

Cambio climático y variación de los ciclos vitales con la altitud

José Ramón Obeso^{1,*} , Paola Laiolo¹

(1) Research Unit of Biodiversity (UMIB, UO-CSIC-PA), Universidad de Oviedo. 33600 Mieres, España.

* Autor de correspondencia: José Ramón Obeso [jroboso@uniovi.es]

> Recibido el 20 de enero de 2021 - Aceptado el 04 de marzo de 2021

Cómo citar: Obeso, J.R., Laiolo, P. 2021. Cambio climático y variación de los ciclos vitales con la altitud. *Ecosistemas* 30(1): 2145. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2145>

Cambio climático y variación de los ciclos vitales con la altitud

Resumen: El cambio climático es un factor clave de pérdida de diversidad, está modificando el área de distribución de las especies y sus interacciones, y también los rasgos de sus ciclos vitales. En este trabajo se sintetiza la información disponible sobre las modificaciones de los ciclos vitales conocidas o previstas considerando los efectos de los gradientes de altitud en los sistemas montañosos. Se enmarca en la hipótesis del continuo rápido-lento y considera como variables clave la edad de la primera reproducción, la inversión en reproducción y la duración del ciclo. Se ha documentado, con carácter general, que especies de diferentes grupos taxonómicos tienen ciclos vitales más rápidos a menor altitud (mayores temperaturas). Contrariamente, en las zonas de mayor altitud el tiempo hasta la maduración se alarga, la inversión en la reproducción es proporcionalmente menor y la esperanza de vida y longevidad aumentan. Se documentan en esta revisión algunos ejemplos en los que los ciclos vitales varían con la altitud y estas variaciones se deben, con frecuencia, a adaptaciones locales. Además, se presenta un caso de estudio en el que las especies de aves que conforman una comunidad tienden a converger a lo largo de un gradiente de altitud hacia ciclos vitales más lentos a mayor altitud. Tanto en el caso intraespecífico, como en el interespecífico, es previsible que el cambio climático esté modificando las características de los ciclos vitales acelerándolos de acuerdo con la actual situación a menores altitudes.

Palabras clave: hipótesis del continuo rápido-lento; rasgos del ciclo vital; adaptación local; cambio climático; gradientes de altitud

Climatic change and altitudinal variations of life histories

Abstract: Climate change is modifying many ecological patterns and processes, from the distribution of species to their interactions and life histories. Here, we synthesize the available information on climate-driven modification of life histories, which also includes the elevational clines of these features. The slow-fast continuum of life histories (from slow development and reproduction to fast and short lives) provides the framework on which intra and interspecific variation is generated, with key variables being the age of the first reproduction, reproductive investment and lifespan. Species, and often also populations of species, tend to have faster life cycles at lower altitudes (where temperatures are warmer), shortening the maturation time, investing proportionally more time and resources in reproduction, and living shorter lives. Local adaptations are often the underlying mechanisms of these changes, and broad convergence in lifestyles can be observed among co-occurring species in mountain communities. We expect that climate change will modify, accelerating, the life histories of organisms, in keeping with the elevational shifts of climatic and environmental conditions.

Keywords: fast-slow continuum hypothesis; life-history traits; local adaptation; climatic change; elevation gradients

Introducción

Las alteraciones que se están produciendo a escala planetaria como consecuencia de la actividad humana son conocidas como cambio global y aquí se incluyen la pérdida de hábitat, los cambios de usos del suelo, la sobre-explotación de recursos naturales, los efectos de especies invasoras y la alteración de los ciclos biogeoquímicos. Estos fenómenos están interrelacionados, constituyen una amenaza para la biodiversidad a escala global y provocan el cambio climático de origen antrópico cuyos efectos se manifiestan de forma transversal en los factores de cambio global (Arnell et al. 2019; IPCC 2019).

Desde el periodo preindustrial (1850-1900) la temperatura media del aire sobre la superficie de los continentes se ha incrementado por término medio 1.53 °C (rango 1.38 – 1.68 °C), un valor considerablemente mayor que el incremento observado

en toda la superficie terrestre (0.87 °C incluyendo continentes y océanos).

La temperatura, al afectar la actividad enzimática, tiene influencia sobre todos los procesos biológicos, desde las tasas metabólicas y el crecimiento a las interacciones bióticas y los flujos de materia y energía en los ecosistemas (Gillooly et al. 2001; Laiolo et al. 2015a). Los efectos más notorios de la subida de temperaturas se manifiestan en cambios en las áreas de distribución de los organismos, la fenología o las interacciones bióticas, que han sido objeto de numerosas investigaciones (Peñuelas et al. 2002; Parmesan 2007; Pauli et al. 2012; Obeso y Herrera 2018; Gutierrez 2021; Morente-López et al. 2021; Ubach et al. 2021). No obstante, su efecto sobre la tasa de crecimiento y la productividad puede producir cambios en los ciclos vitales de las especies, que son esquemas de asignación de recursos al crecimiento, la reproducción (edad de la primera reproducción, tasa de repro-

ducción) y el mantenimiento somático (ligado a la reproducción futura y la longevidad).

Para comprender el efecto del cambio climático sobre los ciclos vitales de las especies, primero debemos comprender su diversidad que es debida fundamentalmente a combinaciones de tres variables: 1) edad de la primera reproducción (edad de maduración), 2) tasa de reproducción (número de episodios e inversión reproductiva) y 3) duración del ciclo vital.

Una cuestión clave es determinar si la diversidad de los ciclos vitales puede explicarse por diferentes combinaciones de estas variables, que pueden ser más o menos aleatorias o bien porque los ciclos vitales están restringidos, condicionados y circunscritos a determinadas combinaciones de esas variables que son más probables debido a la existencia de ciertas restricciones.

Para clasificar y clarificar esta diversidad de ciclos vitales se desarrollaron diferentes marcos conceptuales (MacArthur y Wilson 1967; Pianka 1970; Grime 1977), pero la propuesta más reconocida en la actualidad es la que hicieron posteriormente Franco y Silvertown (1996), conocida como hipótesis de continuo rápido-lento (*fast-slow continuum hypothesis*). Esta hipótesis hace énfasis en el papel que juega la mortalidad en diferentes estadios del ciclo vital (juveniles, adultos) en configurar y conformar la variación de los ciclos vitales, y basa su formulación en los compromisos en la asignación de recursos a crecimiento, reproducción y mantenimiento somático (Stearns 1983). Esta hipótesis está enraizada en la dicotomía de selección "r" vs selección "K" y propone que, debido a la existencia de compromisos (*trade-offs*, correlaciones fenotípicas negativas) entre la inversión en reproducción y auto-mantenimiento o supervivencia, cuando los recursos están limitados, el repertorio de ciclos vitales está constreñido o restringido y por tanto puede ser descrito con bastante precisión a lo largo de un único eje con elevada inversión en reproducción en un extremo y elevada inversión en auto-mantenimiento (supervivencia) en el otro extremo.

Por tanto, la mayoría de las historias vitales se sitúan a lo largo de un continuo rápido-lento, con baja tasa reproductora, desarrollo lento y longevidad elevada en un extremo y justo lo opuesto en el otro. La ausencia de combinaciones alternativas indica la existencia de esta restricción o limitación en los ciclos vitales.

En cuanto a los resultados empíricos, Franco y Silvertown (1996), considerando 83 especies de plantas, encontraron que, de acuerdo con la hipótesis del continuo rápido-lento, las especies que sufren elevada mortalidad de adultos alcanzan antes la madurez y tienen ciclos vitales más cortos.

Más recientemente, Salguero-Gómez et al. (2016), tras revisar los ciclos de vida de 418 especies de plantas desde anuales a árboles varias veces centenarios, encontraron que el 55% de la variación en las estrategias vitales de las plantas puede ser caracterizada adecuadamente con dos ejes independientes: 1) el eje del continuo rápido-lento, que incorpora especies de crecimiento rápido y ciclo vital corto en un extremo y especies de crecimiento lento y ciclo vital largo en el otro y 2) un segundo eje con la estrategia reproductiva que enfrenta especies que invierten mucho en la reproducción, iteróparas, con especies que se reproducen menos, semélparas, en el otro extremo. Estos resultados son consistentes entre hábitats, formas de crecimiento (leñosas, herbáceas...) y taxones, lo que sugiere que la independencia relativa del continuum rápido-lento es general en las plantas. Estas observaciones en plantas se pueden generalizar a más organismos, por la similitud de estos procesos con los que estructuran las estrategias de ciclos vitales en animales. En vertebrados, el continuo se refleja en dos ejes, uno que representa más propiamente el continuo rápido-lento, y el otro que representa la variación alométrica de los ciclos vitales con el tamaño. De esta forma, si se considera el escalado de la productividad con el tamaño, es posible distinguir los dos extremos rápido y lento dentro de la misma clase de tamaño (Sibly y Brown 2007; véase también más adelante). En los invertebrados los estudios son más escasos, pero hay evidencia de la existencia del continuo en insectos hemípteros y holometábolos (Blackburn 1991; Bakewell et al. 2020). Aun teniendo en cuenta que los

ciclos vitales están también condicionados por la alometría, la historia evolutiva de los linajes (los linajes con un ancestro común más reciente tienden a compartir los mismos rasgos) y los efectos ambientales, esta polarización en cuanto a las estrategias de inversión se observa a lo largo de gradientes climáticos de altitud (Laiolo y Obeso 2017) y latitud (Wiersma et al. 2007).

En ambientes con elevada mortalidad de adultos, como los ambientes muy productivos y por tanto con elevada competencia, o con elevada tasa de perturbación (por ejemplo, elevada depredación), se seleccionará una inversión alta en la reproducción, que dará lugar a una estrategia rápida. Por el contrario, en ambientes estresantes por tener recursos escasos, o bien con elevada variabilidad ambiental y alta mortalidad de juveniles, se seleccionará una reducción de la inversión reproductora anual en beneficio del auto-mantenimiento y supervivencia, lo que corresponde a una estrategia lenta.

Debido a que el calentamiento ha sido mayor en las regiones montañosas (especialmente si próximas a áreas industrializadas (Ming et al. 2013; Arneeth et al. 2019), las montañas constituyen el escenario ideal para examinar los efectos del cambio climático sobre diferentes procesos biológicos debido al gradiente climático asociado al gradiente de altitud. Por cada aumento de 100 m de altitud se produce una disminución de temperatura de entre 0.54°C y 0.65°C, luego los sistemas montañosos constituyen laboratorios de excepción porque permiten predecir cuáles serán los efectos del cambio climático mediante una sustitución espacio por tiempo, consistente en comparar los procesos biológicos afectados por la temperatura a diferentes altitudes. Aunque el cambio climático también conlleva cambios en las precipitaciones, estas no muestran una relación lineal con la altitud y los modelos de su variación sugieren efectos distintos en distintas regiones del planeta. Por ejemplo, las alteraciones se esperan notables en las montañas mediterráneas, y muy reducidas en sistemas no mediterráneos (Nogués-Bravo et al. 2008). Por ello, en esta revisión nos centramos principalmente en el efecto de la temperatura. Por otra parte, los gradientes ambientales pueden ser considerados gradientes de estrés, luego son sistemas idóneos para el análisis de la variabilidad en los ciclos vitales y su ajuste a la hipótesis del continuo rápido-lento. Tal es el caso de los gradientes de altitud en sistemas montañosos. Mayor altitud supone más estrés: menos temperatura, más radiación, mayor periodo de cubierta nival, mayor sequía en periodo sin cubierta nival, menos nutrientes minerales (la temperatura determina la tasa de re-mineralización). Por tanto, a mayor altitud es esperable que se seleccionen ciclos lentos, que conllevan mayor longevidad, retraso en la madurez y tasas reproductoras bajas con la producción de menos descendientes de mayor tamaño. En contraste, en las zonas bajas se espera que se favorezcan ciclos vitales rápidos.

Esta polarización podría observarse tanto a nivel intraespecífico como a nivel interespecífico, influenciando la composición de las comunidades y sus características funcionales (Bastianelli et al. 2017).

La asignación de recursos al crecimiento, la reproducción y el mantenimiento somático varía dentro de especies a lo largo de gradientes de altitud, luego si podemos explicar cuál es el origen de esta variación podremos predecir las respuestas al aumento de temperatura. Existen dos mecanismos básicos para explicar la variación a lo largo de los gradientes de altitud: la adaptación local y la plasticidad fenotípica. La hipótesis de la adaptación local propone que las poblaciones están adaptadas a las condiciones ambientales locales y por tanto tendrán menos éxito en las condiciones de otras localidades. Por tanto, su capacidad de respuesta local al aumento de temperatura es muy limitada, sobre todo cuando la variabilidad genética es reducida. La hipótesis de la plasticidad fenotípica señala que organismos con la misma constitución genética ajustan su ciclo vital dependiendo de las condiciones en las que se desarrollan. Puesto que esta capacidad de respuesta tiene costes se considera que no es muy eficiente, en comparación con la adaptación local, sobre todo en las condiciones más extremas. Otro mecanismo, muy frecuente en los sistemas montañosos, implica variación genética y ambiental en forma de covariación genotipo –

ambiente (para distinguirla de la forma más común de adaptación local, que prevé la interacción genotipo-ambiente). La magnitud de la variación fenotípica producida por este mecanismo depende de las respuestas inducidas por el ambiente y el genotipo. Se produce variación co-gradiente cuando la variación de origen genética y ambiental coinciden (por ejemplo, las bajas temperaturas ralentizan el crecimiento y se favorecen los genotipos a crecimiento lento) (Byars et al. 2007), y contra-gradiente cuando la dirección de variación es opuesta (por ejemplo, las bajas temperaturas ralentizan el crecimiento y se favorecen los genotipos a crecimiento rápido) (Berven et al. 1979).

Los objetivos de esta revisión son: 1) presentar los resultados de investigaciones recientes sobre los ciclos vitales en zonas de montañas, detallar algunos casos de variación espacial o temporal de los ciclos vitales en distintos grupos taxonómicos. 2) Examinar, tanto a nivel intraespecífico como interespecífico, el ajuste a la hipótesis del continuo rápido-lento con las predicciones señaladas arriba de ciclos más lentos a mayor altitud. 3) Interpretar los cambios en los ciclos vitales asociadas al cambio climático.

Evidencias empíricas de la variación de los ciclos vitales en sistemas montañosos o en otros gradientes de temperatura

Edad de la primera reproducción

La llegada al estado adulto suele depender de la tasa de crecimiento y ésta depende de la temperatura, luego se espera que los organismos crezcan más rápido en las zonas bajas (Tabla 1). Sin embargo, hay excepciones a este patrón. Poblaciones de organismos ectotermos, por ejemplo, de artrópodos y anfibios, tienden a crecer más lentamente o presentan más estadios larvarios, necesitando más tiempo para alcanzar la madurez, en las zonas más cálidas (Tabla 1). Al contrario, en las zonas más frías el crecimiento es más rápido y sigue un patrón contra gradiente. Esto se debe a que en las zonas más frías el periodo de crecimiento y reproducción están más restringidos y hay selección para que se alcance la madurez más rápidamente, por tanto, se favorecen los genotipos rápidos, aunque esto implique llegar a la madurez con menores tamaños. También se pueden encontrar otras estrategias alternativas

Tabla 1. Características generales de los ciclos vitales de diferentes grupos taxonómicos en las zonas bajas de los sistemas montañosos.

Table 1. Summary of the main life-history characteristics of lowland populations and species of different taxonomic groups.

Característica del ciclo vital	Grupo taxonómico	Respuesta	Referencias
Edad de madurez	Plantas	Crecimiento rápido	Woodward (1987); Erschbamer (2007); Elmendorf et al. (2012)
	Artrópodos	Crecimiento lento	Dingle et al. (1990); Chown y Klok (2003); Berner et al. (2004); Laiolo y Obeso (2015)
		Mayor tamaño a la madurez	Laiolo et al. (2013)
	Anfibios	Crecimiento lento	Berven et al. (1979); Berven (1982)
	Mamíferos	Madurez temprana	Zammuto y Millar (1985); Yoccoz y Ims (1999)
Episodios e inversión	Plantas	Más inversión en reproducción y menos en mantenimiento vegetativo	Jónsdóttir (2011); Stöcklin (2009); Klimeš et al. (1997)
	Artrópodos	Mayor fecundidad	Revisado en Hönek (1993)
		Más huevos más pequeños	Hayashi y Hamano (1984); Mashiko (1990); Hancock et al. (1998); Wilhelm y Schindler (2000); Fischer et al. (2003)
	Peces	Mayor número de huevos más pequeños, menos cuidados parentales	Sternberg y Kennard (2013)
	Reptiles	Mayor frecuencia de reproducción Reducción del tamaño de descendientes, menos viviparismo	Tinkle y Gibbons (1977); Braña et al. (1991); Sinervo et al. (1992); Shine (2005)
	Aves	Mayor fecundidad, menos cuidados parentales	Badyaev (1997); Badyaev y Ghalambor (2001); Laiolo et al. (2015b); Boyle et al. (2016)
	Mamíferos	Mayor tamaño de camada, menos cuidados parentales	Dumire (1960); Smith y McGinnis (1968); Fleming y Rauscher (1978); Festa-Bianchet et al. (1994)
Duración del ciclo vital	Plantas	Menor supervivencia de adultos menor longevidad	Bliss (1971); García y Zamora (2003); Arx et al. (2006); Hautier et al. (2009); Milla et al. (2009); Kim y Donohue (2011)
	Artrópodos	Menor tiempo de generación	Schmoller (1970); Hodkinson (2005)
	Peces y anfibios	Menor longevidad	Pauly (1980); Beverton (1987); Zhang y Lu (2012)
	Reptiles	Menor supervivencia de adultos	Adolph y Porter (1993)
	Aves	Menor longevidad	Laiolo et al. (2015b)
	Mamíferos	Menor longevidad	Bronson (1979); Zammuto y Millar (1985); Yoccoz y Ims (1999)

como la interrupción del crecimiento, desarrollo o actividad física en los periodos desfavorables, como son las distintas formas de dormancia (diapausa, hibernación, etc.) (Laiolo et al. 2013; Laiolo y Obeso 2017).

Número de episodios de reproducción e inversión

En diferentes grupos taxonómicos el aumento de temperatura supone un aumento de la tasa de reproducción y de la inversión reproductora en cada episodio (Tabla 1). Sin embargo, en general, se reduce la inversión por descendiente, ya que son de tamaños más pequeños y reciben menos cuidados parentales (Tabla 1), reflejando el compromiso entre número y tamaño de los descendientes.

Duración del ciclo vital

Se obtiene una respuesta más homogénea entre taxones respecto a los rasgos anteriores, y el incremento de temperatura supone, en términos generales, un aumento de la tasa de mortalidad de los adultos, con la consiguiente reducción del tiempo de generación y la longevidad (Tabla 1).

En conclusión, el incremento de temperatura supone una aceleración de los ciclos vitales, ajustándose la variación a lo largo del gradiente altitudinal a la hipótesis del continuo rápido-lento. En las zonas más cálidas se acortan las fases juveniles, hay mayor inversión en la reproducción y acortamiento de la duración del ciclo. Se producen más descendientes, pero con menos inversión por descendiente, lo que necesariamente supone mayor mortalidad juvenil. Por el contrario, en climas más fríos prevalecen las estrategias que protegen la supervivencia.

Casos de estudio: variaciones intraespecíficas

Aunque existen numerosos estudios sobre la adaptación local en plantas (véase la revisión de Leimu y Fischer 2008) y en concreto las plantas del ártico presentan adaptaciones locales muy frecuentemente, la mayoría de los rasgos estudiados no corresponden a variables de los ciclos vitales examinadas a lo largo de gradientes de altitud. Sin ánimo de ser exhaustivos, se presentan aquí algunos ejemplos, intencionadamente sesgados hacia las plantas por la facilidad con la que pueden hacerse trasplantes recíprocos, que ponen de manifiesto la diversidad de respuestas en los experimentos de trasplante recíproco, que son la única manera de demostrar interacción genotipo ambiente y por tanto adaptación local (Williams 1966).

En un experimento de trasplante de ejemplares con seguimiento a largo plazo (tres décadas), Bennington et al. (2012), encontraron adaptaciones locales relacionadas con crecimiento y la supervivencia en el matorral enano *Dryas octopetala* a lo largo de un gradiente de altitud asociado a variaciones en la cubierta de nieve.

Sin embargo, Frei et al. (2014) no encontraron evidencias de adaptaciones locales a gradientes de altitud en tres especies herbáceas (*Ranunculus bulbosus*, *Trifolium montanum* y *Briza media*) en Alpes mediante trasplantes recíprocos. Las tres especies tuvieron marcadas respuestas plásticas y en general coherentes con los cambios de altitud, con mayores crecimientos en *R. bulbosus* y *T. montanum* y mayor biomasa reproductora para *Briza media* en las zonas bajas (600 m). Sin embargo, *Ranunculus bulbosus* presentó mayor biomasa reproductora en las zonas altas (1800 m). Esta respuesta, contra lo previsto por la hipótesis del continuo rápido-lento, puede atribuirse a la co-ocurrencia de cambios en otros factores además de la temperatura (por ejemplo, menos precipitación y mayor evotranspiración a menor altitud). Los autores concluyen que la plasticidad mostrada por estas especies puede amortiguar los efectos del calentamiento global sin que tengan que realizar desplazamientos en altitud.

En otros casos, los trasplantes recíprocos ponen de manifiesto que algunos caracteres presentan plasticidad fenotípica mientras que otros presentan adaptaciones locales. Gonzalo-Turpin y Ha-

zard (2009), con trasplantes recíprocos de *Festuca eskia* en Piri-neos, encontraron que tanto la biomasa reproductora, como la proporción de recursos asignados a la reproducción, presentaron diferenciación genética a lo largo de un gradiente de altitud, con una disminución de la inversión en reproducción asociada al incremento de altitud. Esta adaptación local es manifiesta a pesar de que existe flujo genético entre poblaciones de diferentes altitudes, lo cual hace suponer fuertes presiones selectivas locales. Por otra parte, Kim y Donouhe (2011) compararon el comportamiento demográfico de poblaciones de *Erysimum capitatum* a lo largo de un gradiente de altitud en las montañas Rocosas encontrando que las de las zonas bajas presentaban ciclos más rápidos, con mayor mortalidad, reproducción más temprana y mayor tendencia a ser más semélparas que las de las zonas alpinas.

Algunas especies de montaña han sido estudiadas a lo largo de gradientes de latitud. Tal es el caso de Toräng et al. (2015) que realizaron experimentos de doble trasplante recíproco de *Arabis alpina* en montañas del norte de España, sur y norte de Suecia. Los resultados mostraron la existencia de adaptaciones locales (estas se demuestran exclusivamente con los dos trasplantes recíprocos, cuando se encuentra interacción genotipo ambiente) así como la existencia de un compromiso entre supervivencia e inversión en reproducción. Las plantas de las poblaciones de las montañas del norte de España tendían a producir más frutos, pero sobrevivían menos (tendían a ser semélparas), que las de las montañas suecas (de carácter más iteróparo). Por tanto, corresponderían a ciclos más rápidos, ajustándose a la hipótesis del continuo rápido-lento.

En el caso de animales ectotermos, Laiolo y Obeso (2015) estudiaron la eclosión y el crecimiento en el laboratorio de ejemplares de una especie de saltamontes de alta montaña endémico de la Cordillera Cantábrica, *Chorthippus cazurroi*. La comparación de ejemplares procedentes de cuatro poblaciones de diferente altitud, desarrollándose a diferentes temperaturas, permitió concluir que los fenotipos de desarrollo rápido aparecían en condiciones en las que la temperatura retrasaba el desarrollo. Esta estrategia rápida, común en muchos ectotermos anuales de climas fríos, es el resultado de la selección contra-gradiente derivada de limitaciones temporales al desarrollo y reproducción, y permite que los individuos pequeños logren reproducirse en una ventana temporal muy breve en verano.

Casos de estudio: variaciones interespecíficas y cambios comunitarios

Se presenta aquí un ejemplo de cómo puede trasladarse la hipótesis del continuo rápido-lento a la variación existente entre especies que forman comunidades a lo largo de un gradiente de altitud (Laiolo et al. 2015b) (Fig. 1).

Como se indicó arriba, el compromiso de invertir en reproducción o invertir en crecimiento-mantenimiento determina y polariza las estrategias vitales. Pero también hay otros conflictos o compromisos de inversión: número y tamaño de descendientes, tamaño y edad a la madurez o tamaño y longevidad. Existen, por tanto, otros factores que condicionan o constriñen los ciclos vitales, tal es el caso de la alometría, la historia evolutiva y el hábitat o condiciones ambientales. Las relaciones alométricas determinan las diferentes tasas metabólicas de los organismos y finalmente sus tasas de inversión en crecimiento y reproducción. Las especies de tamaño grande tienen ciclos vitales más largos, tiempos de generación mayores y periodos de crecimiento más largos, variables que condicionan las estrategias vitales. Según la Teoría Metabólica en Ecología (Brown et al. 2004), tanto la tasa de crecimiento como la tasa de producción de biomasa reproductora escalan a aproximadamente $\frac{3}{4}$ del tamaño corporal. Así mismo, los tiempos de recambio como el tiempo de generación o la longevidad deberían escalar con aproximadamente $\frac{1}{4}$ del peso corporal. La capacidad del tamaño corporal para determinar los ciclos vitales ha sido puesta de manifiesto en el caso las aves por Laiolo et al.

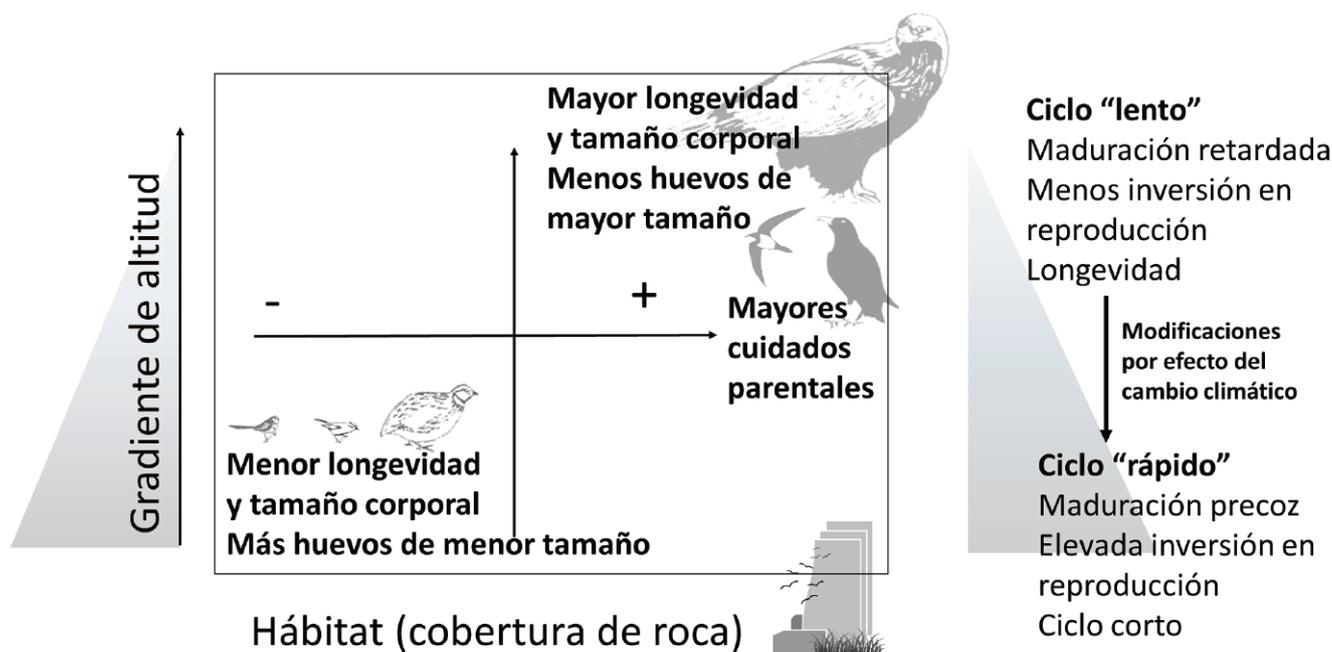


Figura 1. Esquema de los principales cambios en los ciclos vitales de las aves con la altitud y el hábitat en la cordillera Cantábrica según los resultados de Laiolo et al. (2015b) y generalización de los cambios previstos con el cambio climático según las características actuales a altitudes más bajas, con clima más cálido (basado en Laiolo y Obeso 2017).

Figure 1. Schema depicting the main changes in avian life-histories along an elevational gradient in the Cantabrian mountains (northern Spain) according to the results by Laiolo et al. (2015b) and a general prediction of life-history shifts as a consequence of global warming according to climatic conditions at lower altitudes (Laiolo and Obeso 2017).

(2015b) tras examinar la tasa de producción de biomasa reproductiva, número y tamaño de los huevos y esperanza de vida de un conjunto de 94 especies de aves, censadas en un gradiente de altitud desde el nivel del mar hasta los 2600 m en la cordillera Cantábrica (norte de España).

Cuando se calculan las ecuaciones alométricas ajustadas, eliminando el efecto filogenético, la biomasa asignada anualmente a la reproducción se incrementa con el peso corporal según una pendiente de 0.56, significativamente por debajo de $\frac{3}{4}$ (e indicando que las especies de tamaño grande producen menos biomasa reproductora de lo que predice la ecuación alométrica). Sin embargo, la asignación en todo el ciclo vital guarda una relación alométrica de 0.74 con el peso corporal, extraordinariamente próxima al valor teórico de $\frac{3}{4}$. Por otra parte, la longevidad escala con el tamaño con una pendiente de 0.29, no distinguible de la predicción teórica de $\frac{1}{4}$.

Cuando se eliminó el efecto del tamaño corporal y de las relaciones filogenéticas entre especies de aves, se encontró que las especies de tamaño grande que viven en climas más fríos ponen menos huevos y tienen una mayor esperanza de vida. Estos resultados están en concordancia con lo esperado: un clima frío supone mayor requerimiento metabólico lo que conduce al síndrome de menor inversión en reproducción, pero con mayor inversión por descendiente.

Por otra parte, los mejores modelos para explicar la duración de la incubación y resto de fases de nidificación incluyen las relaciones positivas del tamaño corporal y del hábitat, en particular, de la cobertura de rocas (Fig. 1). Luego el hábitat influye en la inversión en cuidados parentales y probablemente está relacionado con el riesgo de depredación, que sería menor en los huecos de las rocas que en hábitats más abiertos como los pastizales. La prolongación de cuidados parentales encaja con la reducción del tamaño de puesta. En conclusión, estos resultados sugieren que la co-ocurrencia espacial y ecológica de especies promueve la convergencia evolutiva en sus ciclos vitales.

Otro resultado de interés de Laiolo et al. (2015b) es que las localidades más cálidas tienen especies de aves que presentan menor esperanza de vida, lo que permite llegar a conclusiones en relación con el calentamiento global que sería necesario comprobar en futuros estudios. El incremento de temperatura podría beneficiar la presencia de especies de aves de ciclos vitales más cortos (véase también más abajo), ajustándose de nuevo a las predicciones de la hipótesis del continuo rápido-lento.

Casos de estudio: ciclos vitales y cambio climático

Varios estudios han permitido verificar el efecto del cambio climático sobre algunos parámetros de las historias vitales de animales silvestres y han evidenciado respuestas idiosincráticas e interacciones con otros procesos biológicos. Tafani et al. (2013) y Rézouki et al. (2016) encontraron que el tamaño de la camada y la supervivencia juvenil de *Marmota marmota*, seguida a lo largo de 20 años en los Alpes, disminuyeron con el tiempo. Los efectos del clima sobre las historias vitales no se ajustan al modelo esperado, por actuar el clima también sobre las respuestas sociales (la estructura social de la especie se basa en grupos familiares con individuos ayudantes) y el proceso de hibernación. No está claro si estos resultados se deben a un cambio (evolutivo) o a un efecto puramente ambiental, pero sugieren que las poblaciones de marmota alpina podrían tener problemas de viabilidad frente al cambio climático.

El coleóptero fitófago *Dendroctonus ponderosae*, originario del oeste de América del Norte, constituye una plaga del género *Pinus* con cierta periodicidad. Después de dos décadas de aumentos de la temperatura del aire, el ciclo vital de esta especie ha aumentado de una a dos generaciones por año en muchas poblaciones, y la especie ha alcanzado altitudes y latitudes muchos más altas de su original distribución. El desarrollo es controlado directamente por la temperatura, por tanto, la especie está siguiendo el cambio climático mediante un desarrollo más rápido (Mittton y Ferrenberg 2012).

En cuanto a los rasgos del ciclo vital que influyen en los desplazamientos en altitud, en el caso de las aves, [Tingley et al. \(2012\)](#) encontraron que las especies que han tenido más desplazamiento en altitud tienen menores tamaños de nidada, defienden territorios y son residentes.

En el caso de las plantas, se trató de examinar si determinados rasgos están influyendo en los desplazamientos altitudinales de las especies. En concreto, la forma de vida, aunque no hay correspondencia exacta, tiene cierta relación con las características del ciclo vital. En este sentido, [Matteodo et al. \(2013\)](#) analizaron los cambios de la vegetación en 120 cumbres entre 2449 y 3418 m en Alpes y documentaron las colonizaciones y extinciones que se habían producido durante el siglo XX. El rasgo más relevante para las colonizaciones hacia pisos más elevados fue el peso y las estructuras de dispersión de la semilla, pero en cuanto a rasgos relacionados con los ciclos vitales solo encontraron un incremento de hemicriptófitos en la zona nival aunque con extinciones en los hemicriptófitos en roseta. No encontraron que los lugares en los que desapareció el hielo o la nieve fueran colonizados por especies de carácter más ruderal. Por su parte, [Wolf et al. \(2016\)](#), analizando los cambios de vegetación, también durante el siglo XX, en California encontraron que las plantas anuales tienen cierta tendencia a desplazarse más en altitud que las perennes (en especial las leñosas), pero no resultó significativa. De nuevo encontraron que el tamaño de semilla fue determinante, con una mayor propensión de las especies con semillas pequeñas a desplazarse a mayor altitud.

Sin embargo, la revisión, a escala global, de [Alexander et al. \(2016\)](#) encontró casi 200 especies de plantas no nativas en hábitats alpinos, la gran mayoría pertenecientes a las estrategias ruderal y competitiva de [Grime \(1977\)](#). Las áreas alpinas están relativamente libres de plantas no nativas debido a su resistencia a la invasión por la escasa capacidad que tienen estas especies para desplazar a las nativas ([Pauchard et al. 2016](#)). Puesto que la estrategia ruderal se corresponde con ciclos vitales rápidos y la estrategia competitiva con ciclos vitales más rápidos que las plantas alpinas, la revisión de [Alexander et al. \(2016\)](#) pone de manifiesto el creciente éxito de las especies con ciclos vitales rápidos colonizando las zonas alpinas.

Conclusiones

Como consecuencia del calentamiento global, las poblaciones de las diferentes especies no solo están modificando sus áreas de distribución y fenologías; también sufren modificaciones en las características de sus ciclos vitales. En términos generales, se espera que el aumento de la temperatura acelere los ciclos acortando las fases juveniles, aumentando la inversión en reproducción y reduciendo la inversión en el mantenimiento. Los efectos demográficos que tienen estos cambios en las poblaciones son muy diversos, como se ha documentado en los diferentes casos de estudio presentados, con lo que puede concluirse que hay respuestas específicas de cada especie o cada población. No obstante, en síntesis, pueden considerarse que las poblaciones pueden modificar los ciclos vitales rastreando las condiciones ambientales siempre que tengan potencial de plasticidad fenotípica o bien en aquellos casos que, aun existiendo adaptaciones locales, puedan responder en términos evolutivos. A pesar de la elevada incidencia de adaptaciones locales ([Davis y Shaw 2001](#); [Leimu y Fischer 2008](#)), éstas acompañaron los desplazamientos de las especies durante los numerosos cambios climáticos del cuaternario. Sin embargo, esta capacidad de respuesta no está garantizada, ya que depende de la velocidad del calentamiento. Se han documentado extinciones en periodos de calentamiento rápido como en el caso de la transición del último máximo glacial al Holoceno ([Jackson y Weng 1999](#); [Davis y Show 2001](#)).

En aquellos casos en los que el calentamiento sea más rápido que la capacidad de respuesta, las poblaciones de las zonas altas, en el extremo más lento del ciclo vital, podrían perder capacidad competitiva frente a otras especies si no son capaces de acompa-

sar cambios en el ciclo vital acorde con el cambio ambiental. No se sabe si esta situación puede conducir a sustituciones de especies de ciclos vitales largos por especies de ciclos vitales más cortos, pero no sería muy probable ya que las plantas de las zonas más elevadas son extraordinariamente resistentes gracias a diversas estrategias de persistencia en ambientes particularmente inhóspitos ([Laiolo y Obeso 2017](#)). En este sentido, se documentaron muchas colonizaciones en zonas alpinas y subalpinas pero muy pocas extinciones ([Matteodo et al. 2013](#)). A nivel comunitario, los desplazamientos hacia zonas altas de especies no nativas, con estrategias de ciclo vital más rápido, no solo están aumentando la diversidad de especies de plantas ([Pauli et al. 2012](#); [Matteodo et al. 2013](#)), sino también la diversidad de sus ciclos vitales.

No obstante, debemos reconocer que la información disponible para otros grupos de organismos es todavía lamentablemente escasa. Por tanto, constituye un verdadero reto la recopilación de información sobre las colonizaciones y extinciones de especies de diferentes grupos de organismos en gradientes de temperatura. Después podrá analizarse qué rasgos de esas especies son determinantes en los procesos de colonización y extinción, lo que permitirá hacer predicciones más acertadas sobre los efectos del cambio climático en la diversidad en los sistemas de montaña.

Contribución de los autores

José Ramón Obeso: Conceptualización, Investigación, Redacción - borrador original, Redacción - revisión y edición. Paola Laiolo: Conceptualización, Investigación, Redacción - borrador original, Redacción - revisión y edición

Agradecimientos

Buena parte de este trabajo es el resultado del desarrollo de los proyectos CGL2014-53899-P/AEI/FEDER.UE y CGL2017-85191-P/AEI/FEDER.UE del Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades.

Referencias

- Adolph, S.C., Porter, W.P. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *The American Naturalist* 142: 273–295.
- Alexander, J.M., Lembrecht, J.J., Cavieres, L.A., Daehler, C., Haider, S., Kueffer, C. 2016. Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: current status and future challenges. *Alpine Botany* 126: 89–103.
- Arnell, A., Denton, F., Agus, F., Elbehri, A., Erb, K., Osman Elasha, B. 2019. Framing and Context. En: *Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems*. <https://www.ipcc.ch/srcc/>
- Arx, G.V., Edwards, P.J., Dietz, H. 2006. Evidence for life history changes in high-altitude populations of three perennial forbs. *Ecology* 87: 665–674.
- Badyaev, A.V. 1997. Avian life history variation along altitudinal gradients: an example with cardueline finches. *Oecologia* 111: 365–374.
- Badyaev, A., Ghalambor, C.K. 2001. Avian life-history strategies in relation to elevation: evidence for a trade-off between fecundity and parental care. *Ecology* 82: 2948–2960.
- Bakewell, A.T., Davis, K.E., Freckleton, R.P., Isaac, N.J., Mayhew, P.J. 2020. Comparing life histories across taxonomic groups in multiple dimensions: how mammal-like are insects? *The American Naturalist* 195: 70–81.
- Bastianelli, G., Tavecchia, G., Meléndez, L., Seoane, J., Obeso, J.R., Laiolo, P. 2017. Surviving at high elevations: an inter-and intra-specific analysis in a mountain bird community. *Oecologia* 184: 293–303.
- Bennington, C.C., Fetcher, N., Vavrek, M.C., Shaver, G.R., Cummings, K.J., McGraw, J.B. 2012. Home site advantage in two long-lived arctic plant species: results from 30-year reciprocal transplant studies. *Journal of Ecology* 100: 841–851.
- Berner, D., Körner, C., Blanckenhorn, W.U. 2004. Grasshopper populations across 2000 m of altitude: is there life history adaptation? *Ecography* 27: 733–740.

- Berven, K.A. 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits. *Evolution* 36: 962–983.
- Berven, K.A., Gill, D.E., Smith-Gill, S.J. 1979. Counter gradient selection in the green frog, *Rana clamitans*. *Evolution* 33: 609–623.
- Beverton, R.J. 1987. Longevity in fish: some ecological and evolutionary considerations. En: Woodhead A.D., Thompson K.H. (eds) *Evolution of Longevity in Animals*, pp. 161–185. Springer, Boston, Estados Unidos.
- Blackburn, T.M. 1991. Evidence for a “fast-slow continuum” of life history traits among parasitoid Hymenoptera. *Functional Ecology* 5: 65–74.
- Bliss, L.C. 1971. Arctic and alpine plant life cycles. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 2: 405–43.
- Boyle, W.A., Sandercock, B.K., Martin, K. 2016. Patterns and drivers of intraspecific variation in avian life history along elevational gradients: a meta-analysis. *Biological Review* 91: 469–482.
- Braña, F., Bea, A., Arrayago, M.J. 1991. Egg retention in lacertid lizards: relationships with reproductive ecology and the evolution of viviparity. *Herpetologica* 47: 218–226.
- Bronson, M.T. 1979. Altitudinal variation in the life history of the golden-mantled ground squirrel (*Spermophilus lateralis*). *Ecology* 60: 272–279.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771–1789.
- Byars, S.G., Papst, W., Hoffman, A.A. 2007. Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution* 61: 2925–2941.
- Chown, S.L., Klok, C.J. 2003. Altitudinal body size clines: latitudinal effects associated with changing seasonality. *Ecography* 26: 445–455.
- Davis, M.B., Shaw, R.G. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292: 673–679.
- Dingle, H., Mousseau, T.A., Scott, S.M. 1990. Altitudinal variation in life cycle syndromes of California populations of the grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (F.). *Oecologia* 84: 199–206.
- Dunmire, W.W. 1960. An altitudinal survey of reproduction in *Peromyscus maniculatus*. *Ecology* 41: 174–182.
- Elmendorf, S.C., Henry, G.H., Hollister, R.D., Björk, R.G., Björkman, A.D., Callaghan, T.V., et al. 2012. Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology Letters* 15:164–175.
- Erschbamer, B. 2007. Winners and losers of climate change in a central alpine glacier foreland. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39: 237–244.
- Festa-Bianchet, M., Urquhart, M., Smith, K.G. 1994. Mountain goat recruitment: kid production and survival to breeding age. *Canadian Journal of Zoology* 72: 22–27.
- Fischer, K., Brakefield, P.M., Zwaan, B.J. 2003. Plasticity in butterfly egg size: why larger offspring at lower temperatures? *Ecology* 84: 3138–3147.
- Fleming, T.H., Rauscher, R.J. 1978. On the evolution of litter size in *Peromyscus leucopus*. *Evolution* 32: 45–55.
- Franco, M., Silvertown, J. 1996. Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 351: 1341–1348.
- Frei, E.R., Ghazoul, J., Matter, P., Heggli, M., Pluess, A.R. 2014. Plant population differentiation and climate change: responses of grassland species along an elevational gradient. *Global Change Biology* 20: 441–455.
- García, D., Zamora, R. 2003. Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *Journal of Vegetation Science* 14: 921–926.
- Gonzalo-Turpin, H., Hazard, L. 2009. Local adaptation occurs along altitudinal gradient despite the existence of gene flow in the alpine plant species *Festuca eskia*. *Journal of Ecology* 97: 742–751.
- Gillooly, J.F., Brown, J.H., West, G.B., Savage, V.M., Charnov, E.L. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248–2251.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169–1194.
- Gutiérrez, D. 2021. Efectos del cambio global sobre la dinámica poblacional de la fauna de montaña. *Ecosistemas* 30(1): 2177. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2177>
- Hancock, M.A., Hughes, J.M., Bunn, S.E. 1998. Influence of genetic and environmental factors on egg and clutch sizes among populations of *Paratya australiensis* Kemp (Decapoda: Atyidae) in upland rainforest streams, south-east Queensland. *Oecologia* 115: 483–491.
- Hautier, Y., Randin, C.F., Stocklin, J., Guisan, A. 2009. Changes in reproductive investment with altitude in an alpine plant. *Journal of Plant Ecology* 2: 125–134.
- Hayashi, K.I., Hamano, T. 1984. The complete larval development of *Caridina japonica* De Man (Decapoda, Caridea, Atyidae) reared in the laboratory. *Zoological Science* 1: 571–589.
- Hodkinson, I.D. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community response to altitude. *Biological Review* 80: 489–513.
- Hönek, A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* 66: 483–492.
- IPCC 2019. *Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems*. <https://www.ipcc.ch/srccl/>
- Jackson, S.T., Weng, C. 1999. Late Quaternary extinction of a tree species in eastern North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 96: 13847–13852.
- Jónsdóttir, I.S. 2011. Diversity of plant life histories in the Arctic. *Preslia* 83: 281–300.
- Kim, E., Donohue, K. 2011. Demographic, developmental and life-history variation across altitude in *Erysimum capitatum*. *Journal of Ecology* 99: 1237–1249.
- Klimeš, L., Klimešova, J., Hendriks, R., van Groenendael, J. 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. En: de Kroon H, van Groenendael J (eds.) *The ecology and evolution of clonal plants*, pp 1–29. Backhuys Publishers, Leiden, Países Bajos.
- Laiolo, P., Obeso, J.R. 2015. Plastic responses to temperature vs. local adaptation at the cold extreme of the climate gradient. *Evolutionary Biology* 42: 473–482.
- Laiolo, P., Obeso, J.R. 2017. Life-history responses to the altitudinal gradient. High Mountain Conservation in a Changing World. Book Series: *Advances in Global Change Research* 62: 253–283.
- Laiolo, P., Illera, J.C., Obeso, J.R. 2013. Local climate determines intra- and interspecific variation in sexual size dimorphism in mountain grasshopper communities. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 2171–2183.
- Laiolo, P., Illera, J.C., Meléndez, L., Segura, A., Obeso, J.R. 2015a. Abiotic, biotic and evolutionary control of the distribution of C and N isotopes in food webs. *The American Naturalist* 185:169–182.
- Laiolo, P., Seoane, J., Illera, J.C., Bastianelli, G., Carrascal, L.M., Obeso, J.R. 2015 b. The evolutionary convergence of avian lifestyles and their constrained co-evolution with species' ecological niche. *Proceedings of the Royal Society B* 282: 20151808.
- Leimu, R., Fischer, M. 2008. A meta-analysis of local adaptation in plants. *PLoS ONE* 3: e4010.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos.
- Mashiko, K. 1990. Diversified egg and clutch sizes among local populations of the fresh-water prawn *Macrobrachium nipponense* (De Haan). *Journal of Crustacean Biology* 10: 306–314.
- Matteodo, M., Wipf, S., Stöcklin, V., Rixen, C., Vittoz, P. 2013. Elevation gradient of successful plant traits for colonizing alpine summits under climate change. *Environmental Research Letters* 8: 024043.
- Milla, R., Giménez-Benavides, L., Escudero, A., Reich, P.B. 2009. Intra- and interspecific performance in growth and reproduction increase with altitude: a case study with two *Saxifraga* species from northern Spain. *Functional Ecology* 23: 111–118.
- Ming, J., C. Xiao, Z. Du, Yang, X. 2013. An overview of black carbon deposition in High Asia glaciers and its impacts on radiation balance. *Advances in Water Resources* 55: 80–87.
- Mitton, J.B., Ferrenberg, S.M. 2012. Mountain pine beetle develops an unprecedented summer generation in response to climate warming. *The American Naturalist* 179: E163–E171.
- Morente-López, J., Lara-Romero, C., García-Fernández, A., Rubio-Teso, M.L., Prieto-Benítez, S., Iriondo, J.M. 2021. Áreas marginales en ecosistemas alpinos: definición y valor evolutivo en un contexto de cambio climático. *Ecosistemas* 30(1): 2178. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2178>
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., Lasanta, T., Moreno, J.I.L. 2008. Climate change in Mediterranean mountains during the 21st century. *AMBIO* 37: 280–285.

- Obeso, J.R., Herrera, J.M. 2018. Polinizadores y cambio climático. *Ecosistemas* 27(2): 52-59.
- Pauchard, A., Milbau, A., Albiñ, A., Alexander, J., Burgess, T., Daehler, C., et al. 2016. Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: new challenges for ecology and conservation. *Biological Invasions* 18: 345–353.
- Peñuelas, J., Filella, I., Comas, P. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 8: 531-544.
- Parmesan, C. 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology* 13: 1860-1872.
- Pauli, H., Gottfried, M., Dullinger, S., Abdaladze, O., Akhalkatsi, M., Benito Alonso, J., et al. 2012. Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. *Science* 336: 353–355.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES Journal of Marine Science* 39: 175–192.
- Pianka, E.R. 1970. On r- and K-selection. *The American Naturalist* 104: 592-597.
- Rézouki, C., Tafani, M., Cohas, A., Loison, A., Gaillard, J.M., Allainé, D., Bonenfant, C. 2016. Socially mediated effects of climate change decrease survival of hibernating Alpine marmots. *Journal of Animal Ecology* 85: 761-773.
- Salguero-Gómez, R., Jones, O.R., Jongejans, E., Blomberg, S.P., Hodgson, D.J., Mbeau-Ache, C., et al. 2016. Fast-slow continuum and reproductive strategies structure plant life-history variation worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113: 230-235.
- Schmoller, R. 1970. Life histories of alpine tundra Arachnida in Colorado. *American Midland Naturalist* 83: 119–133.
- Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36: 23–46.
- Sinervo, B., Doughty, P., Huey, R.B., Zamudio, K. 1992. Allometric engineering: a causal analysis of natural selection on offspring size. *Science* 258: 1927.
- Sibly, R. M., Brown, J. H. 2007. Effects of body size and lifestyle on evolution of mammal life histories. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 17707-17712.
- Smith, M.H., McGinnis, J.T. 1968. Relationships of latitude, altitude, and body size to litter size and mean annual production of offspring in *Peromyscus*. *Researches on Population Ecology* 10: 115–126.
- Stearns, S.C. 1983. The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. *Oikos* 41: 173-187.
- Sternberg, D., Kennard, M.J. 2013. Environmental, spatial and phylogenetic determinants of fish life-history traits and functional composition of Australian rivers. *Freshwater Biology* 58: 1767–1778.
- Stöcklin, J., Kuss, P., Pluess, A.R. 2009. Genetic diversity, phenotypic variation and local adaptation in the alpine landscape: case studies with alpine plant species. *Botanica Helvetica* 119: 125–133.
- Tafani, M., Cohas, A., Bonenfant, C., Gaillard, J.M., Allainé, D. 2013. Decreasing litter size of marmots over time: a life history response to climate change? *Ecology* 94: 580-586.
- Tingley, M.W., Koo, M.S., Moritz, C., Rush, A.C., Beissinger, S.R. 2012. The push and pull of climate change causes heterogeneous shifts in avian elevational ranges. *Global Change Biology* 18: 3279–3290.
- Tinkle, D.W., Gibbons, J.W. 1977. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Miscellaneous Publications. Museum of Zoology, University of Michigan* 154: 1–55.
- Toräng, P., Wunder, J., Obeso, J.R., Herzog, M., Coupland, G., Ågren J. 2015. Large-scale adaptive differentiation in the alpine perennial herb *Arabis alpina*. *New Phytologist* 206: 459-470.
- Ubach, A. Páramo, F., Stefanescu, C. 2021. Heterogeneidad en las respuestas demográficas asociadas al gradiente altitudinal: el caso de las mariposas en el noreste ibérico. *Ecosistemas* 30(1): 2148. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2148>
- Wiersma, P., Munoz-Garcia, A., Walker, A., Williams, J.B. 2007. Tropical birds have a slow pace of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 9340–9345.
- Wilhelm, F.M., Schindler, D.W. 2000. Reproductive strategies of *Gammarus lacustris* (Crustacea: Amphipoda) along an elevation gradient. *Functional Ecology* 14: 413–422.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos.
- Wolf, A., Zimmerman, N.B., Anderegg, W.R.L., Busby, P.E., Christensen J. 2016. Altitudinal shifts of the native and introduced flora of California in the context of 20th-century warming. *Global Ecology and Biogeography* 25: 418–429.
- Woodward, F.I. 1987. *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Yoccoz, N.G., Ims, R.A. 1999. Demography of small mammals in cold regions: the importance of environmental variability. *Ecological Bulletin* 47: 137–144.
- Zammuto, R.M., Millar, J.S. 1985. Environmental predictability, variability, and *Spermophilus columbianus* life history over an elevational gradient. *Ecology* 66: 1784–1794.
- Zhang, L., Lu, X.I.N. 2012. Amphibians live longer at higher altitudes but not at higher latitudes. *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 623–632.