



JC. Linares<sup>1</sup>, PA. Tíscar<sup>2</sup>, JJ. Camarero<sup>3,4</sup>, G. Sangüesa-Barreda<sup>5</sup>, M. Domínguez-Clavijo<sup>1</sup>, JA. Carreira<sup>6</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales, Universidad Pablo Olavide, Ctra. Utrera km. 1, 41002 Sevilla, España

<sup>2</sup> Centro de Capacitación y Experimentación Forestal. 23470 Cazorra, España

<sup>3</sup> ARAID, Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC), Avda. Montañana 1005, Apdo. 202, 50192 Zaragoza, España

<sup>4</sup> Dept. d'Ecologia, Fac. Biología, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 645, 08028 Barcelona, España

<sup>5</sup> Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC), Avda. Montañana 1005, Apdo. 202, 50192 Zaragoza, España

<sup>6</sup> Área de Ecología, Universidad de Jaén. Campus Las Lagunillas, 23071 Jaén, España

\*Correo electrónico: jclincal@upo.es

19

## Efectos del cambio climático sobre el crecimiento de *Abies pinsapo* y *Pinus nigra salzmannii* en el sur de la península ibérica: Tendencias pasadas, presentes y futuras.

### Resultados clave

- Durante la segunda mitad del siglo XX se observa un descenso del crecimiento en *Abies pinsapo* y *Pinus nigra salzmannii* del sur de la península ibérica.
- Dicho declive aparece sincronizado espacialmente y está relacionado con un incremento regional de la temperatura y con eventos extremos de sequía; la caída del crecimiento es mayor en las poblaciones situadas a menor altitud.
- En el caso de *Abies pinsapo*, la vulnerabilidad frente al cambio climático aparece condicionada por una elevada densidad.
- Los cambios de uso del territorio pueden explicar los procesos actuales de decaimiento de muchos bosques incluso en mayor medida de lo que podrían hacerlo las tendencias climáticas.

### Contexto

El calentamiento global y los cambios de uso del suelo son dos de los elementos más visibles del cambio global, ambos con potencial suficiente para modificar significativamente la distribución y el crecimiento de los bosques (Boisvenue & Running 2006). El uso que el ser humano hace del bosque puede condicionar su estructura (densidad, diversidad de especies y de tamaños de los individuos, y su distribución espacial vertical y horizontal), lo que a su vez podría afectar a las respuestas de los árboles al estrés climático (Linares et al. 2010; Gómez-Aparicio et al. 2011). De hecho, la estructura de las poblaciones forestales condiciona fuertemente el balance energético e hídrico de los árboles (Gracia et al. 2001). Por otra parte, el calentamiento climático está

afectando severamente al crecimiento de muchas especies forestales, especialmente aquellas más sensibles al estrés hídrico (Allen et al. 2010). Estos dos componentes (clima y manejo) son propensos a funcionar como factores de estrés simultáneo, por lo que es difícil separar sus impactos. Por ejemplo, el incremento de la temperatura media a escala global ha sido especialmente acentuado durante el último tercio del siglo XX, lo cual coincide con un aumento significativo de la superficie y la densidad de muchos bosques mediterráneos, no directamente relacionado con el cambio climático, sino por efecto de cambios de uso del territorio (Barbero et al. 1990; De Soto et al. 2009; Linares & Carreira 2009). En concreto los bosques de montaña del sur de la península ibérica podrían ser algunos de los ecosistemas más vulnerables a la pérdida de especies debido, por un lado, al aumento de la aridez climática (Martínez-Vilalta et al. 2008; Matías et al. 2011; Hereş et al. 2012; Herrero et al. 2013), y por otro lado, por el hecho de haber sido sometidos a drásticos cambios de uso en las últimas décadas (Sánchez-Salguero et al. 2012a, b; Linares et al. 2009; Gómez-Aparicio et al. 2011, González-Muñoz et al. 2014).

Los modelos climáticos a escala regional predicen para la cuenca mediterránea un incremento de temperatura y un aumento de los eventos extremos de sequía (IPCC 2000, 2007). En particular, la cuenca mediterránea podría verse sometida a incrementos de temperatura especialmente altos, comparada con las regiones circundantes, aumentando así el estrés hídrico en los bosques de las zonas montañosas mediterráneas (IPCC 2007). Sin embargo, estas proyecciones climáticas no han sido contrastadas con las relaciones crecimiento-clima que han mostrado los árboles en las últimas décadas. Esta comprobación, podría mejorar nuestro conocimiento sobre las tendencias esperables en el crecimiento de los individuos bajo diferentes escenarios climáticos futuros, lo cual se relaciona con las tendencias en la productividad

y la composición de especies (Galiano et al. 2010; Matías et al. 2011; Martínez-Vilalta et al. 2012, González-Muñoz et al 2014).

Las especies forestales relictas pueden servir como modelo de estudio para evaluar los efectos moduladores de la estructura forestal sobre las respuestas a estrés climático (Hampe & Jump 2011). Sin embargo, la larga vida media de los árboles complica la obtención de datos fiables, necesarios para hacer inferencias sobre sus cambios de distribución en el futuro, siendo preciso abordar escalas espacio-temporales amplias (Boisvenue & Running 2006). Para desarrollar la idea de que los cambios climáticos y de uso del suelo interactúan afectando a los ecosistemas forestales, hemos aplicado un marco conceptual que considera la vulnerabilidad de un ecosistema forestal como una función de su sensibilidad y su capacidad de adaptación (IPCC 2007). Asumimos que la sensibilidad de una especie al cambio climático viene

determinada principalmente por su ecofisiología, esto es, por su filogenia, mientras que la capacidad adaptativa puede estar modulada por la propia estructura del bosque, las interacciones con otras especies, etc. La correlación entre el crecimiento radial estandarizado de los árboles y las variables climáticas puede utilizarse como un indicador de la sensibilidad intrínseca de las especies (Dobbertin, 2005). Por otro lado, los valores medios de crecimiento (p. ej. incremento de área basal, y su tendencia) más que el pueden informar del efecto neto de la sensibilidad al clima más el efecto de factores que modulan la capacidad de adaptación (p.ej. frente a la competencia; Linares et al. 2010). En concreto, para considerar el efecto de la interacción de los cambios de uso del suelo, se propone que la estructura del bosque puede modular la capacidad de adaptación de los árboles al estrés climático, a través de factores denso-dependientes relacionados con la competencia por los recursos.

■ **Figura 1.**



▲ **Figura 1.** Síntomas de decaimiento en el límite altitudinal inferior de distribución del pinsapo (*Abies pinsapo*) en la Sierra de Grazalema.

Fuente: Juan Carlos Linares.

Una cuantificación de las respuestas del crecimiento radial al clima, usando series temporales de clima y de crecimiento (anchura de los anillos), y su proyección usando datos climáticos predichos para el futuro, podría mejorar nuestra comprensión de los mecanismos que modulan el crecimiento y la persistencia de los bosques de pinsapo y pino laricio en la montaña mediterránea bajo diferentes escenarios de cambio climático. Para evaluar este marco conceptual, nos centramos en el contexto regional de los síntomas de decaimiento recientes observados en dos especies forestales relictas de la montaña mediterránea: el pinsapo (*Abies pinsapo*; Figura 1) en el Parque Natural Sierra de las Nieves (Málaga) y el pino laricio (*Pinus nigra salzmannii*; Figura 2) en el Parque Natural Sierra de Cazorla, Segura y Las Villas (Jaén). En ambas especies se usaron datos dendrocronológicos y climáticos a lo largo de un gradiente altitudinal (Tabla 1) para cuantificar los patrones de crecimiento secundario en el pasado y, usando modelos de crecimiento-clima, predecir las tendencias de crecimiento más probables en el futuro. En el caso del pinsapo, se cuantifican además los cambios históricos en la cobertura forestal dentro de su área de distribución y se caracteriza la estructura actual y la mortalidad de estos bosques. Nuestros objetivos específicos son: (i) cuantificar

■ **Figura 2.**



▲ **Figura 2.** Pinares autóctonos de *Pinus nigra salzmannii* en Puerto Llano, Cazorla.

Fuente: Juan Carlos Linares.

la evolución histórica y la estructura actual de los bosques de pinsapo, (ii) modelizar la relación clima-crecimiento del pinsapo y el pino laricio, dos especie forestales sensibles a la sequía, y (iii) usar dichos modelos para predecir las tendencias futuras en el crecimiento, usando como variables independientes los modelos de cambio climático y los escenarios de emisiones disponibles a escala regional.

## ■ Resultados y discusión

### *Relaciones entre crecimiento de los individuos y mortalidad con las tendencias climáticas y los cambios de uso.*

Los datos climáticos regionales muestran tendencias significativas de incremento de la temperatura media y una mayor frecuencia de eventos extremos de sequía (Figura 3, ver también Linares et al. 2009). Condiciones cálidas y secas predominaron en estos bosques durante las décadas de 1980 y 1990, mientras que temperaturas bajas fueron más frecuentes en la década de 1970 (Figura 3). Se registraron eventos extremos de sequía

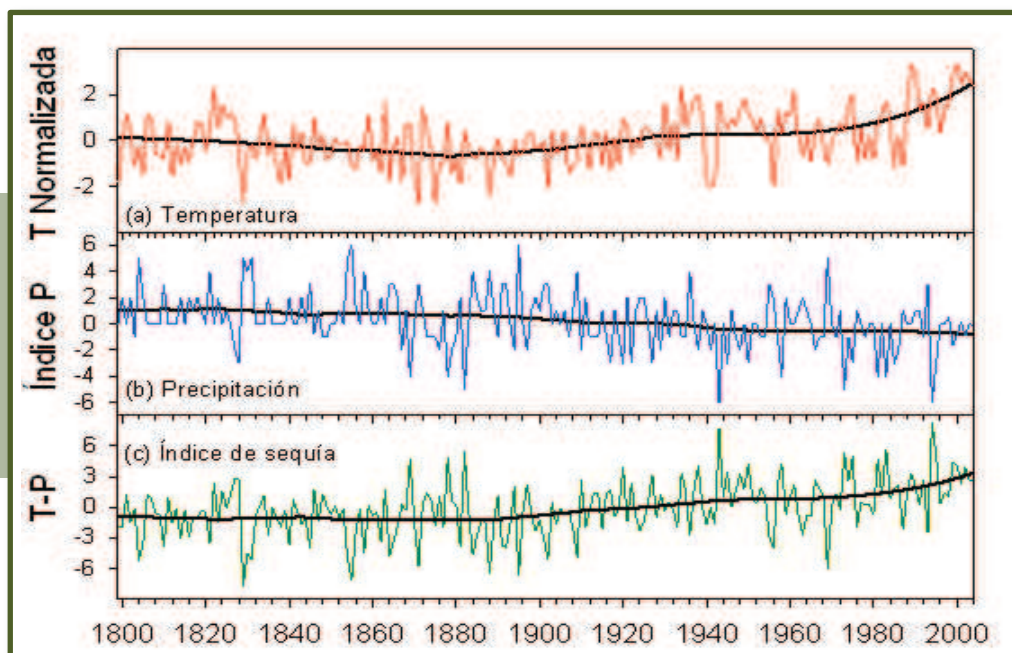
**Tabla 1.** Características geográficas, climáticas y estructurales de los ocho sitios de estudio.

Localización	Especie	Población	Longitud (Oeste)	Latitud (Norte)	Altitud (m s.n.m.)	Temperatura media anual (°C)	Precipitación total anual (mm)	Número árboles	Edad media (años)	BAI (cm <sup>2</sup> ) promedio	Desviación típica (cm <sup>2</sup> )
Sierra de las Nieves	<i>Abies pinsapo</i>	Yunquera (YQ)	4°57'	36°43'	1200	12.5	1050	24	43.9	12.6	10
		Ánimas (AN)	5°01'	36°41'	1600	9.1	1600	58	170.2	13.62	10.2
		Cuerno (CU)	5°01'	36°41'	1680	8.4	1600	37	178.1	8,7	7.5
		Torrecilla (TO)	4°59'	36°40'	1840	7.0	1900	23	53.1	21.6	18.2
Sierra de Cazorla	<i>Pinus nigra</i>	Palancares (PA)	2° 52'	38°06'	1020	12.64	939	15	101.4	17.3	9.3
		Navaciazoz (NZ)	2° 52'	37°54'	1440	10.45	1219	21	107.2	17.3	9.2
		Yelmo (YE)	2° 39'	38°15'	1600	9.76	975	20	130.7	17.2	12.1
		Puerto llano (PL)	2° 58'	37°49'	1820	8.95	1393	19	147.7	12.4	7.3

en el período 1994-1995, pero también se observaron eventos de sequía similares en periodos anteriores (por ejemplo, 1945-1946, 1954-1955, 1973-1975, 1981-1982), sin que exista constancia dendrocronológica de que estas sequías se relacionen con caídas del crecimiento de la magnitud de las observadas en la actualidad (Linares et al. 2009). La varianza no explicada por el clima (los residuos no climáticos de los modelos de crecimiento radial) aumentó desde la década de 1980 en los árboles situados a menor altitud y desde la década de 1990 en los árboles situados a altitud media. Estos residuos mostraron fuertes desviaciones negativas con relación al

valor predicho en base al clima en 1995 y 1998, o sea, se observaron valores de crecimiento mucho más bajos de lo esperado en función del clima. Esto sugiere que el clima, por sí sólo, no parece ser el único responsable de los patrones de descenso del crecimiento y aumento de la mortalidad observados desde mediados de la década de 1990. No obstante, hay que señalar que siete de los diez valores más extremos de sequía registrados en el siglo XX se han producido en los últimos 30 años, lo que podría inducir respuestas no lineales en el crecimiento; dicho de otro modo, que un evento de sequía de igual intensidad no produce el mismo efecto cuando ha estado

**Figura 3.**



**Figura 3.** Tendencias regionales de clima para el sur de la península ibérica en los siglos XIX y XX; (a) Temperatura media regional normalizada (T normalizada) expresada como la temperatura media anual menos la temperatura media para el período de 1799 a 2004, dividido por la desviación estándar de la temperatura para el período 1799-2004 (Luterbacher et al. 2004). (b) índice de precipitación anual (Índice P; Rodrigo et al. 1999). (c) índice de Sequía (T-P), estimado restando la temperatura media regional normalizada (a) menos el índice de precipitación (b). La línea gruesa representa las tendencias a largo plazo estimada por una técnica de suavizado mediante regresión polinómica (LOESS).

Fuente: Linares & Tiscar (2011).

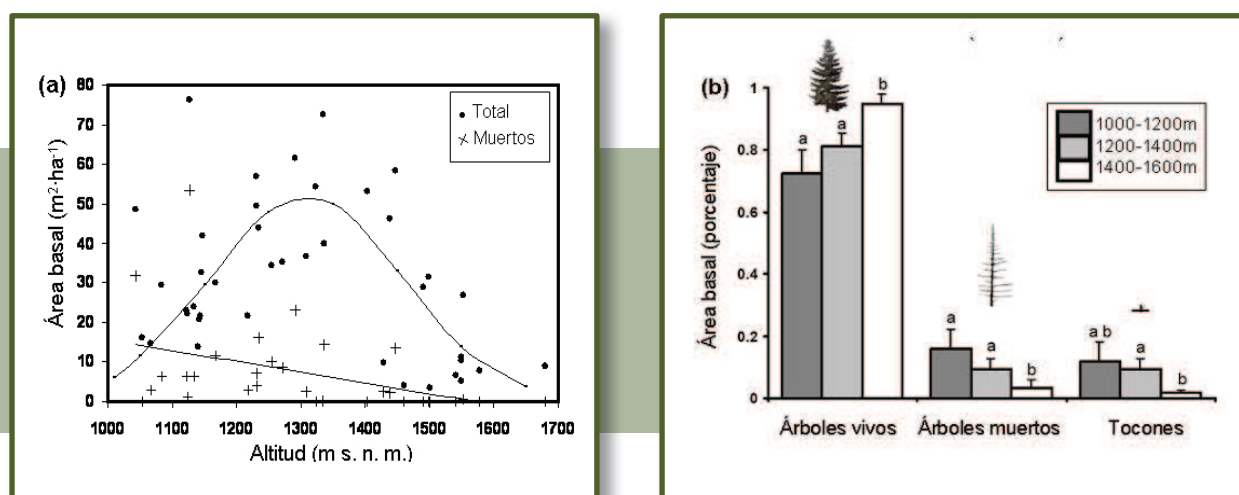


precedido por eventos recurrentes de sequía en los años previos (Pasho et al. 2012; Vicente-Serrano et al. 2013).

Además del indudable efecto estresante del clima, muchas de las poblaciones estudiadas se caracterizan por presentar estructuras de clases de edad y tamaño regulares. En el caso del pinsapo, las poblaciones estudiadas en la Sierra de las Nieves, a lo largo de todo el gradiente altitudinal de la especie, están formadas mayoritariamente por individuos de pequeño diámetro; los individuos con diámetros menores de 20 cm (medidos a 1.3 m de la base del tronco) son cerca de 80%, mientras los individuos con diámetros mayores de 40 cm son menos del 5 %. La mayor frecuencia de árboles con

diámetros menores a 10 cm se encuentra cerca del límite superior del bosque, lo que unido a los datos dendrocronológicos demuestra que se han establecido más recientemente (Linares et al. 2009). La distribución altitudinal del área basal total de las parcelas tiene forma de campana de Gauss (Figura 4), con un valor máximo de aproximadamente 50 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> en torno a los 1300 m de altitud. Sin embargo, el área basal de árboles muertos fue significativamente mayor a menor altitud, descendiendo linealmente al ascender en el gradiente altitudinal. El área basal de individuos muertos fue en torno al 27% del área basal total en poblaciones situadas por debajo de 1300 m, mientras que ésta estuvo en torno al 7% por encima de 1300 m (Figura 4).

■ **Figura 4.**



▲ **Figura 4.** Área basal total y área basal muerta cuantificada en un inventario forestal extensivo (31 transectos de 150m<sup>2</sup>) realizado en 2003 a lo largo del gradiente altitudinal del pinsapo (*Abies pinsapo*) en la Sierra de Yunquera, Málaga (a). Valores medios de área basal viva, muerta y tocones. En la figura (b) los datos aparecen expresados en porcentaje, agrupando datos del rango altitudinal inferior (1000-1200m), medio (1200-1400m) y superior (1400-1600m). La clase denominada tocones corresponde a árboles muertos recientemente que fueron cortados por la administración. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas (ANOVA) entre los porcentajes de cada banda altitudinal.

Fuente: Linares et al. (2009)

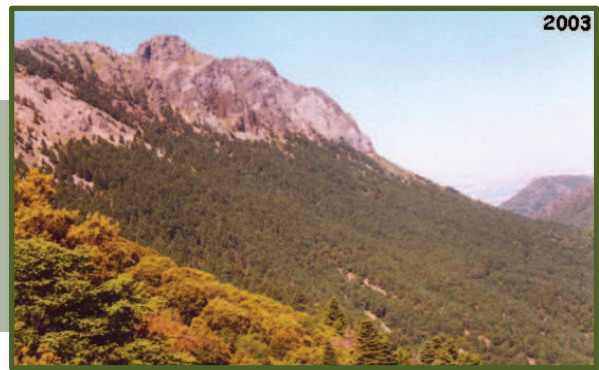
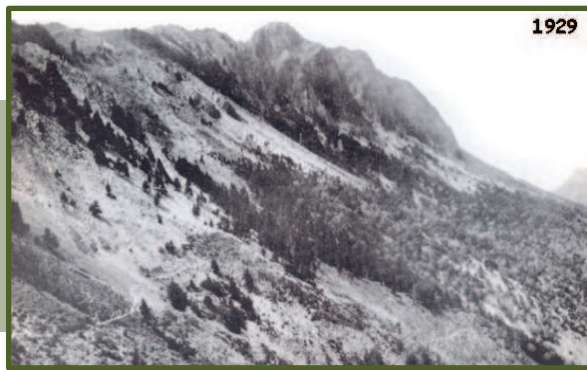
### Cambios históricos en la cubierta forestal de los pinsapares.

Diversas fotografías históricas (Figuras 5 y 6) muestran que el paisaje forestal de muchas montañas mediterráneas ha sufrido drásticas transformaciones en el último siglo. El análisis de fotografías aéreas realizadas en los años 1956, 1991 y 2001 muestra un claro aumento de la cobertura forestal en todo el rango de distribución del pinsapo (Figura 7). El proceso de regeneración de estos bosques comenzó a partir de manchas dispersas preexistentes, con dosel abierto, que fueron experimentando una densificación local. El incremento máximo de cobertura (desde un 25 % en 1956 hasta un 40% en el año 2001) se observó en elevaciones entre los 1200 y los 1300 m (Figura 8). El incremento en el área cubierta por pinsapar fue positivo en todo el rango altitudinal durante el período de 1956-1991, especialmente entre 1000-1100 m y 1300-1400 m (Figura 7a; Figura 8). Por el contrario, se produjo un descenso de la cobertura forestal en los sitios de menor altitud (1000-1100 m) entre 1991 y 2001, aunque el incremento de la cubierta forestal continuó siendo positivo en las elevaciones más altas (1400-1600 m; Figuras 7 y 8).

La historia de manejo de los pinsapares y de otros muchos bosques de la península Ibérica ha determinado en gran medida su estructura y dinámica actual (Linares et al. 2009; Gómez-Aparicio et al. 2011). Durante la segunda mitad del siglo XX se abandona toda explotación en el pinsapar. Partiendo de una situación muy degradada, la regeneración que siguió a la adopción de medidas de protección ha originado, en la actualidad, un bosque denso y homogéneo, de baja producción y con una fuerte competencia por la luz, el agua y los nutrientes del suelo. Entre 1990 y 2000 el crecimiento radial medio fue de unos 0.6 mm/año, lo que supone un reducido incremento neto de biomasa para una masa forestal joven. A partir del año 1994/95, muy seco, se han observado eventos recurrentes de mortalidad, asociados al ataque de hongos patógenos de raíz (principalmente *Heterobasidion abietinum*). Esta mortalidad del pinsapo probablemente responda a un proceso de estrés múltiple derivado de la conjunción de un estrés de predisposición al decaimiento asociado a la estructura de la masa, como hemos visto, consecuencia de los cambios de uso del territorio: incremento de la competencia debido a la densificación y escasa diversidad de clases de tamaño, en ausencia de un régimen de perturbaciones menores que



■ **Figura 5.**



▲ **Figura 5.** Fotografías de 1929 (fotografía tomada por A. Barbey) y 2007 (fotografía tomada por JC Linares) en la Sierra de Grazalema (Cádiz, S España).

Fuente: Linares et al. (2013).

■ **Figura 6.**



▲ **Figura 6.** Fotografías de 1964 (fotografía tomada por MA Calvente) y 2007 (fotografía tomada por JC Linares) en la Sierra de las Nieves (Málaga, S España).

Fuente: Linares et al. (2009).

establezca una dinámica de apertura de claros (aunque la mortalidad inducida por los hongos patógenos de raíz está generando esta dinámica). A esto hay que sumar un estrés de incitación asociado al incremento de la temperatura media y a la sucesión de eventos de sequía, que han consolidado la tendencia de declive. Sobre esta base habría actuado, como factor final de desenlace, la expansión e intensificación del ataque por hongos.

#### ***Diferencias altitudinales en las tendencias de crecimiento radial de *Abies pinsapo* y *Pinus nigra*. Patrones pasados, presentes y futuros.***

El incremento medio de área basal fue significativamente mayor en poblaciones de pinsapo situadas a mayor altitud (Linares et al. 2009). Sin embargo, dicha tasa de crecimiento era mayor en el rango medio de elevación durante la década de 1970, lo que coincidiría con un hipotético patrón altitudinal de crecimiento en forma de campana de Gauss, similar al observado para la cobertura y el área basal (Figura 4). Ese tipo de variación altitudinal en el crecimiento suele deberse a que las poblaciones situadas en los extremos del gradiente están más limitadas por la disponibilidad hídrica (límite

inferior) y las bajas temperaturas (límite superior). Sin embargo, poblaciones medias y bajas muestran un patrón de crecimiento convergente (y decreciente) desde 1980, mientras que el límite altitudinal superior del pinsapar muestra tendencias positivas de crecimiento (Linares et al. 2009). Un patrón similar se observa en el crecimiento de *Pinus nigra* en el Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas, donde las poblaciones de zonas más secas y cálidas muestran un descenso sostenido de las tasas de crecimiento desde el comienzo del siglo XX (Linares & Tiscar 2010, 2011). Entre 1800 y 1850, todas las poblaciones de *Pinus nigra* estudiadas mostraron una tendencia similar y positiva. Entre 1850 y 1900, la tendencia se mantuvo similar (positiva) con la excepción de las poblaciones situadas a mayor altitud, las cuales disminuyeron su crecimiento durante la segunda mitad del siglo XIX. Desde el comienzo del siglo XX se observa una tendencia negativa en el crecimiento de las poblaciones de *Pinus nigra* situadas en los sitios más secos (Andreu-Hayles et al. 2011; Linares & Tiscar 2010, 2011; Martín-Benito et al. 2010, 2011; Candel-Pérez et al. 2012; Herrero et al. 2013).



Figura 7a.

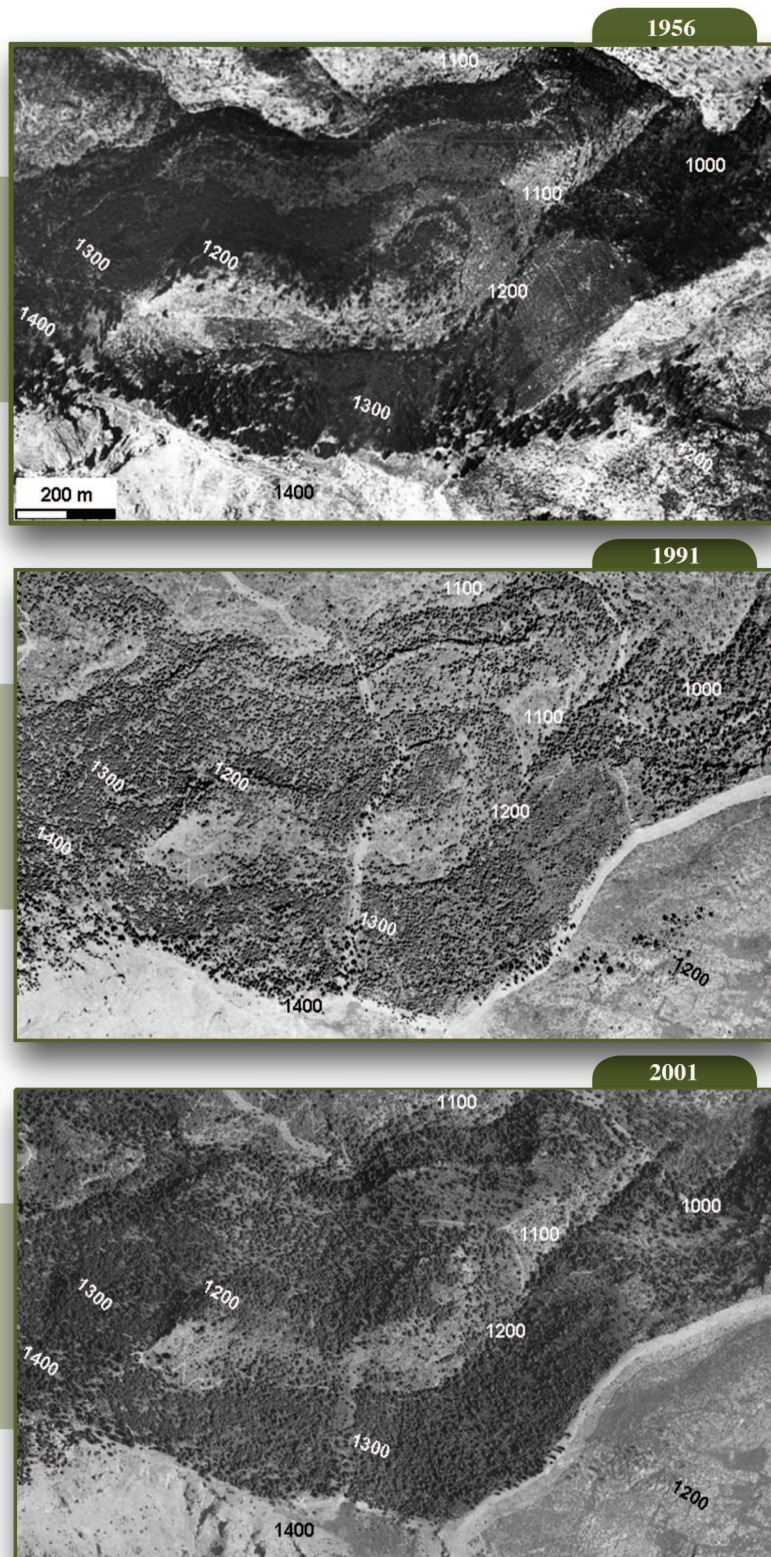


Figura 7. Secuencia de fotografías aéreas tomadas en 1956, 1991 y 2001 en zonas correspondientes al rango altitudinal inferior (1000-1200m; Figura 7a), medio (1200-1400m; Figura 7b) y superior (1400-1600m; Figura 7c) del pinsapo (*Abies pinsapo*) en la Sierra de Yunquera, Málaga, S España. En cada fotografía se indican las cotas de altitud y la fecha de la imagen.

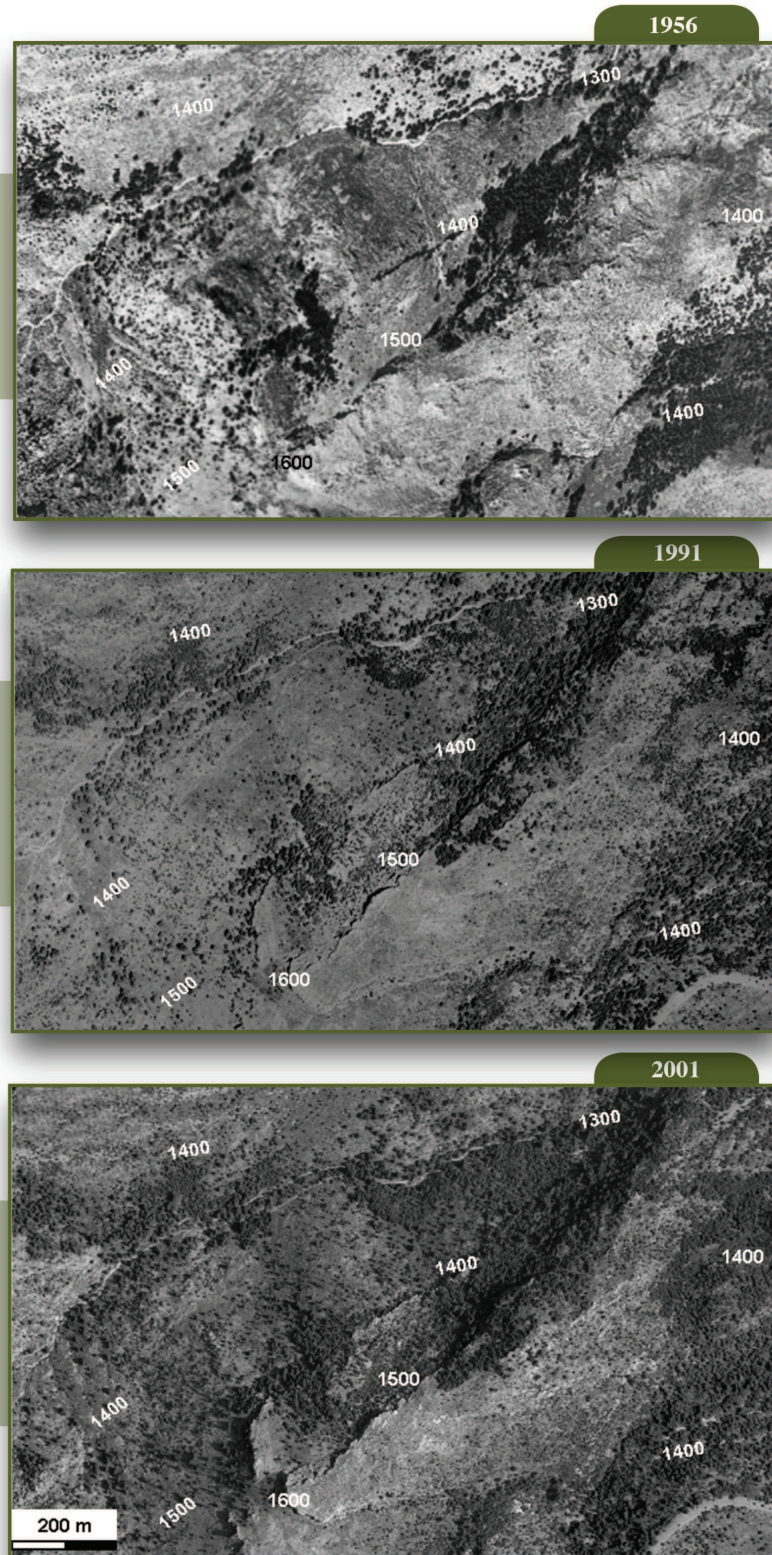
Fuente: Linares et al. (2009).

Un patrón de crecimiento secundario descendente, así como frecuentes reducciones en el crecimiento en condiciones de sequía, están entre los más obvios síntomas de vulnerabilidad frente al cambio climático en poblaciones forestales (Dobbertin 2005; Linares et al. 2010; Camarero et al. 2011; Martínez-Vilalta et al. 2012). Aunque en los pinares de pino laricio no hemos encontrado un claro vínculo entre la estructura del bosque y los patrones de crecimiento, en los pinsapares

el abrupto descenso en el crecimiento guarda relación con procesos de competencia y ello modula la respuesta de los individuos a diferentes grados de disponibilidad hídrica (Linares et al. 2009). Los individuos dominantes pueden sufrir fuertes reducciones del crecimiento en años secos sin descender por debajo de un umbral mínimo que permite la supervivencia. Sin embargo, aquellos individuos cuyo crecimiento medio es, por efecto de la competencia, muy reducido están casi permanentemente



Figura 7b.

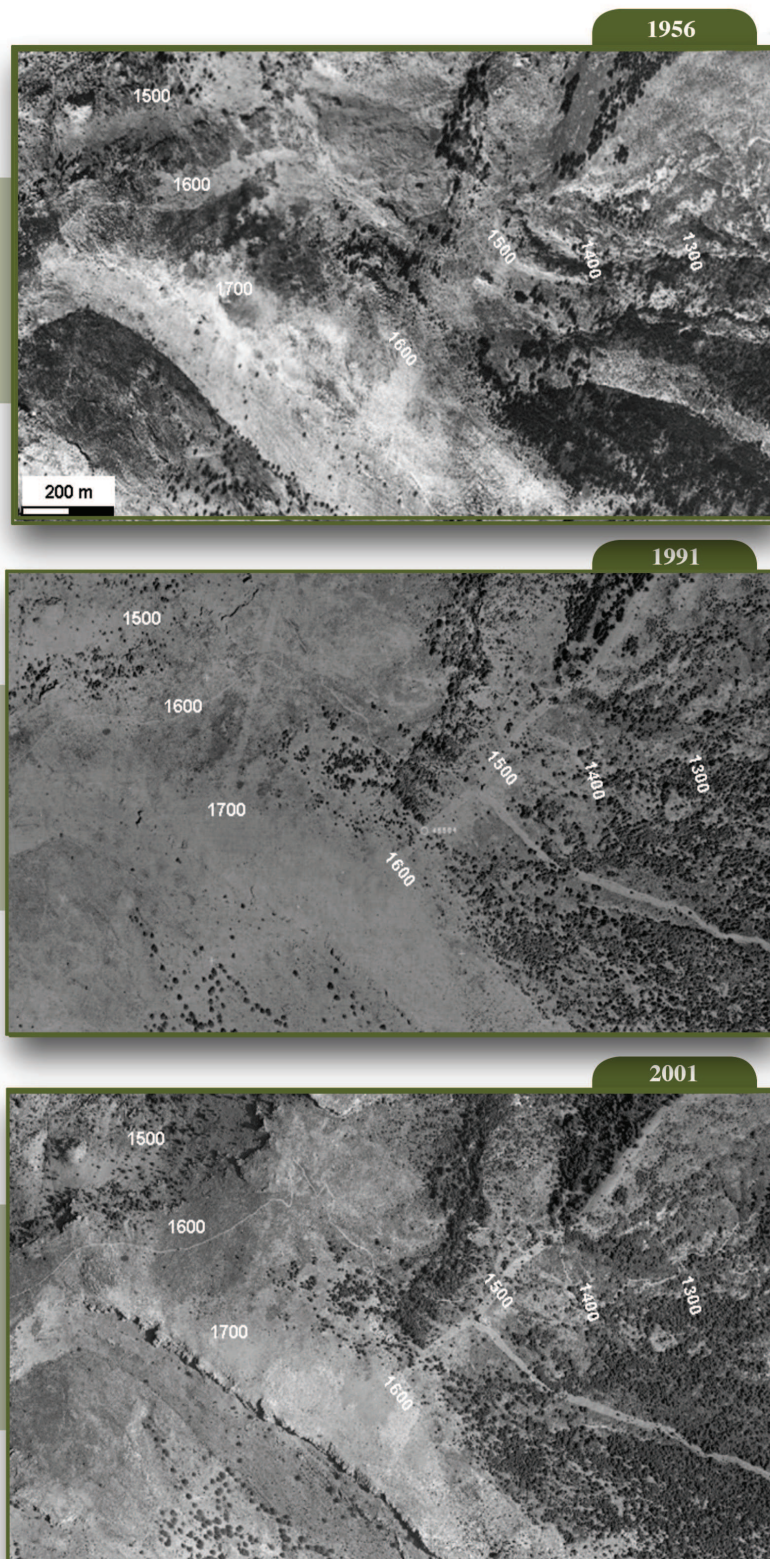


cerca de este umbral, y perturbaciones altamente probables, como un evento de sequía, puede inducir su muerte (Figura 1; Linares et al. 2010). Las tendencias climáticas actuales de incremento de la temperatura y aumento de la frecuencia e intensidad de los episodios de sequía, unidas a las características estructurales de estas poblaciones, permiten prever menores tasas de crecimiento y una elevada prevalencia de la mortalidad en el futuro (Linares et al. 2010; Galiano et al. 2011). Los modelos de crecimiento-clima empleados para predecir el crecimiento (Figura 9) y la probabilidad de

persistencia (Figura 10) de estas poblaciones en el futuro confirman estas previsiones. En el caso del pinsapo, todas las poblaciones estudiadas, excepto la situada en el límite superior de distribución (Pico Torrecilla, 1850 m), presentan tendencias de crecimiento negativas en la mayoría de los escenarios climáticos considerados (Figura 9), con probabilidades de persistencia para el año 2070 en algunos casos inferiores al 20 % (Figura 10). En el caso de *Pinus nigra*, los individuos situados en zonas más secas mostraron tendencias de crecimiento futuro negativas (Figura 9).



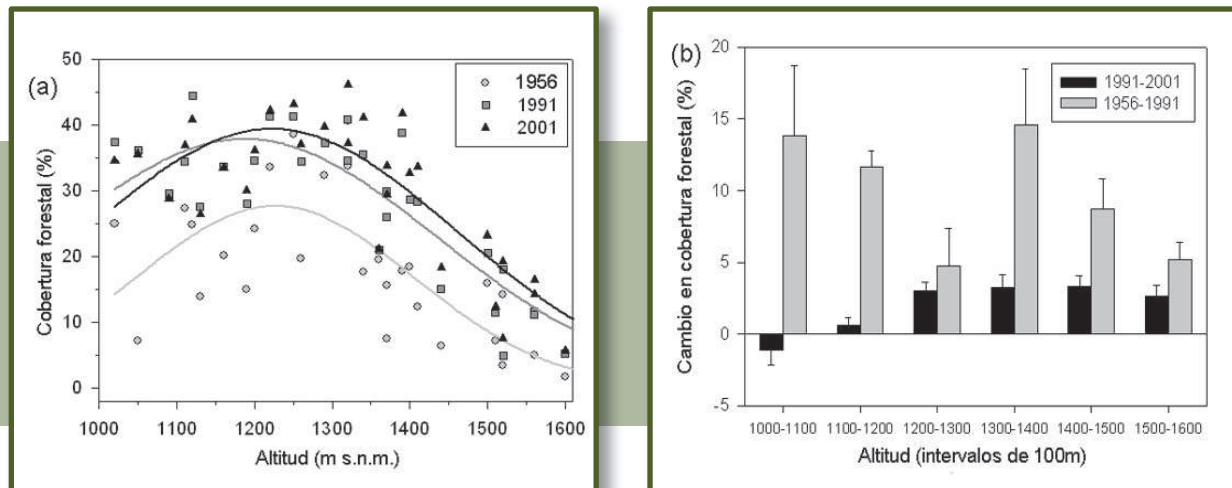
Figura 7c.



Resulta sorprendente que en las localidades más secas de *Pinus nigra* (Tabla 1; Linares & Tiscar 1010, 2011), las previsiones más negativas corresponden a la población situada en el límite altitudinal superior de esa zona (El Yelmo, 1600 m), seguida de Palancares, a menor altitud. Para esta población de El Yelmo los modelos de crecimiento predicen una drástica reducción del crecimiento, con probabilidades de persistencia de menos del 40% (Figura 10). Sin embargo, para las poblaciones de pino laricio de zonas más húmedas (Sierra de Cazorla), las tendencias de crecimiento predichas son similares a las actuales o incluso superiores en el

caso de Navaciazó (Figura 9). La población de Puerto Llano, donde se encuentran individuos de pino laricio milenarios (Figura 2), mostró valores de crecimiento medio bajos, sin embargo, no presentan una mayor vulnerabilidad, comparadas con las situadas en zonas más secas, cuya tasa de crecimiento en la segunda mitad del siglo XX era significativamente superior (Figura 9); su probabilidad de persistencia estimada para el año 2070 es, como la de Navaciazó, del 100%; no ocurre igual con el pinsapo, donde incluso las poblaciones con tendencias más favorables presentan como máximo un 80% de probabilidad de persistencia.

■ **Figura 8.**



▲ **Figura 8.** Evolución temporal de la cobertura forestal entre los 1956, 1991 y 2001 estimada a través del análisis de fotografías aéreas dentro del rango de distribución del pinsapo (*Abies pinsapo*) en la Sierra de Yunquera, Málaga, S España (a). Nótese que en la cuantificación del cambio de cobertura forestal (b) el periodo de tiempo transcurrido entre 1956 y 1991 es mayor que el evaluado para 1991-2001.

Fuente: Linares et al. (2009).

Nuestros análisis de tendencias climáticas realizados a partir de datos locales confirman una tendencia de calentamiento durante el siglo XX en el sur de la península ibérica, así como una mayor probabilidad de períodos de sequía extrema hacia el final del siglo XX (Linares & Tiscar, 2010, 2011; Linares et al. 2010). Estas tendencias aparecen reforzadas en los modelos de cambio climático considerados en este trabajo para el periodo 2011-2070. Asimismo, se muestra como las relaciones entre clima y crecimiento de *Abies pinsapo* y *Pinus nigra* son heterogéneas a lo largo de su rango altitudinal de distribución (Andreu-Hayles et al. 2011; Linares & Tiscar, 2010, 2011; Linares et al. 2010; Herrero et al. 2013). El aumento de las temperaturas de invierno podría ampliar el período de crecimiento disponible, sin embargo, una disminución simultánea en la disponibilidad hídrica puede reducir el crecimiento total, debido a la disminución en la tasa de fijación de carbono que induce la sequía (Galiano et al. 2011). De forma general, se podría esperar un mayor crecimiento en aquellos sitios actualmente limitados por bajas temperaturas (es decir, las poblaciones situadas a mayor altitud) como resultado del aumento de temperatura. Sin embargo, nuestros resultados no confirman esta hipótesis, al menos para el caso de *Pinus nigra* (Tiscar & Linares, 2014), ya que en poblaciones de la Sierra de Segura y de la Serranía de Cuenca los individuos situados a mayor altitud muestran una tendencia de crecimiento descendente, como consecuencia de su correlación negativa con las temperaturas del otoño previo al año de crecimiento y de verano (Linares & Tiscar, 2010, 2011; Andreu-Hayles et al. 2011; Candel-Pérez et al. 2012). Nuestros resultados permiten concluir que los efectos del cambio climático sobre *Abies pinsapo* y *Pinus nigra* serán probablemente heterogéneos, existiendo poblaciones con alto riesgo de declive, poblaciones que aumentarían su crecimiento potencial en el futuro y poblaciones que podrían persistir de forma similar a la actualidad.

## ■ Recomendaciones para la adaptación

Establecer un nexo entre los procesos fisiológicos que determinan la dinámica de las poblaciones y los criterios de gestión forestal, combinando la información fisiológica de las especies con el uso de modelos de manejo forestal, puede suponer una herramienta eficaz de conservación de especies amenazadas, que viven actualmente cerca de su límite de tolerancia, y de adaptación de sus poblaciones al cambio climático. Especies como el pinsapo han centrado importantes esfuerzos de protección y conservación a partir de la segunda mitad del siglo XX. Esto, junto con el abandono de usos tradicionales, ha tenido como consecuencia una exitosa recuperación y expansión de las poblaciones, pero también su densificación. Estas poblaciones, a menudo degradadas, presentan estructuras regulares y poca heterogeneidad espacial. Aunque no es posible corregir las tendencias climáticas, y dada la importancia de la estructura como factor modulador de la capacidad adaptativa, se plantean actuaciones de diversificación estructural y la reducción de la densidad como estrategia de manejo pro-activo para la conservación e incremento de la resiliencia de estos bosques relictos, (Linares et al. 2013).

## ■ Material suplementario

### *Métodos dendrocronológicos y modelos de crecimiento y clima.*

En cada uno de los sitios indicados en la tabla 1 se realizó un muestreo dendrocronológico. Se extrajeron testigos de madera a 1,3 metros usando una barrena Pressler para cada uno de los árboles seleccionados. Los anillos de crecimiento fueron medidos con una precisión de 0,01 mm usando una lupa y un medidor LINTAB TSAP (Rinntech, Heidelberg, Alemania). Las dataciones fueron chequeadas usando el programa COFECHA



Figura 9a.

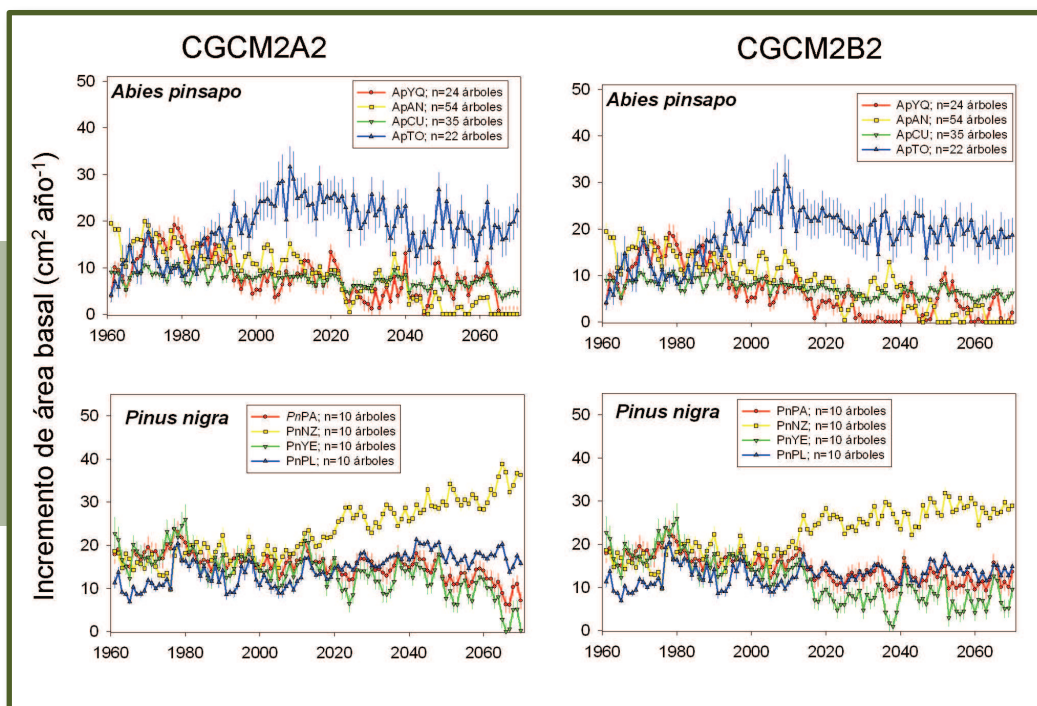


Figura 9b.

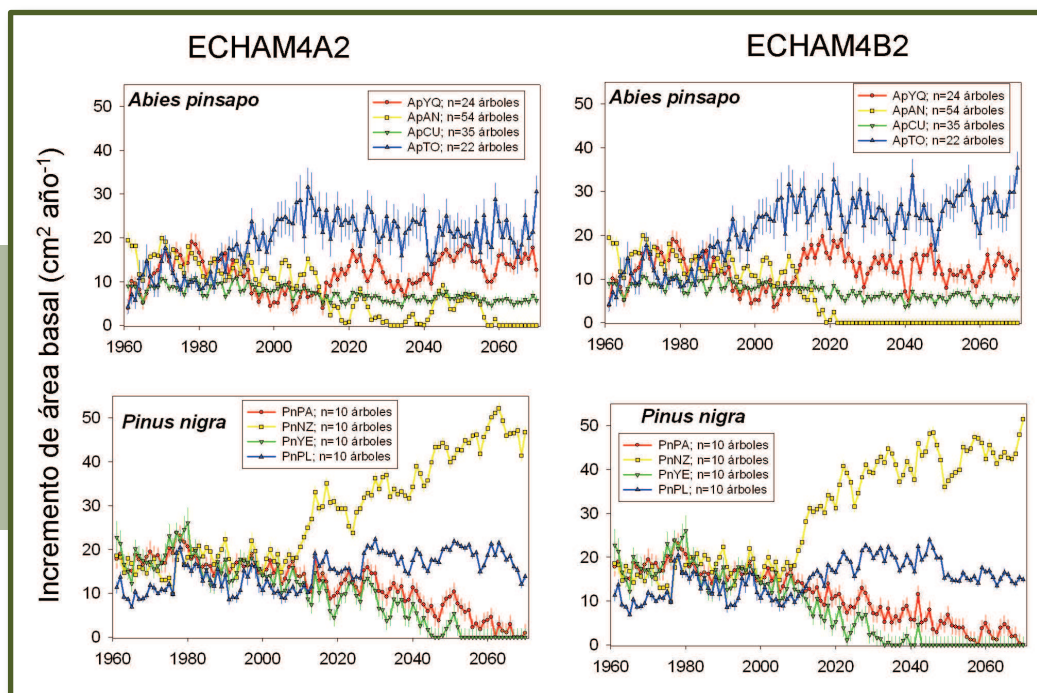


Figura 9. Valores de crecimiento secundario, expresados como incremento de área basal, predichos para el periodo 1960-2070 por el modelo climático CGCM2 (a) y el modelo climático ECHAM4 (b) para los escenarios A2 y B2, en cuatro poblaciones de *Abies pinsapo* (YQ, Yunquera; AN, Cañada de las Ánimas; CU, Cañada del Cuerno; TO, Torrecilla; ver tabla 1) y cuatro poblaciones de *Pinus nigra* (PA, Palancares; NZ, Navacierzo; YE, El Yelmo; PL, Puerto Llano; ver tabla 1).

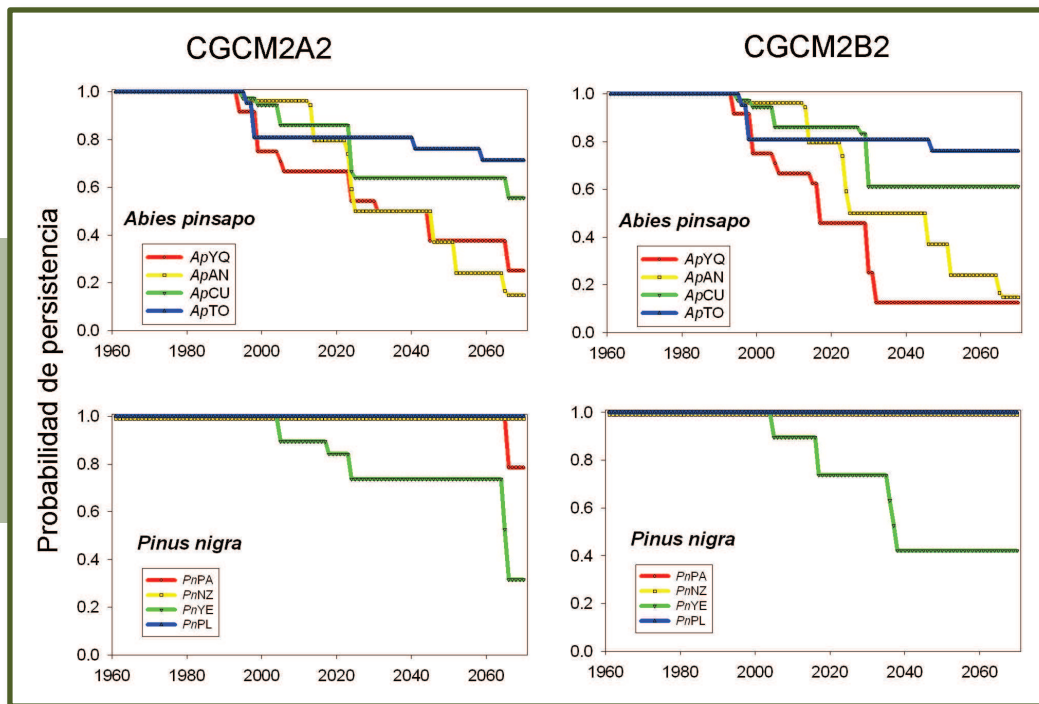
Fuente: Domínguez-Clavijo (2012).

(Holmes 1983). La edad de los árboles a 1,3 metros fue estimada mediante el conteo de los anillos en los testigos de madera. Las tendencias debidas al aumento de volumen de madera en el tronco que implica la formación de un anillo de igual anchura conforme se incrementa el radio fueron corregidas mediante la conversión de las medidas de anchura del anillo a incremento de área basal. Esta variable constituye un indicador más fiable de las tendencias de crecimiento que la anchura del anillo

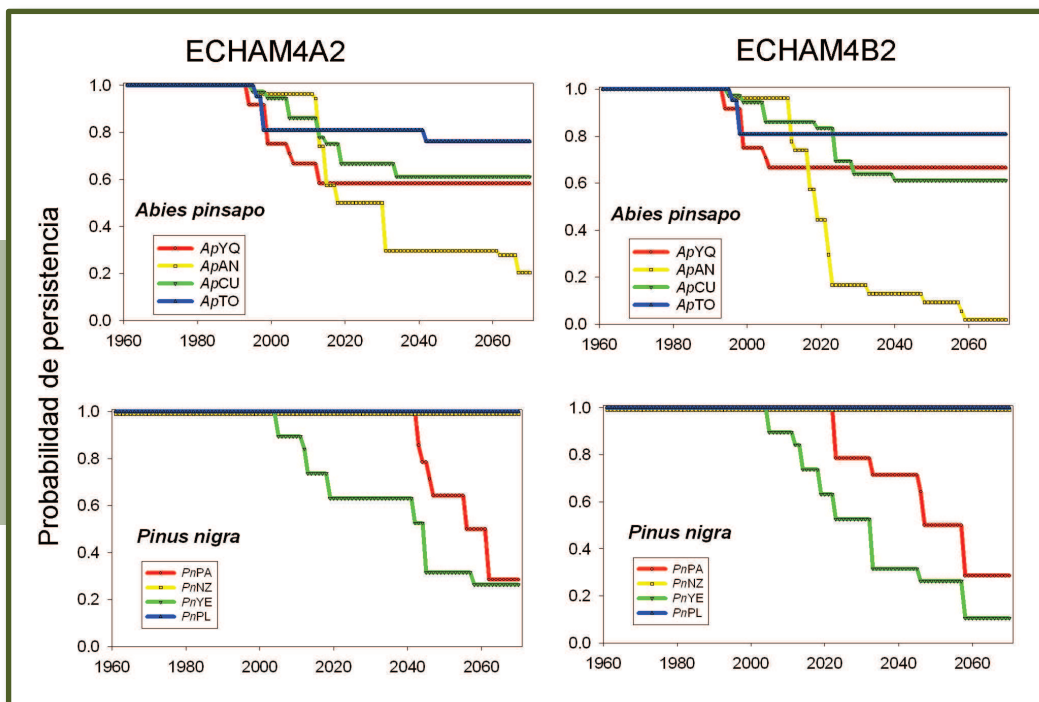
y guarda relación con la acumulación de biomasa del árbol (Biondi & Qaenda 2008). El incremento de área basal (IAB), fue calculado a través de las medidas de la anchura del anillo como la diferencia entre consecutivas secciones de área basal (AB) estimadas para los años  $t+1$  y  $t$  como:  $IAB_{t+1} = AB_{t+1} - AB_t = [\pi ((LC_t + AA_{t+1}))^2 - (LC_t)^2]$ , siendo  $LC$  la longitud del testigo de madera para los años  $t+1$  y  $t$  y  $AA$  la anchura del anillo.



■ **Figura 10a.**



■ **Figura 10b.**



▲ **Figura 10.** Probabilidad de persistencia predicha para el periodo 1960-2070 por el modelo climático CGCM2 (a) y el modelo climático ECHAM4 (b) para los escenarios A2 y B2, en cuatro poblaciones de *Abies pinsapo* (YQ, Yunqueira; AN, Cañada de las Ánimas; CU, Cañada del Cuerno; TO, Torrecilla) y cuatro poblaciones de *Pinus nigra* (PA, Palancares; NZ, Navacierzo; YE, El Yelmo; PL, Puerto Llano). La probabilidad de persistencia se calcula como la ratio de los árboles que muestran un crecimiento significativamente mayor que cero durante el periodo de simulación; se consideró como ausencia significativa de crecimiento cuando los valores predichos para el límite superior del intervalo 95% eran menores o iguales a cero. Un valor igual a 1 significaría que todos los individuos estudiados muestran valores positivos de crecimiento durante todo el periodo de simulación; un valor igual a cero significaría que todos los individuos estudiados dejan de crecer en algún momento del periodo de simulación.

Fuente: Domínguez-Clavijo (2012).

## Datos climáticos

Se usaron series climáticas regionales de precipitación y temperatura para el período 1799-2004, reconstruidas a partir de fuentes instrumentales y documentales originales (no se usaron datos dendrocronológicos en ninguna de estas reconstrucciones, lo que daría lugar a un modelo circular donde la variable dependiente e independiente procederían de la misma fuente de información). Los datos de precipitación regional para el período 1799-1997 se obtuvieron a partir de índices de precipitación regional reconstruida de Rodrigo et al. (1999). En esta base de datos, los registros de precipitación históricos se obtuvieron mediante el análisis de documentos originales. Los datos e información detallada de la metodología están disponibles en: <http://pendientedemigracion.ucm.es/info/reclido/es/basesdatos/andalusianrainfallindex.htm>. También usamos como referencia la serie de precipitaciones de Gibraltar, que abarca el período de 1791 hasta el presente, lo que coincide con nuestro rango de anillos de árboles modelado. Los datos de temperatura regional para el período 1799-2004 se tomaron de Luterbacher et al. (2004). Los datos e información detallada de la metodología están disponibles en: <ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/historical/europe-seasonal.txt>

También obtuvimos información climática básica (valores de temperatura media mensual y precipitación total mensual) de la base de datos climáticos de alta resolución CRU (Climatic Research Unit, <http://www.cru.uea.ac.uk/es>) y de la Agencia Estatal de Meteorología ([http://www.aemet.es/es/serviciosclimaticos/cambio\\_climat/datos\\_numericos](http://www.aemet.es/es/serviciosclimaticos/cambio_climat/datos_numericos)). De esta fuente de datos hemos obtenido una única base de datos regional que comprende el período 1901-2009 (obtenido de la base de datos CRU) y al que se ha añadido, mediante correlación con los datos de la Agencia Estatal de Meteorología, los valores observados en 2010. Los datos fueron luego promediados a escala estacional (invierno: diciembre, enero y febrero; primavera: marzo, abril y mayo; verano: junio, julio y agosto; otoño: septiembre, octubre y noviembre) y normalizados (restando a cada valor la media del período 1960-1990 y dividiendo por la desviación estándar de ese mismo período) para dar a todas las variables el mismo peso relativo en los modelos de regresión, independientemente de su valor medio bruto. Estimamos un índice de sequía simple como la diferencia de los valores normalizados de la temperatura media menos el índice de precipitación.

Para la obtención de datos climáticos predichos para el futuro hemos usado las proyecciones climáticas realizadas con los modelos globales CGCM2 (Coupled Global Climate Model) elaborado por el Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis y ECHAM4 (Atmospheric General Circulation Model) elaborado por el Max-Planck Institut für Meteorologie. Las proyecciones regionalizadas derivadas de estos modelos globales CGCM2 y ECHAM4 fueron realizadas por la Agencia Estatal de Meteorología (ver detalles en Brunet et al. 2009). Para cada proyección o modelo se han considerado los escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero A2 y B2 del IPCC (IPCC, 2000), resultando por tanto cuatro series climáticas futuras distintas: CGCM2A2, CGCM2B2, ECHAM4A2 y ECHAM4B2. Dada la incertidumbre asociada a las proyecciones de clima futuro, hemos limitado el horizonte temporal al período 2011-2070 con el fin de evitar predicciones

muy distantes en el tiempo, donde el efecto de factores inherentes a la biología de los individuos, tales como la edad, o la probabilidad de ocurrencia de eventos estocásticos, resulta poco predecible.

## Ajuste de modelos de crecimiento-clima

Los datos de crecimiento (incremento de área basal) de cada individuo y la serie climática regional (datos estacionales de temperatura y precipitación normalizados) para el período 1960-2010 fueron utilizados para construir un modelo de crecimiento-clima en *Abies pinsapo* y *Pinus nigra* (Figura 11). El rango temporal se limitó a un período posterior a 1960 para asegurar que todos los individuos muestreados han superado la fase juvenil de crecimiento. Se utilizaron modelos lineales mixtos para analizar el efecto de las variables climáticas sobre el crecimiento, incluyendo las variables climáticas como factores fijos y cada individuo como un factor aleatorio (sobre el que se realizan medidas repetidas del crecimiento a lo largo del tiempo); el efecto del diámetro del árbol fue testado también, incluyéndolo como factor aleatorio en lugar de la referencia del árbol. La selección de variables climáticas incluidas en el modelo y de la estructura del factor aleatorio (árbol) se realizó de forma manual mediante una regresión por pasos hacia atrás (incluyendo todas las variables y reduciendo progresivamente las menos significativas) hasta minimizar el valor de AIC (criterio de información de Akaike; Burnham & Anderson 2002).

La estructura de auto-correlación temporal de primer orden de los datos fue modelada a partir de los residuos no climáticos (diferencia entre los valores de IAB medidos en cada individuo para cada año y los valores de IAB predichos por el modelo para ese individuo ese mismo año). Para ello se correlacionaron los residuos no climáticos del individuo  $j$  en el año  $i$  ( $IAB_j(i)$ ) y los valores de crecimiento del año previo  $IAB_j(i-1)$ . De esta forma, parte de la varianza no explicada por las variables climáticas queda recogida por la estructura de auto-correlación temporal de los datos y ésta es también aplicada a los datos de crecimiento futuro, puesto que el crecimiento predicho por el modelo en el año previo es conocido, por ejemplo, el valor de crecimiento observado en 2010 supone el primer valor de crecimiento previo introducido en la predicción futura de 2011; el valor predicho (ya no observado) para 2011 es introducido como valor previo para generar la predicción del año 2012 y así sucesivamente (González-Muñoz et al 2014). El mismo procedimiento se llevó a cabo con la edad de los individuos, de modo que en caso de obtenerse un efecto significativo de la edad sobre el crecimiento, una vez que el efecto del clima ha sido eliminado (modelado), éste puede incluirse y proyectarse igualmente a los datos de crecimiento futuro, puesto que la edad de los individuos en cada año es fácilmente estimada sumando uno al valor de edad del árbol en el año previo, por ejemplo, el valor de edad (medido mediante dendrocronología) en la fecha de muestreo (2010) más uno es el valor de edad del individuo en la predicción de 2011; el valor de edad en 2011 más uno será introducido como edad en la predicción del año 2012, y así sucesivamente.

Figura 11.

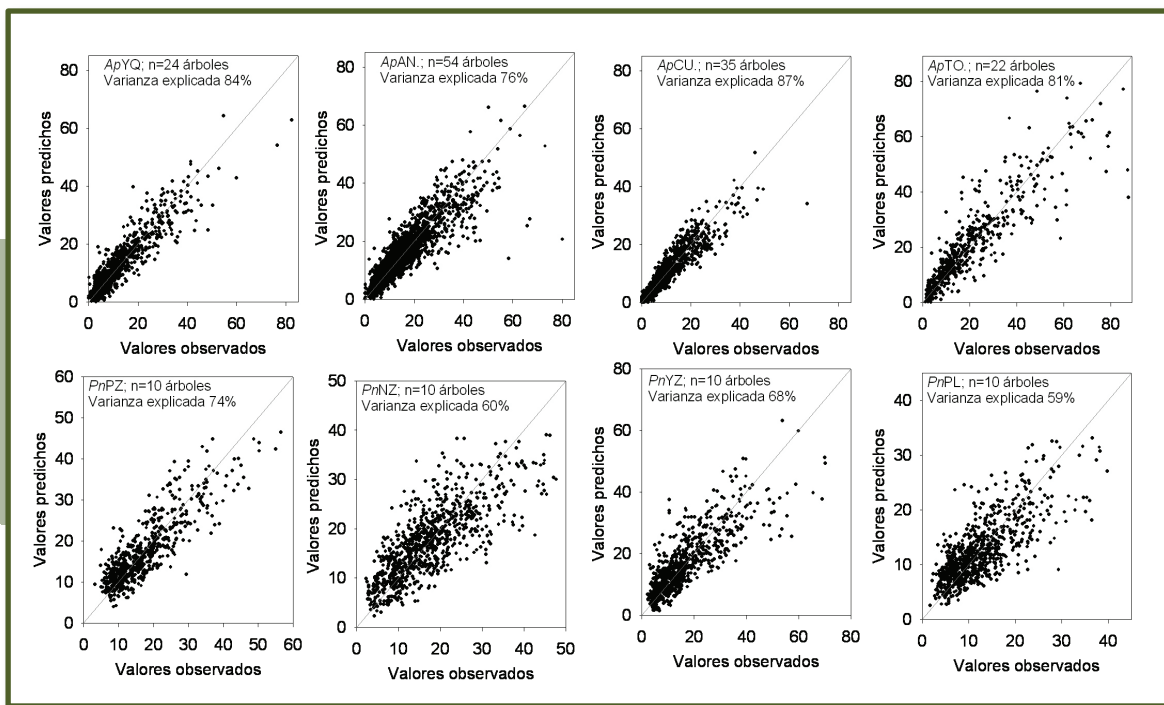


Figura 11. Correlación obtenida entre los valores de incremento de área basal observados y predichos por los modelos de crecimiento en cuatro poblaciones de *Abies pinsapo* (YQ, Yunquera; AN, Cañada de las Ánimas; CU, Cañada del Cuerno; TO, Torrecilla) y cuatro poblaciones de *Pinus nigra* (PZ, Palancares; NZ, Navacierzo; YZ, El Yelmo; PL, Puerto Llano). Para cada parcela se indica el número de árboles usados en el ajuste del modelo y el porcentaje de varianza explicado.

Fuente: Domínguez-Clavijo (2012).



## ■ Referencias bibliográficas

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim JH, Allard G, Running SW, Semerci A, Cobb N (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660-684
- Andreu-Hayles L, Planells O, Gutiérrez E, Muntan E, Helle G, Anchukaitis KJ, Schleser GH (2011) Long tree-ring chronologies reveal 20th century increases in water-use efficiency but no enhancement of tree growth at five Iberian pine forests. *Global Change Biology* (2011) Long tree-ring chronologies reveal 20th century increases in water-use efficiency but no enhancement of tree growth at five Iberian pine forests. *Global Change Biology* 17:2095–2112
- Barbero M, Bonin G, Loisel R, Quezel P (1990) Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the Mediterranean basin. *Vegetatio* 87:151–173
- Biondi F, Qaedan F (2008) A theory-driven approach to tree-ring standardization: Defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research* 64:81-96
- Boisvenue C, Running SW (2006) Impacts of climate change on natural forest productivity-evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12:1-12
- Brunet M, Casado MJ, De Castro M, Galán P, López JA, Martín JM, Pastor A, Petisco E, Ramos P, Ribalaygua J, Rodríguez E, Sanz I, Torres L (2009) *Generación de escenarios regionalizados de cambio climático para España*. AEMET. Madrid, España
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, Heidelberg, Germany
- Camarero JJ, Bigler CJ, Linares JC, Gil-Pelegrín E (2011) Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management*. 262:759-769
- Candel-Pérez D, Linares JC, Viñepla B, Lucas-Borja ME (2012) Assessing climate growth relationships under contrasting stands of co-occurring Iberian pines along an altitudinal gradient. *Forest Ecology and Management* 274:48-57
- DeSoto L, Olano JM, Rozas V, De la Cruz M (2009) Release of *Juniperus thurifera* woodlands from herbivore-mediated arrested succession in Spain. *Applied Vegetation Science* 13:1-11
- Dobbertin M (2005) Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research*, 124: 319-333
- Domínguez-Clavijo (2012) *Predicciones del crecimiento en abetos y pinos de la península ibérica bajo diferentes escenarios futuros de cambio climático*. Proyecto Fin de Carrera (Licenciatura en Ciencias Ambientales). Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales, Universidad Pablo de Olavide, Sevilla
- Galiano L, Martínez-Vilalta J, Lloret F (2010) Drought-induced multifactor decline of Scots Pine in the Pyrenees and potential vegetation change by the expansion of co-occurring oak Species. *Ecosystems* 13:978-991
- Galiano L, Martínez-Vilalta J, Lloret F (2011) Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought. *New Phytologist* 190:750-759
- Gómez-Aparicio L, García-Valdes R, Ruiz-Benito P, Zavala MA (2011) Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for management under global change. *Global Change Biology* 17:2400-2414
- González-Muñoz N, Linares JC, Castro-Díez P, Sass-Klaassen U (2014) Predicting climate change impacts on native and invasive tree species using radial growth and twenty-first century climate scenarios. *European Journal of Forest Research*. DOI 10.1007/s10342-014-0823-5.
- Hampe A, Jump AS (2011) Climate Relicts: Past, Present, Future. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 42:313-333
- Hereş AM, Martínez-Vilalta J, Claramunt B (2012) Growth patterns in relation to drought-induced mortality at two Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sites in NE Iberian Peninsula. *Trees* 26:621–630
- Herrero A, Rigling A, Zamora R (2013) Varying climate sensitivity at the dry distribution edge of *Pinus sylvestris* and *P. nigra*. *Forest Ecology and Management* 308: 50–61
- Holmes RL (1983) Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43:68-78
- IPCC, 2000. Informe especial del IPCC. *Escenarios de emisiones*. Grupo Intergubernamental de expertos sobre cambio climático. Cambridge University Press, London
- IPCC, 2007. *Climate change, fourth assessment report*. Cambridge University Press, London
- Linares JC, Carreira JA (2009) Temperate-like stand dynamics in relict Mediterranean-fir (*Abies pinsapo*, Boiss.) forests from Southern Spain. *Annals of Forest Science* 66:610
- Linares JC, Camarero JJ, Carreira JA, (2009) Interacting effects of climate and forest-cover changes on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography* 18:485-497

- Linares JC, Camarero JJ, Carreira JA (2010) Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: Insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Journal of Ecology* 98:592-603
- Linares JC, Tiscar PA (2010) Climate change impacts and vulnerability of the southern populations of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *Tree Physiology* 30:795-806
- Linares JC, Tiscar PA (2011) Buffered climate change effects in a Mediterranean pine species: range limit implications from a tree-ring study. *Oecologia* 167:847-859
- Linares JC, MV Ochoa y Carreira JA (2013) Efecto de entresacas de diversificación estructural. En: López-Quintanilla J, Navarro RM, Carreira JA, Coca M, Rodríguez C, editores. Los pinsapares (*Abies pinsapo* Boiss.) en Andalucía: Conservación y sostenibilidad en el siglo XXI. Capítulo 29, pp. 465-479. Consejería de Medio Ambiente (Junta de Andalucía) y Universidad de Córdoba. ISBN: 978-84-92807-74-1, 978-84-9927-137-8
- Luterbacher J, Dietrich D, Xoplaki E, Grosjean M, Wanner H (2004) European seasonal and annual temperature variability, trends and extremes since 1500. *Science* 303:1499-1503
- Matías L, Zamora R, Castro J (2011) Repercussions of simulated climate change on the diversity of woody-recruit bank in a Mediterranean-type ecosystem. *Ecosystems* 14: 672-682
- Martín-Benito D, Heinrich I, Helle G, del Río M, Cañellas I (2010) Response of climate-growth relationships and water use efficiency to thinning in a *Pinus nigra* afforestation. *Forest Ecology and Management* 259: 967-975
- Martín-Benito D, Kint V, del Río M, Muys B, Cañellas I (2011) Growth responses of West- Mediterranean *Pinus nigra* to climate change are modulated by competition and productivity: past trends and future perspectives. *Forest Ecology and Management* 262:1030-1040
- Martínez-Vilalta J, López BC, Adell N, Badiella L, Ninyerola M (2008) Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. *Global Change Biology* 14:2868-2881
- Martínez-Vilalta J, Aguadé D, Banqué M, Barba J, Curiel Yuste J, Galiano L, Garcia N, Gómez M, Hereş AM, López BC, Lloret F, Poyatos R, Retana J, Sus J, Vayreda J, Vilà-Cabrera A (2012) Las poblaciones ibéricas de pino albar ante el cambio climático: con la muerte en los talones. *Ecosistemas* 2: 15-21
- Pasho E, Camarero JJ, de Luis M, Vicente-Serrano SM (2012) Factors driving growth responses to drought in Mediterranean forests. *European Journal of Forest Research* 131: 1797- 1807
- Rodrigo FS, Esteban-Parra MJ, Pozo-Vázquez D, Castro-Díez Y (1999) A 500-year precipitation record in Southern Spain. *International Journal of Climatology* 19:1233-1253
- Sánchez-Salguero R, Navarro-Cerrillo RM, Swetnam TW, Zavala MA (2012a) Is drought the main decline factor at the rear edge of Europe? The case of southern Iberian pine plantations. *Forest Ecology and Management* 271:158-169
- Sánchez-Salguero R, Navarro-Cerrillo RM, Camarero JJ, Fernández-Cancio A (2012b) Selective drought-induced decline of pine species in southeastern Spain. *Climatic Change* 113:767-785
- Tiscar PA, Linares JC. Large-scale regeneration patterns of *Pinus nigra* Subsp. *salzmannii*: poor evidence of increasing facilitation across a drought gradient. *Forests*. (2014); 5:1-20
- Vicente-Serrano SM, Gouveia C, Camarero JJ, Beguería S, Trigo R, López-Moreno JI, Azorín-Molina C, Pasho E, Lorenzo-La cruz J, Revuelto J, Morán-Tejeda E, Sánchez-Lorenzo A (2013) Response of vegetation to drought time-scales across global land biomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110: 52-57