



A. Vilà-Cabrera^{1,2*}, L. Galiano^{3,4} & J. Martínez-Vilalta^{1,2}

¹CREAF, Cerdanyola del Vallès 08193, Catalunya, España

²Univ Autònoma Barcelona, Cerdanyola del Vallès 08193, Catalunya, España

³Leibniz Centre for Agricultural Landscape Research (ZALF), Institute for Landscape Biogeochemistry, 15374 Müncheberg, Germany

⁴Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL), 8903 Birmensdorf, Switzerland

*Correo electrónico: a.vila@creaf.uab.es

21

Vulnerabilidad de los bosques ibéricos de pino albar ante el cambio climático

Resultados clave

- El proceso de mortalidad por sequía en el pino albar (*Pinus sylvestris* L.) se asocia a una reducción acusada en la capacidad de transporte de agua y al agotamiento de las reservas de carbono.
- La estructura forestal y la competencia por el agua explican la variación espacial en la demografía y el decaimiento de la especie a distintas escalas.
- Los bosques de pino albar son climáticamente vulnerables al fuego debido al incremento de las temperaturas y la frecuencia de sequías extremas.
- Se esperan cambios en la distribución de los bosques de pino albar en respuesta al cambio climático y al abandono de la gestión forestal.

Contexto

Los bosques del mundo están cambiando a un ritmo acelerado y se asume que el cambio climático es uno de los principales factores desencadenantes (Sugden et al. 2008). En este contexto, existe una gran preocupación por las modificaciones que pueden sufrir la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas forestales (Bonan 2008), así como los servicios ecológicos, económicos, sociales y estéticos que estos proporcionan (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Necesitamos entender cómo el cambio en el clima influye en el funcionamiento de los bosques con el fin de predecir cómo estos van a responder en el futuro y planear estrategias de gestión que favorezcan su posible adaptación.

Durante las últimas décadas, el cambio climático se ha hecho evidente a escala global mediante el aumento en la ocurrencia de sequías extremas y olas de calor que se han asociado con un aumento en los incendios forestales y procesos de decaimiento de los bosques. El decaimiento del bosque se caracteriza por el incremento del estrés fisiológico de los árboles que frecuentemente resulta en una rápida defoliación, reducciones del crecimiento y elevadas tasas de mortalidad poblacional (Allen et al. 2010, Martínez-Vilalta et al. 2012a). Este tipo de perturbaciones tiene profundas implicaciones demográficas para los bosques con el potencial de alterar la distribución de las especies e inducir cambios en la vegetación a medio y/o largo plazo (Allen & Breshears 1998, Rodrigo et al. 2004, Jump et al. 2009, Gonzalez et al. 2010). Estos procesos son especialmente alarmantes ante las predicciones de aumento de la frecuencia e intensidad de episodios climáticos extremos en un contexto de cambio climático (IPCC 2007, IPCC 2013) y, específicamente, ante el aumento previsto de las sequías extremas en la cuenca Mediterránea (Gao & Giorgi 2008, Hoerling et al. 2011). Así pues, para predecir cómo van a responder los bosques es imprescindible identificar su grado de vulnerabilidad, es decir, qué factores determinan su susceptibilidad y su capacidad de adaptación para hacer frente al cambio climático.

Por otra parte, los cambios en los usos del suelo también tienen un gran impacto sobre los ecosistemas forestales. La deforestación es la principal causa de la pérdida de bosques en zonas tropicales (Malhi et al. 2008), mientras que el retroceso de la agricultura y el abandono de la gestión forestal han resultado en una expansión y densificación de los bosques del hemisferio norte, especialmente en el continente europeo (Pan et al. 2011). Así pues, cabe esperar que los episodios observados de estrés y decaimiento de los árboles así como los procesos demográficos asociados sean, presumiblemente, resultado de los efectos combinados de los

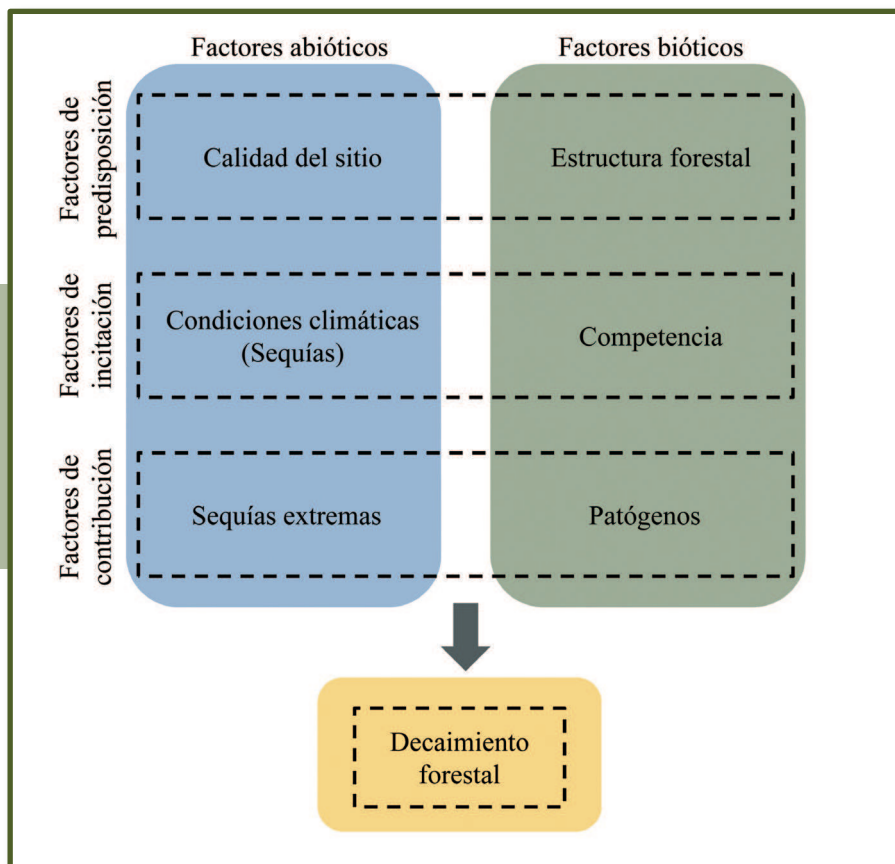
cambios estructurales que han experimentado los bosques y de las perturbaciones asociadas al cambio climático.

La muerte de un árbol es un proceso en el que pueden intervenir múltiples factores, tanto abióticos como bióticos, que frecuentemente interactúan de una manera compleja (Waring 1987, Franklin et al. 1987). Muchos estudios han asumido la hipótesis de Manion (1991; Figura 1) que considera tres fases para explicar el proceso de decaimiento del bosque: (1) los factores de predisposición son aquéllos que exponen al árbol a una situación de estrés y vulnerabilidad a largo plazo, como son unas condiciones pobres de suelo y/o una elevada densidad de árboles; (2) factores de incitación que aceleran el declive del árbol a corto plazo, como son episodios extremos de sequía; y finalmente (3) los factores de contribución, generalmente patógenos oportunistas y/o episodios de sequía adicionales, que acaban matando el árbol previamente debilitado. Los patrones espaciales de decaimiento también pueden dar pistas sobre sus posibles causas. Por ejemplo, patrones regionales de mortalidad apuntan hacia causas que actúan a grandes escalas determinadas por el clima. Por otro lado, patrones espaciales más localizados pueden indicar ataques puntuales de patógenos o apuntar hacia factores que modifican el control climático de la disponibilidad hídrica en el suelo a una escala local, como son la topografía y las propiedades del suelo (Western et al. 2002). A nivel fisiológico, existe un amplio debate acerca de los mecanismos que subyacen a la muerte de los árboles en condiciones de sequía. Estudios recientes aceptan que en el proceso de mortalidad intervienen tanto aspectos hidráulicos como del metabolismo del carbono, así como la interacción entre estos dos procesos y con

los agentes bióticos (McDowell et al. 2008, Sala et al. 2010, McDowell et al. 2011). No obstante, la intensidad y duración de la sequía, las propiedades hidráulicas de las especies (ver Meinzer et al. 2009, Choat et al. 2012) y la fase ontogénica en la que se encuentra el árbol resultan elementos clave para determinar cuando uno o más de estos procesos fisiológicos alcanzan un cierto umbral que resulta fatal para el árbol (McDowell et al. 2008, Sala et al. 2010).

Los bosques de la cuenca Mediterránea son especialmente vulnerables al cambio en el régimen de sequía e incendios por distintas razones. La disponibilidad de agua es un factor limitante clave en esta región (Peñuelas et al. 2001), donde las sequías son crónicas y se prevé que sean más severas y frecuentes a lo largo de este siglo (IPCC 2007, IPCC 2013). Este territorio representa el límite meridional de distribución de muchas especies arbóreas del hemisferio norte, como es el pino albar, cuyas poblaciones podrían ser especialmente vulnerables al incremento de la aridez (Hampe & Petit 2005). En este sentido, durante las últimas décadas, se ha observado un aumento de la defoliación de los bosques e importantes eventos de mortalidad poblacional asociados a períodos de sequía extrema (Lloret et al. 2004, Bréda et al. 2006, Carnicer et al. 2011), incluyendo poblaciones de pino albar (Martínez-Vilalta & Piñol 2002, Hódar et al. 2003, Bigler et al. 2006, Heres et al. 2012). Además, el abandono de las actividades agrícolas y forestales ha sido especialmente intenso durante el pasado siglo, resultando en un cambio estructural del bosque donde la competencia por los recursos exagera la vulnerabilidad de los bosques a la escasez de agua (Linares et al. 2009) y promueve

■ **Figura 1.**



▲ **Figura 1.** Esquema sintetizado de la hipótesis de Manion de decaimiento forestal.

Fuente: Elaborado a partir de Manion (1981).

los procesos de auto-aclareo (Peet & Christensen 1987). Finalmente, el fuego es uno de los principales factores ecológicos que determina la dinámica de la vegetación en la cuenca Mediterránea (Naveh 1975). El aumento de las temperaturas y la sequía afectan la inflamabilidad del combustible y determinan, junto con los usos del suelo y la composición atmosférica, la vulnerabilidad de los bosques al fuego (Lavorel et al. 1998), especialmente durante el verano (Piñol et al. 1998). Así, el aumento previsto de la aridez podría tener un gran impacto sobre el régimen de incendios, siendo los límites secos de la distribución de los bosques particularmente vulnerables (Czúcz et al. 2011), como se ha observado en el límite de distribución suroeste del pino albar (Pausas et al. 2008).

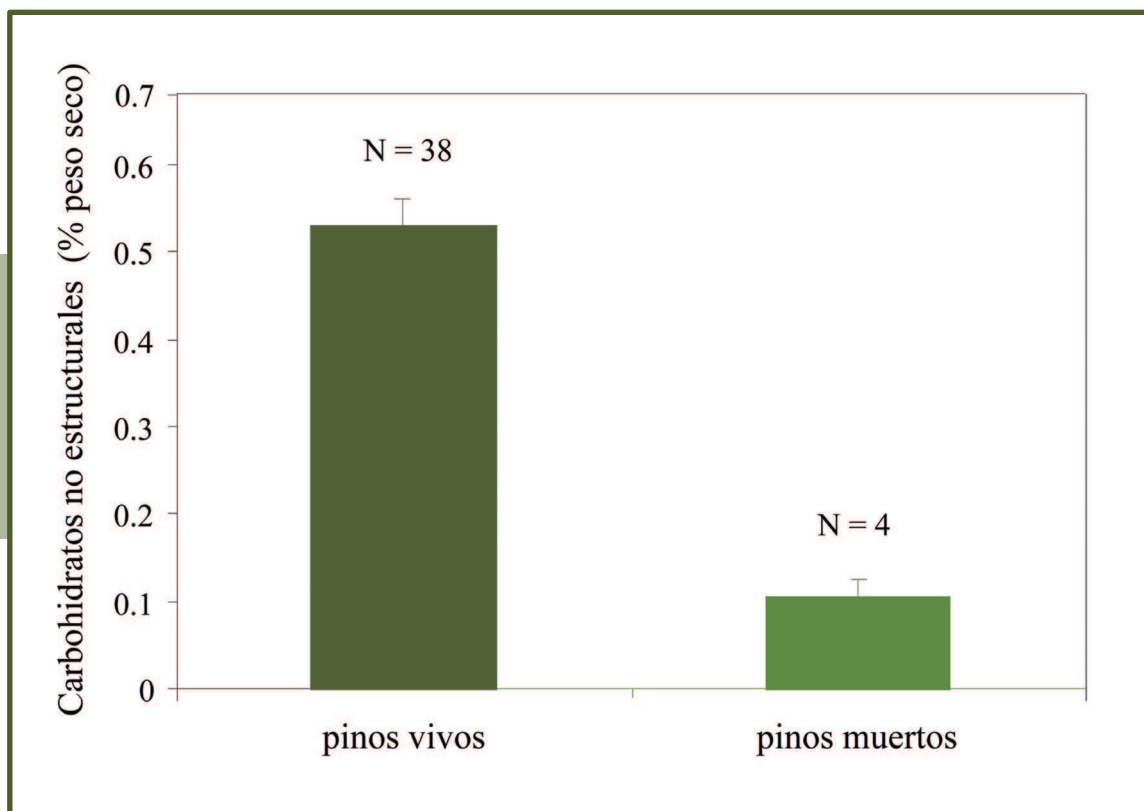
Para predecir cómo los bosques se modificarán en el futuro y planear estrategias de gestión acorde a los cambios esperados, es imprescindible entender los mecanismos que determinan su vulnerabilidad a distintas escalas espacio-temporales. Esta aproximación debe abarcar desde los mecanismos fisiológicos subyacentes a la mortalidad del árbol (McDowell et al. 2008, McDowell et al. 2011) hasta sus consecuencias demográficas a nivel de comunidad (Lloret et al. 2012), la variabilidad espacial en los factores ambientales y en los rasgos funcionales de las especies, así como la plasticidad de éstos y sus límites (Jump & Peñuelas 2005, Nicotra et al. 2010), y el impacto funcional a nivel de ecosistema (Allen 2007, Anderegg et al. 2012). En este informe sintetizamos los resultados de una serie de estudios recientes que analizan la vulnerabilidad al cambio climático de las poblaciones ibéricas de pino albar (*Pinus sylvestris* L.) (ver también Martínez-Vilalta et al. 2012b).

■ Resultados y discusión

Respuesta ecofisiológica a la sequía

Estudios ecofisiológicos recientes realizados en las montañas de Prades (Tarragona; Figura 6) y en el Pirineo catalán corroboran el estricto control estomático de la transpiración que presenta el pino albar, con lo que el potencial hídrico en sus hojas se mantiene aproximadamente constante bajo condiciones de estrés hídrico (comportamiento isohídrico) (Irvine et al. 1998) (ver sección *Sistema de Estudio* en *Material Suplementario*). Para este tipo de especies, el modelo propuesto por McDowell et al. (2008) predice un rápido consumo de las reservas de carbono, lo cual podría resultar en su agotamiento total y en la muerte del árbol por inanición. Poyatos et al. (2013) demuestran que el pino albar reduce la transpiración a valores prácticamente de cero bajo condiciones de sequía intensa, de tal manera que los potenciales hídricos mínimos al mediodía no parecen bajar nunca de un umbral cercano a los -2.5 MPa. Así mismo, Gómez (2012) muestra que durante el verano de 2012 individuos de la misma población experimentaron niveles promedio de embolismo nativo del 65% en las ramas, independientemente del estado del árbol. En segundo lugar, además del cierre estomático, altas tasas de defoliación a nivel de árbol se han asociado con niveles bajos de reservas de carbono almacenadas en el tronco (Poyatos et al. 2013). En este sentido, Galiano et al. (2011) muestra por primera vez en condiciones de campo una asociación directa entre el agotamiento de las reservas de carbono y la muerte del árbol asociada a un episodio de sequía (Figura 2). Datos recientes (García et al. datos sin publicar) muestran resultados similares con pinos

■ **Figura 2.**



▲ **Figura 2.** Carbohidratos no estructurales almacenados en el tronco de pinos que habían sobrevivido o muerto un año después.

Fuente: Elaboración propia.

expuestos a una sequía experimental bajo condiciones controladas. Aunque aun no son concluyentes respecto al mecanismo, estos resultados contribuyen al intenso debate sobre los mecanismos que subyacen a la muerte de los árboles en condiciones de sequía, y demuestran que una especie isohídrica como el pino albar puede llegar a agotar sus reservas de carbono.

La regulación del área foliar (en relación a la superficie de albura) es el principal mecanismo de ajuste que se produce entre poblaciones de pino albar para mantener un balance hídrico favorable durante los episodios de escasez de agua (Mencuccini & Bonosi 2001, Poyatos et al. 2007, Martínez-Vilalta et al. 2009). No obstante, a nivel intra-poblacional, la pérdida de hojas constituye una respuesta inevitable a un balance hídrico negativo que denota las primeras fases de un proceso de declive (Dobbertin & Brang 2001). Además del cierre estomático, la reducción del área fotosintética inducida por sequía puede producir un desajuste entre la asimilación y las demandas metabólicas de carbono para la reparación celular y el mantenimiento del metabolismo que, a largo plazo, puede provocar el agotamiento de las reservas (Bréda et al. 2006). Cabe esperar entonces que estos procesos se asocien a una reducción de las tasas de crecimiento radial y de la producción de yemas (Bréda et al. 2006, Galiano et al. 2011, Hereş et al. 2012, Martínez-Vilalta et al. 2012c). A su vez, la reducción en la producción de yemas puede limitar la capacidad de los árboles de crear nuevo tejido fotosintético y nuevas ramas durante los años posteriores a la sequía (Power 1994, Stribley & Ashmore 2002). Por lo tanto, parece establecerse un potencial mecanismo de retroalimentación positiva entre la pérdida de hojas y la disminución de los niveles de reservas de carbono que limita la recuperación de los árboles y aumenta las probabilidades de sucumbir a nuevos episodios de sequía (Galiano et al. 2011). Este mecanismo también podría explicar los efectos prolongados de la sequía observados

en múltiples estudios (Peñuelas et al. 2001, Lloret et al. 2004, Bréda & Badeau 2008), y los largos periodos de decaimiento que se han registrado antes de la muerte para el pino albar (Bigler et al. 2006, Hereş et al. 2012).

A nivel de rodal se ha observado que la competencia por el agua provoca mayores efectos negativos sobre los árboles pequeños (ver sección *Demografía y procesos de decaimiento de los bosques ibéricos de pino albar*). ¿Pero qué es exactamente lo que desencadena el inicio del proceso de decaimiento en estos árboles aparentemente menos competitivos? Estudios recientes en las montañas de Prades encuentran que los efectos de la defoliación interactúan con la infección por hongos patógenos en las raíces (principalmente *Onnia* sp.; Oliva, datos sin publicar). En estos mismos árboles, Gómez (2012) observó una mayor vulnerabilidad al embolismo en las raíces de los árboles defoliados. La infección podría estar relacionada con un consumo directo de carbohidratos de reserva e, indirectamente, con una reducción del área fotosintética debida a la mayor constricción hidráulica en las raíces de los árboles afectados. La menor área fotosintética causaría una reducción en el crecimiento que, a su vez, revertiría en una menor cantidad de tejido conductor y mayores limitaciones en el transporte de agua. A la larga, la disminución de las reservas de carbono limitaría tanto la capacidad de los árboles de crear nuevo tejido fotosintético como la capacidad de hacer frente a nuevas infecciones, episodios de sequía o plagas. Estos árboles podrían permanecer en este estado debilitado hasta llegar a un nivel crítico de afectación que los haría sucumbir ante nuevas perturbaciones (Figura 3). Esta hipótesis, sin embargo, es todavía preliminar y se necesitan más estudios para ver hasta qué punto el mecanismo propuesto es generalizable a otras poblaciones de pino albar en decaimiento o a otras especies.

Figura 3.

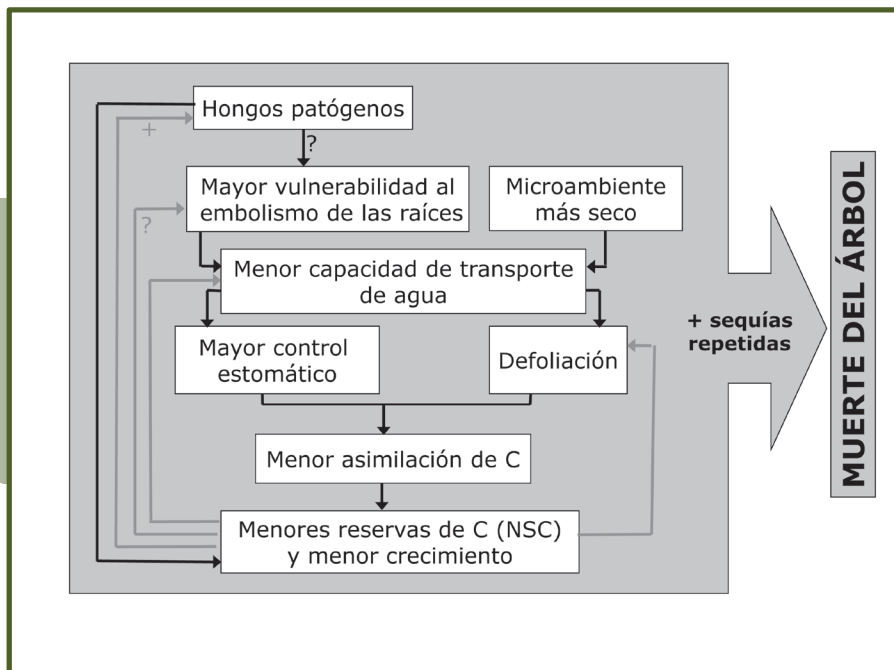


Figura 3. Esquema que muestra los posibles mecanismos y retroalimentaciones involucradas en el proceso de mortalidad del pino albar.

Fuente: Elaboración propia. Basado en estudios propios realizados en las montañas de Prades (Tarragona).

Demografía y procesos de decaimiento de los bosques ibéricos de pino albar

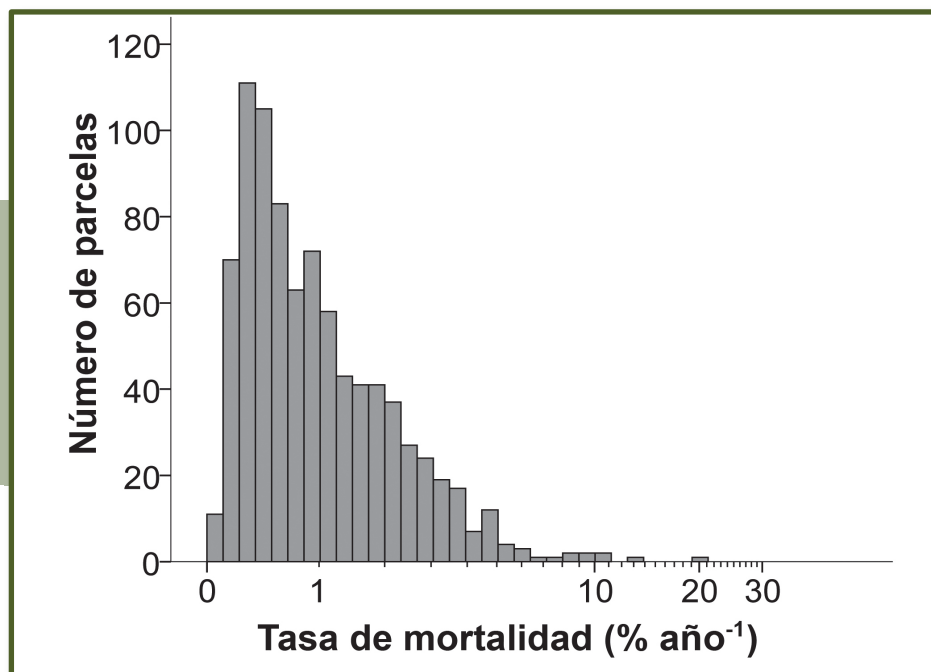
A partir de los datos del Inventario Nacional Forestal (IFN2 e IFN3) se han estudiado las respuestas de las tasas de crecimiento, mortalidad y reclutamiento a la variabilidad espacial del clima y la estructura forestal de los bosques de pino albar en la península ibérica (Vilà-Cabrera et al. 2011). En conjunto, no podemos concluir que los bosques de pino albar a escala regional estén en decaimiento. El porcentaje de mortalidad -de árboles que estaban vivos en el IFN2- registrado en el IFN3 alcanza aproximadamente un valor medio del 4% por parcela. Este valor no es extraordinariamente elevado si tenemos en cuenta el intervalo de 10 años transcurrido entre inventarios y la relativa juventud de estos bosques, donde los fenómenos de auto-aclareo pueden explicar las tendencias observadas (Oliver & Larson 1990, Lutz & Halpern 2006). En este sentido, el trabajo realizado muestra que las tasas de mortalidad más elevadas se concentran en árboles pequeños que a su vez presentan tasas de crecimiento menores, y que la estructura forestal, en particular la densidad de pies, está fuertemente asociada a las tasas demográficas. Estos resultados sugieren que el desarrollo de la masa y la competencia por los recursos hídricos son los principales procesos que explican los patrones observados. Así mismo, la actual estructura forestal de las poblaciones de pino albar es resultado del abandono de la gestión y de las abundantes repoblaciones forestales durante el pasado siglo. Los resultados presentados en este párrafo en relación a la demografía del pino albar en la península ibérica son consistentes con los patrones espaciales en la acumulación neta de carbono que presentan estas mismas masas (Vayreda et al. 2012).

Más allá del papel principal de la estructura forestal, cabe destacar que 858 parcelas de un total de 2,392 presentan mortalidad y que en el 14.5% de

ellas se observan tasas de mortalidad media anual superiores al 1% (Figura 4). Estas tasas de mortalidad relativamente altas podrían estar relacionadas con un incremento de la aridez, puesto que dichas parcelas se sitúan preferentemente en zonas secas, aunque preponderantemente en bosques con abundancia de pies de gran tamaño. Este resultado sugiere que los bosques que se encuentran en una etapa del desarrollo avanzada podrían ser más vulnerables a la escasez de agua, ya que la competencia por este recurso sería mayor. En cuanto a las tasas de crecimiento, éstas no solo son menores en bosques situados en zonas secas y cálidas, sino también en bosques húmedos que han sufrido períodos de sequía recientes (Martínez-Vilalta et al. 2008, Vilà-Cabrera et al. 2011). Estos resultados son de especial relevancia ya que no solo muestran la vulnerabilidad a la sequía de las poblaciones más meridionales (Hampe & Petit 2005), sino también que las poblaciones norteñas podrían ser igualmente vulnerables a los efectos del cambio climático (ver también Martínez-Vilalta et al. 2012c).

Según el programa de seguimiento de decaimiento de los bosques en Catalunya (DEBOSCAT; Banqué et al. datos no publicados), el pino albar es una de las especies con una mayor superficie afectada por episodios de decaimiento: ~4,800 ha en 2012 (el 2.2% de su área distribución). Estos patrones de decaimiento se han estudiado en 4 poblaciones de la especie en Catalunya que difieren en condiciones climáticas y en el régimen histórico de gestión (Galiano et al. 2010, Vilà-Cabrera et al. 2013). Los resultados indican que la aridez climática juega un papel a escala regional (el decaimiento se concentra en zonas secas), acorde con lo observado a escala peninsular. Pero, en última instancia, la estructura forestal, el régimen histórico de gestión y la disponibilidad de agua en el suelo son los factores subyacentes al decaimiento. Es decir, el decaimiento se concentra en rodales con poca disponibilidad de agua en el suelo y con elevada competencia, y la gestión reciente parece haber

■ Figura 4.



▲ Figura 4. Distribución de la tasa de mortalidad anual de pino albar. Solo se muestran las parcelas con una tasa de mortalidad mayor a 0.

Fuente: Elaboración propia.

Figura 5.

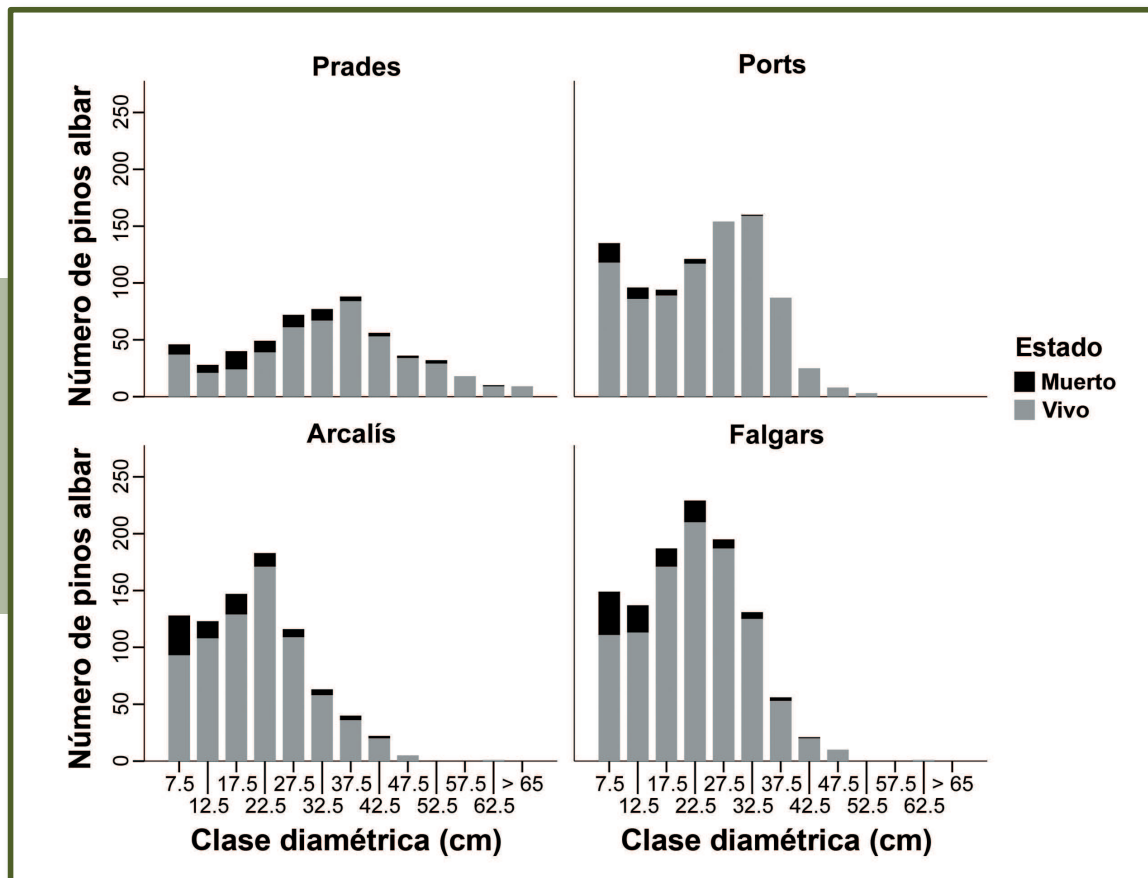


Figura 5. Distribución diamétrica de los pinos albar muertos y vivos muestreados en cada población de estudio.

Fuente: Elaboración propia.

amortiguado el efecto de las sequías. Cuando se analiza la distribución de los niveles de decaimiento se observa que los más elevados se concentran en poblaciones donde se han registrado episodios de sequía recientes y que no han sido gestionadas durante los últimos 30 años. En estas poblaciones, los árboles vivos presentan una defoliación del 50% en promedio y se observan mortalidades en pie de más del 12% de media por parcela. Sin embargo, también se observan valores de decaimiento apreciables en poblaciones ubicadas en zonas menos secas y que han sido gestionadas más recientemente. La distribución del decaimiento por clases diamétricas muestra una mayor mortalidad (~10-20%) y defoliación (~60%) en árboles de menor tamaño, que podría estar asociado a un menor desarrollo del sistema radicular en individuos más jóvenes (Pugnaire et al. 2000). Sin embargo, los valores de mortalidad y defoliación pueden ser también elevados en clases diamétricas de mayor tamaño, especialmente intermedias (Figura 5). Finalmente, en un estudio paralelo se ha observado que los impactos de la sequía tienen también consecuencias negativas para la producción de piñas en estas poblaciones (Vilà-Cabrera et al. 2014).

Un dato de especial interés es el referente a las tasas de reclutamiento de la especie. El reclutamiento de pino albar es relativamente bajo tanto a escala peninsular (el 54% de las parcelas del IFN3 no presentan reclutamiento) como a escala local, especialmente en aquellas poblaciones con mayores tasas de mortalidad y mayores niveles de decaimiento (Galiano et al. 2010, Vilà-Cabrera et al. 2011, Galiano et al. 2013, Vilà-Cabrera et al. 2013). Así pues, existe una gran incertidumbre

acerca de la futura dinámica de estos bosques ya que no parece existir un mecanismo a través del reclutamiento de nuevos individuos que compense la mortalidad de pies adultos. Debido a que el establecimiento de plántulas de pino albar es altamente dependiente de las condiciones climáticas y de la disponibilidad de luz (Castro et al. 2004), la falta de reclutamiento puede atribuirse, primero, al cierre del dosel consecuencia del abandono de la gestión forestal y, segundo, al aumento de la aridez. A pesar de la intolerancia del pino albar a las condiciones de sombra, las plántulas requieren un cierto grado de humedad en el suelo y el aire (Castro et al. 2004). Esto explicaría el por qué las aperturas en el dosel de pino albar inducidas por sequía no proporcionan las condiciones adecuadas para su regeneración (Galiano et al. 2010). A su vez, estas condiciones (i.e. sequía y abandono de la gestión) parecen ser más favorables para el desarrollo de un banco de plántulas y/o la regeneración de especies de planifolios ya existentes bajo el dosel, sugiriendo posibles cambios en la vegetación a largo plazo (Galiano et al. 2010, Galiano et al. 2013, Vayreda et al. 2013, Vilà-Cabrera et al. 2013).

Vulnerabilidad climática al fuego del pino albar

Durante el período entre 1979 y 2009 los incendios forestales afectaron 6.700 ha de bosque de pino albar en Catalunya, un 3,6% de su área de distribución (Vilà-Cabrera et al. 2012). Aunque pequeña, esta superficie no puede considerarse despreciable ya que el pino albar ocupa zonas de montaña donde los grandes incendios forestales no son tan comunes como en las

zonas de bosque Mediterráneo (Pausas et al. 2008). Estos incendios se concentran en los límites cálidos y secos del área de distribución de la especie (Vilà-Cabrera et al. 2012), lo que indica que las condiciones climáticas controlan la ocurrencia del fuego (Pausas & Fernández-Muñoz 2011). De esta manera, los cambios previstos en el clima probablemente modificarán el régimen de incendios y, consecuentemente, la vulnerabilidad al fuego de los bosques de pino albar.

Para el conjunto de bosques ibéricos de pino albar, las predicciones del estudio realizado por Vilà-Cabrera et al. (2012) indican que, desde un punto de vista climático, el 32% de las poblaciones son actualmente vulnerables al fuego. Este porcentaje de vulnerabilidad pasaría al 66% en un escenario de cambio climático previsto para finales del presente siglo (con un incremento de la temperatura media de 4°C, previsto para el período 2071-2100; Brunet et al. 2009). Esta vulnerabilidad climática de los bosques de pino albar al fuego sugiere que se producirán cambios importantes en la vegetación. En efecto, este mismo estudio muestra que la regeneración de la especie después de un gran incendio forestal es prácticamente nula y que la colonización desde los bordes no quemados del bosque es muy limitada. Consecuentemente, el resultado es un cambio de vegetación y las predicciones de la futura dinámica auguran una transición de bosque de pino albar a comunidades dominadas por especies con mecanismos más efectivos para regenerar después de un fuego, principalmente robles y encinas.

■ Recomendaciones para la adaptación

Los resultados anteriores indican que una gestión forestal basada en una sólida comprensión de cómo los bosques están respondiendo al cambio climático podría ayudar a estos ecosistemas a acomodarse a las nuevas condiciones previstas. En este sentido, es esencial predecir qué individuos y poblaciones son más vulnerables a las perturbaciones derivadas del cambio climático. A escala regional, los resultados sintetizados en este artículo indican que los esfuerzos deberían concentrarse en poblaciones meridionales, ya que parecen ser altamente vulnerables a un posible cambio en el régimen de sequía e incendios. Sin embargo, la importancia de la estructura forestal y el papel clave de las condiciones ambientales locales (topografía y calidad del suelo) indican que la evaluación de la vulnerabilidad de las poblaciones de pino albar no debería ceñirse únicamente a las condiciones climáticas. En primera instancia, parece claro que actuaciones silvícolas destinadas a la reducción de la densidad en zonas especialmente vulnerables serían útiles para disminuir la competencia y la acumulación de combustible y, así, atenuar la susceptibilidad de la especie a la sequía y al fuego. Desgraciadamente, estas actuaciones son altamente costosas económicamente y si se cumplen las predicciones de cambio climático podrían ser inviables, siendo inevitables los cambios en la vegetación. En este contexto, parece razonable concentrar los esfuerzos donde las poblaciones sean viables desde un punto de vista climático y planificar estrategias de gestión que acomoden de manera óptima la dinámica natural de sucesión.

■ Material suplementario

Sistema de estudio

El pino albar (*Pinus sylvestris* L.) es una especie dominante en grandes áreas forestales del hemisferio norte, cuyas poblaciones más extensas se encuentran en regiones boreales. Sin embargo, el pino albar ocupa extensas áreas en la cuenca Mediterránea donde su límite suroeste de distribución corresponde a la península ibérica. La extensa distribución del pino albar es resultado de la capacidad de la especie para ocupar un amplísimo gradiente climático debido a la alta plasticidad de su arquitectura hidráulica (Martínez-Vilalta et al. 2009) y al estricto control estomático de la transpiración, típico de especies isohídricas, bajo condiciones de estrés hídrico (Irvine et al. 1998). Esta última característica evita alcanzar potenciales hídricos demasiado bajos y los consiguientes embolismos del sistema vascular (Irvine et al. 1998, Poyatos et al. 2007). En la península ibérica el pino albar ocupa zonas forestales de montaña y tiene una notable amplitud fitogeográfica que incluye corologías sub-mediterráneas, euro-siberianas y boreoalpinas (Rivas-Martínez 1983). La distribución de la especie se extiende del norte de la península ibérica a los sistemas Ibérico y Central. Las mayores poblaciones se encuentran en los Pirineos, con algunas poblaciones dispersas en localidades más meridionales y secas (Castroviejo et al. 1986). En España, los bosques de pino albar ocupan unas 1,280,000 ha, siendo la tercera especie más abundante y cubriendo el 6% de los bosques (Mason & Alía 2000). Durante el siglo pasado, además del abandono de las actividades agropastorales y de la explotación forestal en zonas de montaña (García-Ruiz et al. 1996), la intensa labor de reforestación con pinos también contribuyó a que los bosques de pino albar se extendieran notablemente (Martínez-García 1999, Poyatos et al. 2003). Según el Tercer Inventario Forestal Nacional al menos un 21% de los bosques de pino albar en España corresponden a plantaciones. En Catalunya es la segunda especie más abundante. Ocupa 219,754 ha (18.4% de la superficie forestal total de Catalunya, Burriel et al. 2000-2004), con grandes extensiones en los Pirineos y algunas poblaciones menores en el centro (montes de Prades) y en el sur (Ports de Beseit) de la región.

Metodología

(a) Patrones de decaimiento y respuestas ecofisiológicas

Durante 2007 y 2008 se establecieron 30 parcelas en 4 poblaciones de pino albar con características climáticas y de gestión histórica contrastadas, llevándose a cabo inventarios forestales detallados. Se obtuvieron datos de la estructura forestal, abundancia de pies por clases diamétricas y regeneración, mortalidad y defoliación de las copas, profundidad y propiedades del suelo, así como la abundancia de tocones como medida de intensidad de gestión. Paralelamente, se obtuvieron datos climáticos a partir del Atlas Climático Digital de Catalunya (Ninyerola et al. 2000) y datos topográficos a partir de un modelo digital de elevaciones para cada parcela. A partir de estos datos se analizó la relación de los factores bióticos y abióticos medidos con los patrones de decaimiento observados. Adicionalmente, durante 2009-2011 se monitorizó la producción de piñas y el crecimiento a partir de muestras de madera (testigos) en 2 de las poblaciones inventariadas (Prades y Arcalís)

con el fin de analizar el impacto de la sequía sobre la reproducción y el crecimiento de los pinos.

En dos de las poblaciones inventariadas (Arcalís y Prades) se realizaron estudios ecofisiológicos. En ambas poblaciones se extrajeron muestras (testigos) de albura del tronco de 20-40 individuos con contrastados niveles de defoliación inducida por sequía y se analizaron los patrones de crecimiento así como la dinámica anual de la composición isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) y de la anatomía de la madera (Heres et al. 2012, 2013, resultados no publicados). Finalmente, se midieron también los carbohidratos no estructurales almacenados mediante métodos fotométricos y el uso de enzimas (Hoch et al. 2002). En la población de Prades, se tomaron también medidas de flujo de sabia, potenciales hídricos de las hojas, conductancia hidráulica a nivel de árbol, así como las conductancias hidráulicas específicas de ramas y raíces y su vulnerabilidad al embolismo en el xilema (cf. Poyatos et al. 2013). En estos mismos árboles se extrajeron muestras de raíces donde se analizó la presencia de hongos patógenos. Adicionalmente, medidas similares de hidráulica y concentraciones de carbohidratos no estructurales almacenados en distintos órganos (hojas, ramas, tronco y raíces) se han llevado a cabo en pinos expuestos a una sequía experimental bajo condiciones controladas en los invernaderos instalados en el IRTA-Torre Marimón (Caldes de Montbui, Barcelona).

(b) Patrones demográficos en la península ibérica

A partir de los datos del Inventario Nacional Forestal (INF) se calcularon las tasas de mortalidad y crecimiento entre el INF2 y el INF3 para 2,392 parcelas de pino albar distribuidas a lo largo de su distribución en la península ibérica. Como medida de regeneración se utilizó la abundancia de pies menores registrada en el INF3 en cada una de las parcelas. Paralelamente se obtuvieron para cada parcela datos climáticos a partir del Atlas Climático Digital de la península ibérica (Ninyerola et al. 2005), así como datos de anomalías climáticas ocurridas entre el INF2 y el INF3 (<http://climate.geog.>

udel.edu/~climate). A partir de estos datos se analizaron las respuestas demográficas a la variabilidad espacial de la estructura forestal, el clima y las anomalías climáticas.

(c) Vulnerabilidad al fuego y regeneración

Se analizaron los patrones regionales de fuego en bosques de pino albar en Catalunya a partir de los perímetros de incendios forestales entre 1979 y 2009 (Salvador et al. 2000 y actualizaciones posteriores) que se combinaron con mapas de cubiertas del suelo (MAPA 1980; Mapa de bosques de Catalunya, DARP 1996). También, se obtuvieron datos climáticos a partir del Atlas Climático Digital de Catalunya (Ninyerola et al. 2000) para analizar la distribución climática de estos incendios. Se utilizó un modelo logístico para obtener la probabilidad de ocurrencia de fuego en función de las condiciones climáticas. La función obtenida se usó para establecer un índice de vulnerabilidad climática al fuego a partir de 2,397 parcelas del INF y de datos climáticos obtenidos a partir del Atlas Climático Digital de la Península Ibérica (Ninyerola et al. 2005). Finalmente, se repitió la misma clasificación asumiendo un aumento de 4°C de temperatura media, consistente con las predicciones de cambio climático para España (periodo 2071-2100, Brunet et al. 2009).

Paralelamente, se establecieron 10 parcelas en 11 incendios de más de 100 ha ocurridos en Catalunya entre 1979 y 2009 para estudiar la abundancia de individuos como medida de regeneración post-incendio de pino albar y de otras especies dentro del área quemada. A partir de estos datos se utilizó un modelo demográfico para hacer predicciones de la dinámica futura de estos boques después de un incendio y los posibles cambios en la composición de las comunidades. Además, se establecieron unos transectos en 3 de las zonas estudiadas para observar los patrones de colonización del pino albar a partir de los bordes no quemados de bosque, así como la edad y la presencia de piñas de los nuevos individuos establecidos.

■ **Figura 6.**



▲ **Figura 6.** Fotografía de un rodal situado en la población de estudio en las montañas de Prades (Tarragona).

Fuente: Richard Martín Vidal.

■ Referencias bibliográficas

- Allen CD, Breshears DD (1998) Drought-induced shift of a forest woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95:14839-14892
- Allen CD (2007) Interactions across spatial scales among forest dieback, fire, and erosion in northern New Mexico landscapes. *Ecosystems* 10:797-808
- 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 J-H, 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
- Anderegg WRL, Kane JM, Anderegg LDL (2012) Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change* 3:30-36
- Bigler C, Bräker OU, Bugmann H, Dobbertin M, Rigling A (2006) Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9:330-343
- Bonan GB (2008) Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320:1444-1449
- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63:625-644
- Bréda N, Badeau V (2008) Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: towards a selection according to hazard tolerance? *CR Geoscience* 340:651-662
- 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*. Agencia Estatal de Meteorología, Madrid
- Burriel JA, Gracia C, Ibáñez JJ, Mata T, Vayreda J (2000-2004) *Inventari ecològic i forestal de Catalunya*. Catalunya, 10 Volumes. CREA, Bellaterra (Catalunya)
- Carnicer J, Coll M, Ninyerola M, Pons X, Sánchez G, Peñuelas J (2011) Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108:1474-1478
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM (2004) Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at the southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* 92:266-277
- Castroviejo S, Lainz M, López González G, Montserrat P, Muñoz Garmendia F, Paiva J, Villar L (1986) *Flora ibérica: plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares, Vol. 1*. Madrid: CSIC
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Field TS, Gleason SM, Hacke UG et al. (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491:752-755
- Czúcz B, Gálhidy L, Mátyás C (2011) Present and forecasted xeric climatic limits of beech and sessile oak distribution at low altitudes in central Europe. *Annals of Forest Science* 68:99-108
- DARP (1996) *Mapa Forestal de Catalunya 1:100000*. Departament d'Agricultura, Ramaderia i Pesca, Barcelona
- Dobbertin M, Brang P (2001) Crown defoliation improves tree mortality models. *Forest Ecology and Management* 141:271-284
- Franklin JF, Shugart HH, Harmon ME (1987) Tree death as an ecological process: the causes, consequences and variability of tree mortality. *Bio-Science* 37:550-556
- 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 episode. *New Phytologist* 190:750-759
- Galiano L, Martínez-Vilalta J, Eugenio M, de la Cerda IG, Lloret F (2013) Seedling emergence and growth of *Quercus* spp. following severe drought effects on a *Pinus sylvestris* canopy. *Journal of Vegetation Science* 24:580-588
- Gao X, Pal JS, Giorgi F (2006) Projected changes in mean and extreme precipitation over the Mediterranean region from high resolution double nested RCM simulations. *Geophysical Research Letters* 33: L03706
- García-Ruiz JM, Lasanta T, Ruiz-Flano P, Ortigosa L, White S, González C, Martí C (1996) Land-uses changes and sustainable development in mountain areas: a case study in the Spanish Pyrenees. *Landscape Ecology* 11:267-277
- Gómez M (2012) *Hydraulic properties are unrelated to differences in drought-induced defoliation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)*. Master Thesis, UAB
- Gonzalez P, Neilson RP, Lenihan JM, Drapek RJ (2010) Global patterns in the vulnerability of ecosystems to vegetation shifts due to climate change. *Global Ecology and Biogeography* 19:755-768
- Hampe A, Petit RJ (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8:461-467
- Hereş AM, Martínez-Vilalta J, López BC (2012) Growth patterns in relation to drought-induced mortality at two Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sites in NE

- Iberian Peninsula. *Trees-Structure and Function* 26:621-630
- Hereş AM, Voltas J, López BC, Martínez-Vilalta J (2013) Drought-induced mortality selectively affects Scots pine trees that show limited intrinsic water-use efficiency responsiveness to raising atmospheric CO₂. *Functional Plant Biology* (en prensa)
- Hoch G, Popp M, Körner C (2002) Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos* 98:361-374
- Hódar JA, Castro J, Zamora R (2003) Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conservation* 110:123-9
- Hoerling M, Eischeid J, Perlwitz J, Quan X, Zhang T, Pegion P (2011) On the increased frequency of Mediterranean drought. *Journal of Climate* 25:2146-2161
- IPCC (2007) *Climate change 2007: the physical science basis*. Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge
- IPCC (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge
- Irvine J, Perks MP, Magnani F, Grace J (1998) The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiology* 18:393-402
- Jump AS, Penuelas J (2005) Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8:1010-1020
- Jump AS, Matyas C, Peñuelas J (2009) The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology and Evolution* 24:694-701
- Lavorel S, Canadell J, Rambal S, Terradas J (1998) Mediterranean terrestrial ecosystems: research priorities on global change effects. *Global Ecology and Biogeography* 7:157-166
- Linares JC, Camarero JJ, Carreira JA (2009) Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography* 18:485-497
- Lloret F, Siscart D, Dalmases C (2004) Canopy recovery after drought dieback in holm-oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). *Global Change Biology* 10:2092-2099
- Lloret F, Escudero A, Iriondo JM, Martínez-Vilalta J, Valladares F (2012) Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes. *Global Change Biology* 18:797-805
- Lutz JA, Halpern CB (2006) Tree mortality during early forest development: A long-term study of rates, causes, and consequences. *Ecological Monographs* 76:257-275
- Malhi Y, Roberts JT, Betts RA, Killeen TJ, Li W, Nobre CA (2008) Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* 319:169-172
- Manion PD (1991) *Tree disease concepts*. Upper Saddle River, NJ, USA: Prentice Hall.
- MAPA (1980) *Mapa de Cultivos y Aprovechamientos, 1:50000*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación (MAPA), Madrid
- Martínez-García F (1999) *Los bosques de Pinus sylvestris L. del Sistema Central español. Distribución, historia, composición florística y tipología*. PhD Thesis. Universidad Complutense de Madrid, Madrid
- Martínez-Vilalta J, Piñol J (2002) Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 161:247-256
- 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, Cochard H, Mencuccini M, Sterck F, Herrero A, Korhonen JFJ, Llorens P, Nikinmaa E, Nolé A, Poyatos R, Ripullone F, Sass-Klaassen U, Zweifel R (2009) Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe. *New Phytologist* 184: 353-364
- Martínez-Vilalta J, Lloret F, Breshears DD (2012a) Drought-induced forest decline: causes, scope and implications. *Biology Letters* 8:689-691
- 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 (2012b) Las poblaciones ibéricas de pino albar ante el cambio climático: con la muerte en los talones. *Ecosistemas* 21:15-21
- Martínez-Vilalta J, López BC, Loepfe L, Lloret F (2012c) Stand- and tree-level determinants of the drought response of Scots pine radial growth. *Oecologia* 168:877-888
- Mason WL, Alía R (2000) *Current and future status of Scots pine (Pinus sylvestris L.) forests in Europe*. Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales 1:317-335 (special issue)
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yepez EA (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178:719-739
- McDowell N, Beerling DJ, Breshears DD, Fisher RA, Raffa KF, Stitt M (2011) The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology and Evolution* 26:523-532
- Meinzer FC, Johnson DM, Lachenbruch B, McCulloh KA, Woodruff DR (2009) Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology* 23:922-930
- Mencuccini M, Bonosi L (2001) Leaf/sapwood area ratios in Scots pine show acclimation across Europe. *Canadian Journal of Forest Research* 31:442-456

- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC
- Naveh Z (1975) The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio* 29:199-208
- Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, Mathesius U, Poot P, Purugganan MD, Richards CL, Valladares F, van Kleunen M (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* 15:684-692
- Ninyerola M, Pons X, Roure JM (2000) A methodological approach of climatological modelling of air temperature and precipitation through GIS techniques. *International Journal of Climatology* 20:1823-1841
- Ninyerola M, Pons X, Roure JM (2005) *Atlas Climático Digital de la península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica*. Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra.
- Oliver CD, Larson BC (1990) *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, New York, NY
- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao S, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D (2011) A large and persistent carbon sink in the World's forests. *Science* 333:988-993
- Pausas JG, Llovet J, Rodrigo A, Vallejo R (2008) Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? – A review. *International Journal of Wildland Fire* 17:713-723
- Pausas JG, Fernández-Muñoz S (2012) Fire regime changes in the Western Mediterranean basin: from fuel-limited to drought-driven fire regime. *Climatic Change* 110:215-226
- Peet RK, Christensen NL (1987) Competition and tree death. *Bioscience* 37:586-595
- Peñuelas J, Lloret F, Montoya R (2001) Severe drought effects on Mediterranean woody flora in Spain. *Forest Science* 47:214-218
- Piñol J, Terradas J, Lloret F (1998) Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climatic Change* 38:345-357
- Poyatos R, Latron J, Llorens P (2003) Land use and land cover change after agricultural abandonment. The case of a Mediterranean Mountain area (Catalan Pre-Pyrenees). *Mountain Research and Development* 23:362-368
- Poyatos R, Martínez-Vilalta J, Čermák J, Ceulemans R, Granier A, Irvine J, Köstner B, Lagergren F, Meiresonne L, Nadezhkina N, Zimmermann R, Llorens P, Mencuccini M (2007) Plasticity in hydraulic architecture of Scots pine across Eurasia. *Oecologia* 153:245-259
- Poyatos R, Aguadé D, Galiano L, Mencuccini M, Martínez-Vilalta J (2013) Drought-induced defoliation and long periods of near-zero gas exchange play a key role in accentuating metabolic decline of Scots pine. *New Phytologist* 200:388-401
- Power SA (1994) Temporal trends in twig growth of *Fagus sylvatica* L. and their relationships with environmental factors. *Forestry* 67:13-30
- Pugnaire FI, Armas C, Tirado R (2000) Balance de las interacciones entre plantas en ambientes mediterráneos. In: Zamora R, Pugnaire FI, Eds. *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. Granada: CSIC-AEET. pp 213-235
- Rivas-Martínez S (1983) Pisos bioclimáticos de España. *Lazaroa* 5:33-43
- Rodrigo A, Retana J, Picó FX (2004) Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology* 85:716-729
- Sala A, Piper F, Hoch G (2010) Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist* 186:274-281.
- Salvador R, Valeriano J, Pons X, Díaz-Delgado R (2000) A semi-automatic methodology to detect fire scars in shrubs and evergreen forests with Landsat MSS time series. *International Journal of Remote Sensing* 21:655-671
- Stribley GH, Ashmore MR (2002) Quantitative changes in twig growth pattern of young woodland beech (*Fagus sylvatica* L.) in relation to climate and ozone pollution over 10 years. *Forest Ecology and Management* 157:191-204
- Sugden A, Smith J, Pennisi, E (2008) The future of forests. *Science* 320:1435
- Vayreda J, Martínez-Vilalta J, Gracia M, Retana J (2012) Forest structure and management interact with recent changes in climate to determine the current forest carbon stock in Peninsular Spain. *Global Change Biology* 18:1028-1041
- Vayreda J, Martínez-Vilalta J, Gracia M, Retana J (2013) Patterns and drivers of regeneration of tree species in forests of peninsular Spain. *Journal of Biogeography* 40:1252-1265
- Vilà-Cabrera A, Martínez-Vilalta J, Vayreda J, Retana J (2011) Structural and climatic determinants of demographic rates of Scots pine forests across the Iberian Peninsula. *Ecological Applications* 21:1162-1172
- Vilà-Cabrera A, Rodrigo A, Martínez-Vilalta J, Retana J (2012) Lack of regeneration and climatic vulnerability to fire of Scots pine may induce vegetation shifts at the southern edge of its distribution. *Journal of Biogeography* 39:488-496
- Vilà-Cabrera A, Martínez-Vilalta J, Galiano L, Retana J (2013) Patterns of forest decline and regeneration across Scots pine populations. *Ecosystems* 16:323-335
- Vilà-Cabrera A, Martínez-Vilalta J, Retana J. (2014) Variation in reproduction and growth in declining Scots pine populations. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 16:111-120
- Waring RH (1987) Characteristics of trees predisposed to die. *Bioscience* 37:569-574
- Western AW, Grayson RB, Blöschl G (2002) Scaling of soil moisture: a hydraulic perspective. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 30:149-180