



**Universidad
Rey Juan Carlos**

**GRADO EN BIOLOGÍA
Curso Académico 2023/24
Trabajo de Fin de Grado**

**La importancia ecológica del microclima.
Implicaciones para la conservación de poblaciones y
comunidades en el contexto de cambio climático.**

**Autor: Elena María Peláez Ordóñez
Directora URJC: Rosa Viejo**

Índice

Resumen:	3
Introducción:	4
Materiales y métodos:	6
Resultados:	8
-Distribución espacial y temporal de los artículos revisados.	8
-Estudio de microclimas generados por la topografía u organismos estructurantes y aspectos analizados.....	9
-Sistemas de estudio	10
-Tipos de investigación, métodos de obtención de variables físicas y medidas topográficas.	11
-Resolución espacial	13
-Organismos de estudio	14
-VARIABLES BIOLÓGICAS	15
-Efectos del microclima. Importancia frente a otras escalas espaciales y relevancia en escenarios de cambio climático.	16
Discusión:	16
-Implicaciones de los microrrefugios para la supervivencia de poblaciones y comunidades biológicas frente al cambio climático.....	21
Conclusiones:	22
Líneas futuras de investigación:	24
Bibliografía:	26
Apéndice:	29

Resumen:

Los microclimas, son variaciones climáticas a pequeña escala que pueden influir significativamente en la distribución y comportamiento de los organismos. El estudio de los microclimas y de las dinámicas que los originan, es fundamental para comprender su función en el mantenimiento de comunidades en el contexto del cambio climático. Sobre este marco se realizó una revisión bibliográfica cuyos objetivos de estudio principales consistieron en evaluar el impacto de los microclimas sobre el desarrollo de los organismos, estudiando sus implicaciones a pequeña escala para la conservación de especies frente al cambio climático y sobre todo encontrar sobre qué aspectos existe mayor abundancia de estudios o sesgos de información.

La revisión consistió en un análisis comparativo entre dos ecosistemas (terrestre vs costero) donde los resultados mostraron que el estudio de los microclimas se ha incrementado en los últimos años y que los microambientes que soportan las poblaciones en cada uno de los ecosistemas de estudio están siendo evaluados desde diferentes enfoques. En costas, las características del relieve, el sustrato y la presencia de grietas, juegan un papel importante frente al estrés térmico sobre todo en las comunidades de organismos incrustantes que necesitan hacer frente a las altas temperaturas durante la emersión. Sobre este medio, encontramos un acusado efecto de la topografía derivado del efecto las dinámicas oceánicas que configuran el relieve en esas zonas. En ecosistemas terrestres, las plantas actúan como ingenieros ecológicos capaces de modificar el clima proporcionado por el relieve gracias al fuerte efecto de la evapotranspiración, y de aumentar la disponibilidad de microhábitats gracias a la complejidad estructural de los bosques.

El enfoque de estudio actual destaca que para las regiones costeras, los estudios microclimáticos se están realizando a una escala espacial muy fina, mientras que en ecosistemas terrestres, la resolución espacial a la que se definen microclimas es más amplia y el nivel de estudio no incluye aspectos como el efecto que pueden tener de las interacciones bióticas entre especies dentro de ellos. Como conclusión podemos decir se necesita ampliar el enfoque sobre la resolución espacial, regiones, ecosistemas, grupos de estudio, variables biológicas, aspectos del relieve y vegetación, variables microclimáticas y metodologías consideradas para la evaluación de microambientes con el objetivo de conseguir entender de forma más precisa los patrones que sustentan los microclimas y las dinámicas que permiten a las poblaciones poder utilizarlos bajo escenarios de calentamiento.

Introducción:

La superficie del planeta presenta una gran variación de condiciones ambientales (Lorente et al., 2004). El clima puede variar tanto a pequeña como a gran escala. Generalmente los cambios climáticos se estudian a poca resolución espacial (estudios de 'grano grueso') para poder observar sus efectos sobre regiones geográficas relativamente grandes. Sin embargo, estos cambios en el clima regional no son uniformes si se evalúan a alta resolución espacial (Gillingham et al., 2012; Meineri & Hylander, 2016).

Aspectos como la topografía, la presencia de vegetación o la proximidad a masas de agua en el paisaje generan un mosaico de microclimas (o variaciones climáticas a pequeña escala) que pueden resultar de vital importancia para los organismos (Ashcroft & Gollan, 2013; Hylander et al., 2015; Greiser et al., 2020; García et al., 2020). Estas variaciones climáticas también pueden ser originadas por organismos estructurantes (Hylander et al., 2015) los también llamados ingenieros ecológicos, que como define Jones et al., 1994, son "organismos que modulan directa o indirectamente la disponibilidad de recursos para otras especies". La presencia de hábitats generados por ellos incrementa la presencia de microambientes en el paisaje y por tanto también la presencia y abundancia de muchos otros grupos (Badano & Cavieres, 2006).

Los microclimas permiten a las especies disminuir los efectos derivados del clima local o regional como la temperatura, humedad, insolación o efectos originados por los vientos gracias a la utilización de zonas con temperaturas medias climáticamente más estables (Hannah et al., 2014; Hylander et al., 2015; Dobrowski, 2011; Ashcroft & Gollan, 2013). En algunos casos los microclimas son usados por determinadas especies en lapsos de tiempo cortos, por ejemplo, en momentos de mayor o menor incidencia de luz, temperatura y humedad a lo largo del día, como ocurre en zonas costeras intermareales durante los periodos de emersión para organismos marinos (Moisez et al., 2020; Ashcroft & Gollan, 2013).

Estas áreas con cierta estabilidad climática en el espacio o en el tiempo, constituyen los denominados 'microrrefugios', que se definen como espacios limitados con condiciones ambientales favorables para las especies y que se encuentran dentro de un área más grande donde se está experimentando un clima promedio más adverso (Greiser et al., 2020; Hylander et al., 2015; Dobrowski, 2011). El término refugio fue usado originalmente para designar áreas de permanencia de especies, independientemente de su amplitud, durante la última glaciación (Bennet & Provan, 2008; Ashcroft, 2010; Dobrowski, 2011; Hylander et al., 2015). Actualmente distinguimos entre micro y macrorrefugios climáticos, considerando diferentes extensiones espaciales de cada uno de ellos (Ashcroft, 2010).

En los ecosistemas terrestres distinguimos microrrefugios originados por aspectos del relieve, como depresiones o zonas elevadas (Dobrowski, 2011; Bátori et al., 2021) y otros asociados a la estructura de la vegetación (Großmann et al., 2018). Encontramos posibles microrrefugios en bosques, en pequeños parches dentro de ellos, por la presencia de cavidades en los troncos de los árboles (Augustynczyk et al., 2019) y dentro de las copas (Woods et al., 2015). También se generan microambientes, por ejemplo, en zonas esteparias donde las condiciones climáticas son secas, pero la presencia de vegetación genera parches con condiciones más adecuadas para la supervivencia de animales de pequeño tamaño (Milling et al., 2018).

En los ecosistemas costeros, se presentan una gran variedad de microhábitats asociados tanto a la presencia de macroalgas o plantas vasculares (Sepúlveda et al., 2003) como a la existencia de grietas, diferentes tamaños de bloques o cualquier cambio en el relieve a pequeña escala, que permita a los organismos marinos hacer frente al estrés por desecación o estrés físico, derivado del efecto de las mareas (Cartwright & Williams, 2012; Banks & Skilleter, 2007). Las franjas costeras intermareales son hábitats donde los organismos se ven sometidos a un alto grado de estrés (Moizez et al., 2020). Diversas especies intermareales de costas rocosas, pueden desplazarse y encontrar refugios espaciales formando agregaciones con otros organismos o buscando diferentes orientaciones dentro de una misma zona o dentro de un mismo sustrato de forma temporal, como mecanismo para evadir condiciones climáticas desfavorables. Este tipo de comportamiento se da en la mayoría gasterópodos intermareales como por ejemplo en el caso de *Nerita yoldi* que migra en función del estado de la marea (Cartwright & Williams, 2012; Yeung & Williams, 2012).

En la actualidad existe una preocupación creciente por el impacto del cambio climático sobre los ecosistemas. La temperatura global del planeta está aumentando considerablemente y es difícil poder predecir el impacto que tendrá sobre las comunidades biológicas (Lorente et al., 2004; Dobrowski, 2011). Los estudios a mayor resolución espacial permiten detectar la presencia de posibles microrrefugios que puedan favorecer la persistencia de especies en escenarios futuros de cambio climático, en zonas donde las condiciones medias son adversas (Hannah et al., 2014). Además, mejorar la resolución espacial en la que se estudian los organismos nos permite estimar cómo cambian (Meineri & Hylander, 2016; Lorente et al., 2004), así como realizar predicciones cada vez más exactas sobre las variaciones en sus rangos de distribución (Meineri & Hylander, 2016; Mosblech et al., 2011).

Elaborar modelos de distribución de especies incluyendo escalas microclimáticas nos permite, por tanto, identificar cambios o variaciones muy pequeños sobre el terreno y ayuda a desarrollar planes de conservación más realistas y precisos (Ashcroft 2013; Hannah et al., 2014). El uso de cuadrículas demasiado grandes (en escalas de kilómetros) a menudo impide la localización adecuada de

microrrefugios porque omiten aspectos topográficos importantes que condicionan el microclima (Meineri & Hylander, 2016; Milling et al., 2018; Ashcroft, 2010). En el estudio de microambientes se utilizan dispositivos como microsensores a pie de campo para la toma de datos de temperatura, humedad, etc, o bien imágenes de teledetección (ej. tomadas con drones) que permiten realizar modelos digitales del terreno y/o mapas térmicos o de otras variables físicas a alta resolución (Hannah et al., 2014).

El trabajo planteado es una revisión bibliográfica, cuyos objetivos generales son: (1) evaluar el impacto del microclima sobre el desarrollo de organismos y comunidades, (2) estudiar las implicaciones de esta heterogeneidad a pequeña escala espacial en la conservación de organismos en escenarios de cambio climático y (3) comprobar cuáles son los aspectos más o menos investigados en relación con los ambientes, regiones de estudio, grupos de organismos, o respuestas biológicas analizadas, entre otros aspectos, para detectar lagunas de conocimiento y así plantear posibles líneas futuras de investigación en este campo.

En este marco, he elaborado un análisis comparativo entre ecosistemas (medios terrestres y costeros), regiones geográficas y tipos de microclimas (heterogeneidad topográfica frente a la generada por organismos estructurantes o “ingenieros ecosistémicos”), especies o grupos investigados y respuestas biológicas, determinando además las metodologías y resolución espacial utilizadas en cada estudio (es decir, a qué se denomina “micro” en los artículos de análisis).

Materiales y métodos:

Se seleccionaron artículos científicos (de acceso libre u obtenidos bajo licencias de la universidad) utilizando dos fuentes principales de búsqueda: Google Académico y el buscador de recursos bibliográficos BRAIN (Buscador de Recursos para el Aprendizaje y la Investigación) que permite realizar búsquedas dentro de las colecciones de la biblioteca. En BRAIN se seleccionó la búsqueda únicamente de artículos científicos. También se empleó como herramienta de gestión bibliográfica Refworks con el objetivo de facilitar la clasificación de artículos y servir de apoyo para citar de forma correcta la bibliografía elegida.

Las búsquedas se realizaron sin restricción de años y mayoritariamente en inglés porque es el idioma empleado en la elaboración de textos y artículos científicos, lo que implica que casi toda la literatura está disponible en este idioma, aunque también se incluyeron algunos artículos en castellano. Las palabras clave que orientaron las búsquedas fueron: ‘microhabitat’ ‘microclimate’, ‘microrefugia’, ‘microclimate ecology’, ‘climate change’, ‘topoclimate’. También se usaron combinaciones de estas palabras clave con otras, como por ejemplo ‘physical stress’, ‘physical factor’ o ‘habitat selection’, donde se identificaron estudios sobre el uso de hábitats dependiente de

factores como estrés térmico a pequeña escala, o combinaciones para búsquedas de estudios en ambientes determinados (como 'microclimate and rockyshore', 'microrefugia and coast', 'microclimate and marine', o 'microclimate and terrestrial').

Por último, también se incluyeron artículos centrados en el uso de diferentes metodologías y modelos para estudios de microambientes, de la importancia de microclimas o microambientes en escenarios de cambio climático usando para su búsqueda combinaciones de palabras clave como 'microhabitat remote sensing' y 'microhabitat climate change'. Las combinaciones de palabras clave se realizaron utilizando las conjunciones "AND" para añadir especificidad a las búsquedas y "OR" con palabras como 'microhabitat' 'microclimate', 'microrefugia', para encontrar artículos que se ajustasen al tema tratado bien desde la perspectiva climática o bien de hábitat.

Como criterio para el filtrado final de artículos se comprobó la adecuación de estos con el tema tratado y los objetivos planteados, revisando el resumen y la discusión de cada uno de ellos. También se incluyeron artículos que tenían un alto número de citas con el objetivo de incluir la bibliografía con mayor relevancia en el campo de estudio. Se excluyeron artículos que abordaban efectos de estrés térmico o físico sobre organismos sin relacionarlo de forma directa o indirecta con el posible uso de microclimas y microrrefugios; trabajos donde se trataban exclusivamente aspectos de adaptación o fisiología frente a condiciones climáticamente adversas; artículos que estudiaran costas rocosas o ecosistemas terrestres desde aspectos ecológicos no relacionadas con microambientes; y artículos que no tuvieran resumen.

Se seleccionó un total de 40 artículos científicos. De ellos, la mitad fueron realizados en medio costero y la mitad en medio terrestre, a pesar de que no se realizó una búsqueda dirigida para balancear los estudios en estos dos ambientes. Los artículos que se utilizaron para realizar el análisis, pero no han sido citados en la memoria se incluyeron en un apéndice.

Las variables extraídas de los trabajos fueron:

- El año de publicación.
- La localización (región geográfica donde se realizaron los estudios)
- El sistema específico de estudio dentro de cada ambiente (bosques, pastizales, etc).
- La resolución espacial que utilizaron para definir microambientes (el tamaño de "grano").
- Variables topográficas analizadas: elevación, pendiente, orientación, el tipo de sustrato o superficie y otros aspectos como la presencia de grietas o características del sustrato.
- Información sobre la estructura u otros aspectos de la vegetación tanto arbórea como no arbórea que genera distintos microambientes.

- Las variables físicas modificadas a pequeña escala por la topografía o vegetación (o la presencia de otro tipo de organismos estructurantes): como la temperatura, la humedad o la radiación solar.
- El tipo de investigación: si eran trabajos de campo, experimentos de laboratorio o modelos matemáticos (modelos de distribución de especies).
- La metodología usada, es decir, cómo se obtuvieron las medidas topográficas y variables físicas, si fue *in situ* (en el terreno) a través de sensores de pequeño tamaño, o mediante métodos de teledetección (ej. por drones).
- Los organismos sobre los que se evaluó el efecto de los microambientes y las variables biológicas analizadas. Los organismos se clasificaron en grandes grupos taxonómicos (ej. moluscos, crustáceos). Entre las variables biológicas analizadas se incluían: temperatura del organismo, presencia/ausencia de individuos o abundancia/cobertura por área, supervivencia, tamaño (diferencias de crecimiento), comportamiento, capacidad de colonización, éxito reproductivo, riqueza o diversidad (en estudios a nivel de comunidad), entre otras.
- Por último, se determinó en cada artículo: a) si la variación del clima a microescala era más importante que las variaciones a escala más amplia para el desarrollo de poblaciones y comunidades; b) si los estudios reflejan las implicaciones de la microescala para la conservación de la biodiversidad o especies concretas en escenarios de cambio climático.

Resultados:

-Distribución espacial y temporal de los artículos revisados.

En esta revisión se registraron estudios publicados desde los años 80 y se observó un claro incremento en número en décadas recientes (Fig. 1). Además, sólo en los primeros cuatro años que llevamos de la década actual (2020-30) se han publicado más artículos que en 2000-2010, y más de la mitad de los publicados en la década pasada (Fig. 1).

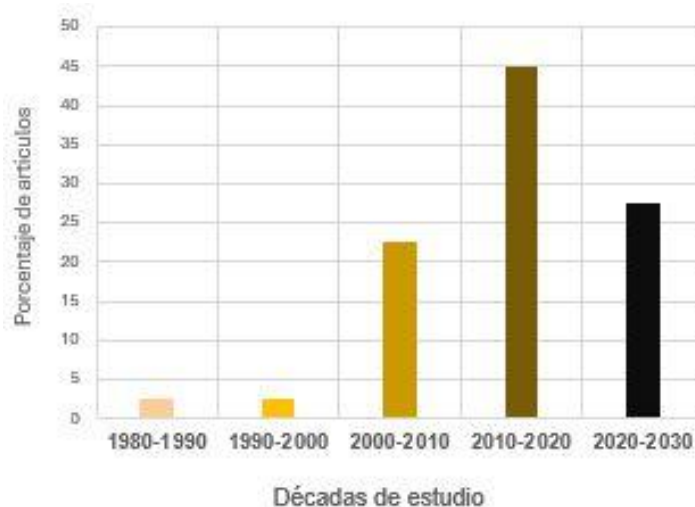


Figura 1. Evolución del estudio de microclimas en las últimas décadas.

Los estudios se clasificaron en regiones geográficas amplias. El mayor porcentaje de trabajos se realizó en Europa (Fig. 2), sobre todo en sistemas terrestres (un 30,8% del total, 12 artículos, frente a un 7,7% en medio costero, 3 artículos). En el resto de los continentes, dominaron los estudios realizados en medio marino (Fig. 2).

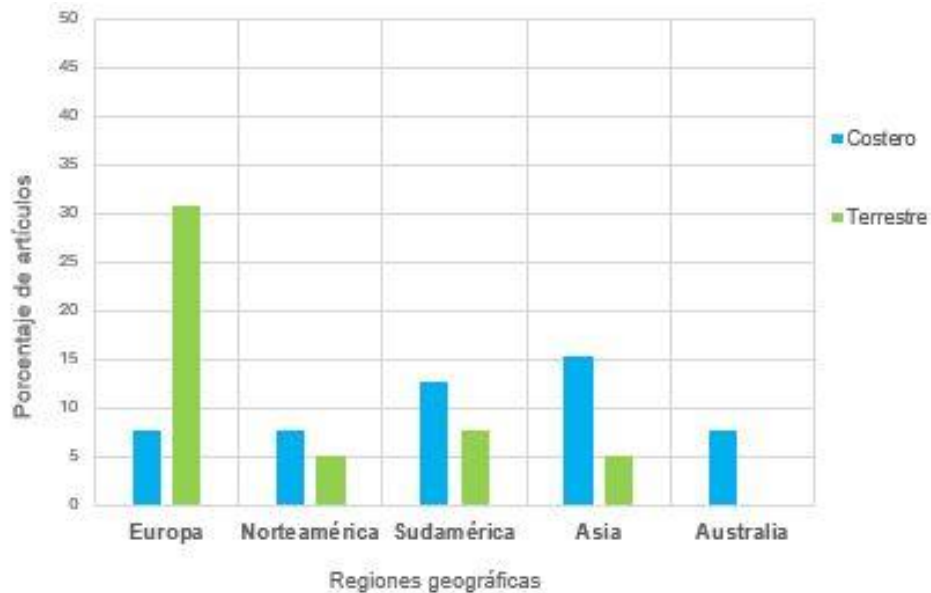


Figura 2. Porcentaje de artículos por regiones geográficas. Los porcentajes fueron estimados sobre 39 artículos, excluyendo el artículo de Serra-Díaz et al., 2015 que representa un experimento de simulación de paisaje sin ubicación exacta.

Norteamérica fue una de las tres regiones menos estudiadas junto con Australia, sólo se encontraron 5 estudios de microclima en el caso de Norteamérica y 3 en la región australiana de los 39 considerados para esta clasificación (Fig. 2). Del total de la bibliografía analizada no se encontró ningún estudio realizado en el continente africano (Fig. 2).

Para la zona de Sudamérica hubo un total de 8 estudios, siendo más abundantes en la costa (5 artículos), frente a al 7,69% de medio terrestre (3 artículos). El mayor porcentaje de estudios en medio costero se realizaron en Asia, representando un 15,38% (6 artículos) y la mayor parte se concentraron en la zona de Hong Kong. El medio terrestre asiático representó el 5,13% (2 trabajos) (Fig. 2). En Australia no se encontraron estudios en medio terrestre, el total de artículos se ubicó en costas de Nueva Gales del Sur (7,69%, 3 artículos).

-Estudio de microclimas generados por la topografía u organismos estructurantes y aspectos analizados.

Como ya se ha mencionado en la metodología, del total de los 40 artículos, la mitad de ellos estudiaban ecosistemas terrestres y la otra mitad ecosistemas costeros. Sin embargo, el 45% de los artículos analizados para el medio costero se enfocaron en el estudio de microambientes generados por efecto de la topografía mientras que sólo un 10% de ellos (4 trabajos) estudiaron los

microambientes originados por especies estructurantes (“ingenieros ecológicos”) (2 de ellos combinado también con el efecto de la topografía) (Fig. 3a). En medio terrestre los estudios de microambientes generados por presencia de especies estructurantes (en este caso, todos fueron especies vegetales), o por diferencias topográficas, estaban más balanceados (Fig. 3a).

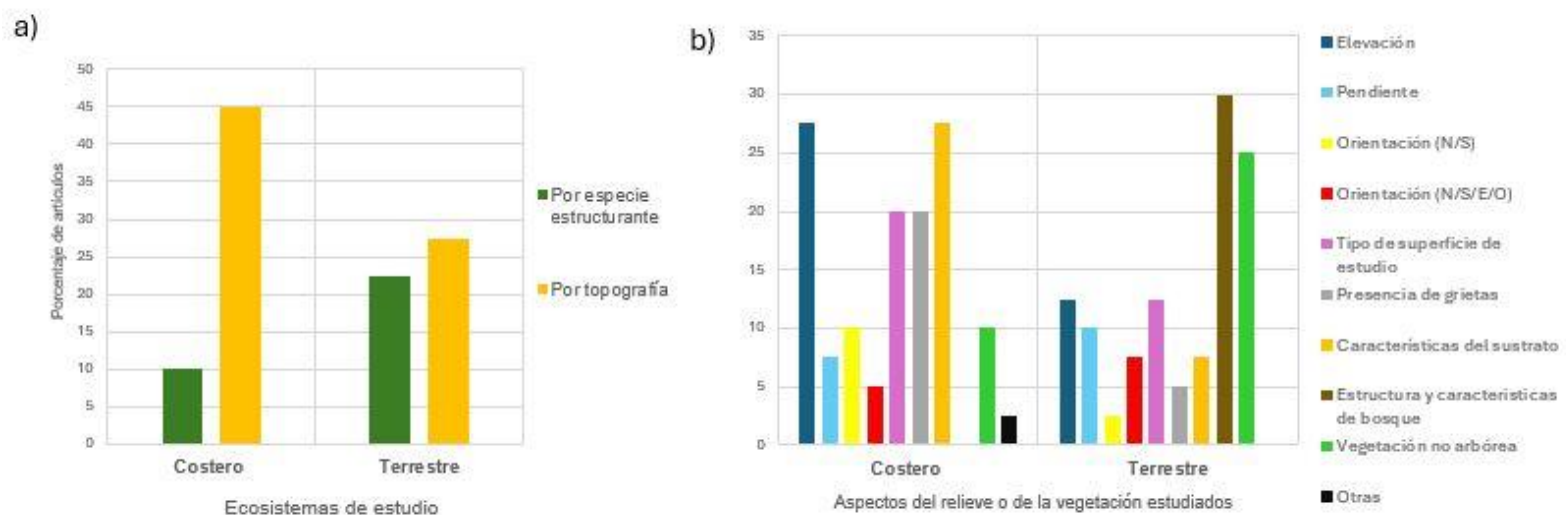


Figura 3. Porcentaje de estudios que investigan microclimas en función de la topografía o de organismos estructurantes (a) y parámetros concretos evaluados (b).

Se realizó una clasificación de los aspectos del relieve y de vegetación analizados para cada ecosistema (Fig. 3b). En el medio costero la mayor parte de los artículos estudiaron aspectos de la elevación (nivel de costa), junto con características del sustrato (27,5% ambos, 11 artículos) así como diferencias en tipos de superficies (un 20% del total, ej. trabajo de Aguilera et al., 2022 donde se consideran tres tipos de superficies: un rompeolas, una plataforma rocosa continua o zona formada por bloques de roca) y si había presencia de grietas (20%, 8 artículos también). Otros aspectos como la orientación tanto (N/S) como (N/S/E/O), la presencia de vegetación/macroalgas, la pendiente y otras variables del relieve fueron escasamente estudiadas (Fig. 3b). En la categoría “Otras” se incluyó el tamaño de los arrecifes generados por un organismo estructurante, en concreto un poliqueto (Sepúlveda et al., 2003).

En medio terrestre, los aspectos más estudiados fueron las características y estructuras de los bosques (30%, 12 artículos) y otros tipos de vegetación no arbórea (25%, 10 artículos) (Fig. 3b). De nuevo se encontró una subrepresentación de estudios sobre la influencia de orientaciones (sólo 1 artículo donde evalúan la influencia de orientación N/S, Bátori et al., 2021) y también para la presencia de grietas 5% y características del sustrato (sólo 3 artículos) (Fig. 3b).

-Sistemas de estudio

En medio costero los trabajos se concentraron en la zona intermareal y principalmente de costas rocosas (con un 39,5% de artículos, un total de 15 artículos). Un número mucho menor de estudios

se realizaron en costas de sedimento blando o mixto (1 artículo sedimento blando: Olabarría et al., 2022; 4 para mixto) pero siempre en la zona intermareal (Fig. 4a).

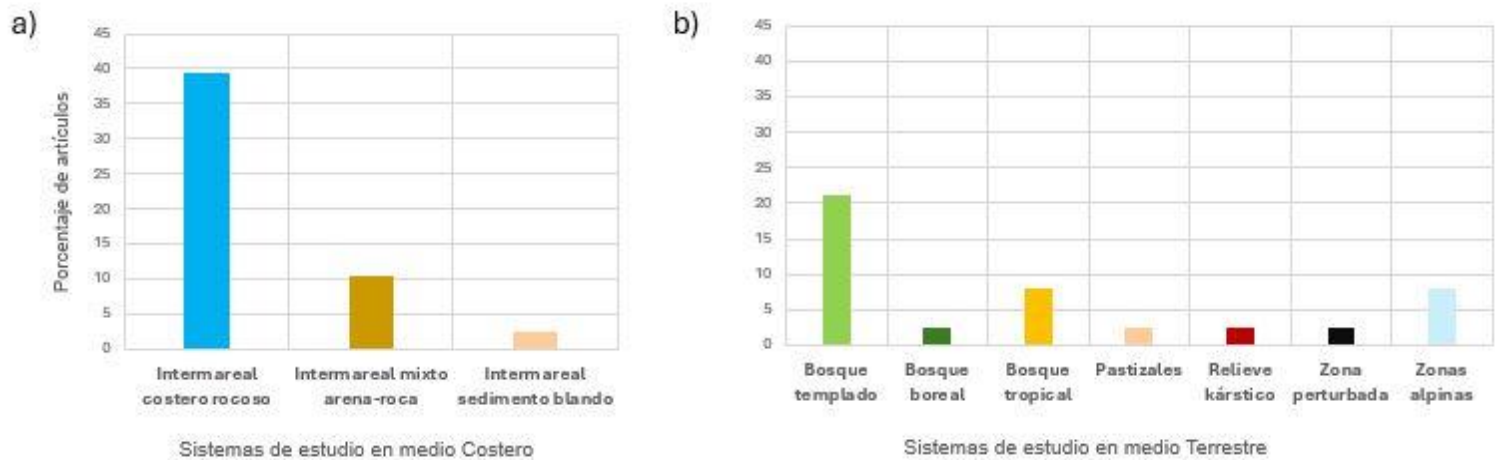


Figura 4. Sistema de estudio tanto para medio costero (a), como de medio terrestre (b). Los porcentajes totales fueron calculados en base a 38 artículos, excluyendo el artículo de Serra-Díaz et al., 2015 y el artículo de Terlau et al., 2023 porque fue un experimento de recreación de microambientes en el laboratorio.

En medio terrestre los resultados reflejaron que el sistema más estudiado fueron los bosques templados (21% de los resultados), frente a una investigación menos frecuente de la influencia del microclima en los organismos en bosques boreales, pastizales, zonas de relieve kárstico o zonas perturbadas por acción del hombre (Fig. 4b).

En concreto, sólo uno de los estudios (que representó el 2,63%) se realizó en zonas perturbadas por la acción humana, (Fekete et al., 2023, que investigó como la zona de terreno que quedaba entre el borde de una carretera a un lado y el medio natural al otro podía actuar como refugio de distribución para orquídeas por ser transectos con microclimas propios entre ambos medios, Fig. 4b).

-Tipos de investigación, métodos de obtención de variables físicas y medidas topográficas.

La mayor parte de los trabajos eran estudios de campo (un 47,5% del total de artículos en medio costero, 19 artículos, y 35% en medio terrestre, 14 artículos, Fig. 5). Dentro de esta categoría, se incluyeron todas aquellas investigaciones que tuvieron lugar total o parcialmente en el ecosistema natural de los organismos (aunque tuvieran otra parte de experimentación o análisis en el laboratorio).

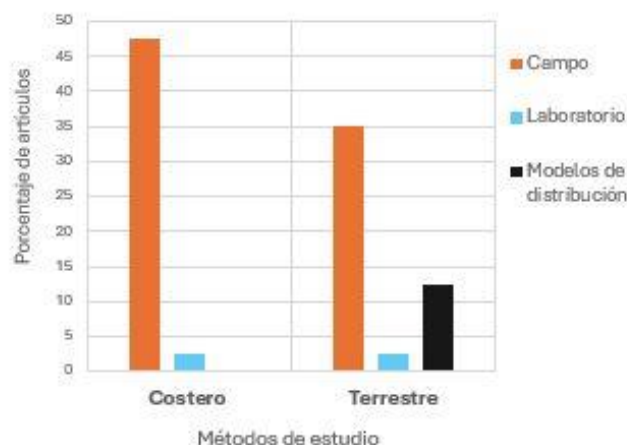


Figura 5. Métodos de investigación y muestreo empleados en el estudio de microclimas

Los experimentos de laboratorio que estudiaron selección de microhábitats correspondieron únicamente con los artículos de Terlau et al., 2023 en medio terrestre y Olabarria et al., 2002 en medio costero (un 2,5% del total de trabajos del total en cada medio). Cabe destacar la ausencia de desarrollo de modelos de distribución a alta resolución espacial en costas, mientras que en ecosistemas terrestres los estudios de modelado fueron bastante frecuentes (12,5% del total, Fig. 5)

En los ecosistemas terrestres, la mayor parte de los artículos tomaron medidas de variables físicas a pequeña escala, de temperatura y humedad (en el 20% de artículos), seguido de medidas de radiación solar o sólo de temperatura (15% de los artículos en ambos casos), mientras que los artículos que tomaban medidas únicamente de humedad representaron solo el 2,5% (Fig. 6).

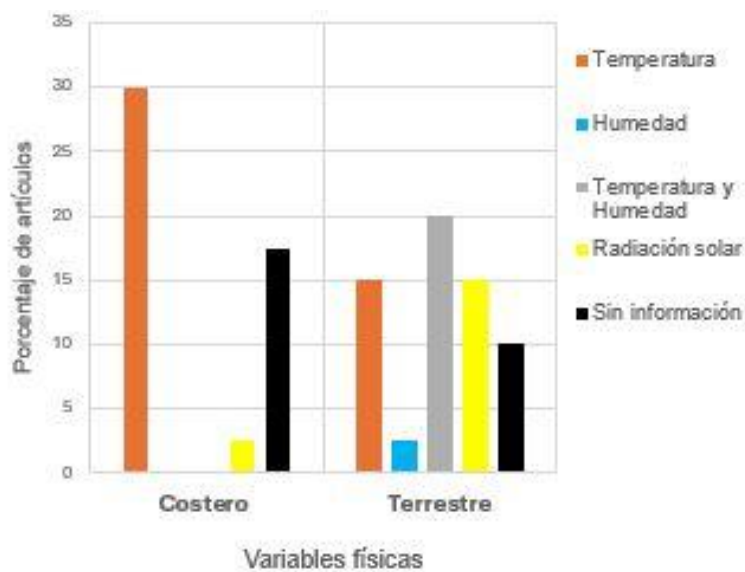


Figura 6. Variables físicas a nivel de microescala para medio costero y medio terrestre.

En los ecosistemas costeros, en cambio, la variable física más analizada fue la temperatura (30%, 12 artículos). Por otro lado, un 27,5% de los trabajos (17,5% en medio costero y 10% en terrestre) no indicaron la toma directa de medida de variables físicas (Fig. 6).

Los métodos de obtención tanto de las variables microclimáticas como medidas topográficas varió de un medio a otro. En medio costero, la mayor parte de los estudios tomaban las medidas directamente sobre el terreno, mediante registradores, sensores térmicos o microrregistradores. Tanto en medio terrestre como costero hubo un porcentaje muy bajo de artículos que utilizaban métodos de teledetección para obtención de datos, representando un 2,5% del total en costas (1 artículo) y 7,5% en medio terrestre (3 artículos). Además, el porcentaje de artículos que no especificaron los métodos de obtención de medidas fue bastante alto en ambos medios (17,5% medio costero, 20% medio terrestre) (Fig. 7).

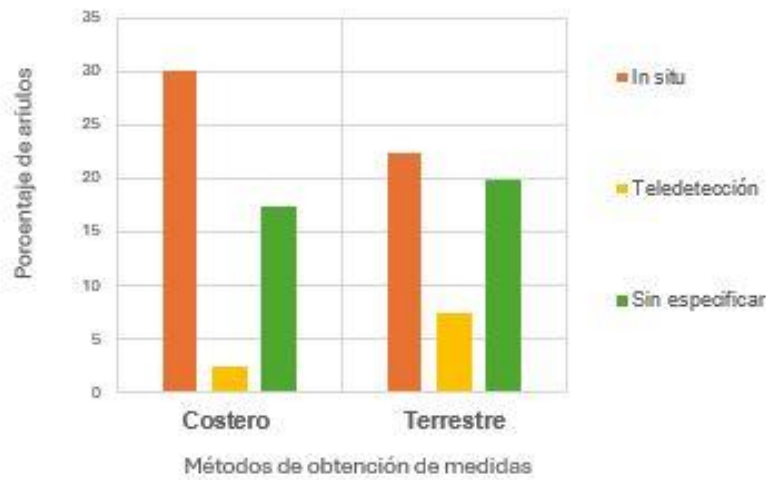


Figura 7. Métodos de obtención de medidas topográficas y microclimáticas para medio costero y medio terrestre

-Resolución espacial

En cuanto a la resolución espacial de los estudios (es decir, a qué escala se definía microclima), los resultados reflejaron una enorme amplitud, sobre todo en el caso de ecosistemas terrestres (Fig. 8). En este medio, dependiendo del trabajo, se definieron microclimas o microambientes en resoluciones espaciales iguales o menores de 50 cm, hasta tamaños de cuadrícula de 5 x 5 km. Encontramos que el mayor número de artículos (10%, 4 de ellos) emplean una resolución menor o igual a 30 m (Fig. 8).

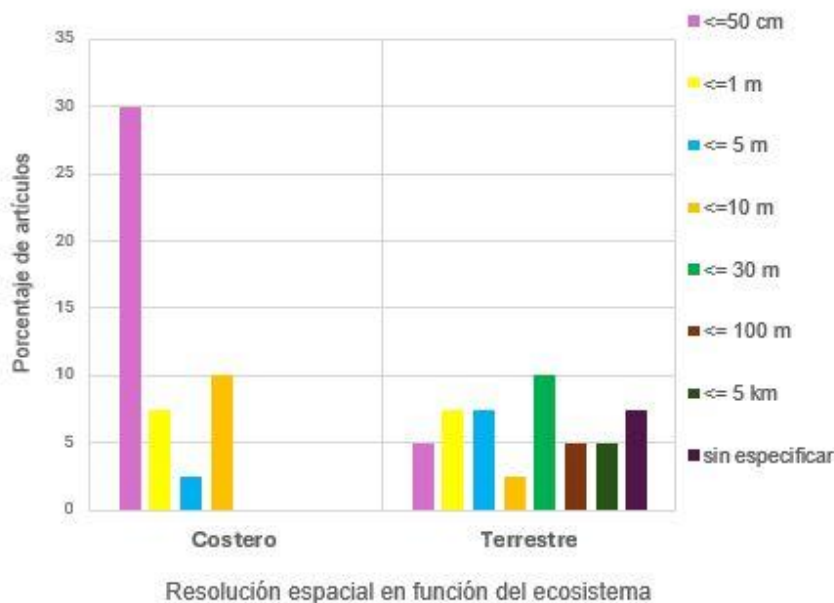


Figura 8. Resolución espacial a la que se definen microambientes en medio costero y medio terrestre.

En ecosistemas costeros, sin embargo, observamos menor dispersión en cuanto al rango de resoluciones utilizadas, la más utilizada (un 30% respecto al total de estudios, 12 artículos) fue en general alta, de 50 x 50 cm o menos (Fig. 8).

-Organismos de estudio

Los organismos más investigados fueron los gasterópodos, que representaban un 30,7% del total de artículos (todos referentes a sistemas costeros), frente a la baja representación que encontramos para otros grupos (bivalvos, con un porcentaje de estudio del 2,5%, 1 artículo; junto con crustáceos 5,13%, 2 artículos) (Fig. 9).



Figura 9. Categorías de organismos sobre los que se estudian microambientes. El tanto por ciento fue calculado sobre 39 artículos excluyendo Großmann et al., 2018 sin organismo de estudio.

En la categoría de “varios grupos”, se incluyeron artículos en los que se estudiaban organismos de cualquier grupo, tanto vertebrados como invertebrados, mientras que en la categoría “varios grupos de invertebrados” se incluyeron estudios que podían incluir bivalvos, crustáceos o gasterópodos en conjunto con otros grupos diferentes de invertebrados. Estas dos fueron categorías bastante más generales que solo tuvieron representación en medio costero.

En medio terrestre el efecto del microclima fue más investigado en plantas vasculares (23% de la bibliografía revisada, 9 artículos), seguido por los insectos, con un 10%, especialmente coleópteros. Los artículos donde se analizó el efecto del microclima en anfibios, reptiles o aves fueron muy escasos. En el caso concreto de los reptiles llegaron a representar solo el 2,5% de artículos (Fig. 9). No se encontraron artículos en los que se evaluaba el impacto de microambientes en mamíferos.

-Variables biológicas

En ambos ecosistemas, la mayor parte de los artículos revisados estimaron la abundancia de organismo/s de estudio en distintos microambientes (un 30%, 12 artículos del total en medio marino, 25%, 10 artículos en medio terrestre). En costas, los siguientes parámetros de estudio más frecuentes fueron la supervivencia 20%, comportamiento 17,5% y la temperatura del organismo, 15% (Fig. 10).

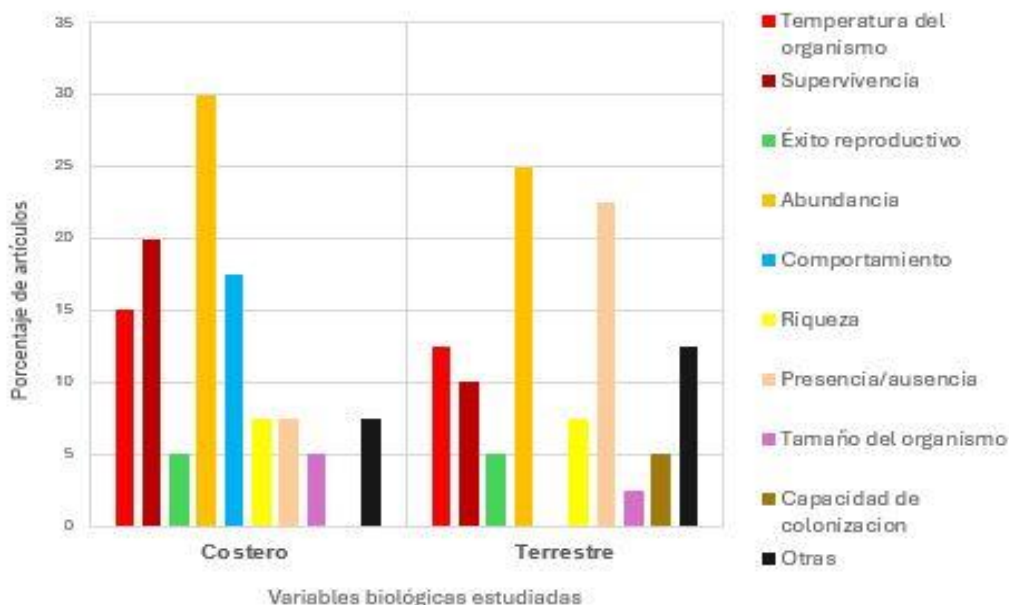


Figura 10. Variables biológicas condicionadas por los microclimas para medio costero y terrestre.

En medio terrestre, un 22,5% de los trabajos determinaban la presencia/ausencia de organismos (9 artículos) y un 12,5% la temperatura de los organismos (5 artículos, Fig. 10). En la categoría 'otras' se incluyeron otros parámetros analizados con menos presencia en los trabajos (ej. la actividad de movimiento, artículo de Terlau et al., 2023) y estudios para variables más específicas (ej. artículo Judge et al., 2011 mide la expresión de proteínas de estrés en los organismos). Dentro de esta categoría se incluyeron 3 artículos en costa y 5 en medio terrestre (Fig. 10).

No se encontraron estudios sobre el impacto de los microambientes en el comportamiento de los organismos en medio terrestre, ni sobre su capacidad de colonización en medio costero. Se encontró además una marcada deficiencia de estudios en ambos medios sobre riqueza (7,5% para ambos medios), éxito reproductor (5%, 2 artículos en cada medio) y cambios en tamaño del organismo (2 artículos en costas, 1 en medio terrestre, Fig. 10).

-Efectos del microclima. Importancia frente a otras escalas espaciales y relevancia en escenarios de cambio climático.

En el total de los 40 artículos de esta revisión se detectó un efecto mayor de la microescala sobre la macro y mesoescala en el desarrollo de poblaciones de especies (y en menor medida, de comunidades). Los resultados reflejaron que en costas la influencia de la microescala dependía de la meso o macroescala, es decir, fue más importante en unos sitios que en otros, mientras que en medio terrestre un 40% de los artículos (respecto al total) indicaron una mayor influencia de la microescala sobre el clima en escalas más amplias (Fig. 11a).

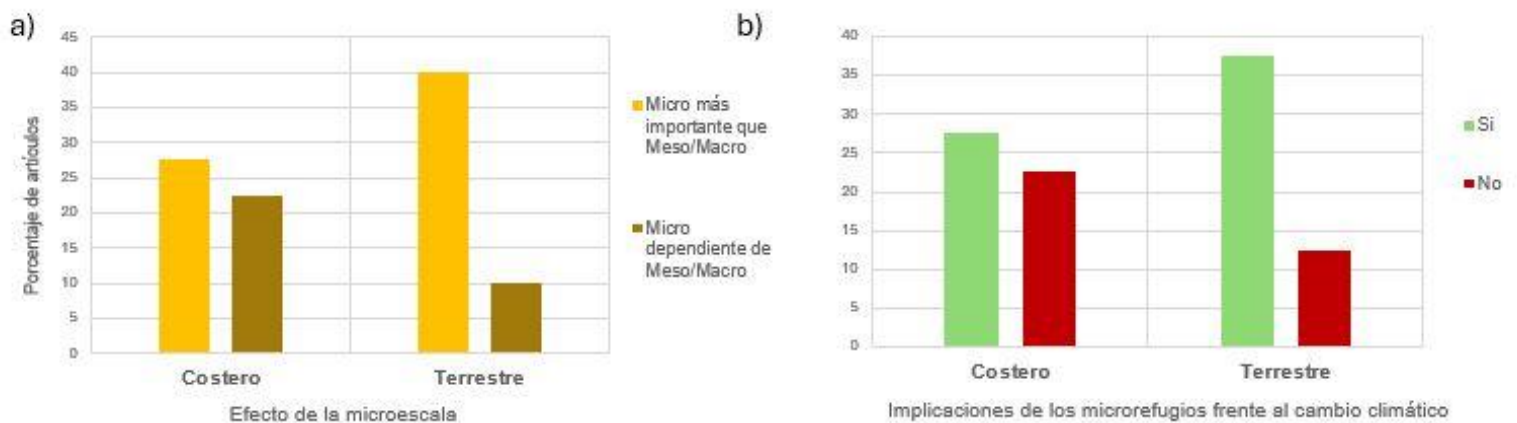


Figura 11. Influencia de la microescala frente a otras escalas espaciales (a) y porcentaje de artículos en los que se habla de la importancia de microrrefugios frente al cambio climático (b)

En cuanto a las posibles implicaciones de la presencia de microrrefugios frente al cambio climático, un 38% de los artículos del medio terrestre tenían en cuenta el efecto de como los microclimas pueden tener más o menos importancia en escenarios de cambio climático, mientras que en costas el número de artículos que incluyen esta información y los que no es bastante similar (Fig. 11b).

Discusión:

Los resultados de la revisión reflejaron que en medios costeros, el efecto de la microescala era dependiente del sitio de estudio, afectado por las dinámicas oceánicas y patrones de oleaje, así como la estructura de la costa y a la presencia de organismos estructurantes que influyen en la creación de microhábitats y hacen que sean más importantes sobre unas ubicaciones que sobre otras pero que a su vez, sean dependientes de la meso y macroescala, mientras que en medios terrestres un mayor porcentaje de trabajos indicaron un mayor efecto de los microambientes sobre el desarrollo de poblaciones y comunidades biológicas, donde la microescala presenta mayor relevancia climática que escalas mayores.

En medio costero, se encontró una gran cantidad de estudios por topografía. Esta mayor abundancia de estudios está relacionada con que las costas rocosas constituyen ambientes estructuralmente complejos donde los bloques de roca o la presencia de grietas en plataformas, crean una heterogeneidad en el relieve que genera microrrefugios adecuados para diversas especies del intermareal (Morais & Lee, 2014) (ej. *Nerita Yoldii* se ubica sobre superficies y sustratos húmedos, en grietas y hábitats no expuestos especialmente durante el verano, Yeung & Williams, 2012).

Contrariamente la vegetación presentó un menor impacto, por lo que, aunque podemos encontrar que organismos típicos de este medio emplean la vegetación cercana a zonas altas en periodos de estrés térmico como el litorínido *Cenchrus muricatus* (Judge et al., 2011), y que la presencia de macroalgas puede generar condiciones de sombra que pueden servir como microclima para algunos organismos bentónicos (Sibaja-Cordero & García-Méndez, 2015; Hutchinson & Williams, 2001), se encontraron pocos estudios que investiguen el efecto de macrófitos en la generación de microambientes en medio marino. También apareció relegada la importancia de los microclimas generados por organismos estructurantes en este medio. Se encontraron pocos estudios donde los microclimas son generados a través de estados de agregación de ostras o percebes (ej. los caracoles *Bembicium auratum*, aprovechan las zonas de sombra generadas por ostras, Crowe & Underwood, 1998).

De igual forma, el impacto de microambientes en la conservación de grupos sobre medio terrestre como aves, anfibios y reptiles tuvo una representación muy escasa, uno de ellos fue, por ejemplo, Alessandrini et al., 2022 que elaboró modelos de distribución de especies trabajando con el pinzón alpino *Montifringilla nivalis*). Los microrrefugios pueden ser más importantes para especies de poca movilidad y con una alta especificidad de hábitat, mientras que para grupos como las aves en cambio, con una movilidad más amplia, se espera que puedan sobrevivir en un amplio rango de condiciones (Hanna et al., 2014). La heterogeneidad climática de este modo, puede ser menos importante y esto podría explicar las limitaciones de estudios sobre microclimas en aves, y explicar la abundancia de estudios realizados con plantas. Para el caso de los ectotermos en cambio, el bajo número de estudios pudo ser debido a que constituyen grupos más difíciles de poder muestrear, ya que muchos anfibios y reptiles se encuentran en hábitats complejos a los que no siempre resulta fácil poder acceder (ej. *Plethodon hubrichti* se ubica en zonas rocosas dentro de grietas del suelo bajo el dosel, Farallo & Miles, 2016). Además, requieren de metodologías más precisas de seguimiento para poder controlar los aumentos de temperatura y las pérdidas de humedad y poder evaluar como la capa de vegetación es capaz de amortiguar las condiciones de estrés térmico para estos grupos ubicados en hábitats críticos. (Scheffers et al., 2014).

En ecosistemas terrestres no se encontró ningún artículo para mamíferos, esto no implica que no sean un grupo de estudio, pero al ser animales con capacidad de regulación térmica se estima que

efectos fisiológicos derivados de aumentos de las temperaturas serán menores en endotermos (Begon & Townsend, 2021) y sería más difícil encontrar patrones de cómo se ven afectados por la presencia de microclimas. Además, son organismos con una gran capacidad de movimiento y sus rangos de tamaños pueden llegar a ser muy grandes, lo que genera mucha dispersión sobre el tamaño de cuadrícula adecuado para estudiarlos (Hannah et al., 2014).

En ecosistemas terrestres, se encontró un mayor número de estudios que consideraban la creación de microclimas derivados de la presencia de vegetación que sobre aspectos del relieve, debido a que las plantas cambian las condiciones climáticas del entorno físico y pueden modificar el efecto de los microclimas creados por la topografía en esas zonas (Gómez-Aparicio et al., 2005) (ej. las condiciones de humedad en dolinas con árboles y cobertura vegetal fueron mayores antes que después de la tala, Bátori et al., 2021). A pesar de ello, la amortiguación térmica por efecto de la topografía también se da en ausencia de la vegetación y resulta importante porque condiciona el modo de vida de muchas especies (ej. amortiguación térmica originada por el uso de microhábitats bajo el suelo para hormigas, Baudier et al., 2015).

Los resultados mostraron una mayor abundancia de estudios sobre características de los bosques y la vegetación principalmente sobre bosques templados. El hecho de que se estudiaran sobre todo bosques templados es debido a que es el tipo de ecosistema más común en regiones de Europa donde se ubican una gran parte de los trabajos. Además de que es un tipo de bosque que podemos encontrar en amplias regiones del mundo donde las variaciones climáticas están sometidas a una fuerte estacionalidad lo que nos da una visión representativa de cómo los microclimas pueden cambiar, no solo por las condiciones creadas por la vegetación, sino también por las fluctuaciones climáticas diarias y estacionales (ej. bosque mediterráneo en Granada, Gómez-Aparicio et al., 2005; bosques mixtos, selva negra, Alemania, Augustynczyk et al., 2019 y Großmann et al., 2018).

El relieve y de la vegetación son por lo tanto, parámetros fundamentales que originan los microclimas, aunque algunos aspectos del relieve fueron escasamente estudiados para los dos ecosistemas y sin embargo, pueden ofrecer también características climáticas adecuadas como el caso de orientaciones N/S o N/S/E/O dentro de una misma ubicación o zonas de pendiente donde la sombra generada por el relieve disminuye varios grados la temperatura y los organismos están menos expuestos al efecto del sol (ej. mayor abundancia de orquídeas en laderas con orientación norte y oeste para contrarrestar efectos derivados de perturbaciones por la presencia de carreteras en zonas próximas, Fekete et al., 2023).

Los ecosistemas terrestres tuvieron un mayor grado de variabilidad en la resolución espacial, definida como alta, en la que se evaluaron los microambientes, posiblemente debido al amplio rango de tamaños de organismos sobre los que se estudian los efectos "microclimáticos". La estructura general de los bosques se estudia a escalas más amplias que cuando se estudia el impacto de

hongos o líquenes sobre los troncos de los árboles generando microambientes más húmedos para otros organismos (Scheffers et al., 2014) (ej. en el artículo de González-del-pliego et al., 2020, el estudio de bosques primarios y secundarios se realizó con cuadrículas de 25 x 10 m).

La resolución espacial también está condicionada por el estudio de las variables microclimáticas y topográficas. Las condiciones microclimáticas dentro de los ecosistemas forestales o zonas con presencia de vegetación cambian mucho a pequeñas escalas derivado de las propiedades intrínsecas de las plantas (Woods et al., 2015). El efecto de la evapotranspiración genera gradientes de humedad muy importantes que pueden ser de vital importancia para los organismos más pequeños (ej. mayor porcentaje de evapotranspiración dentro de las copas de los árboles permitió el asentamiento de especies como helechos, bromelias, etc, Woods et al., 2015). Además, ciertos niveles de cobertura arbórea generan una gran cantidad de sombra en zonas bajas de dosel y en el suelo que disminuye varios grados la temperatura con respecto a la que podría haber sin la amortiguación de la estructura vegetal. (Scheffers et al., 2014)

En los ecosistemas de costa la mayoría de los estudios se realizaron a resoluciones espaciales altas porque la mayor parte de los artículos estudió el impacto de los microclimas sobre especies de gasterópodos, (ej. *Tegula viridula* y *Morula nodulosa*, Turra & Denadai, 2006) entre otros, debido también a que son organismos muy comunes en estos ecosistemas con una diversidad amplia. Las zonas de costa también sufren una mayor amortiguación térmica generada por el mar, aunque las comunidades que viven en estos sistemas quedan expuestas a condiciones de temperatura extremadamente altas y para los que grietas o rocas de pocos centímetros pueden constituir importantes microrrefugios contra el estrés térmico en emersión (ej. *Echinolittorina malaccana* emplea salientes y grietas sombreadas para reducir las altas temperaturas, Marshall et al., 2013)

Otros grupos de pequeños tamaños que fueron abundantes en las costas rocosas son los bivalvos y crustáceos, organismos muy comunes en costas, que también se ven muy influidos por posibles cambios en el clima y cuya subrepresentación en los estudios estuvo levemente justificada. En dos de los estudios sobre hábitats de ostras y percebes se midió el efecto del microclima sobre gasterópodos, lo que disminuyó ligeramente los valores sobre la abundancia de estudios en la clasificación para los bivalvos y crustáceos (artículos: Crowe & Underwood, 1998 y Moisez et al., 2020) (ej. hábitat biogénicos empleados por *Littorina littorea* como para *Patella vulgata* creados por percebes, Moisez et al., 2020), sin embargo, los bivalvos siguen representando un porcentaje muy bajo a pesar de su importancia ecológica y su abundancia sobre las costas. Los crustáceos debido a su morfología son menos sensibles a los cambios térmicos y presentan mayor capacidad de movimiento para evadir las condiciones desfavorables por lo que son menos efectivos para evaluar el impacto de los microclimas y su baja abundancia para los estudios está más justificada (Bertness, 1981).

Esta revisión destacó además que la mayor parte de los trabajos se referían a poblaciones de una o pocas especies, estudiando el efecto de las variaciones microclimáticas sobre todo en su abundancia, mientras que eran bastantes menos los trabajos referidos a impactos del microclima a nivel de varios grupos de especies, a nivel de comunidad, por ejemplo, evaluando patrones de diversidad biológica. Esto puede ser debido a que trabajar con varios grupos de organismos requiere mucho mayor esfuerzo de muestreo y mayor complejidad, ya que las interacciones bióticas entre distintas especies puede crear bastantes limitaciones para la interpretación de cómo los microclimas están afectando a las comunidades biológicas (ej. en el artículo de Aguilera et al., 2022 se estudió la diversidad de especies en microhábitats de plataformas naturales y artificiales sobre grupos de herbívoros, depredadores, filtradores y algas).

En otros casos, como por ejemplo de insectos, es importante elegir resolución espacial alta, además de porque son organismos muy pequeños, para poder apreciar que características del paisaje a pequeña escala afectan a su supervivencia y desarrollo (ej. el caso de *Pholidoptera griseoptera* que sitúa sus huevos sobre cortezas o madera muerta, Guido & Gianelle, 2001).

Otras de las variables biológicas menos estudiadas fue el éxito reproductor. El éxito reproductor es una variable biológica difícil de estudiar ya que requiere estudios a mayores escalas de tiempo para la mayoría de las especies porque no todas ellas tienen ciclos reproductivos cortos y, por lo tanto, poder llegar a conclusiones de cómo el efecto de microclimas favorecerá el éxito reproductivo a veces es demasiado laborioso. A pesar de ello, encontramos artículos como el de Przeslawski, 2005 en costas, donde se evaluó la zona de puesta de diferentes gasterópodos intermareales y si el ciclo de desarrollo estuvo influido por la incidencia de la luz.

Las características del paisaje cambian las condiciones climáticas en los microclimas. La temperatura fue la variable más medida en medio marino y terrestre. Sin embargo, mayores o menores temperaturas en los organismos pueden estar condicionadas por la exposición a otros factores ambientales que les resultan limitantes y puede condicionar la búsqueda activa de que microrrefugios. En zonas expuestas, áreas donde los individuos son más vulnerables a condiciones de estrés térmico, se ha comprobado que muchos organismos se desplazan hacia zonas con vegetación o zonas con orientación norte, donde el efecto dosel y la topografía de estas zonas generan sombra y condiciones más frescas (ej. efecto positivo de la cobertura continua de bosque sobre laderas orientadas al norte, Greiser et al., 2020), pero para el caso de que los organismos necesiten hacer frente a condiciones como efectos abrasivos del viento, en regiones cálidas o polares donde habitan, la presencia de grietas, cavidades o incluso pendientes resultan beneficiosas porque también les ofrecen protección (García et al., 2020).

El uso de sensores a través de estudios de campo y mediante la toma de medidas microclimáticas in situ resultó la metodología más utilizada para la identificación de microclimas. Los estudios de

campo en costas son más abundantes porque los sustratos duros ofrecen mayor estabilidad para poder ubicar los equipos de muestreo (Morais & Lee, 2014). Este tipo de estudios reflejan una mayor fiabilidad de cómo cambian las variables biológicas de los organismos sobre su hábitat natural, lo que aplicado al estudio sobre pequeñas cuadrículas genera mayor precisión en la toma de medidas, además de ser métodos fáciles de emplear (Olabarria et al., 2002).

El diseño de experimentos para la evaluación de microclimas en el laboratorio fue menos considerado debido a que la extracción de organismos de su medio natural genera una perturbación añadida junto con posibles errores de muestreo, contaminaciones y el hecho de que las condiciones climáticas que se dan en el ecosistema, son más difíciles de recrear en el laboratorio porque no incluyen factores derivados de cómo las relaciones bióticas entre organismos que pueden modificar estas condiciones climáticas dentro de su hábitat.

El empleo de técnicas de teledetección y el uso de modelos de distribución de especies o modelos digitales del terreno fueron aspectos aún muy escasamente estudiados a alta resolución. No obstante, la toma de datos a alta resoluciones espaciales sobre los aspectos topográficos, ecológicos y climáticos implicados en la creación de microambientes sirve para crear modelos mucho más exactos de cómo se verán afectadas las especies por cambios en el clima o perturbaciones, aunque son métodos que aún escasean (Gillingham et al., 2012; Alessandrini et al., 2022). Los estudios a alta resolución espacial también nos permiten comprobar los efectos derivados de perturbaciones en los ecosistemas como la siega, la tala, o la degradación de bosques primarios (ej. el efecto negativo de la tala rasa sobre la regeneración de bosques implicó la pérdida de cobertura vegetal y microrrefugios para poblaciones, Greiser et al., 2020). Sin embargo, la estructura de los bosques también dificulta el estudio a través de imágenes de satélite o drones porque no incluyen información de las condiciones climáticas bajo el dosel o la vegetación (Hanna et al., 2014). En zonas de costas podemos encontrar microrrefugios originados por estructuras a tamaños de centímetros que tampoco son detectados con estos métodos (ej. arrecifes generados por el poliqueto tubícola *Phragmatopoma moerchi*, Sepúlveda et al., 2003).

-Implicaciones de los microrrefugios para la supervivencia de poblaciones y comunidades biológicas frente al cambio climático.

Los resultados de esta revisión también demostraron que el efecto de los microclimas está siendo ampliamente estudiado en los últimos años, los resultados reflejaron un aumento exponencial de la importancia de estos estudios en las últimas dos décadas, derivado de los efectos del cambio climático que ya se hacen presentes en nuestros ecosistemas y que se espera que aumenten en los próximos años. Al producirse un aumento de las temperaturas del mar la amortiguación térmica de los microambientes disminuye (Lorente et al., 2004). Por lo que los microrrefugios pueden no ser suficientes para la persistencia de especies en escenarios de cambio climático.

Se espera que el cambio climático reduzca gravemente la supervivencia y abundancia de organismos que se encuentran en los límites térmicos de su distribución, sometidos a estrés fisiológico (Judge et al., 2011). En las zonas de sedimento blando, que encontramos en regiones tropicales también se espera una mayor mortalidad ya que los organismos están adaptados a un rango estrecho de temperaturas y para los que aumentos térmicos futuros pueden ser fatales (Moráis & Lee, 2014).

Es por esto que los microclimas generados por grietas, o bloques en costas rocosas van a jugar un papel fundamental en cuanto a la reducción de la exposición a la insolación o frente a efectos de la desecación derivados de exposiciones prolongadas durante la bajamar. En costas, los microclimas generados por la topografía se vuelven de vital importancia para la supervivencia sobre todo de organismos incrustantes que viven fijos al sustrato (Marshall et al., 2013; Moráis & Lee, 2014; Turra & Denadai, 2006).

Sin embargo, a pesar de todo lo comentado anteriormente, en algunos casos, los organismos no son capaces de poder emplear microrrefugios para contrarrestar las condiciones del cambio climático debido a características propias de la especie, como pueden ser una limitada capacidad de movimiento o de dispersión hasta esas zonas climáticamente más favorables; una limitada capacidad de adaptación, que no les permite adaptarse lo suficientemente rápido a condiciones climáticas adversas para poder aprovecharlos; o debido a que los microclimas generados en estos microrrefugios no generan condiciones climáticas suficientemente adecuadas en base a su fisiología para que puedan subsistir (Serra-Díaz et al., 2015).

Los estudios de laboratorio y la elaboración de modelos de distribución juegan un papel importante en este contexto por que permiten estudiar el impacto sobre la supervivencia en microambientes bajo posibles escenarios de cambios climático realizando recreaciones o simulaciones de las futuras condiciones que se pueden dar en el ecosistema, un ejemplo es el estudio de Serra-Díaz et al., 2015 donde se analizaron los cambios en la cobertura forestal y disponibilidad de microhábitats bajo escenarios de cambio climático.

Conclusiones:

A través del análisis de la bibliografía podemos extraer varias conclusiones que nos permiten evaluar el impacto de la presencia de microclimas sobre los organismos, detectar los aspectos estudiados y la influencia de la escala de estudio.

En costas el efecto de la microescala dependió principalmente del sitio de estudio, ciertas ubicaciones son más relevantes que otras para los organismos, como es el caso de límites de distribución, donde los organismos son más sensibles a las variaciones climáticas que se desarrollan

a mayores escalas. En ecosistemas terrestres el efecto de la microescala muestra como los microambientes permiten crear nichos ecológicos con condiciones climáticas específicas por lo que resultan mucho más importantes en la formación de comunidades biológicas que aspectos climáticos a otras escalas.

Los microambientes surgen por efecto del relieve y/o de la presencia de organismos estructurantes en el ecosistema. En costas, los estudios de microclima se centraron en el estudio del relieve y sus características, debido a que es un medio sujeto a procesos de erosión y sedimentación constantes, donde características derivadas del tipo de superficie, sustrato o de la presencia de grietas, constituyen microrrefugios viables para las comunidades intermareales. En medio terrestre, las características estructurales de los bosques y la vegetación fueron fundamentales para el mantenimiento y la creación de microclimas y microrrefugios porque modulan las condiciones climáticas del paisaje y favorecen su supervivencia. Sin embargo, se espera que los ecosistemas soportados por ingenieros ecológicos sufran fuertes efectos de cascada derivadas de los efectos del cambio climático.

Encontramos un mayor énfasis de estudio de los microclimas en los últimos años y sobre regiones de Europa, donde predomina el análisis del medio terrestre frente a las costas. El aumento de las temperaturas por efecto del cambio climático ha desencadenado un incremento en el estudio de este tema cuyo enfoque no es el mismo en todas las regiones del mundo. Encontramos que en regiones ampliamente extensas los microclimas apenas han sido estudiados, lo que conllevará pérdidas de biodiversidad muy grandes e indica que los estudios sobre este tema no son considerados una prioridad actualmente sobre esas zonas. Dentro del continente europeo, se observó una mayor representación del efecto de microclimas sobre las comunidades en bosques templados y zonas del intermareal con sustrato rocoso que son dos tipos de ecosistemas ampliamente extendidos en esta región, y sobre los que evaluar efectos derivados de la estacionalidad aporta una información muy valiosa en el estudio de los microclimas.

Encontramos una abundante cantidad de bibliografía sobre gasterópodos en costas y plantas en ecosistemas terrestres, lo que permite estudiar cómo varían las tasas vitales de los organismos además de sobre especies representativas en estos ecosistemas, sobre organismos muy vulnerables a cambios en el clima. La abundancia fue la variable biológica más evaluada, que en medio costero se complementó con estimaciones de la supervivencia, temperatura y el comportamiento de los organismos, mientras que en medio terrestre los estudios de abundancia se complementaron con estudios de presencia/ausencia. Estos datos nos indican que los estudios sobre microambientes se están ajustando no solo al tipo de organismo de estudio si no también al tipo de ecosistema con lo que se espera que sean cada vez más específicos.

Los análisis de las variables físicas que condicionan los microclimas se realizaron principalmente mediante estudios de campo, tomando medidas *in situ* de temperatura en zonas de costa, y medidas de temperatura y humedad junto con radiación solar en medio terrestre. La elaboración de este tipo de estudios y la toma de medidas *in situ* son métodos generalizados porque requieren bajo coste y dan una buena representación de cómo cambian estas variables sobre el medio natural, además poder obtener estos datos de forma cada vez más precisa, acorta el tiempo de reacción a la hora de elaborar planes de conservación sobre regiones y especies más vulnerables cuando las condiciones climáticas cambian. Los estudios de campo también se están complementando con el empleo de métodos de teledetección porque la resolución espacial aparece condicionada por el tamaño de los organismos de estudio en cada ecosistema, y la combinación de ambos métodos permite una mayor detección de microclimas en el paisaje.

Finalmente se observó que el desarrollo de modelos de distribución de especies y comunidades que consideran las variaciones climáticas a pequeña escala son aún muy escasos, aunque cada vez hay una disponibilidad mayor de datos gracias al aumento de métodos de teledetección a alta resolución.

Estas conclusiones nos dan información sobre la necesidad de ampliar el enfoque para poder entender los patrones que rigen los microclimas en futuros trabajos.

Líneas futuras de investigación:

En base a los resultados obtenidos a través de la bibliografía revisada, se podrían plantear una serie de líneas de investigación basadas en el análisis de los microclimas.

Los resultados mostraron fuertes sesgos en la ubicación y amplitud de las regiones geográficas analizadas, por lo que es necesario ampliar el número de estudios en casi todas las regiones geográficas, sobre todo en zonas de África y sobre ecosistemas terrestres, que constituyeron el ecosistema menos estudiado en casi todos los continentes. Estudios futuros dentro de este medio deberían estar enfocados en regiones altamente vulnerables en escenarios de cambio climático como zonas alpinas o bosques boreales donde se debería evaluar el grado de deshielo o la persistencia de las condiciones invernales, que pueden verse comprometidas frente al calentamiento al igual que su implicación en la estabilidad climática de los microclimas. También se deberían incrementar el número de estudios en bosques tropicales, donde los organismos viven cerca de sus límites cálidos y para los que se esperan mayores pérdidas de biodiversidad en el futuro; y/o sobre zonas perturbadas por acción antrópica, que son zonas que podrían servir como refugio para algunos taxones cuando las condiciones climáticas de su hábitat natural cambien.

En costas, sería importante aumentar y mejorar los estudios realizados sobre macrófitos, porque son buenos bioindicadores de la calidad y la temperatura del agua, y crean microclimas gracias al soporte estructural que proporcionan cuando están fijos al sustrato.

Se debería aumentar la escala de tiempo de los estudios para poder analizar la evolución de las variaciones climáticas a lo largo del día junto con efectos derivados de la estacionalidad. Se espera, por tanto, que futuros estudios en un espectro de tiempo más amplio puedan estimar con más fiabilidad como los organismos utilizan los microrrefugios durante diferentes momentos del día, épocas del año y/o frente a eventos climáticos extremos que puedan alterar estas condiciones.

Debido a la baja representación en los estudios, futuras investigaciones deberían enfocarse mucho más en el estudio de ectotermos, aves y mamíferos. Los nuevos trabajos sobre estos organismos deberían evaluar cómo modifican sus patrones de actividad en el medio, o cómo la temperatura del aire o del suelo puede influir en la oviposición, en la supervivencia de camadas y en la efectividad reproductora de los individuos, centrándose también en mejorar la información sobre como el microclima afecta a la reproducción y a las cohortes. Estos estudios permitirán evaluar qué especies son capaces de emplear microrrefugios para garantizar la supervivencia de las poblaciones frente al cambio climático.

En la zona del intermareal nos encontramos un amplio grupo de organismos estructurantes sobre los que deberían plantearse nuevos enfoques de estudio como: mejillones, ostras o percebes cuyas agregaciones permiten a otras especies refugiarse frente a la exposición de los vientos y mantener una temperatura corporal inferior gracias a la sombra creada por estos organismos; poliquetos, que crean arrecifes donde se asientan comunidades enteras de especies; estudios sobre crustáceos y bivalvos, que excavan el sustrato creando huecos con microclimas que pueden ser utilizados por otros grupos; entre otros.

Un mayor uso de las técnicas de teledetección, modelado y mejores técnicas de estudio para detectar microclimas también sirve como punto de partida para elaborar nuevos trabajos de investigación. Así mismo, un incremento del número de experimentos de laboratorio permitiría realizar mejores simulaciones sobre las condiciones climáticas del paisaje que, junto con la elaboración de modelos de distribución de especies más exactos, permitirá realizar recreaciones cada vez más fiables de cómo se verán afectados los organismos y sus tasas vitales sobre escenarios de cambio climático futuros.

Bibliografía:

- Aguilera, M. A.; Bulleri, F.; Thiel, M. (2022). Weak effects of age but important role of microhabitats in community differences between breakwaters and natural rocky shores across a latitudinal gradient. *Global Ecology and Biogeography* 31: 2368–2380.
- Alessandrini, C.; Scridel, D.; Boitani, L.; Pedrini, P.; Brambilla, M. (2022). Remotely sensed variables explain microhabitat selection and reveal buffering behaviours against warming in a climate-sensitive bird species. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 8: 615–628.
- Ashcroft, M. B. (2010). Identifying refugia from climate change. *Journal of Biogeography* 37: 1407–1413.
- Ashcroft, M. B.; Gollan, J. R. (2013). Moisture, thermal inertia, and the spatial distributions of near-surface soil and air temperatures: Understanding factors that promote microrefugia. *Agricultural and Forest Meteorology* 176: 77–89.
- Augustynczyk, A. L. D.; Asbeck, T.; Basile, M.; Bauhus, J.; Storch, I.; Mikusiński, G.; Yousefpour, R.; Hanewinkel, M. (2019). Diversification of forest management regimes secures tree microhabitats and bird abundance under climate change. *Science of The Total Environment* 650: 2717–2730.
- Badano, E. I.; Cavieres, L. A. (2006). Ecosystem engineering across ecosystems: Do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *Journal of Biogeography* 33: 304–313.
- Banks, S. A.; Skilleter, G. A. (2007). The importance of incorporating fine-scale habitat data into the design of an intertidal marine reserve system. *Biological Conservation* 138:13–29.
- Bátori, Z.; Erdős, L.; Gajdács, M.; Barta, K.; Tobak, Z.; Frei, K.; Tölgyesi, C. (2021). Managing climate change microrefugia for vascular plants in forested karst landscapes. *Forest Ecology and Management* 496: 119446.
- Baudier, K. M.; Mudd, A. E.; Erickson, S. C.; O'Donnell, S. (2015). Microhabitat and body size effects on heat tolerance: Implications for responses to climate change (army ants: Formicidae, Ecitoninae). *Journal of Animal Ecology* 84: 1322–1330.
- Begon, M.; Townsend, C. R. (2021). *Ecology: from individuals to ecosystems*. John Wiley & Sons.
- Bennett, K.; Provan, J. (2008). What do we mean by 'refugia'? *Quaternary Science Reviews* 27: 2449–2455.
- Bertness, M. D. (1981). Predation, Physical Stress, and the Organization of a Tropical Rocky Intertidal Hermit Crab Community. *Ecology* 62: 411–425.
- Cartwright, S. R.; Williams, G. A. (2012). Seasonal variation in utilization of biogenic microhabitats by littorinid snails on tropical rocky shores. *Marine Biology* 159: 2323–2332.
- Crowe, T. P.; Underwood, A. J. (1998). Testing behavioural "preference" for suitable microhabitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 225: 1–11.
- Dobrowski, S. Z. (2011). A climatic basis for microrefugia: The influence of terrain on climate. *Global Change Biology* 17: 1022–1035.

- Farallo, V. R.; Miles, D. B. (2016). The Importance of Microhabitat: A Comparison of Two Microendemic Species of *Plethodon* to the Widespread *P. cinereus*. *Copeia* 104: 67–77.
- Fekete, R.; Vincze, O.; Nagy, J.; Löki, V.; Süveges, K.; Bódis, J.; Malkócs, T.; Lovas-kiss, Á.; Molnár V. A. (2023). North-facing roadside slopes: Anthropogenic climate microrefugia for orchids. *Global Ecology and Conservation* 47: e02642.
- García, M. B.; Domingo, D.; Pizarro, M.; Font, X.; Gómez, D.; Ehlén, J. (2020). Rocky habitats as microclimatic refuges for biodiversity. A close-up thermal approach. *Environmental and Experimental Botany* 170: 103886.
- Gillingham, P. K.; Huntley, B.; Kunin, W. E.; Thomas, C. D. (2012). The effect of spatial resolution on projected responses to climate warming. *Diversity and Distributions* 18: 990–1000.
- Gómez-Aparicio, L.; Gómez, J. M.; Zamora, R. (2005). Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *Journal of Ecology* 93: 1194–1202.
- González-del-Piiego, P.; Scheffers, B. R.; Freckleton, R. P.; Basham, E. W.; Araújo, M. B.; Acosta-Galvis, A. R.; Medina, C. A.; Haugaasen, T.; Edwards, D. P. (2020). Thermal tolerance and the importance of microhabitats for andean frogs in the context of land use and climate change. *Journal of Animal Ecology* 89: 2451-2460.
- Greiser, C.; Ehlén, J.; Meineri, E.; Hylander, K. (2020). Hiding from the climate: Characterizing microrefugia for boreal forest understory species. *Global Change Biology* 26: 471–483.
- Großmann, J.; Schultze, J.; Bauhus, J.; Pyttel, P. (2018). Predictors of Microhabitat Frequency and Diversity in Mixed Mountain Forests in South-Western Germany. *Forests* 9: 104.
- Guido, M.; Gianelle, D. (2001). Distribution patterns of four Orthoptera species in relation to microhabitat heterogeneity in an ecotonal area. *Acta Oecologica* 22: 175–185.
- Hannah, L.; Flint, L.; Syphard, A. D.; Moritz, M. A.; Buckley, L. B.; McCullough, I. M. (2014). Fine-grain modeling of species' response to climate change: Holdouts, stepping-stones, and microrefugia. *Trends in Ecology & Evolution* 29: 390–397.
- Hutchinson, N.; Williams, G. (2001). Spatio-temporal variation in recruitment on a seasonal tropical rocky shore: The importance of local versus non-local processes. *Marine Ecology Progress Series* 215: 57–68.
- Hylander, K.; Ehlén, J.; Luoto, M.; Meineri, E. (2015). Microrefugia: Not for everyone. *AMBIO* 44: 60–68.
- Jones, C. G.; Lawton, J. H.; Shachak, M. (1994). Organisms as Ecosystem Engineers. *OIKOS* 69: 373-386
- Judge, M. L.; Botton, M. L.; Hamilton, M. G. (2011). Physiological consequences of the supralittoral fringe: Microhabitat temperature profiles and stress protein levels in the tropical periwinkle *Cenchritis muricatus* (Linnaeus, 1758). *Hydrobiologia* 675: 143–156.
- Lorente, I.; Gamo, D.; Gómez, J. L.; Santos, R.; Flores, L.; Camacho, A.; Galindo, L.; Navarro, J. (2004). Los efectos biológicos del cambio climático. *Ecosistemas* 13: 103-110.

- Marshall, D. J.; Baharuddin, N.; McQuaid, C. D. (2013). Behaviour moderates climate warming vulnerability in high-rocky-shore snails: Interactions of habitat use, energy consumption and environmental temperature. *Marine Biology* 160: 2525–2530.
- Meineri, E.; Hylander, K. (2016). Fine-grain, large-domain climate models based on climate station and comprehensive topographic information improve microrefugia detection. *Ecography* 40: 1003–1013.
- Milling, C. R.; Rachlow, J. L.; Olsoy, P. J.; Chappell, M. A.; Johnson, T. R.; Forbey, J. S.; Shipley, L. A.; Thornton, D. H. (2018). Habitat structure modifies microclimate: An approach for mapping fine-scale thermal refuge. *Methods in Ecology and Evolution* 9: 1648–1657.
- Moisez, E.; Spilmont, N.; Seuront, L. (2020). Microhabitats choice in intertidal gastropods is species-, temperature- and habitat-specific. *Journal of Thermal Biology* 94: 102785.
- Morais, G. C.; Lee, J. T. (2014). Intertidal benthic macrofauna of rare rocky fragments in the Amazon region. *Revista de Biología Tropical* 62: 69–86
- Mosblech, N. A. S.; Bush, M. B.; Van Woesik, R. (2011). On metapopulations and microrefugia: Palaeoecological insights: Metapopulations and microrefugia. *Journal of Biogeography* 38: 419–429.
- Olabarria, C.; Underwood, A.; Chapman, M. (2002). Appropriate experimental design to evaluate preferences for microhabitat: An example of preferences by species of microgastropods. *Oecologia* 132: 159–166.
- Przeslawski, R. (2005). Combined effects of solar radiation and desiccation on the mortality and development of encapsulated embryos of rocky shore gastropods. *Marine Ecology Progress Series* 298: 169–177.
- Scheffers, B. R.; Edwards, D. P.; Diesmos, A.; Williams, S. E.; Evans, T. A. (2014). Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. *Global Change Biology* 20: 495–503.
- Sepúlveda, R. D.; Moreno, R. A.; Carrasco, F. D. (2003). DIVERSIDAD DE MACROINVERTEBRADOS ASOCIADOS A ARRECIFES DE PHRAGMATOPOMA MOERCHI KINBERG, 1867 (POLYCHAETA: SABELLARIIDAE) EN EL INTERMAREAL ROCOSO DE COCHOLGÜE, CHILE. *Gayana* 67: 45–54.
- Serra-Diaz, J. M.; Scheller, R. M.; Syphard, A. D.; Franklin, J. (2015). Disturbance and climate microrefugia mediate tree range shifts during climate change. *Landscape Ecology* 30: 1039–1053.
- Sibaja-Cordero, J. A.; García-Méndez, K. (2015). Variación espacial y temporal de los organismos de un intermareal rocoso: Bahía Panamá, Pacífico Norte, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 62: 85–97
- Terlau, J. F.; Brose, U.; Eisenhauer, N.; Amyntas, A.; Boy, T.; Dyer, A.; Gebler, A.; Hof, C.; Liu, T.; Scherber, C.; Schlägel, U. E.; Schmidt, A.; Hirt, M. R. (2023). Microhabitat conditions remedy heat stress effects on insect activity. *Global Change Biology* 29: 3747–3758.

- Turra, A.; Denadai, M. R. (2006). Microhabitat use by two rocky shore gastropods in an intertidal sandy substrate with rocky fragments. *Brazilian Journal of Biology* 66: 351–355.
- Woods, C. L.; Cardelús, C. L.; DeWalt, S. J. (2015). Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. *Journal of Ecology* 103: 421–430.
- Yeung, A.; Williams, G. (2012). Small-scale temporal and spatial variability in foraging behaviour of the mid-shore gastropod *Nerita yoldii* on seasonal, tropical, rocky shores. *Aquatic Biology* 16: 177–188.

Apéndice:

Artículos empleados en el análisis de revisión bibliográfica no mencionados a lo largo de la memoria.

- Barbosa, R. V.; Jaud, M.; Bacher, C.; Kerjean, Y.; Jean, F.; Ammann, J.; Thomas, Y. (2022). High-Resolution Drone Images Show That the Distribution of Mussels Depends on Microhabitat Features of Intertidal Rocky Shores. *Remote Sensing* 14: 5441.
- Gedan, K. B.; Bernhardt, J.; Bertness, M. D.; Leslie, H. M. (2011). Substrate size mediates thermal stress in the rocky intertidal. *Ecology* 92: 576–582.
- Harper, K. D.; Williams, G. A. (2001). Variation in abundance and distribution of the chiton *Acanthopleura japonica* and associated molluscs on a seasonal, tropical, rocky shore. *Journal of Zoology* 253: 293–300.
- Lee, S.; Lim, S. S. L. (2009). VERTICAL ZONATION AND HEAT TOLERANCE OF THREE LITTORINID GASTROPODS ON A ROCKY SHORE AT TANJUNG CHEK JAWA, SINGAPORE. *Raffles* 57: 551-560.
- Ozdemir, I.; Mert, A.; Ozkan, U. Y.; Aksan, S.; Unal, Y. (2018). Predicting bird species richness and micro-habitat diversity using satellite data. *Forest Ecology and Management* 424: 483–493.
- Patsiou, T. S.; Conti, E.; Zimmermann, N. E.; Theodoridis, S.; Randin, C. F. (2014). Topo-climatic microrefugia explain the persistence of a rare endemic plant in the Alps during the last 21 millennia. *Global Change Biology* 20: 2286–2300.
- Seabra, R.; Wetthey, D. S.; Santos, A. M.; Lima, F. P. (2011). Side matters: Microhabitat influence on intertidal heat stress over a large geographical scale. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400: 200–208.
- Tauc, F.; Houle, D.; Dupuch, A.; Doyon, F.; Maheu, A. (2020). Microtopographic refugia against drought in temperate forests: Lower water availability but more extensive fine root system in mounds than in pits. *Forest Ecology and Management* 476: 118439.