

Previsão de respostas de comunidades às mudanças climáticas globais

Daniel de Paiva Silva¹ & Vinícius Lourenço Garcia de Brito²

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Caixa Postal 6109 Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP 13083-970 Campinas, SP, Brasil; daniel.paivasilva@gmail.com

²Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica Instituto de Biologia, Caixa Postal 6109 Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP 13083-970 Campinas, SP, Brasil; viniciusduartina@yahoo.com.br

Resumo

As variáveis climáticas de um local influenciam diretamente a fisiologia das espécies ali presentes e, conseqüentemente, podem ser consideradas um importante fator de seleção natural das espécies em seus ambientes. Alterações em muitas variáveis climáticas globais têm sido observadas após o início da Revolução Industrial no século XVIII, especialmente o aumento da temperatura atmosférica em taxas nunca antes observadas pela Humanidade. Apesar de grande controvérsia, há fortes evidências de respostas de espécies e comunidades às mudanças climáticas e o aumento da frequência destes eventos é esperado em cenários futuros. Entre eles podemos destacar (1) o desacoplamento fenológico entre as espécies, (2) mudanças de distribuição geográfica das espécies, (3) alterações nas interações biológicas e, conseqüentemente, (4) alterações na estrutura e composição das comunidades. Neste ensaio pretendemos fazer previsões de como as mudanças climáticas podem alterar a estrutura e composição das comunidades e como previsões de respostas podem ser obtidas através do estudo de efeitos biológicos já observados nas comunidades.

Introdução

O conjunto de variáveis abióticas de determinada região influencia características e processos fisiológicos importantes dos organismos (*e.g.* metabolismo, crescimento, desenvolvimento, tamanho, fenologia, distribuição geográfica, migração) e pode ser considerado um importante fator de seleção das espécies em seus ambientes naturais [1]. Entretanto, mudanças em algumas destas variáveis podem prejudicar a sobrevivência local de algumas espécies ou facilitar seu estabelecimento em locais antes fisiologicamente inabitáveis [1], o que possibilita tanto o surgimento de novas interações ecológicas quanto o rompimento de interações previamente estabelecidas entre as espécies [2-4]. Considerando as respostas fisiológicas de cada espécie às alterações climáticas e generalizando-as para uma comunidade, é de se esperar que processos ecológicos sejam também alterados, a começar pela estrutura e composição de uma comunidade [5-8].

Devido às emissões de gases estufa (principalmente gás carbônico, metano e óxido nitroso), a temperatura atmosférica global aumentou 0,6° C no século XX, uma taxa de aquecimento que não era observado há mais de mil anos segundo o IPCC [5]. Para o próximo século são esperados aumentos de temperatura de até 5,4° C e alterações de várias condições abióticas globais [5], condições muitas vezes determinantes para a presença ou ausência de algumas espécies [9]. Entretanto, indivíduos, populações, espécies e comunidades não responderam conforme o esperado às alterações climáticas observadas até o momento [7].

Segundo o modelo conceitual desenvolvido por Hughes [8] (Fig. 1), a maior concentração de gás carbônico na atmosfera e o aumento das temperaturas geram efeitos sobre a fisiologia, a fenologia, a distribuição geográfica e a adaptação *in situ* das espécies. A partir daí, muitas das interações biológicas são afetadas e mudanças na estruturação e composição das comunidades são esperadas. Neste ensaio temos por objetivo fazer previsões das respostas das comunidades às mudanças climáticas globais (em especial, o aumento da temperatura global).

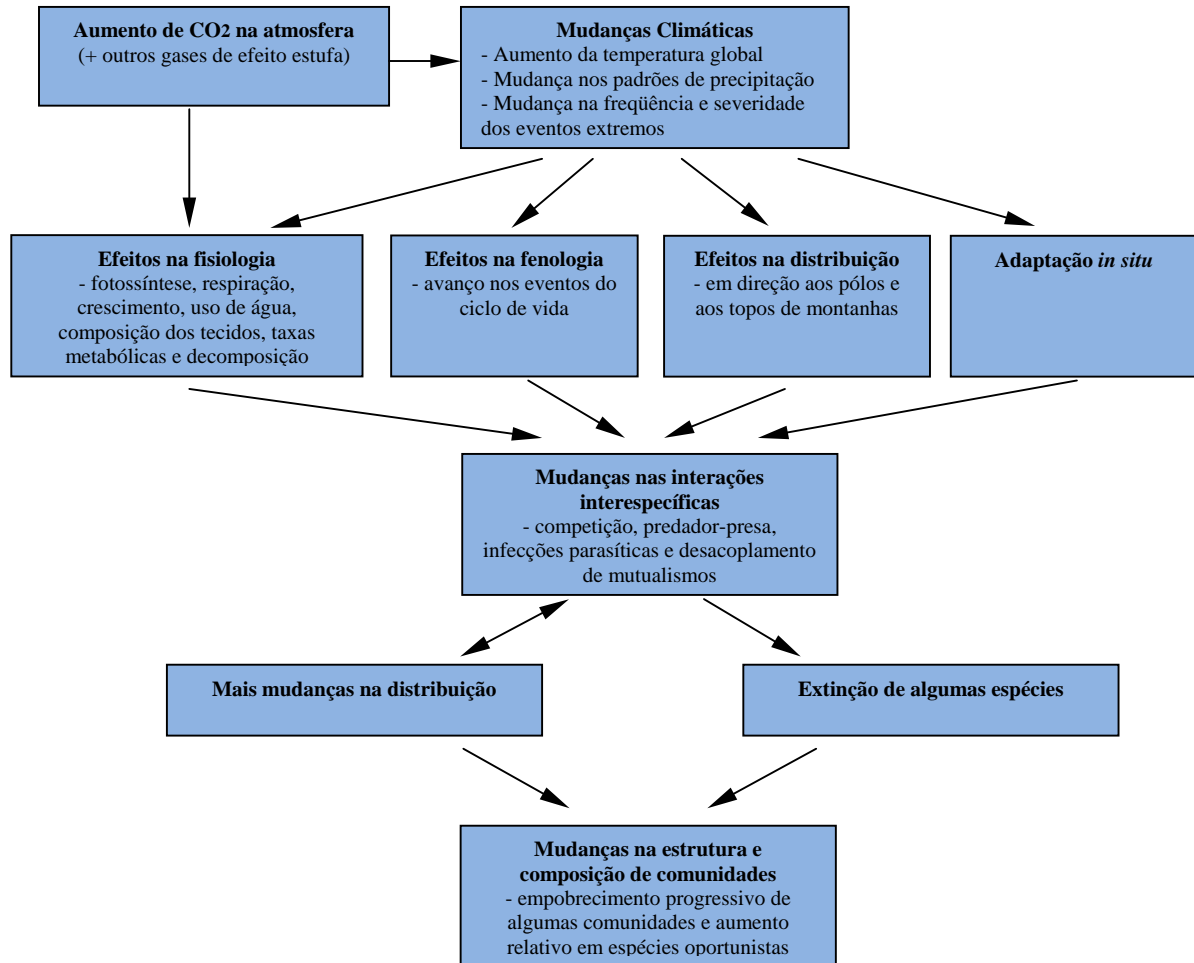


Fig. 1. Modelo teórico elaborado por Hughes [8] de como o aumento na concentração de CO₂ na atmosfera afetará as espécies direta (via fisiologia) e indiretamente (via mudanças climáticas causadas pelo aquecimento global). Respostas espécie-específicas têm/terão repercussão sobre as relações interespecíficas e, finalmente, sobre a estrutura e composição das comunidades.

Alterações nas interações entre espécies

Desacoplamentos de interações entre níveis tróficos

Um efeito do aumento das temperaturas observado é o adiantamento de eventos fenológicos dos ciclos de vida dos organismos (p.ex. frutificação em plantas ou períodos reprodutivos em animais). Tem-se observado o adiantamento de 2 a 3 dias por década de eventos relacionados à primavera [3,10,11], em estudos que analisaram plantas [12], insetos [3], pássaros [3,13] e plâncton marinho e dulcícola [14,15, respectivamente].

Entretanto, nem sempre a resposta entre organismos troficamente relacionados ocorre da mesma maneira e intensidade, uma vez que seus ciclos de vida podem ser regulados por vários

outros fatores ambientais independentes da temperatura (p.ex. fotoperíodo [15]). Assim, uma das predições de resposta das comunidades ao aquecimento global é uma maior assincronia fenológica entre as espécies presentes em diferentes níveis tróficos [14]. Em curto prazo, espera-se a diminuição da abundância de níveis tróficos intermediários e de topo de cadeia e em médio e longo prazo são esperados a adaptação das espécies às novas condições de disponibilidade de recursos alimentares ou extinções daquelas espécies cuja fenologia esteja dessincronizada com a fenologia das espécies de níveis tróficos inferiores [13].

A hipótese que tenta explicar esta teoria é chamada de Hipótese de Desacoplamento Fenológico (*Match–Mismatch Hypothesis*) [14]. Segundo esta, se o momento de maior gasto energético do ciclo de vida dos organismos em níveis tróficos superiores (p.ex. espécie de predador) ocorre durante o pico de abundância de indivíduos do nível trófico imediatamente inferior (p.ex. espécie de presa), o recrutamento do predador será alto, uma vez que suas necessidades energéticas estão acopladas à disponibilidade de presas. Entretanto, caso haja um desacoplamento entre a necessidade de energia e a disponibilidade de recursos, o recrutamento de predadores será baixo.

Para ilustrar esta hipótese, Durant *et al.* [14] sugere que em um ano bom (com pouca variação climática) haja alto acoplamento entre o fitoplâncton e o zooplâncton de uma comunidade marinha hipotética, o que levaria ao aumento de recursos para populações de peixes e conseqüentemente para aves piscívoras, que teriam alto sucesso reprodutivo. Por outro lado, em um ano ruim (com muita variação climática) o desacoplamento entre o fitoplâncton e o zooplâncton teria conseqüências desastrosas para os níveis tróficos superiores (Fig. 2). Como exemplo experimental, podemos citar o desacoplamento entre carvalho–lagarta e pardais predadores de lagartas (*Quercus robur–Operophtera brumata* e *Parus major*, respectivamente) [16]. Devido à maior temperatura atmosférica, os carvalhos passaram a florescer mais cedo e foram seguidos pelo aceleração do desenvolvimento das lagartas. Entretanto, os pássaros, cuja fenologia é ajustada principalmente pelo fotoperíodo, não conseguem alimentos para seus filhotes, pois quando estes nascem há pouca disponibilidade de lagartas.

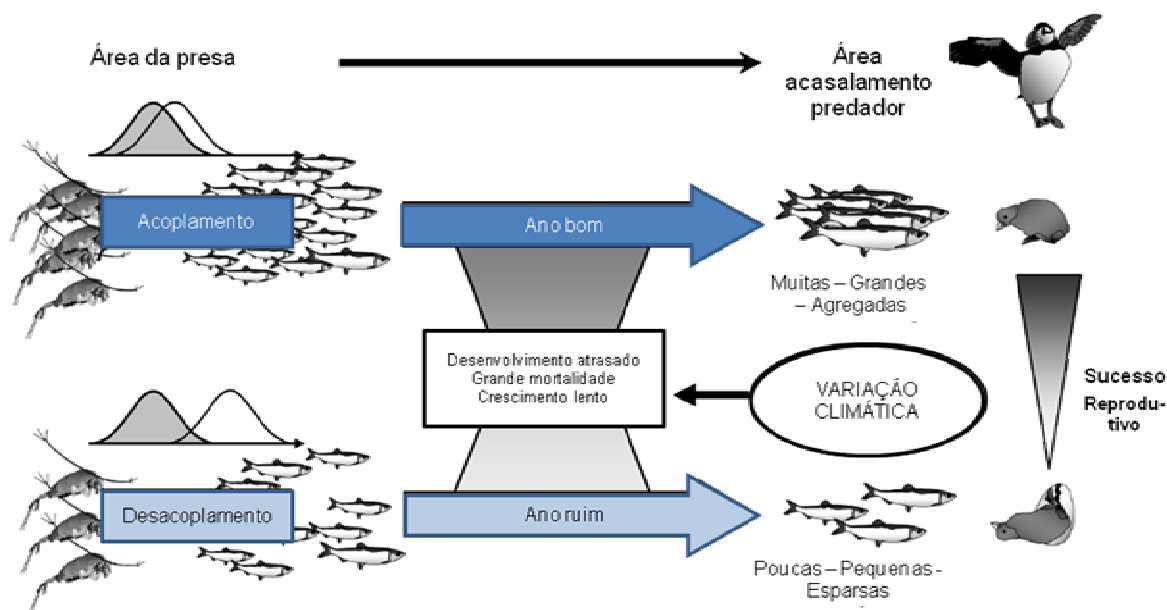


Fig. 2. Exemplo hipotético da Hipótese de Desacoplamento Fenológico. Devido à maior variação climática, o desacoplamento fenológico entre o fito e o zooplâncton pode influenciar características dos níveis tróficos superiores como o sucesso reprodutivo de aves piscívoras (modificado de Durant *et al.* [14]).

Dois importantes revisões sobre o assunto apontam algumas críticas à hipótese de desacoplamento [14,17]:

1. Segundo esta hipótese, a regulação *bottom-up* seria a principal reguladora das comunidades, enquanto que fatores de controle *top-down* teriam pouca ou nenhuma importância. Entretanto, existem exemplos de sistemas onde fatores *top-down* são mais importantes na determinação de sincronia e assincronia de fenologias entre as espécies [18];
2. Por serem sistemas com espécies mais especializadas e pouco generalistas, estes sistemas seriam mais suscetíveis ao desacoplamento fenológico. Entretanto, mesmo espécies mais generalistas também parecem sofrer as consequências do desacoplamento fenológico [13].

O aquecimento global também poderá causar o desacoplamento de mutualismos entre espécies. A associação mutualística de algas zooxantelas garante o desenvolvimento de várias espécies de corais em águas oceânicas pobres em nutrientes, uma vez que as algas assimilam o CO₂,

transformando-o em alimento para os corais. Com o aquecimento global das águas oceânicas, o mutualismo zooxantelas–corais se romperá, uma vez que um aumento de poucos graus-Celsius causa a morte das algas e, conseqüentemente, a morte dos corais e intensas mudanças de estrutura e composição das espécies de peixes após poucos anos a partir da morte dos corais [Revisão em 19]. Com a perda da cobertura de corais espera-se a extinção inicial das espécies de peixe coralívoras e espécies que habitam os corais [19]. Em médio e longo prazo, espera-se a extinção de mais de 50% das espécies de peixe residentes do local e a sobrevivência e aumento em abundância de espécies de peixes herbívoros e pequenos peixes generalistas com a perda de complexidade de hábitat anteriormente propiciada pelos corais [19].

Alterações nas interações competitivas e mudanças na estrutura e composição de comunidades

Segundo o modelo proposto por Hughes [8], todas as mudanças pontuais causadas pelas mudanças climáticas terão o mesmo resultado final: profundas alterações na estrutura e composição das comunidades, independente do tipo de ecossistema onde tal comunidade se encontra. Alguns estudos já apresentam estas complexas alterações de estrutura e composição de comunidades em pouco mais de meio século de pesquisa.

Harte & Shaw [20], utilizando aquecedores de ar em *plots* de 30m², demonstraram que o índice de germinação de espécies arbustivas foi maior com maiores temperaturas quando comparados aos índices de germinação de espécies ruderais. Além disso, a biomassa de espécies arbustivas e gramíneas (melhor adaptadas a condições secas) aumentou, enquanto que a biomassa das espécies ruderais (melhor adaptadas a condições mais úmidas) diminuiu, indicando que, em longo prazo, o aquecimento das temperaturas pode influenciar a composição destas comunidades vegetais, aumentando a abundância de espécies arbustivas na região estudada. Esse padrão foi observado também em outros períodos de aquecimento global através de análises palinológicas [20]. Klanderud & Totland [21] encontraram padrões semelhantes em comunidades alpinas submetidas a aquecimento artificial. Isso causou alterações nas interações competitivas, resultando

em alteração na dominância das espécies e na dinâmica da comunidade, além da diminuição de biodiversidade local de briófitas e líquens.

Não só o aumento da temperatura, mas também o aumento de eventos catastróficos [5] podem influenciar drasticamente a estrutura e composição das comunidades. Em uma comunidade de pequenos roedores no deserto de Chihuahua, uma forte inundação em 1999 favoreceu o estabelecimento de uma espécie invasora, que passou a ser dominante e diminuiu a abundância da espécie previamente dominante [22]. Comunidades insulares de ilhas caribenhas, assoladas pela passagem do furacão Lili em 1996, também passaram por profundas mudanças, devido a extinções locais de espécies de presa e predadores [23-25].

Mudanças de distribuição geográfica

Os estudos sobre mudanças na distribuição geográfica das espécies frente mudanças climáticas se concentram em basicamente três categorias:

1. Estudos baseados em análises palinológicas e estimativas de mudanças de distribuição geográfica de espécies ocorridas no passado, principalmente durante a transição entre os períodos glaciais e interglaciais [4,26];
2. Estudos de mudanças de distribuição geográfica atuais das espécies feitos através de observações de mudanças nas fronteiras destas espécies ou de mudanças na composição de espécies em uma comunidade local [3] e;
3. Estudos de modelagem de distribuição geográfica de espécies utilizando os cenários de aquecimento global do IPCC e o envelope climático das espécies [6].

Na primeira categoria, torna-se relevante o estudo de Overpeck *et al.* [4] que analisaram o pólen fóssil dos últimos 18 mil anos. Os autores afirmam que as comunidades vegetais existentes hoje no leste da América do Norte não possuem nenhuma comunidade análoga no período glacial mais recente e sugerem que as mudanças climáticas atuais podem ser tão complexas ao ponto de gerar novos biomas no futuro. Aliando técnicas de relógios moleculares às análises de pólen fóssil,

Petit *et al.*[26] afirmam que algumas espécies das florestas decíduas dos Estados Unidos não se movimentarão de forma a acompanhar o aquecimento global atual. Espécies que em outros momentos de aquecimento deslocavam-se a taxas aproximadas de 100 m/ano, atualmente deveriam se movimentar a taxas de 3000-5000 m/ano a fim de exibir padrões de deslocamento equivalentes aos observados no passado.

A maioria dos estudos atuais sobre mudanças de distribuição geográfica das espécies confirmam a expectativa de que as espécies migrem em direção aos pólos e em direção aos topos de montanhas [3]. Uma vez que o aquecimento global muda as isotermas do planeta para latitudes e altitudes maiores, espera-se que as espécies rastreiem estas alterações, pois devem ocupar áreas cujas características abióticas estejam compreendidas dentro de seus limites de tolerância fisiológicos [1,2]. Holbrock *et al.* [27] encontraram profundas alterações na estrutura de comunidade de peixes na costa da Califórnia. Analisando uma série temporal de menos de 40 anos, estes pesquisadores mostraram recentes quedas na abundância de 95% das espécies de peixe analisadas, além de mudanças na composição das espécies presentes na região, havendo uma substituição de espécies mais tolerantes ao frio por espécies termófilas. Sagarin *et al.* [28], observaram padrões semelhantes estudando macro-invertebrados da costa da Califórnia: em uma série temporal de 60 anos houve diminuição na abundância de espécies tolerantes ao frio e aumento das espécies termófilas.

É importante ressaltar que as mudanças na distribuição das espécies, geralmente, são assimétricas: as espécies invasoras, provenientes de latitudes e altitudes baixas, chegam mais rapidamente a uma dada região que as espécies residentes emigram em direção aos pólos ou topos de montanhas [7]. Além disso, as taxas de migração variam dentro e entre as espécies de acordo com as capacidades de mobilidade e dispersão de cada um de seus indivíduos [7]. Desta forma, apesar do aparente enriquecimento de uma determinada comunidade em questão, esperamos que as mudanças climáticas diminuam a riqueza de espécies e causem o enfraquecimento, ou mesmo a

perda, de algumas inter-relações entre espécies existentes nas comunidades antes do aumento das temperaturas.

Uma analogia para explicar melhor esta questão seria pensar a comunidade como um bloco formado por peças de Lego, de diferentes tamanhos e cores, conectadas umas às outras. Cada tipo de peça representaria uma espécie na comunidade e as conexões representariam as interações entre elas. Como cada espécie, ou mesmo indivíduos de uma mesma espécie, respondem diferentemente às mudanças climáticas, esperamos que algumas peças deste bloco fiquem mais distantes e desconectadas umas das outras, um tipo de desacoplamento espacial de interações. Da mesma forma, a redistribuição das peças pode gerar conexões antes inexistentes [4].

Por fim, estudos que tentam prever a distribuição das espécies nos cenários futuros de aquecimento baseiam-se nos modelos de envelope climático das mesmas. Os envelopes climáticos são a associação entre a distribuição atual de cada espécie e as várias características climáticas deste local e correspondem às condições nas quais as populações de determinada espécie interagem com seus inimigos naturais e competidores [6]. As distribuições futuras são estimadas assumindo que estes envelopes atuais são mantidos integralmente e apenas mudam de localidade e que as espécies rastreiam fielmente estas mudanças [6]. Utilizando um modelo de envelope climático, Thomas *et al.* [6] prevêem a extinção de até 58% das espécies de taxocenoses de mamíferos, aves, sapos, répteis, borboletas, outros invertebrados e plantas presentes na lista vermelha da IUCN de espécies ameaçadas de extinção até o ano de 2050. Tais resultados trazem importantes conseqüências para manejo e conservação das comunidades frente às mudanças climáticas atuais, uma vez que áreas de proteção ambiental, reservas e parques projetados para conservar e preservar espécies hoje, podem não cumprir tais objetivos no futuro [29].

Entretanto, a utilização destes modelos para prever a distribuição de espécies, composição e estrutura das comunidades em um futuro de mudanças climáticas levanta algumas questões importantes que diminuem a confiabilidade das previsões. O principal problema é que os modelos existentes até o momento são focados nas espécies e modelos que prevejam as respostas de

comunidades inteiras às mudanças climáticas ainda não existem (Lewinsohn, T.M. obs. pess.). As interações existentes entre as espécies são muito importantes para determinar sua ocorrência em determinado local, mas muitas dessas inter-relações ainda não são incluídas nos modelos, fazendo com que suas predições não sejam muito precisas e realistas [30]. Por fim, questões envolvendo fatores como o uso da terra e os eventos catastróficos também não são integrados aos modelos de mudança de distribuição e diminuem o poder de sua previsibilidade [31].

Conclusões e perspectivas

A tentativa de se prever as respostas biológicas às mudanças climáticas globais é uma tarefa difícil, uma vez que os modelos existentes não contemplam muitos dos processos biológicos que ocorrem nas comunidades reais, além de basearem-se, muitas vezes, somente nas espécies. A dependência de longas séries temporais [3] e o fato de que alguns eventos associados às mudanças climáticas são efêmeros [22-25] também dificultam a detecção dos efeitos e tornam a tarefa de previsão de respostas de comunidades ainda mais difícil [2,10,12]. Por fim, a grande utilização de inferências e correlações é outro problema relacionado a estes estudos [10].

Estes vieses levam a uma contínua discussão entre os pontos de vistas de economistas e biólogos [10]. Os primeiros acreditam que as mudanças climáticas serão importantes se forem as principais causas das mudanças bióticas atuais. Porém a maioria das mudanças bióticas de curto prazo não é causada pelas mudanças climáticas, mas pelo uso da terra e pela flutuação natural na abundância e distribuição das espécies. Esse fato tem sido utilizado por não-biólogos para argumentar que as mudanças climáticas têm pouca importância para sistemas naturais. Por outro lado, biólogos buscam minimizar os efeitos destes fatores, estudando sistemas relativamente intactos e testando associações significantes com as mudanças climáticas. Assim, economistas focam na ausência de uma evidência direta, enquanto que biólogos aplicam um filtro de “controle de qualidade” e aceitam evidências indiretas [10]. Entretanto, apesar de toda controvérsia se as mudanças climáticas estão ocorrendo ou não, acreditamos que seus efeitos sobre as espécies, as

interações biológicas entre elas e, conseqüentemente, sobre as comunidades são inquestionáveis, gerando alterações em importantes características das comunidades como composição de espécies e estrutura da comunidade [2,3,10].

Uma discussão presente na literatura de modelagem de respostas é como melhorar as predições sobre as mudanças geográficas das espécies. Segundo Davis et al. [30], o principal problema é que os modelos não contemplam interações biológicas simples, mas que teriam grandes implicações para o resultado das predições. Para Guisan & Thuiller [32], os modelos de distribuição consideram somente o nicho realizado das espécies (o nicho ecológico determinado pelas interações com outras espécies), enquanto que o ideal seria utilizar o nicho fundamental das espécies nos modelos. Por fim, a melhor maneira de se prever a resposta das espécies frente às mudanças climáticas globais seria através da utilização de modelos mecanísticos, mas, geralmente, estes modelos necessitam de muitos dados para serem utilizados na previsão de respostas das comunidades às mudanças climáticas globais [32]. Assim, um dos desafios para se melhorar a predição das respostas de espécies e comunidades inteiras é a melhoria dos modelos através da incorporação de mais variáveis aos mesmos.

Uma das formas de se superar tais problemas são experimentos de microcosmos. Utilizando metodologias cuja logística é relativamente simples, estes experimentos tentam reproduzir muitos dos padrões esperados a partir do aumento da temperatura. O estudo de Petchey et al. [33], realizado em uma escala de microcosmo, obteve resultados semelhantes às respostas de comunidades já observadas até o momento: perda de níveis tróficos intermediários e superiores, alterações na estrutura e composição das comunidades (maior abundância de espécies termófilas) e alteração de processos de ciclagem de nutrientes.

As observações e experimentos relatados neste ensaio são exemplos inquestionáveis de como as características climáticas de uma região e suas mudanças globais são fatores relevantes para as espécies, para as interações entre estas e, conseqüentemente, para comunidades inteiras. Quanto às previsões de respostas das comunidades a estas mudanças, em linhas gerais podemos

dizer que são esperadas grandes alterações na estrutura e composição das mesmas [8], mas os detalhes destas mudanças ainda são uma questão controversa para a maioria de sistemas biológicos. A necessidade e urgência de melhores previsões de respostas das comunidades não é uma preocupação única de biólogos da conservação, visto que toda a Humanidade poderá sofrer com as conseqüências biológicas destas respostas. Infelizmente, como a criação e aplicação de estratégias mitigadoras do aquecimento global dependem da vontade política dos governos, é muito provável que a implementação destas estratégias não ocorra tão rapidamente quando as mudanças bióticas esperadas para o próximo século.

Referências Bibliográficas

- 1 Begon, M. *et al.* (2006) *Ecology: from individuals to ecosystems*, Blackwell Publishing
- 2 Root, T.L. *et al.* (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57-60
- 3 Parmesan, C. (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 637-669
- 4 Overpeck, J.T. *et al.* (1992) Mapping eastern North American vegetation change of the past 18 ka: No-analogs and the future. *Geology* 20, 1071-1074
- 5 Bernstein, L. *et al.* Allali, A. *et al.*, eds (2007) *Climate change 2007: Synthesis report. An Assessment of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press
- 6 Thomas, C.D. *et al.* (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427, 145-148
- 7 Walther, G.R. *et al.* (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389-395
- 8 Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* 15, 56-61
- 9 Inouye, D.W. (2000) The ecological and evolutionary significance of frost in the context of climate change. *Ecology Letters* 3, 457-463
- 10 Parmesan, C. and Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37-42
- 11 Edwards, M. and Richardson, A.J. (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430, 881-884
- 12 Menzel, A. *et al.* (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12, 1969-1976

- 13 Both,C. *et al.* (2008) Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *Journal of Animal Ecology* doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01458.x
- 14 Durant,J.M. *et al.* (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* 33, 271-283
- 15 Winder,M. and Schindler,D.E. (2004) Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology* 85, 2100-2106
- 16 Visser,M.E. *et al.* (1998) Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 265, 1867-1870
- 17 Visser,M.E. and Both,C. (2005) Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 272, 2561-2569
- 18 Sinclair,A.R.E. *et al.* (2000) What Determines Phenology and Synchrony of Ungulate Breeding in Serengeti? *Ecology* 81, 2100-2111
- 19 Munday,P.L. *et al.* (2008) Climate change and the future for coral reef fishes. *Fish and Fisheries* 9, 261-285
- 20 Harte,J. and Shaw,R. (1995) Shifting Dominance Within a Montane Vegetation Community: Results of a Climate-Warming Experiment. *Science* 267, 876-880
- 21 Klanderud,K. and Totland,O. (2005) Simulated Climate Change Altered Dominance Hierarchies and Diversity of an Alpine Biodiversity Hotspot . *Ecology* 86, 2047-2054
- 22 Thibault,K.M. and Brown,J.H. (2008) Impact of an extreme climatic event on community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 3410-3415
- 23 Spiller,D.A. *et al.* (1998) Impact of a Catastrophic Hurricane on Island Populations. *Science* 281, 695-697
- 24 Schoener,T.W. *et al.* (2001) Predators increase the risk of catastrophic extinction of prey populations. *Nature* 412, 183-186
- 25 Schoener,T.W. and Spiller,D.A. (2006) Nonsynchronous recovery of community characteristics in island spiders after a catastrophic hurricane. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 2220-2225
- 26 Petit,R.J. *et al.* (2008) Forests of the Past: A Window to Future Changes. *Science* 320, 1450-1452
- 27 Holbrock,S.J. *et al.* (1997) Changes in an Assemblage of Temperate Reef Fishes Associated with a Climate Shift. *Ecological Applications* 7, 1299-1310
- 28 Sagarin,R.D. *et al.* (1999) Climate-Related Change in an Intertidal Community over Short and Long Time Scales . *Ecological Monographs* 69, 465-490
- 29 Groom,M.J. *et al.* (2006) *Principles of Biology Conservation*, Sinauer Associates, Inc. Publishers

- 30 Davis, A.J. *et al.* (1998) Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 391, 783-786
- 31 Running, S.W. (2008) Ecosystem Disturbance, Carbon, and Climate. *Science* 321, 652-653
- 32 Guisan, A. and Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8, 993-1009
- 33 Petchey, O.L. *et al.* (1999) Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature* 402, 69-72