



J. Vayreda^{1,2*}, M. Gracia^{1,2}, J. Martínez-Vilalta^{1,2}, J.G. Canadell³ y J. Retana^{1,2}

¹ CREAM, Cerdanyola del Vallès 08193, Spain;

² Univ Autònoma Barcelona, Cerdanyola del Vallès 08193, Spain

³ Global Carbon Project, CSIRO Marine and Atmospheric Research, Canberra, Australian Capital Territory 2601, Australia

* Correo electrónico: jvayreda@gmail.com

25

Vulnerabilidad de los bosques españoles al cambio global: efectos sobre el stock y la capacidad de sumidero de carbono

Resultados clave

- Los bosques españoles almacenan de media en su biomasa viva aérea y subterránea 45.1 ± 0.16 t C/ha, su tasa de acumulación neta reciente ha sido de 1.4 ± 0.01 t C/ha/año.
- Los resultados apuntan que para conseguir un mayor stock de C en los bosques se debe aumentar la riqueza estructural, favoreciendo los bosques irregulares, y la riqueza de especies de frondosas.
- Las anomalías positivas de temperatura recientes (calentamiento) han reducido la capacidad de sumidero de C de los bosques españoles, especialmente en las zonas más húmedas.
- El efecto negativo del calentamiento se redujo en los bosques gestionados, subrayando el papel potencial de la gestión para mitigar los efectos negativos del cambio climático.

Contexto

Los bosques, tanto a escala local como global, desempeñan un papel crucial regulando los procesos biogeoquímicos y el clima. A escala planetaria ocupan aproximadamente el 30% de la superficie terrestre, son los responsables de absorber aproximadamente el 25% de las emisiones de carbono (C) de origen antropogénico (Anderegg et al. 2012) y almacenan alrededor del 45% del C terrestre (Bonan 2008). Dada la importancia de los bosques a escala global es necesario comprender qué factores gobiernan los patrones de distribución del stock y de la capacidad de sumidero de C para entender su papel en el ciclo del C y, en consecuencia, en la provisión de bienes y servicios ecosistémicos.

Por una parte, comprender de qué manera la diversidad estructural del bosque y la riqueza de especies puedan afectar la acumulación de C en los bosques (McElhinny et al. 2005, Kueppers & Harte 2005, Lexerød & Eid 2006) puede ser muy útil para ayudar a orientar la gestión forestal. En condiciones ambientales similares una diversidad estructural, entendida como rango de tamaños y/o edades, y de composición de especies distintas pueden suponer diferentes tasas de crecimiento y mortalidad. Estas diferencias pueden dar lugar a diferencias en la cantidad de C almacenada. Una relación positiva entre la diversidad estructural y el stock de C puede ser consecuencia de una mayor heterogeneidad espacial, tanto horizontal como vertical, que permite una mejora del uso de los recursos existentes, reduciendo la competencia entre individuos (Lei et al. 2009) y, en consecuencia, una mayor tasa de absorción y acumulación de carbono (Vandermeer 1989, Vilà et al. 2007).

Por otra parte, el cambio global está ejerciendo una enorme presión sobre los ecosistemas terrestres, sobre todo debido al cambio climático y al cambio de uso del suelo (Bonan 2008). La sequía y el calentamiento reducen la disponibilidad de agua, incrementan la demanda evaporativa y se han asociado con episodios generalizados de mortalidad inducida por sequía a escala planetaria, incluso en bosques no considerados limitados por el agua (Allen et al. 2010, McDowell et al. 2011, van Mantgem et al. 2009, Martínez-Vilalta et al. 2012).

Como consecuencia, se prevén cambios rápidos en la vegetación inducidos por alteraciones en el clima, y que podrían ser especialmente rápidos en zonas como la cuenca mediterránea, donde se prevé un aumento de 3-5 °C en la temperatura a lo largo de este siglo (Christensen 2007).

Hasta ahora, la reducción de los aprovechamientos forestales en muchos bosques del hemisferio norte se ha traducido en una densificación y un aumento de las existencias en pie, lo que a corto plazo, está dando lugar a un aumento temporal de la capacidad de sumidero de C, pero a largo plazo los efectos siguen siendo inciertos (Nabuurs et al. 2003, Ciais et al. 2008). Esta densificación reduce la disponibilidad de recursos por árbol lo cual puede ser especialmente perjudicial en bosques donde el agua es especialmente limitante dando lugar a una disminución de su crecimiento y predisponiendo al árbol a una mayor probabilidad de morir (Bigler et al. 2006, 2007, Linares et al. 2009, Vilà-Cabrera et al. 2011).

En este contexto los objetivos específicos fueron:

1. Cuantificar con la máxima precisión y fiabilidad el stock y la capacidad de sumidero de C actual de los bosques españoles en base al segundo (IFN2) y tercer inventario forestal nacional (IFN3).
2. Identificar los principales factores que determinan el patrón actual de distribución del stock de C de los bosques españoles y en particular cómo la diversidad estructural y la riqueza de especies arbóreas afectan a este patrón.
3. Identificar los principales factores que determinan la capacidad de sumidero de C de los bosques españoles y en particular: i) cómo las tendencias climáticas recientes han afectado a este patrón a lo largo del gradiente de humedad norte-sur y; ii) cómo la gestión forestal ha podido contribuir a mitigar los efectos del cambio climático.

Obtener un conocimiento preciso de como los distintos factores y motores de cambio afectan a nuestros bosques es crucial para determinar la vulnerabilidad actual y futura al cambio global (calentamiento, abandono de la gestión forestal) y para determinar qué papel puede desempeñar la gestión forestal para reducir sus impactos.

■ Resultados y discusión

Factores determinantes de la distribución de los stocks de carbono de los bosques españoles

Se analizó el patrón de distribución geográfica del stock de C medio ($t\ ha^{-1}$) (parte aérea y subterránea, excluyendo las plantaciones y las dehesas) por una parte para los bosques dominados por coníferas por especies (*Pinus halepensis*, *P. nigra*, *P. pinaster*, *P. pinea* y *P. sylvestris*) y, por otra, para los dominados por frondosas (*Fagus sylvatica*, *Quercus faginea*, *Q. ilex*, *Q. pirenaica* y *Q. suber*). Las variables explicativas que se tuvieron en cuenta el modelo estadístico fueron la riqueza estructural (número de clases diamétricas), el número de especies arbóreas (distinguiendo entre especies de coníferas y de frondosas), el clima (temperatura y disponibilidad hídrica), condiciones locales y perturbaciones recientes (Vayreda et al. 2012b).

El stock de C de la biomasa viva de los bosques (estrato arbóreo y arbustivo, parte aérea y subterránea) de la España peninsular es de 621 millones de toneladas de los cuales el 29.5% se almacena en las raíces (Tabla 1). El stock medio por hectárea es de $45.1 \pm 0.16\ t\ ha^{-1}$. Los bosques de frondosas almacenan 330 millones de toneladas, mientras que los bosques de coníferas

■ **Tabla 1.** Media y error estándar (SE) del stock de C en pie ($t\ ha^{-1}$) por fracciones (aérea y subterránea) y total, porcentaje de cada compartimento en relación al stock total de C y existencias stock de C (millones de toneladas) en: A) Compartimento: árboles y sotobosque y B) Tipo de bosque: bosques de frondosas y de coníferas (árboles y sotobosque). Número total de parcelas: 70912; bosques dominados por frondosas: 34334 y bosques dominados por coníferas: 36578.

A) Compartimento	Fracción	Media stock de C ($t\ ha^{-1}$)	SE	% fracción	Existencias stock de C (millones de t)
Árboles	Aérea	28.1	0.109	70.5	385
	Subterránea	11.8	0.049	29.5	161
	Total	39.8	0.152	100.0	547
Sotobosque	Aérea	3.3	0.012	62.5	47
	Subterránea	2.0	0.008	37.5	28
	Total	5.2	0.018	100.0	74
Total (Árboles + sotobosque)	Aérea	31.3	0.109	69.5	432
	Subterránea	13.7	0.052	30.5	189
	Total	45.1	0.156	100.0	621

B) Tipo de bosque	Fracción	Media stock de C ($t\ ha^{-1}$)	SE	% fracción	Existencias stock de C (millones de t)
Frondosas (Árboles + sotobosque)	Aérea	30.8	0.166	63.5	210
	Subterránea	17.7	0.092	36.5	120
	Total	48.5	0.254	100.0	330
Coníferas (Árboles + sotobosque)	Aérea	31.9	0.143	76.2	222
	Subterránea	10.0	0.044	23.8	69
	Total	41.8	0.185	100.0	291

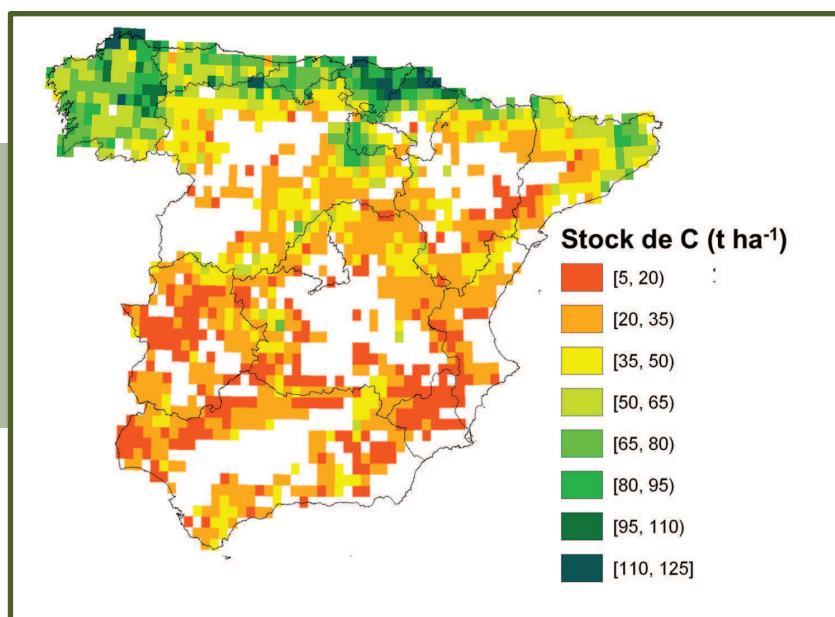
mantiene un stock de 291 millones de toneladas. De media por hectárea las coníferas almacenan menor cantidad de C en la biomasa ($41.8 \pm 0.19 \text{ t ha}^{-1}$) que los bosques de frondosas ($48.6 \pm 0.25 \text{ t ha}^{-1}$). La fracción de este stock almacenado en las raíces en los bosques de frondosas es superior al de las coníferas: 36.5% frente al 23.8%.

Los bosques del norte y noroeste de España, Pirineos y otras cordilleras montañosas muestran valores medios de acumulación de C a menudo superiores a los 80 t ha^{-1} . En cambio, los bosques del sur y del este son los que acumulan menores cantidades de C, especialmente bajos son los stocks de los bosques de la costa sureste mediterránea (Figura 1).

Los modelos estadísticos mostraron que la riqueza (estructural y de especies) fue la que mayor efecto tenía sobre el stock de C siendo este efecto superior en

los bosques de coníferas (Figura 2). En los bosques de frondosas la riqueza de frondosas tuvo un efecto positivo sobre el stock de C, mientras que un mayor número de especies de coníferas tuvo un efecto negativo. En cambio, en los bosques de coníferas, solo la presencia de una mayor riqueza de frondosas tuvo un efecto positivo sobre la cantidad de C almacenada, un mayor número de coníferas no tuvo ningún efecto. Que la riqueza estructural y de especies sean los principales predictores del stock de C no es sorprendente puesto que son el resultado de su historia y resumiendo importantes características de los bosques tales como la edad, el grado de desarrollo, la composición, la gestión y las perturbaciones pretéritas (Lei et al. 2009, Keith & Lindenmayer 2009). El hecho de que un mayor número de clases diamétricas suponga un mayor stock de C no es un resultado necesariamente obvio, porque a medida que los bosques crecen, la competencia por los recursos también crece favoreciendo la eliminación de los pies dominados (normalmente los menores) y, como

■ **Figura 1.**



▲ **Figura 1.** Mapa del valor promedio del stock de C (suma de los dos compartimentos: árboles y sotobosque, t ha^{-1}) en celdas de $10' \times 10'$ de resolución en bosques de la España peninsular (número de parcelas = 70912).

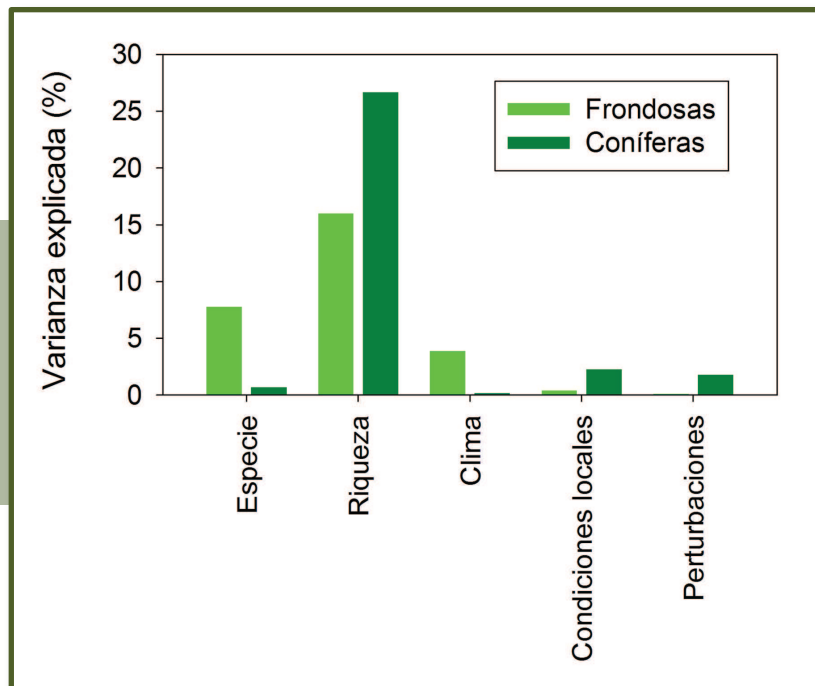
Fuente: Modificado de Vayreda et al. (2012b).

consecuencia, reduciendo el número de clases diamétricas (Keddy 2005, Healy et al. 2008, Vance-Chalcraft et al. 2010). El resultado de nuestro estudio contradice esta hipótesis lo que sugiere que cuando los árboles ocupan distintos estratos horizontales y verticales maximizan el uso de los recursos, mientras que en las estructuras homogéneas se reducen estos efectos complementarios (Lei et al. 2009). Además, en los bosques de coníferas el stock de C aumenta con la presencia de un mayor número de especies de frondosas lo que sugiere que nuevas características funcionales permiten acceder y utilizar nuevos recursos complementarios. Esto tendría sentido en relación a la competencia por la luz, porque las frondosas suelen ser más tolerantes a la sombra (Gravel et al. 2010) pero también lo sería para el agua, porque suelen tener un sistema radicular más desarrollado que las coníferas (Montero et al. 2005).

Aunque con un efecto débil, una mayor disponibilidad de agua tiene efectos positivos en ambos grupos de especies pero éste efecto es indirecto a través

de las variables de riqueza. Este resultado tiene especial importancia teniendo en cuenta que aproximadamente el 85% de la España peninsular tiene un fuerte déficit hídrico. Que la escasez de agua limite el stock de C almacenado no es sorprendente en ecosistemas áridos como el Mediterráneo (Sankaran et al. 2005, Kerkhoff et al. 2004, Hicke et al. 2007, Huang et al. 2009), pero es muy relevante para entender la dinámica de la biomasa forestal en el contexto de los cambios en el régimen de precipitaciones y del incremento de la frecuencia de episodios de sequía extrema que el cambio climático va a suponer (Goswami et al. 2006, Stegen et al. 2011). La temperatura media anual tiene también efecto directo negativo, aunque débil, en ambos grupos de especies, limitando el stock de C y agravando el efecto de la escasez de agua.

■ **Figura 2.**



▲ **Figura 2.** Porcentaje de la variabilidad explicada del stock de C (t ha⁻¹) de los diferentes grupos de variables para los dos modelos: bosques dominados por frondosas o por coníferas. Los valores indican el porcentaje de la varianza explicada por cada grupo de variables en el modelo.

Fuente: Modificado de Vayreda et al. (2012b).

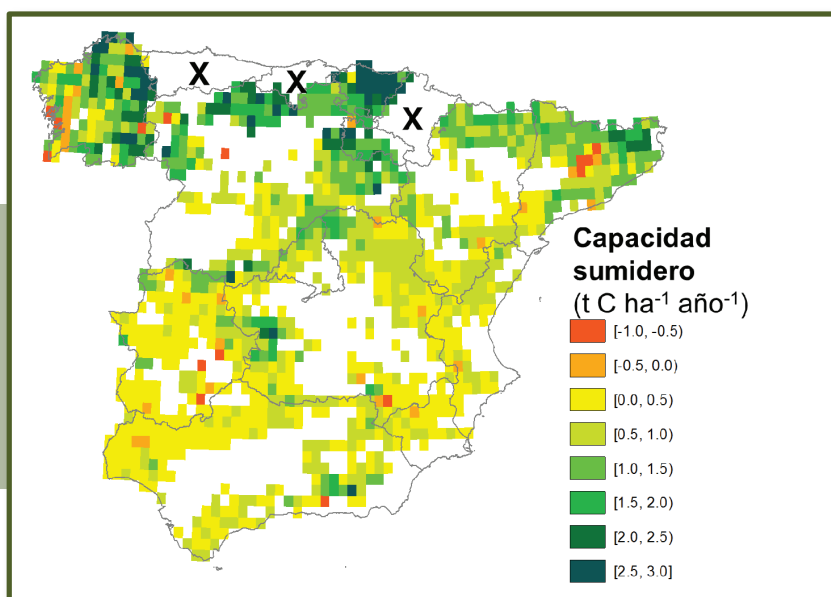
Factores determinantes del cambio en los stocks de C de los bosques españoles

Se analizó el efecto sobre la capacidad de sumidero de C (calculada como la diferencia del stock arbóreo entre los dos inventarios forestales nacionales) de: el stock actual de C (como indicador de las condiciones ambientales), la densidad de árboles (como indicador del estado de desarrollo), la disponibilidad de agua (con un índice que combina la precipitación y la evapotranspiración potencial), la anomalía de la temperatura, la existencia de gestión forestal previa al

IFN2 (variable dicotómica) y las interacciones Stock de C x Densidad de pies, la Disponibilidad de agua x Anomalía de la temperatura, y Gestión x Anomalía de la temperatura (Vayreda et al. 2012a).

Los bosques españoles acumularon de media (parte aérea y subterránea) 1.40 ± 0.01 t C ha⁻¹ año⁻¹ durante el período entre ambos inventarios forestales (IFN2, 1985-1996; IFN3, 1997-2008), como se observa en otros países europeos (Nabuurs et al. 2003, Ciais et al. 2008) y, por regla general, en el hemisferios norte (Goodale et al. 2002, Zhao & Running 2010, Pan et al.

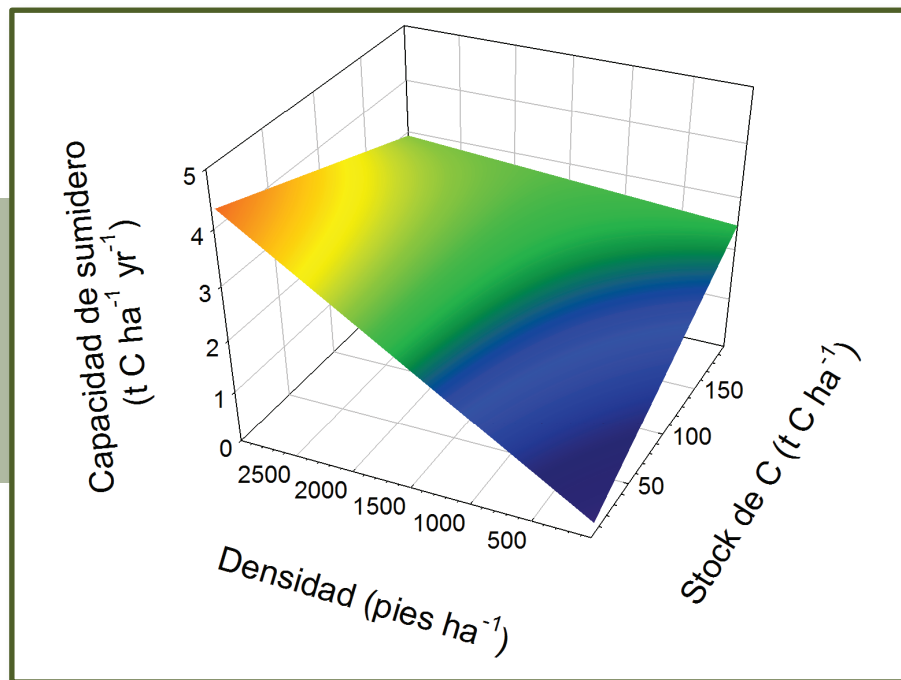
■ **Figura 3.**



▲ **Figura 3.** Distribución de la capacidad de sumidero (t C ha⁻¹ año⁻¹) en la España peninsular en celdas de 10'x10' de resolución. El valor en cada celda corresponde al valor medio del conjunto de parcelas. Las cruces indican regiones sin datos disponibles.

Fuente: Modificado de Vayreda et al. (2012a).

■ **Figura 4.**



▲ **Figura 4.** Efecto predicho por el modelo sobre la capacidad de sumidero ($t\ C\ ha^{-1}\ año^{-1}$) de la interacción del stock de C ($t\ C\ ha^{-1}$) y la densidad ($pies\ ha^{-1}$).

Fuente: Modificado de Vayreda et al. (2012a).

2011). Los bosques con un mayor incremento del stock de C estaban concentrados al norte, particularmente en Galicia y cordillera Cantábrica, Pirineos y País Vasco (Figura 3). En cambio, los bosques del sur, del este y de la meseta tenían valores más bajos y especialmente en el sur-oeste y costa sur-este del Mediterráneo. Este patrón geográfico coincide con el patrón de distribución de la precipitación lo que sugiere que la disponibilidad de agua es un factor determinante.

De acuerdo con el modelo estadístico propuesto, las dos variables que describen la estructura del bosque (la densidad de pies y el stock de C), que son un reflejo de su historia reciente de aprovechamientos y perturbaciones naturales, fueron las que mayor efecto tuvieron sobre el cambio en el stock de C. La fuerte relación positiva entre la capacidad de sumidero de C y estas dos variables estructurales y su interacción (Figura 4) indican que estos bosques todavía son jóvenes y, en consecuencia, todavía tienen una elevada capacidad de sumidero que probablemente puedan mantener al menos a corto y medio plazo (Karjalainen et al. 2003, Nabuurs et al. 2003, Böttcher et al. 2008, Pan et al. 2011). Muchos bosques españoles todavía se están recuperando de la sobreexplotación de los años 1950 y 1960 como en el resto de Europa (Ciais et al. 2008).

Efecto del calentamiento en la capacidad de sumidero a lo largo del gradiente norte-sur de disponibilidad hídrica

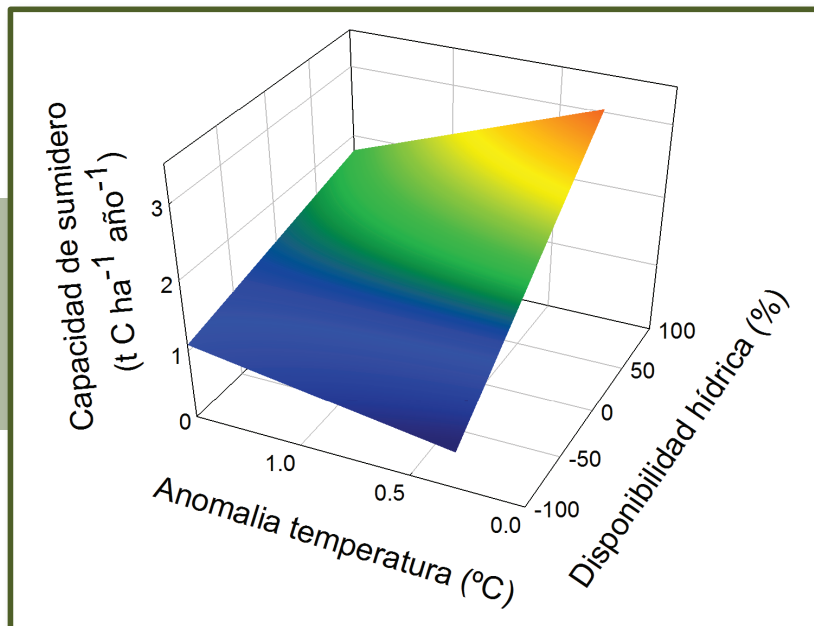
Durante el período entre los dos inventarios forestales la temperatura media (marzo-agosto) experimentó un incremento de $+1\ ^\circ C$ en relación al valor medio de los 30 años anteriores. El rango del calentamiento medio a lo largo de toda la península osciló entre $-0.15\ ^\circ C$ y $+2\ ^\circ C$.

El aumento de la temperatura se ha relacionado con un incremento del estrés por sequía afectando negativamente a la productividad forestal (Ciais et al. 2005, Chhin et al. 2008, Zhao & Running 2010), especialmente en los ecosistemas limitados por el agua (Sabaté et al. 2002). En nuestro estudio, el efecto negativo del calentamiento fue especialmente acusado en las zonas más húmedas del norte y noroeste peninsular y zonas de montaña como los Pirineos (Figura 5), donde los bosques están dominados por especies eurosiberianas situadas en el límite sur de distribución, siendo particularmente sensibles a condiciones de sequía (Macias et al. 2006, Andreu et al. 2007, Linares et al. 2009, Allen et al. 2010). Sin embargo, el calentamiento apenas tuvo efecto sobre la capacidad de sumidero de C en las zonas más secas de la España peninsular. Bajo estas condiciones climáticas los bosques están dominados por especies mediterráneas, presumiblemente más adaptadas a largos períodos de sequía (Montero et al. 2005, Bréda et al. 2006).

La gestión forestal como herramienta para mitigar el efecto del calentamiento

En España, en las últimas décadas, se ha producido un progresivo abandono de la gestión forestal lo que podría haber aumentado la competencia por los recursos (principalmente agua) agravando las consecuencias del calentamiento (Vilà-Cabrera et al. 2011). Sorprendentemente, en nuestro estudio, el supuesto beneficio de la gestión forestal no tuvo un efecto directo sobre la capacidad de sumidero. Sin embargo, hubo una interacción significativa entre el calentamiento y la gestión (Figura 6) que permite, al menos parcialmente, sostener la hipótesis de que el calentamiento y el abandono de la gestión forestal tienen un efecto sinérgico sobre el balance de C de los bosques. Este efecto se ha traducido en una reducción de la capacidad de sumidero

■ **Figura 5.**



▲ **Figura 5.** Efecto predicho por el modelo sobre la capacidad de sumidero (t C ha⁻¹ año⁻¹) de la interacción disponibilidad hídrica (%) y la anomalía de la temperatura (°C).

Fuente: Modificado de Vayreda et al. (2012a).

de C con el calentamiento en los bosques no gestionados, probablemente debido a la menor disponibilidad de agua. En cambio, nuestros resultados muestran que la gestión forestal puede revertir el efecto de calentamiento, manteniendo o incluso aumentando ligeramente su capacidad de sumidero.

■ **Recomendaciones para la adaptación**

La relación entre el stock de C, la densidad de pies y su interacción tienen un efecto positivo sobre la capacidad de sumidero de C lo que sugiere que todavía hay margen para seguir acumulando C sin comprometer su capacidad de sumidero, e incluso con margen para aumentarla. Por lo tanto, en vista de los resultados obtenidos, si el objetivo es maximizar las reservas de C, la primera opción de gestión forestal sería no cortar y permitir que el bosque se recupere hasta alcanzar la madurez. La segunda opción sería llevar el bosque a una estructura irregular puesto que permite mantener un mayor número de clases diamétricas (alta diversidad estructural) combinando cortas selectivas y parciales y manteniendo en cualquier caso los árboles de mayor tamaño. En las zonas donde fuera posible, se debería mantener masas mixtas de coníferas con frondosas más tolerantes a la sombra y más longevas. En todos los casos se debería favorecer períodos de rotación más largos para alcanzar mayores tiempos de residencia del stock de C en pie. Sin embargo, dado que el calentamiento ya está teniendo un efecto negativo sobre la capacidad de sumidero pero que la gestión puede tener un efecto incluso positivo, podría ser una herramienta fundamental para mitigar el efecto negativo del cambio climático.

■ **Material suplementario**

Área de estudio

El área de estudio comprende toda la superficie forestal arbolada de la España peninsular, es decir, excluyendo las islas Baleares y las Canarias. Según el Mapa Forestal de España (MFE50, MARM 2007), la superficie arbolada tiene 18.4 millones de hectáreas, el 37.3%. Los bosques están concentrados principalmente en las zonas de mayor relieve, desde el nivel del mar hasta los 2500 m de altura. Las zonas más bajas y llanas y las mesetas están ocupadas principalmente por cultivos o zonas urbanas. Los principales tipos de bosque de la península son Mediterráneos, Submediterráneos, Eurosiberianos y Boreoalpinos.

Inventarios forestales nacionales (IFN2, IFN3)

El conjunto de datos principal que se utiliza para este estudio son el stock de C y el cambio en el stock de C (como medida de la capacidad de sumidero) obtenidos del segundo (IFN2, Villaescusa et al. 1998) y del tercer Inventario Forestal Nacional de España (IFN3, Villanueva et al. 2005) que se llevaron a cabo entre 1985 y 1996 y entre 1997 y 2008, respectivamente. El IFN es una extensa base de datos de parcelas forestales distribuidas en una malla regular de 1km x 1km sobre toda la superficie forestal arbolada de España. El IFN se basa en una red de parcelas circulares a una densidad de una parcela por aproximadamente 200 hectáreas con información precisa y exhaustiva de la estructura y composición del estrato arbóreo. En cada parcela permanente del IFN se midió cada árbol individual en el IFN2 de nuevo en el IFN3. Para cada árbol vivo o muerto en pie de más de 7.5 m de DBH se anotó la especie y se midió su DBH y altura.

Figura 6.

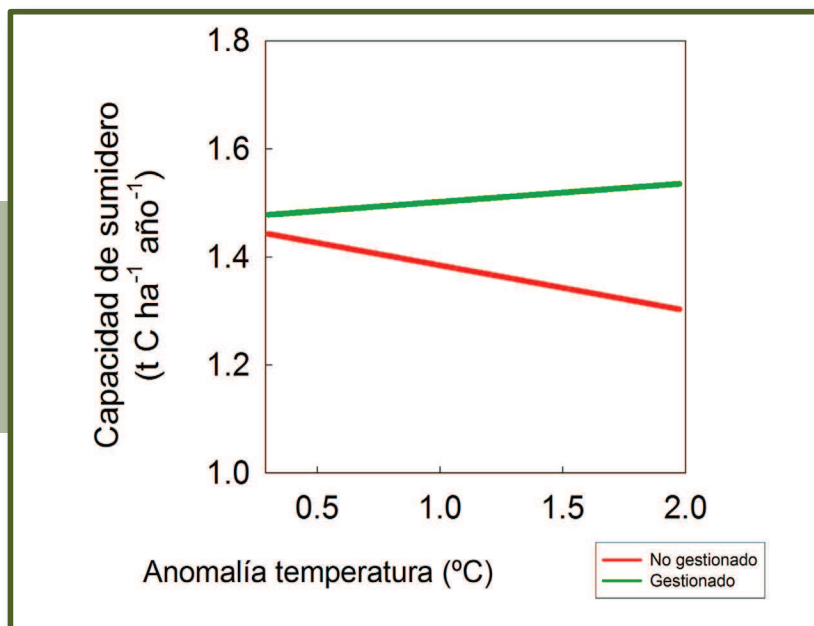


Figura 6. Efecto predicho por el modelo sobre la capacidad de sumidero (t C ha⁻¹ año⁻¹) de la interacción Gestión (sí/no) y la anomalía de la temperatura (°C).

Fuente: Modificado de Vayreda et al. (2012a).

Para el cálculo de la biomasa de cada árbol para cada parcela del IFN2 y IFN3 se aplicaron las ecuaciones alométricas obtenidas por especies según diferentes estudios (Gracia et al 2004a, Montero et al 2005). El stock de C se determinó multiplicando la biomasa por el contenido específico C de la especie obtenidos en el Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña realizado por Gracia et al. (2004a, b).

Variables climáticas y anomalías climáticas.

Se utilizaron dos conjuntos de datos climáticos. El primer conjunto sirvió para caracterizar la variabilidad espacial del clima para toda la España peninsular. Se obtuvo del Atlas Climático digital de la península ibérica (Ninyerola et al. 2005), una colección de mapas digitales a 200 x 200 m de resolución con los datos medios mensuales de precipitación y máxima, media y mínima de temperatura para el período 1950-1999. La segunda fuente de datos climática sirvió para caracterizar la anomalía reciente de la temperatura que tuvo lugar durante el intervalo de tiempo entre los dos inventarios. Se trata de una base de datos de la temperatura y precipitación mensual por años, con una resolución espacial de 0,5 x 0,5 grados de latitud / longitud (201 celdas para toda España; Matsuura & Willmott 2009). Esta fuente de datos nos permitió obtener las tendencias climáticas de temperatura y precipitación. Las medias anuales se calcularon utilizando los meses de marzo a agosto de cada año. La anomalía de la temperatura se calculó como la diferencia entre el valor medio de la temperatura para el período entre inventarios y el valor medio anterior (50 años, como período de referencia).

Análisis estadísticos

Utilizamos modelos lineales generales (GLM) para analizar el efecto de las distintas variables explicativas y sus interacciones sobre el stock de C y sobre la capacidad de sumidero. La selección de las variables explicativas se obtuvo paso a paso partiendo del modelo saturado (con todas las variables explicativas) y eliminando en cada paso el término menos significativo hasta obtener un modelo con el valor de AIC más bajo. Todos los modelos con valores de AIC inferiores a 2 unidades se consideraron equivalentes en términos de ajuste y se escogió el modelo más parsimonioso. Dado el gran tamaño de muestra, la significación fue aceptada para $p < 0.01$. Los análisis estadísticos se realizaron con el software R (R 2.10.0, R Foundation for Statistical Computing). Se comprobó que los residuos de los modelos no mostraran ningún patrón de autocorrelación espacial (GLS, paquete nlme, R 2.10.0) utilizando una estructura de correlación espacial esférica.

■ Referencias bibliográficas

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, et al. (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*. DOI: 10.1038/NCLIMATE1635
- Andreu L, Gutierrez E, Macias M, Ribas M, Bosch O, Camarero JJ (2007) Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. *Global Change Biology* 13:804-815
- Bigler CJ, Bräker OU, Bugmann H, Dobbertin M, Rigling D (2006) Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9:330-343
- Bigler CJ, Gavin DG, Gunning C, Veblen TT (2007) Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos* 116: 1983-1994
- Bonan GB (2008) Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science* 320: 1444-1449
- Böttcher H, Kurz WA, Freibauer A (2008) Accounting of forest carbon sinks and sources under a future climate protocol-factoring out past disturbance and management effects on age-class structure. *Environmental science and policy* 11: 669 -686
- 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 Sciences* 63: 625-569 644
- Chhin S, Hogg EHT, Lieffers VJ, Huang S (2008) Potential effects of climate change on the growth of lodgepole pine across diameter size classes and ecological regions. *Forest Ecology and Management* 256: 1692-1703
- Christensen, JH, Hewitson B, Busuioc A, Chen A, Gao X, Held I, Jones R, Kolli RK, Kwon W-T, Laprise R, et al. (2007) Regional Climate Projections. En: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL, editores. *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, United Kingdom and New York, NY, USA
- Ciais P, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Ogée J, Allard V, Aubinet M, Buchmann N, Bernhofer Chr, Carrara A, et al. (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 37: 529-33
- Ciais P, Schelhaas MJ, Zaehle S, Piao SL, Cescatti A, Liski, J, Luyssaert S, Le-Maire G, Schulze ED, Bouriaud O, Freibauer A, Valentini R, Nabuurs GJ (2008) Carbon accumulation in European forests. *Nature Geoscience* 1:425-429
- Goodale CL, Apps MJ, Birdsey RA, Field CB, Heath LS, Houghton RA, Jenkins JC, Kohlmaier GH, Kurz W, Liu S, Nabuurs GJ, Nilsson S, Shvidenko AZ (2002) Forest carbon sinks in the Northern hemisphere. *Ecological Applications* 12: 891-899
- Goswami BN, Venugopal V, Sengupta D, Madhusoodanan MS, Xavier PK (2006) Increasing trend of extreme rain events over India in a warming environment. *Science* 314: 1442-1445
- Gracia C, Burriel JA, Ibáñez JJ, Mata T, Vayreda J (2004a) Inventari Ecològic i Forestal de Catalunya. Mètodes. Volum 9. CREAM, Bellaterra
- Gracia C, Burriel JA, Ibáñez JJ, Mata T, Vayreda J (2004b) Inventari Ecològic i Forestal de Catalunya. Catalunya. Volum 10. CREAM, Bellaterra
- Gravel D, Canham CD, Beaudet M, Messier C (2010) Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. *Oikos* 119: 475-484
- Healy C, Gotelli NJ, Potvin C (2008) Partitioning the effects of biodiversity and environmental heterogeneity for productivity and mortality in a tropical tree plantation. *Journal of Ecology* 96: 903-913
- Hicke JA, Jenkins JC, Ojima DS, Ducey M (2007) Spatial patterns of forest characteristics in the western United States derived from inventories. *Ecological Applications* 17: 2387-2402
- Huang CY, Asner GP, Martin RE, Barger NN, Neff JC (2009) Multiscale analysis of tree cover and aboveground carbon stocks in pinyon-juniper woodlands. *Ecological Applications* 19: 668-681
- Karjalainen T, Pussinen A, Liski J, Nabuurs GJ, Eggers T, Lapveteläinen T, Kaipainen T (2003) Scenario analysis of the impacts of forest management and climate change on the European forest sector carbon budget. *Forest Policy and Economics* 5: 141-155
- Keddy P (2005) Putting the plants back into plant ecology: Six pragmatic models for understanding and conserving plant diversity. *Annals of Botany* 96: 177-189
- Keith H, Mackey BG, Lindenmayer DB (2009) Reevaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 1635-11640
- Kerkhoff AJ, Martens SN, Shore GA, Milne BT (2004) Contingent effects of water balance variation on tree cover density in semiarid woodlands. *Global Ecology and biogeography* 13: 237-246

- Kueppers LM, Harte J (2005) Subalpine forest carbon cycling: short -and long term- influence of climate and species. *Ecological Applications* 15: 1984-1999
- Lei X, Wang W, Peng C (2009) Relationships between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 1835-1847
- Lexerød NL, Eid T (2006) An evaluation of different diameter diversity indices based on criteria related to forest Management planning. *Forest Ecology and Management* 222: 17-28
- 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
- Macias M, Andreu L, Bosch O, Camarero JJ, Gutierrez E (2006) Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Climatic Change* 79: 289-313
- MARM (2007) Anuario de estadística forestal. Mapa Forestal de España (1:50000). Base de datos de la naturaleza. Disponible en: <http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/informacion-disponible/mfe50.aspx> Último acceso 24 de Julio de 2014
- Martínez-Vilalta J, Lloret F, Breshears DD (2012) Drought-induced forest decline: causes, scope and implications. *Biology letters* 8: 689-691
- Matsuura K, Willmott CJ (2009) Center for Climatic Research Department of Geography University of Delaware. Newark, DE 19716. Disponible en: <http://climate.geog.udel.edu/~climate/> Último acceso 24 de Julio de 2014
- McDowell NG, 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
- McElhinny C, Gibbons P, Brack C, Bausch J (2005) Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. *Forest Ecology and Management* 218:1-24
- Montero G, Ruiz-Peinado R, Muñoz M (2005) Producción de biomasa y fijación de CO₂ por los bosques españoles. Monografías del INIA. Serie Forestal nº 13
- Nabuurs GJ, Schelhaas MJ, Mohren GMJ, Field CB (2003) Temporal evolution of the European forest sector carbon sink from 1950 to 1999. *Global Change Biology* 9:152-160
- Ninyerola M, Pons X, Roure JM (2005) Atlas Climático de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica. Universidad Autónoma de Barcelona. Cerdanyola del Vallés.
- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, et al. (2011) A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 333: 988-993
- R software (v2.10.0) The R Foundation for Statistical Computing
- Sabaté S, Gracia CA, Sánchez A (2002) Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest Ecology and Management* 162: 23-37
- Sankaran M, Hanan NP, Scholes RJ (2005) Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438: 846-849
- Stegen JC, Swenson NG, Enquist BJ, White EP, Phillips OL, Jørgensen PM, Weiser MD, Monteagudo Mendoza A, Núñez Vargas P (2011) Variation in above-ground forest biomass across broad climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography* 20, 744-754
- Van Mantgem PJ, Stephenson, NL, Byrne JC, Daniels LD, Franklin JF, Fulé PZ, Harmon, ME, Larson AJ, Smith JM, Taylor AH, Veblen TT (2009) Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. *Science* 323: 521-524
- Vance-Chalcraft HD, Willig MR, Cox SB, Lugo AE, Scatenaet FN (2010) Relationship Between Aboveground Biomass and Multiple Measures of Biodiversity in Subtropical Forest of Puerto Rico. *Biotropica* 42: 290-299
- Vandermeer JH (1989) The ecology of intercropping. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Vayreda J, Martínez-Vilalta J, Gracia M, Retana J (2012a) Recent climate changes interact with stand structure and management to determine changes in tree carbon stocks in Spanish forest. *Global Change Biology* 18: 1028-1041
- Vayreda J, Gracia M, Canadell JG, Retana J (2012b) Spatial patterns and predictors of forest carbon stocks in western Mediterranean. *Ecosystems* 15: 1258-1270
- Vilà M, Vayreda J, Comas L, Ibáñez JJ, Mata T, Obón B (2007) Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* 10: 241-250
- 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* 2: 1162-1172
- Zhao MS, Running SW (2010) Drought-Induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science* 329: 940-943