.1073/pnas.0501647102.
- BAEK, J. H.; LEE, S. Y. (2007). «Transcriptome analysis of phosphate starvation response in *Escherichia coli*». *J. Microbiol. Biotechnol.*, núm. 17 (2), p. 244-252.
- BARIBAULT, T.; KOBE, R.; FINLEY, A. (2012). «Tropical tree growth is correlated with soil phosphorus, potassium, and calcium, though not for legumes». *Ecol. Monogr.*, núm. 82, p. 189-203. DOI: 10.1890/11-1013.1.
- BELLASSEN, V.; VIOVY, N.; LUYSSAERT, S.; MAIRE, G.; SCHELHAAS, M.-J.; CIAIS, P. (2011). «Reconstruction and attribution of the carbon sink of European forests between 1950 and 2000». *Glob. Chang. Biol.*, núm. 17, p. 3274-3292. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02476.x.
- BOLÒS, O. de; VIGO, J. (2001). *Flora dels Països Catalans*. Barcelona: Barcino.
- BOURGIS, F.; ROJE, S.; NUCCIO, M. L.; FISHER, D. B.; MITCHELL, C.; TARCZYNSKI, M. C.; LI, C.; HERSCHBACH, C.; RENNINGER, H.; PIMENTA, M. J.; SHEN, T. L.; GAGE, D. A.; HANSON, A. D. (1999). «S-methylmethionine plays a major role in phloem sulfur transport and is synthesized by a novel type of methyltransferase». *Plant Cell*, núm. 11, p. 1485-1498. DOI: 10.1105/tpc.11.8.1485.
- BRIENEN, R. J. W.; PHILLIPS, O. L.; FELDPAUSCH, T. R.; GLOOR, E.; BAKER, T. R.; LLOYD, J.; LÓPEZ-GONZÁLEZ, G.; MONTEAGUDO-MENDOZA, A.; MALHI, Y.; LEWIS, S. L.; VÁSQUEZ MARTÍNEZ, R.; ALEXIADES, M.; ÁLVAREZ DÁVILA, E.; ÁLVAREZ-LOAYZA, P.; ANDRADE, A.; ARAGÃO, L. E. O. C.; ARAUJO-MURAKAMI, A.; ARETS, E. J. M. M.; ARROYO, L.; AYMARD, C. G. A.; BÁNKI, O. S.; BARALOTO, C.; BARROSO, J.; BONAL, D.; BOOT, R. G. A.; CAMARGO, J. L. C.; CASTILHO, C. V.; CHAMA, V.; CHAO, K. J.; CHAVE, J.; COMISKEY, J. A.; CORNEJO VALVERDE, F.; COSTA, L. da; OLIVEIRA, E. A. de; DI FIORE, A.; ERWIN, T. L.; FAUSET, S.; FORSTHOFER, M.; GALBRAITH, D. R.; GRAHAME, E. S.; GROOT, N.; HÉRAULT, B.; HIGUCHI, N.; HONORIO CORONADO, E. N.; KEELING, H.; KILLEEN, T. J.; LAURANCE, W. F.; LAURANCE, S.; LICONA, J.; MAGNUSSEN, W. E.; MARIMON, B. S.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; MENDOZA, C.; NEILL, D. A.; NOGUEIRA, E. M.; NÚÑEZ, P.; PALLQUI CAMACHO, N. C.; PARADA, A.; PARDO-MOLINA, G.; PEACOCK, J.; PEÑA-CLAROS, M.; PICKAVANCE, G. C.; PITMAN, N. C. A.; POORTER, L.; PRIETO, A.; QUESADA, C. A.; RAMÍREZ, F.; RAMÍREZ-ANGULO, H.; RESTREPO, Z.; ROOPSIND, A.; RUDAS, A.; SALOMÃO, R. P.; SCHWARZ, M.; SILVA, N.; SILVA-ESPEJO,

- J. E.; SILVEIRA, M.; STROPP, J.; TALBOT, J.; STEEGE, H. ter; TERAN-AGUILAR, J.; TERBORGH, J.; THOMAS-CAESAR, R.; TOLEDO, M.; TORELLÓ-RAVENTÓS, M.; UMETSU, R. K.; HEIJDEN, G. M. F. van der; HOUT, P. van der; GUIMARÃES VIEIRA, I. C.; VIEIRA, S. A.; VILANOVA, E.; VOS, V. A.; ZAGT, R. J. (2015). «Long-term decline of the Amazon carbon sink». *Nature*, núm. 519, p. 344-348. DOI: 10.1038/nature14283.
- CAREY, J. C.; TANG, J.; TEMPLER, P. H.; KROEGER, K. D.; CROWTHER, T. W.; BURTON, A. J.; DUKES, J. S.; EMMETT, B.; FREY, S. D.; HESKEL, M. A.; JIANG, L.; MACHMULLER, M. B.; MOHAN, J.; MARIE, A.; REICH, P. B.; REINSCH, S.; WANG, X.; ALLISON, S. D.; BAMMINGER, C.; BRIDGHAM, S.; COLLINS, S. L.; DATO, G. de; EDDY, W. C.; ENQUIST, B. J.; ESTIARTE, M.; HARTE, J.; HENDERSON, A.; JOHNSON, B. R.; STEENBERG, K.; LUO, Y.; MARHAN, S.; MELILLO, J. M.; PEÑUELAS, J.; PFEIFER-MEISTER, L.; POLL, C.; RASTETTER, E.; TIETEMA, A. (2016). «Temperature response of soil respiration largely unaltered with experimental warming». *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, núm. 113, p. 13797-13802. DOI: 10.1073/pnas.1605365113.
- CENTRE DE RECERCA ECOLÒGICA I APLICACIONS FORESTALS (2013). *Mapa de cobertes del sòl de Catalunya* [en línia]. <<http://www.creaf.uab.es/mcsc/>>.
- CHÁVEZ-VERGARA, B.; ROSALES-CASTILLO, A.; MERINO, A.; VÁZQUEZ-MARRUFO, G.; OYAMA, K.; GARCÍA-OLIVA, F. (2016). «Quercus species control nutrients dynamics by determining the composition and activity of the forest floor fungal community». *Soil Biol. Biochem.*, núm. 98, p. 186-195. DOI: 10.1016/j.soilbio.2016.04.015.
- CHOWDHURY, P. R.; FRISCH, D.; BECKER, D.; LÓPEZ, J. A.; WEIDER, L. J.; COLBOURNE, J. K.; JEYASINGH, P. D. (2015). «Differential transcriptomic responses of ancient and modern *Daphnia* genotypes to phosphorus supply». *Mol. Ecol.*, núm. 24, p. 123-135. DOI: 10.1111/mec.13009.
- CIAIS, P.; REICHSTEIN, M.; VIOVY, N.; GRANIER, A.; OGÉE, J.; ALLARD, V.; AUBINET, M.; BUCHMANN, N.; BERNHOFER, C.; CARRARA, A.; CHEVALLIER, F.; NOBLET, N. de; FRIEND, A. D.; FRIEDLINGSTEIN, P.; GRÜNWARD, T.; HEINESCH, B.; KERONEN, P.; KNOHL, A.; KRINNER, G.; LOUSTAU, D.; MANCA, G.; MATTEUCCI, G.; MIGLIETTA, F.; OURCIVAL, J. M.; PAPALE, D.; PILEGAARD, K.; RAMBAL, S.; SEUFERT, G.; SOUSSANA, J. F.; SANZ, M. J.; SCHULZE, E. D.; VESALA, T.; VALENTINI, R. (2005). «Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003». *Nature*, núm. 437, p. 529-533. DOI: 10.1038/nature03972.
- CIAIS, P.; SABINE, C.; BALA, G.; BOPP, L.; BROVKIN, V.; CANADELL, J.; CHHABRA, A.; DE-FRIES, R.; GALLOWAY, J.; HEIMANN, M.; JONES, C.; LE QUÉRÉ, C.; MYNENI, R. B.; PIAO, S.; THORNTON, P. (2013). «Carbon and other biogeochemical cycles». A: STOCKER, T. F.; QIN, D.; PLATTNER, G.-K.; TIGNOR, M.; ALLEN, S. K.; BOSCHUNG, J.; NAUELS, A.; XIA, Y.; BEX, V.; MIDGLEY, P. M. (ed.). *Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, Regne Unit; Nova York, EUA: Cambridge University Press, p. 465-570. DOI: 10.1017/CBO9781107415324.015.
- CLEVELAND, C. C.; LIPTZIN, D. (2007). «C:N:P stoichiometry in soil: is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass?». *Biogeochemistry*, núm. 85, p. 235-252. DOI: 10.1007/s10533-007-9132-0.
- CORDELL, S.; MCCLELLAN, M.; CARTER, Y. Y.; HADWAY, L. J. (2008). «Towards restoration of Hawaiian tropical dry forests: the Kaupulehu outplanting programme». *Pacific Conserv. Biol.*, núm. 14, p. 279-284.

- CORLETT, R. T. (2016). «The impacts of droughts in Tropical forests». *Trends Plant Sci.*, núm. 21, p. 584-593. DOI: 10.1016/j.tplants.2016.02.003.
- CROWTHER, T.; TODD-BROWN, K.; ROWE, C.; WIEDER, W.; CAREY, J.; MACHMULLER, M.; SNOEK, L.; FANG, S.; ZHOU, G.; ALLISON, S.; BLAIR, J.; BRIDGHAM, S.; BURTON, A.; CARRILLO, Y.; REICH, P.; CLARK, J.; CLASSEN, A.; DIJKSTRA, F.; ELBERLING, B.; EMMETT, B.; ESTIARTE, M.; FREY, S.; GUO, J.; HARTE, J.; JIANG, L.; JOHNSON, B.; KRÖEL-DULAY, G.; LARSEN, K.; LAUDON, H.; LAVALLEE, J.; LUO, Y.; LUPASCU, M.; MA, L.; MARHAN, S.; MICHELSEN, A.; MOHAN, J.; NIU, S.; PENDALL, E.; PEÑUELAS, J.; PFEIFER-MEISTER, L.; POLL, C.; REINSCH, S.; REYNOLDS, L.; SCHMIDT, I.; SISTLA, S.; SOKOL, N.; TEMPLER, P.; TRESEDER, K.; WELKER, J.; BRADFORD, M. (2016). «Quantifying global soil C losses in response to warming». *Nature*, núm. 104, p. 104-108. DOI: 10.1038/nature20150.
- DANGER, M.; DAUFRESNE, T.; LUCAS, F.; PISSARD, S.; LACROIX, G. (2008). «Does Liebig's law of the minimum scale up from species to communities?». *Oikos*, núm. 117, p. 1741-1751. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2008.16793.x.
- DAVIDSON, E. A.; HOWARTH, R. W. (2007). «Nutrients in synergy». *Nature*, núm. 449, p. 1000-1003. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x.
- DAVIDSON, E. A.; ISHIDA, F. Y.; NEPSTAD, D. C. (2004). «Effects of an experimental drought on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest». *Glob. Chang. Biol.*, núm. 10, p. 718-730. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2003.00762.x.
- DAWKINS, R. (1976). *Selfish Gene*. Nova York: Oxford University Press, p. 385.
- DIELEMAN, W. I. J.; VICCA, S.; DIJKSTRA, F. A.; HAGEDORN, F.; HOVENDEN, M. J.; LARSEN, K. S.; MORGAN, J. A.; VOLDER, A.; BEIER, C.; DUKES, J. S.; KING, J.; LEUZINGER, S.; LINDER, S.; LUO, Y.; OREN, R.; DE ANGELIS, P.; TINGEY, D.; HOOSBEEK, M. R.; JANSSENS, I. A. (2012). «Simple additive effects are rare: a quantitative review of plant biomass and soil process responses to combined manipulations of CO<sub>2</sub> and temperature». *Glob. Chang. Biol.*, núm. 18, p. 2681-2693. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2012.02745.x.
- DOUGHTY, C. E.; METCALFE, D. B.; GIRARDIN, C. A. J.; AMÉZQUITA, F. F.; CABRERA, D. G.; HUASCO, W. H.; SILVA-ESPEJO, J. E.; ARAUJO-MURAKAMI, A.; COSTA, M. C. da; ROCHA, W.; FELDPAUSCH, T. R.; MENDOZA, A. L. M.; COSTA, A. C. L. da; MEIR, P.; PHILLIPS, O. L.; MALHI, Y. (2015). «Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia». *Nature*, núm. 519, p. 78-82. DOI: 10.1038/nature14213.
- DREESSEN, F. E.; BOECK, H. J. de; JANSSENS, I. A.; NIJS, I. (2014). «Do successive climate extremes weaken the resistance of plant communities? An experimental study using plant assemblages». *Biogeosciences*, núm. 11, p. 109-121. DOI: 10.5194/bg-11-109-2014.
- DRIJFHOUT, S.; BATHIANY, S.; BEAULIEU, C.; BROVKIN, V.; CLAUSSEN, M.; HUNTINGFORD, C.; SCHEFFER, M.; SGUBIN, G.; SWINGEDOUW, D. (2015). «Catalogue of abrupt shifts in Intergovernmental Panel on Climate Change climate models». *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, núm. 112, p. 777-786. DOI: 10.1073/pnas.1511451112.
- EL-SABAAWI, R. W.; TRAVIS, J.; ZANDONÀ, E.; MCINTYRE, P. B.; REZNICK, D. N.; FLECKER, A. (2014). «Intraspecific variability modulates interspecific variability in animal organismal stoichiometry». *Ecol. Evol.*, núm. 4, p. 1505-1515. DOI: 10.1002/ece3.981.
- ELSER, J. J.; FAGAN, W. F.; DENNO, R. F.; DOBBERFUHL, D. R.; FOLARIN, A.; HUBERTY, A.; INTERLANDI, S.; KILHAM, S. S.; MCCAULEY, E.; SCHULZ, K. L.; SIEMANN, E. H.;



- STERNER, R. W. (2000). «Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs». *Nature*, núm. 408, p. 578-580. DOI: 10.1038/35046058.
- ELSER, J. J.; HAYAKAWA, K.; URABE, J. (2001). «Nutrient limitation reduces food quality for zooplankton: Daphnia response to seston Phosphorus enrichment». *Ecology*, núm. 82, p. 898-903. DOI: 10.2307/2680208.
- FALKOWSKI, P. G.; DAVIS, C. S. (2004). «Natural proportions. Redfield ratios: the uniformity of elemental ratios in the oceans and the life they contain underpins our understanding of marine biogeochemistry». *Nature*, núm. 431, p. 131. DOI: 10.1038/431131a.
- FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M.; VICCA, S.; JANSSENS, I. A.; CAMPIOLI, M.; PEÑUELAS, J. (2016). «Nutrient availability and climate as the main determinants of the ratio of biomass to NPP in woody and non-woody forest compartments». *Trees-Struct. Funct.*, núm. 30, p. 775-783. DOI: 10.1007/s00468-015-1319-8.
- FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M.; VICCA, S.; JANSSENS, I. A.; CIAIS, P.; OBERSTEINER, M.; BARTRONS, M.; SARDANS, J.; VERGER, A.; CANADELL, J. G.; CHEVALLIER, F.; WANG, X.; BERNHOFER, C.; CURTIS, P. S.; GIANELLE, D. (2017). «Atmospheric deposition, CO<sub>2</sub>, and change in the land carbon sink». *Sci. Rep.*, núm. 7, p. 9632. DOI: 10.1007/s13398-014-0173-7.2.
- FOLCH I GUILLÉN, R.; FRANQUESA, T.; CAMARASA, J. M. (1984). *Història natural dels Països Catalans*. Vol. 7: *Vegetació*. Fundació Enciclopèdia Catalana.
- FRENKEN, T.; WIERENGA, J.; GSELL, A. S.; DONK, E. van; ROHRLACK, T.; WAAL, D. B. van de (2017). «Changes in N:P supply ratios affect the ecological stoichiometry of a toxic cyanobacterium and its fungal parasite». *Front. Microbiol.*, núm. 8, p. 1-11. DOI: 10.3389/fmicb.2017.01015.
- FRISCH, D.; MORTON, P. K.; CHOWDHURY, P. R.; CULVER, B. W.; COLBOURNE, J. K.; WEIDER, L. J.; JEYASINGH, P. D. (2014). «A millennial-scale chronicle of evolutionary responses to cultural eutrophication in Daphnia». *Ecol. Lett.*, núm. 17, p. 360-368. DOI: 10.1111/ele.12237.
- FU, Y. H.; ZHAO, H.; PIAO, S.; PEACELLE, M.; PENG, S.; ZHOU, G.; CIAIS, P.; SONG, Y.; VITASSE, Y.; ZENG, Z.; JANSSENS, I. A.; HUANG, M.; MENZEL, A.; PEN, J. (2015). «Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding». *Nature*, núm. 526, p. 104-118. DOI: 10.1038/nature15402.
- GALLOWAY, J. N.; TOWNSEND, A. R.; ERISMAN, J. W.; BEKUNDA, M.; CAI, Z.; FRENEY, J. R.; MARTINELLI, L. A.; SEITZINGER, S. P.; SUTTON, M. A. (2008). «Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions». *Science*, núm. 320, p. 889-892. DOI: 10.1126/science.1136674.
- GANESHAM, R. S.; PEDERSEN, T. F.; CALVERT, S. E.; FRANCOIS, R. (2002). «Reduced nitrogen fixation in the glacial ocean inferred from changes in marine nitrogen and phosphorus inventories». *Nature*, núm. 415, p. 156-159. DOI: 10.1038/415156a.
- GILL, A. L.; FINZI, A. C. (2016). «Belowground carbon flux links biogeochemical cycles and resource-use efficiency at the global scale». *Ecol. Lett.*, núm. 19, p. 1419-1428. DOI: 10.1111/ele.12690.
- GOULD, S. J. (2007). *Punctuated equilibrium*. Cambridge, EUA: Belknap Press, p. 408.
- GRANIER, A.; REICHSTEIN, M.; BRÉDA, N.; JANSSENS, I. A.; FALGE, E.; CIAIS, P.; GRÜNWARD, T.; AUBINET, M.; BERBIGIER, P.; BERNHOFER, C.; BUCHMANN, N.; FACINI, O.; GRASSI, G.; HEINESCH, B.; ILVESNIEMI, H.; KERONEN, P.; KNOHL, A.; KÖSTNER, B.; LA-

- GERGREN, F.; LINDROTH, A.; LONGDOZ, B.; LOUSTAU, D.; MATEUS, J.; MONTAGNANI, L.; NYS, C.; MOORS, E.; PAPALE, D.; PEIFFER, M.; PILEGAARD, K.; PITA, G.; PUMPANEN, J.; RAMBAL, S.; REBMANN, C.; RODRIGUES, A.; SEUFERT, G.; TENHUNEN, J.; VESALA, T.; WANG, Q. (2007). «Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003». *Agric. For. Meteorol.*, núm. 143, p. 123-145. DOI: 10.1016/j.agrformet.2006.12.004.
- GRIME, J. P. (1977). «Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory». *Am. Nat.*, núm. 111, p. 1169-1194.
- GROENIGEN, K. J. van; OSENBERG, C. W.; TERRER, C.; CARRILLO, Y.; DIJKSTRA, F. A.; HEATH, J.; NIE, M.; PENDALL, E.; PHILIPS, R. P.; HUNGATE, B. A. (2017). «Faster turnover of new soil carbon inputs under increased atmospheric CO<sub>2</sub>». *Glob. Chang. Biol.*, núm. 23, p. 4420-4429. DOI: 10.1111/gcb.13752.
- GROSSMAN, A. (2000). «Acclimation of *Chlamydomonas reinhardtii* to its nutrient environment». *Protist*, núm. 151, p. 201-224. DOI: 10.1078/1434-4610-00020.
- GRUBER, N.; FRIEDLINGSTEIN, P.; FIELD, C.; VALENTINI, R.; HEIMANN, M.; RICHEY, J.; LANKAO, P.; SCHULZE, E.; CHEN, C. (2004). «The vulnerability of the carbon cycle in the 21st century: an assessment of carbon-climate-human interactions». A: FIELD, C. B.; RAUPACH, M. R. (ed.). *The global carbon cycle*. Washington: Island Press.
- HARTMAN, W. H.; YE, R.; HORWATH, W. R.; TRINGE, S. G. (2017). «A genomic perspective on stoichiometric regulation of soil carbon cycling». *ISME J.*, núm. 11 (12), p. 2652-2665. DOI: 10.1038/ismej.2017.115.
- HATTON, P. J.; CASTANHA, C.; TORN, M. S.; BIRD, J. A. (2015). «Litter type control on soil C and N stabilization dynamics in a temperate forest». *Glob. Chang. Biol.*, núm. 21, p. 1358-1367. DOI: 10.1111/gcb.12786.
- HE, M.; DIJKSTRA, F. A.; ZHANG, K.; TAN, H.; ZHAO, Y.; LI, X. (2016). «Influence of life form, taxonomy, climate, and soil properties on shoot and root concentrations of 11 elements in herbaceous plants in a temperate desert». *Plant Soil*, núm. 398, p. 339-350. DOI: 10.1007/s11104-015-2669-0.
- HURK, B. van den; KIM, H.; KRINNER, G.; SENEVIRATNE, S. I.; DERKSEN, C.; OKI, T.; DOUVILLE, H.; COLIN, J.; DUCHARNE, A.; CHERUY, F.; VIOVY, N.; PUMA, M. J.; WADA, Y.; LI, W.; JIA, B.; ALESSANDRI, A.; LAWRENCE, D. M.; WEEDON, G. P.; ELLIS, R.; HAGEMANN, S.; MAO, J.; FLANNER, M. G.; ZAMPIERI, M.; MATERIA, S.; LAW, R. M.; SHEFFIELD, J. (2016). «LS3MIP (v1.0) contribution to CMIP6: the land surface, snow and soil moisture Model Intercomparison Project - Aims, setup and expected outcome». *Geosci. Model Dev.*, núm. 9, p. 2809-2832. DOI: 10.5194/gmd-9-2809-2016.
- IPCC (2013) = STOCKER, T. F.; QIN, D.; PLATTNER, G.-K.; TIGNOR, M.; ALLEN, S. K.; BOSCHUNG, J.; NAUELS, A.; XIA, Y.; BEX, V.; MIDGLEY, P. M. (ed.). *Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Nova York: Cambridge University Press.
- IPCC (2014) = FIELD, C. B.; BARROS, V. R.; DOKKEN, D. J.; MASTRANDREA, M. D.; MACH, K. J.; BILIR, T. E.; CHATTERJEE, M.; EBI, K. L.; ESTRADA, Y. O.; GENOVA, R. C.; GIRMA, B.; KISSEL, E. S.; LEVY, A. N.; MACCRACKEN, S.; MASTRANDREA, P. R.; WHITE, L. L. (ed.). *Climate change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability*. Vol. 1: *Global and sectoral aspects: Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Re-*



- port of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Nova York: Cambridge University Press.
- JEYASINGH, P. D.; RAGAVENDRAN, A.; PALAND, S.; LÓPEZ, J. A.; STERNER, R. W.; COLBOURNE, J. K. (2011). «How do consumers deal with stoichiometric constraints? Lessons from functional genomics using *Daphnia pulex*». *Mol. Ecol.*, núm. 20, p. 2341-2352. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2011.05102.x.
- JEYASINGH, P. D.; WEIDER, L. J. (2007). «Fundamental links between genes and elements: evolutionary implications of ecological stoichiometry». *Mol. Ecol.*, núm. 16, p. 4649-4661. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2007.03558.x.
- JEYASINGH, P. D.; WEIDER, L. J.; STERNER, R. W. (2009). «Genetically-based trade-offs in response to stoichiometric food quality influence competition in a keystone aquatic herbivore». *Ecol. Lett.*, núm. 12, p. 1229-1237. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01368.x.
- JUNG, M.; REICHSTEIN, M.; SCHWALM, C. R.; HUNTINGFORD, C.; SITCH, S. (2017). «Compensatory water effects link yearly global land CO<sub>2</sub> sink changes to temperature». *Nature*, núm. 541, p. 516-520. DOI: 10.1038/nature20780.
- KENESI, G.; SHAFIK, H. M.; KOVÁCS, A. W.; HERODEK, S.; PRÉSING, M. (2009). «Effect of nitrogen forms on growth, cell composition and N<sub>2</sub> fixation of *Cylindrospermopsis raciborskii* in phosphorus-limited chemostat cultures». *Hydrobiologia*, núm. 623, p. 191-202. DOI: 10.1007/s10750-008-9657-9.
- KERKHOFF, A. J.; ENQUIST, B. J. (2006). «Ecosystem allometry: the scaling of nutrient stocks and primary productivity across plant communities». *Ecol. Lett.*, núm. 9, p. 419-427. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00888.x.
- KNIGHT, M. R.; CAMPBELL, A. K.; SMITH, S. M.; TREWASVAS, A. J. (1991). «Transgenic plant aequorin reports the effects of touch and cold-shock and elicitors on cytoplasmic calcium». *Nature*, núm. 352, p. 524-526. DOI: 10.1038/352524a0.
- KORNER, C.; BASLER, D. (2010). «Phenology under global warming». *Science*, núm. 327, p. 1461-1462. DOI: 10.1126/science.1186473.
- LAPENIS, A. G.; LAWRENCE, G. B.; HEIM, A.; ZHENG, C.; SHORTLE, W. (2013). «Climate warming shifts carbon allocation from stemwood to roots in calcium-depleted spruce forests». *Global Biogeochem. Cycles*, núm. 27, p. 101-107. DOI: 10.1029/2011GB004268.
- LAWRENCE, D. M.; HURTT, G. C.; ARNETH, A.; BROVKIN, V.; CALVIN, K. V.; JONES, A. D.; JONES, C. D.; LAWRENCE, P. J.; NOBLET-DUCOUDRÉ, N. de; PONGRATZ, J.; SENEVIRATNE, S. I.; SHEVLIAKOVA, E. (2016). «The Land Use Model Intercomparison Project (LUMIP) contribution to CMIP6: rationale and experimental design». *Geosci. Model Dev.*, núm. 9, p. 2973-2998. DOI: 10.5194/gmd-9-2973-2016.
- LE QUÉRÉ, C.; ANDREW, R. M.; CANADELL, J. G.; SITCH, S.; KORSBAKKEN, J. I.; PETERS, G. P.; MANNING, A. C.; BODEN, T. A.; TANS, P. P.; HOUGHTON, R. A.; KEELING, R. F.; ALIN, S.; ANDREWS, O. D.; ANTHONI, P.; BARBERO, L.; BOPP, L.; CHEVALLIER, F.; CHINI, L. P.; CIAIS, P.; CURRIE, K.; DELIRE, C.; DONEY, S. C.; FRIEDLINGSTEIN, P.; GKRTZALIS, T.; HARRIS, I.; HAUCK, J.; HAVERD, V.; HOPPEMA, M.; KLEIN GOLDEWIJK, K.; JAIN, A. K.; KATO, E.; KÖRTZINGER, A.; LANDSCHÜTZER, P.; LEFÈVRE, N.; LENTON, A.; LIENERT, S.; LOMBARDOZZI, D.; MELTON, J. R.; METZL, N.; MILLERO, F.; MONTEIRO, P. M. S.; MUNRO, D. R.; NABEL, J. E. M. S.; NAKAOKA, S.; O'BRIEN, K.; OLSEN, A.; OMAR, A. M.; ONO, T.; PIERROT, D.; POULTER, B.; RÖDENBECK, C.;

- SALISBURY, J.; SCHUSTER, U.; SCHWINGER, J.; SÉFÉRIAN, R.; SKJELVAN, I.; STOCKER, B. D.; SUTTON, A. J.; TAKAHASHI, T.; TIAN, H.; TILBROOK, B.; LAAN-LUIJKX, I. T. van der; WERF, G. R. van der; VIOVY, N.; WALKER, A. P.; WILTSHIRE, A. J.; ZAEHLE, S. (2016). «Global Carbon Budget 2016». *Earth Syst. Sci. Data Discuss.*, núm. 8, p. 605-649. DOI: 10.5194/essd-2016-51.
- LEAL, M. C.; SEEHAUSEN, O.; MATTHEWS, B. (2017). «The ecology and evolution of stoichiometric phenotypes». *Trends Ecol. Evol.*, núm. 32, p. 108-117. DOI: 10.1016/j.tree.2016.11.006.
- LENTON, T. M.; KLAUSMEIER, C. A. (2007). «Biotic stoichiometric controls on the deep ocean N:P ratio». *Biogeosciences*, núm. 4, p. 353-367. DOI: 10.5194/bg-4-417-2007.
- LENTON, T. M.; WATSON, A. J. (2000). «Redfield revisited: 1. Regulation of nitrate, phosphate, and oxygen in the ocean». *Global Biogeochem. Cycles*, núm. 14, p. 225-248. DOI: 10.1029/1999GB900065.
- LEWIS, S. L.; LÓPEZ-GONZÁLEZ, G.; SONKÉ, B.; AFFUM-BAFFOE, K.; BAKER, T. R.; OJO, L. O.; PHILLIPS, O. L.; REITSMA, J. M.; WHITE, L.; COMISKEY, J. A.; DJUIKOUO, M.-N. K.; EWANGO, C. E. N.; FELDPAUSCH, T. R.; HAMILTON, A. C.; GLOOR, M.; HART, T.; HLADIK, A.; LLOYD, J.; LOVETT, J. C.; MAKANA, J.-R.; MALHI, Y.; MBAGO, F. M.; NDANGALASI, H. J.; PEACOCK, J.; PEH, K. S.-H.; SHEIL, D.; SUNDERLAND, T.; SWAINE, M. D.; TAPLIN, J.; TAYLOR, D.; THOMAS, S. C.; VOTERE, R.; WÖLL, H. (2009). «Increasing carbon storage in intact African tropical forests». *Nature*, núm. 457, p. 1003-1006. DOI: 10.1038/nature07771.
- LINDEMAN, R. L. (1991). «The trophic-dynamic aspect of ecology». *Bull. Math. Biol.*, núm. 53, p. 167-191. DOI: 10.1007/BF02464428.
- LUYSSAERT, S.; JAMMET, M.; STOY, P. C.; ESTEL, S.; PONGRATZ, J.; CESCHIA, E.; CHURKINA, G.; DON, A.; ERB, K.; FERLICOQ, M.; GIELEN, B.; GRÜNWALD, T.; HOUGHTON, R. A.; KLUMPP, K.; KNOHL, A.; KOLB, T.; KUEMMERLE, T.; LAURILA, T.; LOHILA, A.; LOUSTAU, D.; MCGRATH, M. J.; MEYFROIDT, P.; MOORS, E. J.; NAUDTS, K.; NOVICK, K.; OTTO, J.; PILEGAARD, K.; PIO, C. A.; RAMBAL, S.; REBMANN, C.; RYDER, J.; SUYKER, A. E.; VARLAGIN, A.; WATTENBACH, M.; DOLMAN, A. J. (2014). «Land management and land-cover change have impacts of similar magnitude on surface temperature». *Nat. Clim. Chang.*, núm. 4, p. 389-393. DOI: 10.1038/nclimate2196.
- MAKINO, W.; COTNER, J. B.; STERNER, R. W.; ELSE, J. J. (2003). «Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry». *Funct. Ecol.*, núm. 17, p. 121-130. DOI: 10.1046/j.1365-2435.2003.00712.x.
- MARGALEF, R. (1997). «Excellence in ecology». A: *Our biosphere*. Oldendorf/Luhe, Alemania: International Ecology Institute, p. 176.
- MARICHAL, R.; MATHIEU, J.; COUTEAUX, M. M.; MORA, P.; ROY, J.; LAVELLE, P. (2011). «Earthworm and microbe response to litter and soils of tropical forest plantations with contrasting C:N:P stoichiometric ratios». *Soil Biol. Biochem.*, núm. 43, p. 1528-1535. DOI: 10.1016/j.soilbio.2011.04.001.
- MEEHL, G. A.; TEBALDI, C. (2004). «More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century». *Science*, núm. 305, p. 994-997. DOI: 10.1126/science.1098704.
- MORCUENDE, R.; BARI, R.; GIBON, Y.; ZHENG, W.; PANT, B. D.; BLÄSING, O.; USADEL, B.; CZECHOWSKI, T.; UDVARDI, M. K.; STITT, M.; SCHEIBLE, W. R. (2007). «Genome-wide reprogramming of metabolism and regulatory networks of Arabidopsis in re-

- sponse to phosphorus». *Plant, Cell Environ.*, núm. 30, p. 85-112. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2006.01608.x.
- NABUURS, G.-J.; LINDNER, M.; VERKERK, P. J.; GUNIA, K.; DEDA, P.; MICHALAK, R.; GRASSI, G. (2013). «First signs of carbon sink saturation in European forest biomass». *Nat. Clim. Chang.*, núm. 3, p. 792-796. DOI: 10.1038/nclimate1853.
- NAPLES, B. K.; FISK, M. C. (2010). «Belowground insights into nutrient limitation in northern hardwood forests». *Biogeochemistry*, núm. 97, p. 109-121. DOI: 10.1007/s10533-009-9354-4.
- NIU, S.; SHERRY, R. A.; ZHOU, X.; LUO, Y. (2013). «Ecosystem carbon fluxes in response to warming and clipping in a Tallgrass prairie». *Ecosystems*, núm. 16, p. 948-961. DOI: 10.1007/s10021-013-9661-4.
- NORBY, R. J.; WARREN, J. M.; IVERSEN, C. M.; MEDLYN, B. E.; MCMURTRIE, R. E. (2010). «CO<sub>2</sub> enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability». *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, núm. 107, p. 19368-19373. DOI: 10.1073/pnas.1006463107.
- ODUM, E. P. (1968). «Energy flow in ecosystems: a historical review indicates». *Am. Zool.*, núm. 8, p. 11-18.
- ORLOWSKY, B.; SENEVIRATNE, S. I. (2013). «Elusive drought: uncertainty in observed trends and short-and long-term CMIP5 projections». *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, núm. 17, p. 1765-1781. DOI: 10.5194/hess-17-1765-2013.
- PAN, Y.; BIRDSEY, R. A.; FANG, J.; HOUGHTON, R.; KAUPPI, P. E.; KURZ, W. A.; PHILLIPS, O. L.; SHVIDENKO, A.; LEWIS, S. L.; CANADELL, J. G.; CIAIS, P.; JACKSON, R. B.; PACALA, S. W.; MCGUIRE, A. D.; PIAO, S.; RAUTIAINEN, A.; SITCH, S.; HAYES, D. (2011). «A large and persistent carbon sink in the world's forests». *Science*, núm. 333, p. 988-993. DOI: 10.1126/science.1201609.
- PECHONY, O.; SHINDELL, D. T. (2010). «Driving forces of global wildfires over the past millennium and the forthcoming century». *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, núm. 107, p. 19167-19170. DOI: 10.1073/pnas.1003669107.
- PENG, S.; PIAO, S.; CIAIS, P.; MYNENI, R. B.; CHEN, A.; CHEVALLIER, F.; DOLMAN, A. J.; JANSSENS, I. A.; PEÑUELAS, J.; ZHANG, G.; VICCA, S.; WAN, S.; WANG, S.; ZENG, H. (2013). «Asymmetric effects of daytime and night-time warming on Northern Hemisphere vegetation». *Nature*, núm. 501, p. 88-92. DOI: 10.1038/nature12434.
- PEÑUELAS, J.; BARTRONS, M.; LLUSIA, J.; FILELLA, I. (2015). «Sensing the energetic status of plants and ecosystems». *Trends Plant Sci.*, núm. 20, p. 528-530. DOI: 10.1016/j.tplants.2015.07.002.
- PEÑUELAS, J.; CANADELL, J. G.; OGAYA, R. (2011). «Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth». *Glob. Ecol. Biogeogr.*, núm. 20, p. 597-608. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2010.00608.x.
- PEÑUELAS, J.; CIAIS, P.; CANADELL, J. G.; JANSSENS, I. A.; FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M.; CARNICER, J.; OBERSTEINER, M.; PIAO, S.; VAUTARD, R.; SARDANS, J. (2017). «Shifting from a fertilization-dominated to a warming-dominated period». *Nat. Ecol. Evol.*, núm. 1, p. 1438-1445. DOI: 10.1038/s41559-017-0274-8.
- PEÑUELAS, J.; FILELLA, I. (2001). «Responses to a warming world». *Science*, núm. 294, p. 793-795. DOI: 10.1126/science.1066860.
- PEÑUELAS, J.; POULTER, B.; SARDANS, J.; CIAIS, P.; VELDE, M. van der; BOPP, L.; BOUCHER, O.; GODDERIS, Y.; HINSINGER, P.; LLUSIA, J.; NARDIN, E.; VICCA, S.; OBERSTEINER,

- M.; JANSSENS, I. A. (2013b). «Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe». *Nat. Commun.*, núm. 4, p. 2934. DOI: 10.1038/ncomms3934.
- PEÑUELAS, J.; SARDANS, J. (2009). «Elementary factors». *Nature*, núm. 460, p. 803-804. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.01899.x.
- PEÑUELAS, J.; SARDANS, J.; ESTIARTE, M.; OGAYA, R.; CARNICER, J.; COLL, M.; BARBETA, A.; RIVAS-UBACH, A.; LLUSIÀ, J.; GARBULSKY, M.; FILELLA, I.; JUMP, A. S. (2013a). «Evidence of current impact of climate change on life: a walk from genes to the biosphere». *Glob. Chang. Biol.*, núm. 19, p. 2303-2338. DOI: 10.1111/gcb.12143.
- PEÑUELAS, J.; SARDANS, J.; LLUSIÀ, J.; OWEN, S. M.; CARNICER, J.; GIAMBELLUCA, T. W.; REZENDE, E. L.; WAITE, M.; NIINEMETS, Ü. (2010). «Faster returns on “leaf economics” and different biogeochemical niche in invasive compared with native plant species». *Glob. Chang. Biol.*, núm. 16, p. 2171-2185. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.02054.x.
- PEÑUELAS, J.; SARDANS, J.; OGAYA, R.; ESTIARTE, M. (2008). «Nutrient stoichiometric relations and biogeochemical niche in coexisting plant species: effect of simulated climate change». *Polish J. Ecol.*, núm. 56 (4), p. 613-622. DOI: 10.261/59059.
- PIAO, S.; LIU, Z.; WANG, T.; PENG, S.; CIAIS, P.; HUANG, M.; AHLSTROM, A.; BURKHART, J. F.; CHEVALLIER, F.; JANSSENS, I. A.; JEONG, S.-J.; LIN, X.; MAO, J.; MILLER, J.; MOHAMMAT, A.; MYNENI, R. B.; PEÑUELAS, J.; SHI, X.; STOHL, A.; YAO, Y.; ZHU, Z.; TANS, P. P. (2017). «Weakening temperature control on the interannual variations of spring carbon uptake across northern lands». *Nat. Clim. Chang.*, núm. 7, p. 359-363. DOI: 10.1038/nclimate3277.
- PIAO, S.; NAN, H.; HUNTINGFORD, C.; CIAIS, P.; FRIEDLINGSTEIN, P.; SITCH, S.; PENG, S.; AHLSTRÖM, A.; CANADELL, J. G.; CONG, N.; LEVIS, S.; LEVY, P. E.; LIU, L.; LOMAS, M. R.; MAO, J.; MYNENI, R. B.; PEYLIN, P.; POULTER, B.; SHI, X.; YIN, G.; VIOVY, N.; WANG, T.; WANG, X.; ZAEHLE, S.; ZENG, N.; ZENG, Z.; CHEN, A. (2014). «Evidence for a weakening relationship between interannual temperature variability and northern vegetation activity». *Nat. Commun.*, núm. 5, p. 5018. DOI: 10.1038/ncomms6018.
- QUIGG, A.; FINKEL, Z. V.; IRWIN, A. J.; ROSENTHAL, Y.; HO, T. Y.; REINFELDER, J. R.; SCHOFIELD, O.; MOREL, F. M. M.; FALKOWSKI, P. G. (2003). «The evolutionary inheritance of elemental stoichiometry in marine phytoplankton». *Nature*, núm. 425, p. 291-294. DOI: 10.1038/nature01953.
- RAUPACH, M. R.; GLOOR, M.; SARMIENTO, J. L.; CANADELL, J. G.; FRÖLICHER, T. L.; GASER, T.; HOUGHTON, R. A.; LE QUÉRÉ, C.; TRUDINGER, C. M. (2014). «The declining uptake rate of atmospheric CO<sub>2</sub> by land and ocean sinks». *Biogeosciences*, núm. 11, p. 3453-3475. DOI: 10.5194/bg-11-3453-2014.
- RAY, D. K.; FOLEY, J. (2013). «Increasing global crop harvest frequency: recent trends and future directions». *Environ. Res. Lett.*, núm. 8, p. 44041. DOI: 10.1088/1748-9326/8/4/044041.
- REICH, P. B.; HOBBIIE, S. E. (2012). «Decade-long soil nitrogen constraint on the CO<sub>2</sub> fertilization of plant biomass». *Nat. Clim. Chang.*, núm. 3, p. 278-282. DOI: 10.1038/nclimate1694.
- REINHARD, C. T.; PLANAVSKY, N. J.; GILL, B. C.; OZAKI, K.; ROBBINS, L. J.; LYONS, T. W.; FISCHER, W. W.; WANG, C.; COLE, D. B.; KONHAUSER, K. O. (2017). «Evolution of the global phosphorus cycle». *Nature*, núm. 541, p. 386-389. DOI: 10.1038/nature20772.

- RIVAS-MARTÍNEZ, S.; FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F.; LOIDI, J.; LOUSÁ, M.; PENAS, A. (2001). «Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to association level». *Itinera Geobot.*, núm. 14, p. 5-341. ISSN: 0213-8530.
- RIVAS-UBACH, A.; SARDANS, J.; PÉREZ-TRUJILLO, M.; ESTIARTE, M.; PEÑUELAS, J. (2012). «Strong relationship between elemental stoichiometry and metabolome in plants». *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, núm. 109, p. 4181-4186. DOI: 10.1073/pnas.1116092109.
- SAATCHI, S. S.; HARRIS, N. L.; BROWN, S.; LEFSKY, M.; MITCHARD, E. T. A.; SALAS, W.; ZUTTA, B. R.; BUERMANN, W.; LEWIS, S. L.; HAGEN, S.; PETROVA, S.; WHITE, L.; SILMAN, M.; MOREL, A. (2011). «Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents». *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, núm. 108, p. 9899-9904. DOI: 10.1073/pnas.1019576108.
- SALESKA, S. R.; DIDAN, K.; HUETE, A. R.; ROCHA, H. R. da (2007). «Amazon forests green-up during 2005 drought». *Sci. Express*, núm. 318, p. 612. DOI: 10.1126/science.1146663.
- SALVAGIOTTI, F.; PRYSTUPA, P.; FERRARIS, G.; COURETOT, L.; MAGNANO, L.; DIGNANI, D.; GUTIÉRREZ GUTIÉRREZ-BOEMOEM, F. H. (2017). «N:P:S stoichiometry in grains and physiological attributes associated with grain yield in maize as affected by phosphorus and sulfur nutrition». *F. Crop. Res.*, núm. 203, p. 128-138. DOI: 10.1016/j.fcr.2016.12.019.
- SARDANS, J.; ALONSO, R.; CARNICER, J.; FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M.; VIVANCO, M. G.; PEÑUELAS, J. (2016). «Factors influencing the foliar elemental composition and stoichiometry in forest trees in Spain». *Perspect. Plant Ecol., Evol. Syst.*, núm. 18, p. 52-69. DOI: 10.1016/j.ppees.2016.01.001.
- SARDANS, J.; ALONSO, R.; JANSSENS, I. A.; CARNICER, J.; VERESEGLLOU, S.; RILLIG, M. C.; FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M.; SANDERS, T. G. M.; PEÑUELAS, J. (2015a). «Foliar and soil concentrations and stoichiometry of nitrogen and phosphorous across European *Pinus sylvestris* forests: relationships with climate, N deposition and tree growth». *Funct. Ecol.*, núm. 30 (5), p. 676-689. DOI: 10.1111/1365-2435.12541.
- SARDANS, J.; JANSSENS, I. A.; ALONSO, R.; VERESOGLOU, S. D.; RILLING, M. C.; SANDERS, T.; CARNICER, J.; FILELLA, I.; FARRÉ-ARMENGOL, G.; PEÑUELAS, J. (2015b). «Foliar elemental composition of European forest tree species results from evolutionary traits and the present environmental and competitive conditions». *Glob. Ecol. Biogeogr.*, núm. 24, p. 240-255. DOI: 10.1111/geb.12253.
- SARDANS, J.; PEÑUELAS, J. (2014). «Climate and taxonomy underlie different elemental concentrations and stoichiometries of forest species: the optimum “biogeochemical niche”». *Plant Ecol.*, núm. 215, p. 441-455. DOI: 10.1007/s11258-014-0314-2.
- (2015). «Potassium: a neglected nutrient in global change». *Glob. Ecol. Biogeogr.*, núm. 24, p. 261-275. DOI: 10.1111/geb.12259.
- SCHNEIDER, E. D.; KAY, J. J. (1994). «Life as a Manifestation of the 2nd Law of Thermodynamics». *Math. Comput. Model.*, núm. 19, p. 25-48. DOI: 10.1016/0895-7177(94)90188-0.
- (1995). «Order from disorder: the thermodynamics of complexity in biology». *Reflections Futur. Biol.*, núm. 8, p. 161-172. DOI: 10.1017/CBO9780511623295.
- SCHOENER, T. W. (1989). «The ecological niche». A: CHERRET, J. M. (ed.). *Ecological concepts: The contribution of ecology to an understanding on the natural world*. Cam-

- bridge: Blackwell Scientific Publications, p. 79-113. DOI: 10.1126/science.232.4746.113-a.
- SCHRÖDINGER, E. (1944). *What is life?* Cambridge: Cambridge University Press, p. 184.
- (1989). *Statistical thermodynamics*. Nova York: Dover, p. 95.
- SCHUUR, E. A. G.; MCGUIRE, A. D.; GROSSE, G.; HARDEN, J. W.; HAYES, D. J.; HUGELIUS, G.; KOVEN, C. D.; KUHRY, P. (2015). «Climate change and the permafrost carbon feedback». *Nature*, núm. 520, p. 171-179. DOI: 10.1038/nature14338.
- SCHUUR, E. A. G.; VOGEL, J. G.; CRUMMER, K. G.; LEE, H.; SICKMAN, J. O.; OSTERKAMP, T. E. (2009). «The effect of permafrost thaw on old carbon release and net carbon exchange from tundra». *Nature*, núm. 459, p. 556-559. DOI: 10.1038/nature08031.
- SENEVIRATNE, S. I.; NICHOLLS, N.; EASTERLING, D.; GOODESS, C. M.; KANAE, S.; KOSSIN, J.; LUO, Y.; MARENGO, J.; MCINNIS, K.; RAHIMI, M.; REICHSTEIN, M.; SORTEBERG, A.; VERA, C.; ZHANG, X. (2012). «Changes in climate extremes and their impacts on the natural physical environment». A: FIELD, C. B.; BARROS, V.; STOCKER, T. F.; QIN, D.; DOKKEN, D. J.; EBI, K. L.; MASTRANDREA, M. D.; MACH, K. J.; PLATTNER, G.-K.; ALLEN, S. K.; TIGNOR, M.; MIDGLEY, P. M. (ed.). *Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation: A special report of working groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 109-230. DOI: 10.2134/jeq2008.0015br.
- SHAUL, O. (2002). «Magnesium transport and function in plants: the tip of the iceberg». *BioMetals*, núm. 15, p. 309-323. DOI: 10.1023/a:1016091118585.
- SISTLA, S. A.; APPLING, A. P.; LEWANDOWSKA, A. M.; TAYLOR, B. N.; WOLF, A. A. (2015). «Stoichiometric flexibility in response to fertilization along gradients of environmental and organismal nutrient richness». *Oikos*, núm. 124, p. 949-959. DOI: 10.1111/oik.02385.
- SLADE, S. (2006). *Elements in living organisms*. Nova York: The Rosen.
- SLEEN, P. van der; GROENENDIJK, P.; VLAM, M.; ANTEN, N. P. R.; BOOM, A.; BONGERS, F.; PONS, T. L.; TERBURG, G.; ZUIDEMA, P. A. (2014). «No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO<sub>2</sub> fertilization but water-use efficiency increased». *Nat. Geosci.*, núm. 8, p. 24-28. DOI: 10.1038/ngeo2313.
- STEGEHUIS, A. I.; VAUTARD, R.; CIAIS, P.; TEULING, A. J.; JUNG, M.; YIOU, P. (2013). «Summer temperatures in Europe and land heat fluxes in observation-based data and regional climate model simulations». *Clim. Dyn.*, núm. 41, p. 455-477. DOI: 10.1007/s00382-012-1559-x.
- SUN, L.; ZHANG, B.; WANG, B.; ZHANG, G.; ZHANG, W.; ZHANG, B.; CHANG, S.; CHEN, T.; LIU, G. (2017). «Leaf elemental stoichiometry of *Tamarix* Lour. species in relation to geographic, climatic, soil, and genetic components in China». *Ecol. Eng.*, núm. 106, p. 448-457. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2017.06.018.
- TERRADAS, J.; PEÑUELAS, J. (2009). «Evolution: much more than genetics. The need for a holistic view». *Open Evol. J.*, núm. 3, p. 38-45. DOI: 10.2174/1874404400903010038.
- TERRER, C.; VICCA, S.; HUNGATE, B. A.; PHILLIPS, R. P.; PRENTICE, I. C. (2016). «Mycorrhizal association as a primary control of the CO<sub>2</sub> fertilization effect». *Science*, núm. 353, p. 72-74. DOI: 10.1126/science.aaf4610.
- TIAN, H.; LU, C.; CIAIS, P.; MICHALAK, A. M.; CANADELL, J. G.; SAIKAWA, E.; HUNTZINGER, D. N.; GURNEY, K. R.; SITCH, S.; ZHANG, B.; YANG, J.; BOUSQUET, P.; BRUHWIHLER, L.; CHEN, G.; DLUGOKENCKY, E.; FRIEDLINGSTEIN, P.; MELILLO, J.; PAN, S.;



- POULTER, B.; PRINN, R.; SAUNOIS, M.; SCHWALM, C. R.; WOFSY, S. C. (2016). «The terrestrial biosphere as a net source of greenhouse gases to the atmosphere». *Nature*, núm. 531, p. 225-228. DOI: 10.1038/nature16946.
- TRIPLER, C. E.; KAUSHAL, S. S.; LIKENS, G. E.; TODD WALTER, M. (2006). «Patterns in potassium dynamics in forest ecosystems». *Ecol. Lett.*, núm. 9, p. 451-466. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00891.x.
- TURNER, C. B.; WADE, B. D.; JUSTIN, R.; SOMMERFELD, B. A.; RICHARD, E.; TURNER, C. B. (2017). «Evolution of organismal stoichiometry in a long-term experiment with *Escherichia coli*». *R. Soc. Open Sci.*, núm. 4 (7), p. 170497. DOI: 10.1098/rsos.170497.
- TYRRELL, T. (1999). «The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production». *Nature*, núm. 400, p. 525-530. DOI: 10.1038/22941.
- URABE, J.; ELSE, J. J.; KYLE, M.; YOSHIDA, T.; SEKINO, T.; KAWABATA, Z. (2002). «Herbivorous animals can mitigate unfavourable ratios of energy and material supplies by enhancing nutrient recycling». *Ecol. Lett.*, núm. 5, p. 177-185. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2002.00303.x.
- URBINA, I.; SARDANS, J.; GRAU, O.; BEIERKUHNLIN, C.; JENTSCH, A.; KREYLING, J.; PEÑUELAS, J. (2017). «Plant community composition affects the species biogeochemical niche». *Ecosphere*, vol. 8 (5), p. e01801.10.1002/ecs2. DOI: 10.1002/ecs2.1801.
- VAUTARD, R.; GOBIET, A.; SOBOLOWSKI, S.; KJELLSTRÖM, E.; STEGEHUIS, A.; WATKISS, P.; MENDELIK, T.; LANDGREN, O.; NIKULIN, G.; TEICHMANN, C.; JACOB, D. (2014). «The European climate under a 2°C global warming». *Environ. Res. Lett.*, núm. 9, p. 34006.
- VERNADSKY, V. I. (1926). *The biosphere*. Cambridge: Copernicus, p. 178.
- VITOUSEK, P. M.; PORDER, S.; HOULTON, B. Z.; CHADWICK, O. A. (2010). «Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions». *Ecol. Appl.*, núm. 20, p. 5-15. DOI: 10.1890/08-0127.1.
- WANG, H.; STERNER, R. W.; ELSE, J. J. (2012). «On the “strict homeostasis” assumption in ecological stoichiometry». *Ecol. Modell.*, núm. 243, p. 81-88. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2012.06.003.
- WIEDER, W. R.; CLEVELAND, C. C.; SMITH, W. K.; TODD-BROWN, K. (2015). «Future productivity and carbon storage limited by terrestrial nutrient availability». *Nat. Geosci.*, núm. 8, p. 441-444. DOI: 10.1038/ngeo2413.
- WINOGRADSKY, S. (1887). «Über Schwefelbakterien». *Bot. Ztg.*, núm. 45, p. 489-600.
- WOLF, S.; KEENAN, T. F.; FISHER, J. B.; BALDOCCHI, D. D.; DESAI, A. R.; RICHARDSON, A. D.; SCOTT, R. L.; LAW, B. E.; LITVAK, M. E.; BRUNSELL, N. A.; PETERS, W.; LAAN-LUIJKX, I. T. van der (2016). «Warm spring reduced carbon cycle impact of the 2012 US summer drought». *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, núm. 113, p. 5880-5885. DOI: 10.1073/pnas.1519620113.
- YAMAMICHI, M.; MEUNIER, C. L.; PEACE, A.; PRATER, C.; RÚA, M. A. (2015). «Rapid evolution of a consumer stoichiometric trait destabilizes consumer-producer dynamics». *Oikos*, núm. 124, p. 960-969. DOI: 10.1111/oik.02388.
- YU, Q.; ELSE, J. J.; HE, N.; WU, H.; CHEN, Q.; ZHANG, G.; HAN, X. (2011). «Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland». *Oecologia*, núm. 166, p. 1-10. DOI: 10.1007/s00442-010-1902-z.
- ZEDERER, D. P.; TALKNER, U.; SPOHN, M.; JOERGENSEN, R. G. (2017). «Microbial biomass phosphorus and C/N/P stoichiometry in forest floor and A horizons as affected by

- tree species». *Soil Biol. Biochem.*, núm. 111, p. 166-175. DOI: 10.1016/j.soilbio.2017.04.009.
- ZENG, W.; WANG, W. (2015). «Combination of nitrogen and phosphorus fertilization enhance ecosystem carbon sequestration in a nitrogen-limited temperate plantation of Northern China». *For. Ecol. Manage.*, núm. 341, p. 59-66. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.01.004.
- ZHANG, F.; CHEN, J. M.; PAN, Y.; BIRDSEY, R. A.; SHEN, S.; JU, W.; HE, L. (2013). «Attributing carbon changes in conterminous U. S. forests to disturbance and non-disturbance factors from 1901 to 2010». *J. Geophys. Res. Biogeosciences*, núm. 118, p. 1345-1346. DOI: 10.1002/jgrg.20083.
- ZHANG, S. B.; ZHANG, J. L.; SLIK, J. W. F.; CAO, K. F. (2012). «Leaf element concentrations of terrestrial plants across China are influenced by taxonomy and the environment». *Glob. Ecol. Biogeogr.*, núm. 21, p. 809-818. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00729.x.
- ZHU, Z.; PIAO, S.; MYNENI, R. B.; HUANG, M.; CANADELL, J. G.; CIAIS, P.; SITCH, S.; FRIEDLINGSTEIN, P.; ARNETH, A.; STOCKER, B. D.; POULTER, B.; KOVEN, C. (2016). «Greening of the Earth and its drivers». *Nat. Clim. Chang.*, núm. 6, p. 791-795. DOI: 10.1038/nclimate3004.
- ZSCHEISCHLER, J.; MAHECHA, M. D.; BUTTLAR, J. von; HARMELING, S.; JUNG, M.; RAMMIG, A.; RANDERSON, J. T.; SCHÖLKOPF, B.; SENEVIRATNE, S. I.; TOMELLERI, E.; ZAEHLE, S.; REICHSTEIN, M. (2014). «A few extreme events dominate global inter-annual variability in gross primary production». *Environ. Res. Lett.*, núm. 9, p. 35001. DOI: 10.1088/1748-9326/9/3/035001.





