



F. Lloret^{1, 2*}, A. Escudero³, J.M. Iriondo³, J. Martínez-Vilalta^{1, 2}, F. Valladares⁴

¹Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals (CREAF), Cerdanyola del Vallès, Barcelona, España

²Unitat d'Ecologia, Departament de Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia, Cerdanyola del Vallès, Barcelona, España

³Unidad de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Universidad Rey Juan Carlos, Madrid, España

⁴Museo Nacional de Ciencias Naturales, MNCN-CSIC, Madrid, España

*Correo electrónico: Francisco.Lloret@uab.cat

31

Mecanismos de estabilización y resiliencia de la vegetación frente a eventos climáticos extremos

Resultados clave

- El incremento de los episodios climáticos extremos, particularmente de sequía, puede contribuir al decaimiento de la vegetación, ocasionando una mortalidad significativa y pudiendo provocar una transformación de los ecosistemas afectados.
- Existen mecanismos que pueden estabilizar las poblaciones vegetales y dotarlas de resiliencia ante eventos climáticos extremos. Se trataría de aquellos que minimizan la mortalidad (idoneidad del hábitat, tolerancia fisiológica, plasticidad y variabilidad fenotípica), y/o aumentan el crecimiento de los supervivientes o maximizan la regeneración (mejores condiciones de hábitat, disminución de la competencia y de las interacciones antagonistas, aumento de la facilitación y de las interacciones mutualistas).
- Las prácticas de gestión que potencien los mecanismos de estabilización permitirían incrementar la resiliencia de los ecosistemas.
- Sin embargo, la resiliencia frente a eventos extremos no es ilimitada, y la propia tendencia climática a una mayor aridez, la recurrencia de estos episodios y la interacción con otros factores, como plagas e incendios, puede conducir a traspasar los límites de tolerancia de las especies provocando cambios rápidos en los ecosistemas.

Contexto

En los últimos años la comunidad científica ha puesto de relieve la existencia de fenómenos de decaimiento de la vegetación en diferentes ecosistemas del mundo, incluyendo los bosques de España, que pueden llegar a afectar superficies extensas (Allen et al.

2010, Martínez-Vilalta et al. 2012). Este decaimiento se caracteriza por la decoloración de las hojas, defoliación, disminución del crecimiento, y eventual muerte de los árboles. Aunque ha sido registrado principalmente en bosques, los matorrales y formaciones arboladas abiertas son también susceptibles al fenómeno. Sus causas son múltiples: periodos con precipitaciones anormalmente bajas, olas de calor o frío, disponibilidad hídrica de los suelos reducida, ataque por patógenos, historia de gestión y estructura de la masa forestal, entre otras. De entre estas causas, el cambio climático juega un papel fundamental ya que éste comporta en la región mediterránea un incremento progresivo de la aridez, así como una mayor variabilidad en las condiciones climáticas que implica una mayor recurrencia de eventos extremos. Esta tendencia se refleja en anomalías climáticas que implican periodos prolongados de intensa sequía (Della-Marta et al. 2007).

La aparición de una defoliación masiva, que a menudo se corresponde con una importante mortalidad de los árboles (por ejemplo, van Mantgem et al., 2009), induce a pensar en un posible reemplazamiento de las especies que actualmente dominan el dosel. Es bien conocido que las perturbaciones que comportan mortalidad de los individuos establecidos, abre una oportunidad de establecimiento a otras especies que eventualmente los pueden reemplazar. En un contexto de cambio climático se puede argumentar que las especies reemplazantes estarían más adaptadas a las nuevas condiciones climáticas. Los estudios sobre la dinámica forestal asociada a estos episodios de decaimiento son todavía escasos (van Mantgem & Stephenson 2007), pero el decaimiento no va acompañado necesariamente por una sustitución de especies (Lloret et al. 2012). Además, no todas las masas forestales son igualmente vulnerables a estos episodios climáticos. Estas observaciones apoyan la idea de que existen mecanismos que permiten estabilizar las poblaciones forestales a corto o medio

plazo, dotándolas de una cierta resiliencia (i.e. capacidad de recuperar la función y estructura después de una perturbación) ante eventos climáticos extremos, al menos dentro de unos ciertos márgenes.

Desde un punto de vista demográfico, aquellos procesos que minimicen la mortalidad o que incrementen el reclutamiento en relación a estos episodios climáticos, contribuirán a la resiliencia de las poblaciones (Lloret et al. 2012). Por tanto, la diferente respuesta de las especies a estos procesos demográficos determinará el reemplazamiento de las especies, y finalmente el cambio de las comunidades vegetales, y en particular de los bosques.

Entre los procesos con capacidad para mitigar la mortalidad asociada a eventos climáticos extremos cabe destacar (Tabla 1):

- Idoneidad del hábitat, cuya variabilidad espacial promueve un mosaico de respuestas a nivel de paisaje y de localidad. A menudo está asociada a substratos edáficos que modulan la disponibilidad de agua en los periodos de máximo déficit hídrico (Lloret et al. 2004).
- Tolerancia de los organismos al estrés climático. Esta tolerancia puede ser debida a adaptaciones locales o a la coexistencia de múltiples genotipos con diferentes niveles de tolerancia. Por tanto, no es raro que esta tolerancia sea alta en poblaciones que viven en el límite bioclimático de la distribución de la especie si bien estas poblaciones pueden presentar también una mayor vulnerabilidad debido a una baja variabilidad genética (Hampe & Petit 2005).
- La plasticidad fenotípica determina la capacidad de las plantas para modificar su forma y función como respuesta a los cambios ambientales, y en particular a los climáticos (Nicotra et al. 2011).
- Variabilidad fenotípica dentro de las poblaciones, que puede deberse por ejemplo a la coexistencia de individuos de diferente edad. En general los árboles adultos son más resistentes a los eventos extremos que los juveniles, aunque esta resistencia puede

verse comprometida en árboles más viejos (Lloret et al 2011). Por otro lado, la variabilidad fenotípica puede ser menor en poblaciones sujetas a importantes constricciones ambientales, como las que se dan en los límites bioclimáticos de distribución de las especies (Giménez-Benavides et al. 2011).

- Facilitación entre individuos de diferente especies, debido a la provisión de microambientes que atenúan los efectos negativos de los eventos climáticos extremos. A menudo implica formas de crecimiento o estados del ciclo vital diferentes.

Aunque el evento climático puede comportar la mortalidad de individuos, existen una serie de procesos que pueden compensar esta mortalidad a medio plazo, ya sea favoreciendo a los individuos supervivientes o a los nuevos individuos que reclutan. Sin embargo, la efectividad a largo plazo de los mecanismos que favorecen el reclutamiento es incierta ya que depende de la supervivencia y crecimiento de los nuevos individuos en los años siguientes. Podemos mencionar los siguientes procesos compensatorios:

- Efecto positivo de las nuevas condiciones climáticas para el crecimiento de los individuos adultos supervivientes, compensando la mortalidad asociada al evento. Esta situación se daría en localidades en las que las temperaturas limiten el crecimiento, como en algunas zonas de clima supramediterráneo, eurosiberiano o subalpino.
- Disminución de la competencia debido a que la mortalidad asociada al evento representa una disminución de la densidad y una mayor disponibilidad de recursos. Se ha visto que las poblaciones más densas son más vulnerables a la sequía (Vilà-Cabrera et al. 2011) y que los árboles supervivientes de estas poblaciones crecen más después de eventos de mortalidad (Suárez & Kitzberger 2010). También se ha comprobado que los tratamientos silvícolas que reducen la densidad de pies proporcionan mayor resiliencia en el crecimiento posterior a eventos de sequía (Kohler et al. 2010). Sin embargo este efecto puede verse limitado por una respuesta fisiológica de los

Tabla 1. Mecanismos de estabilización frente a eventos climáticos extremos. Estos mecanismos actuarían mitigando la mortalidad asociada a los eventos extremos, o compensándola posteriormente favoreciendo el crecimiento de los supervivientes o el reclutamiento de nuevos individuos. Pueden deberse a cambios en las condiciones abióticas, a respuestas poblacionales o a interacciones a escala de comunidad (adaptado de Lloret et al. 2012).

	Cambios abióticos	Respuestas poblacionales	Interacciones en la comunidad
Mitigación de la mortalidad	Calidad de estación	Tolerancia al estrés Plasticidad fenotípica Variabilidad fenotípica	Facilitación
Compensación de la mortalidad aumentando la supervivencia futura	Efecto positivo del nuevo clima en el crecimiento y supervivencia	Disminución de la competencia	Disminución de antagonismos
Compensación de la mortalidad aumentando el reclutamiento	Efecto positivo del nuevo clima en el reclutamiento	Relajación de la competencia en el reclutamiento	Favorecimiento de los mutualismos Fortalecimiento de redes de interacciones

■ **Figura 1**

A



B



▲ **Figura 1** (A) Ejemplares de *Pinus sylvestris* muertos en los eventos de calor y sequía de los años 2011 y 2012, Sierra de Guadarrama (Madrid); (B) Matorral mediterráneo afectado por un episodio de sequía y frío en el año hidrológico 2004-2005, Parque Nacional de Doñana (Andalucía).

Fuente: Fernando Valladares (A) y Francisco Lloret (B).

- supervivientes que implique un mayor uso per cápita de los recursos hídricos (McDowell et al. 2006).
- Disminución de los efectos antagonistas de otras especies, como fitófagos y patógenos. Aunque en general se considera que un incremento global de las temperaturas aumentará la actividad de estas especies, la variabilidad climática, y en particular los eventos extremos, pueden tener efectos negativos en sus poblaciones (Carnicer et al. 2011).
- Incremento del reclutamiento de individuos favorecido por las nuevas condiciones climáticas y/o por el aumento de recursos resultante de la pérdida de biomasa de los adultos. La transformación del medio debida a la mortalidad asociada al evento puede actuar como una perturbación y permitir una ventana de oportunidad para el reclutamiento, por ejemplo, al abrir claros en el dosel del bosque (Suárez & Kitzberger 2010). Este reclutamiento compensaría a medio plazo la mortalidad de los adultos como consecuencia del evento. De hecho, el

reclutamiento suele producirse de forma episódica y el incremento de la variabilidad climática podría favorecer estos procesos (Matías et al. 2012).

- Favorecimiento de las interacciones mutualistas implicadas en el reclutamiento, como son la polinización y la dispersión. Este proceso puede darse si las nuevas condiciones climáticas favorecen a polinizadores o dispersores, ya sea de forma directa o través de otras especies que controlen sus poblaciones (Le Conte & Navajas, 2008, Gimenez-Benavides et al., 2011).
- Fortalecimiento de las redes de interacciones. Nuestro conocimiento de la respuesta de las redes de interacciones a los eventos climáticos extremos es todavía limitada, pero el patrón de las interconexiones y su intensidad podría conferir resistencia y resiliencia al conjunto ante alteraciones súbitas del medio (Okuyama & Holland 2008).

■ Resultados y discusión

En los últimos años se han documentado en España diferentes episodios de decaimiento forestal asociados a eventos climáticos extremos, particularmente de sequía (Figura 1). No disponemos de estudios comparativos exhaustivos, pero algunos patrones que emergen pueden explicarse por los mecanismos de resiliencia referidos anteriormente:

- El decaimiento afecta a diferentes tipos de bosque (encinares, alcornocales, robledales, pinares de pino albar, laricio, carrasco, abetales, etc.) y también a comunidades arbustivas de matorrales mediterráneos (jarales, romerales, monte blanco, sabinares).
- Algunas especies, particularmente quercíneas y arbustos del matorral mediterráneo, son capaces de recuperar su copa después de los episodios de decaimiento. Suele ocurrir en especies arbóreas con una capacidad de rebrotar de la cepa o de la copa (Lloret et al. 2004, Galiano et al. 2012). No obstante, el funcionamiento fisiológico puede permanecer alterado varios años después del evento (Peñuelas et al. 2000), propiciando la vulnerabilidad de estos individuos cuando se repiten los episodios de sequía extrema (Lloret et al. 2004).
- En especies del matorral, en los años inmediatamente posteriores al evento, el reclutamiento aumenta en las zonas más afectadas por el decaimiento (del Cacho & Lloret 2012). Esta situación correspondería al proceso compensatorio descrito anteriormente en el que las condiciones resultantes de la defoliación favorecerían el establecimiento de nuevas cohortes. Nuestro conocimiento de la regeneración en bosques afectados por decaimiento es todavía limitado, pero en ocasiones se observan ventanas de oportunidad para el reclutamiento ocasionadas por la pérdida del dosel arbóreo, aunque no necesariamente favorecen de forma inmediata a la especie dominante (Galiano et al. 2013).
- El patrón espacial del decaimiento es complejo y refleja el comportamiento de las diferentes especies, la disponibilidad de agua en el suelo, la estructura de

las poblaciones y las interacciones interespecíficas. A menudo este patrón presenta frentes de defoliación difusos como resultado de la variabilidad en la respuesta a la sequía entre individuos de una misma población, a diferencia de las defoliaciones causadas por plagas que suelen presentar rodales de afectación bien definidos. Este patrón espacial complejo ilustraría la capacidad de los múltiples procesos compensatorios descritos anteriormente para operar con diferente significación a lo largo del territorio.

- Las características del medio edáfico que determinan la disponibilidad de agua (por ejemplo la profundidad, la textura o el tipo de roca) son fundamentales para explicar la respuesta a los eventos de sequía extrema (Lloret et al. 2004, Galiano et al. 2010, 2012, Candel-Pérez et al. 2012). Este hecho ilustra la importancia de la idoneidad del hábitat descrita anteriormente para mitigar la mortalidad de los adultos.
- Con frecuencia se observa una mayor afectación en rodales de mayor densidad o área basal, en concordancia con la hipótesis de que una disminución de la competencia puede favorecer la resiliencia ante eventos extremos (Galiano et al. 2012, Linares et al. 2010a, Candel-Pérez et al. 2012, Sánchez-Salguero et al. 2012), como se ha comentado en el apartado anterior.
- Los efectos del decaimiento pueden producirse durante varios años (Carnicer et al. 2011, Camarero et al. 2011, Hereş et al. 2012), llegándose a convertir en un fenómeno crónico en algunas zonas. No obstante, a menudo se observan defoliaciones asociadas a periodos concretos de sequía (Linares et al. 2010, del Cacho & Lloret 2012, Galiano et al. 2012).

Los eventos climáticos extremos tienen el potencial para inducir cambios persistentes en las comunidades vegetales, desencadenando un reajuste de la distribución de las especies a las nuevas condiciones climáticas. En la península ibérica los eventos de sequía son particularmente importantes, y su combinación con olas de frío ocasionales puede incluso producir importantes impactos de defoliación y mortalidad en comunidades mediterráneas (del Cacho & Lloret 2012). De hecho, la tendencia a un aumento de los episodios de sequía se está confirmando (Della-Marta et al. 2007), a la vez que los modelos climáticos apuntan a un mantenimiento de esta tendencia en el futuro (Sánchez et al. 2011, González-Aparicio & Hidalgo 2011). Sin embargo, el decaimiento es un fenómeno en el que intervienen múltiples factores que interactúan entre sí y que determinan los mecanismos de resiliencia mencionados: características climáticas, topográficas y edáficas, manejo y estructura del rodal, agentes bióticos y otras perturbaciones como incendios.

Así, la gestión realizada en los bosques puede llegar a ser tanto o más determinante en la vulnerabilidad al decaimiento que los parámetros climáticos, como muestran los estudios que detectan que las características estructurales de los bosques relacionadas con el manejo pueden tener más importancia en la mortalidad y el crecimiento de los árboles que las variables climáticas (Vilà-Cabrera et al. 2011, Gómez-Aparicio et al. 2011, Vayreda et al. 2012). Estas observaciones apuntarían a que

un control de la densidad puede aliviar las consecuencias negativas en el crecimiento y la supervivencia ocasionadas por un aumento de las temperaturas y de la aridez. También se ha observado que poblaciones de abeto en rodales explotados en el pasado pueden ser más vulnerables al decaimiento, después de haber tenido pulsos de crecimiento asociados a las fases de explotación (Camarero et al. 2011). Estos datos reflejan el potencial de la gestión a la hora de enfrentarse al reto de la adaptación a los nuevos escenarios climáticos.

Aunque hay mecanismos que pueden ayudar a mantener la resiliencia de las comunidades vegetales, también existen umbrales de tolerancia ecológica que comprometen esta resiliencia y que determinarían cambios de estado hacia formaciones menos estructuradas, de menor densidad de árboles, o dominadas por arbustos y especies herbáceas. El aumento de la frecuencia de estos episodios puede ser determinante en el mantenimiento de la resiliencia, al comprometer la recuperación fisiológica de los individuos adultos supervivientes o del regenerado, de forma similar a lo que ocurre con otras perturbaciones como los incendios.

Otro elemento que puede comprometer la resiliencia es la interacción con otras perturbaciones como las producidas por ataques por plagas y patógenos. Mientras que en otras regiones de clima actual más frío cabe esperar un incremento del impacto negativo de estos agentes bióticos antagonistas bajo las nuevas condiciones climáticas (Ayres & Lombardero 2000, Logan et al. 2003), en zonas mediterráneas, con menor control de sus poblaciones por la temperatura, el incremento de las plagas podría ser menor. Además, es conocido el papel de los patógenos en la seca de quercíneas (Sánchez et al. 2002), y en zonas con decaimiento atribuido a sequía se observa muy a menudo la presencia de patógenos, plagas y plantas hemiparásitas como el muérdago (Galiano et al. 2010, 2012, Candel-Pérez et al. 2012, Sangüesa-Barreda et al. 2012). Sin embargo, las condiciones extremas de temperatura, como las olas de calor, pueden tener también efectos negativos en las poblaciones de insectos, proporcionando oportunidades para la reproducción y eventual establecimiento de nuevas cohortes de plantas (Rabasa et al. 2009). Aunque la contribución de estos agentes y su interacción con los eventos climáticos extremos está todavía por determinar en detalle, sabemos que la infección incrementa la vulnerabilidad a la sequía y que el debilitamiento de los árboles inducido por la sequía favorece el éxito en la infección por patógenos, conduciendo a una retroalimentación entre defoliación e infección, y a una amplificación de los efectos negativos de la sequía (Dobertin et al. 2007, Linares et al. 2010b).

Los incendios constituyen una de las principales perturbaciones de los sistemas forestales de España y pueden interactuar con los eventos climáticos extremos en detrimento de su resiliencia. En primer lugar, las condiciones climáticas extremas de alta temperatura y baja humedad aumentan los incendios de gran magnitud en términos de extensión e intensidad, coincidiendo con el momento de máximo estrés climático sobre la vegetación (Piñol et al. 1998, Pausas & Fernández-Muñoz 2013). Además, con posterioridad al evento de decaimiento, el combustible susceptible de quemarse aumenta como consecuencia de la acumulación de troncos, ramas y hojas secas. Por tanto, el riesgo de incendios de alta intensidad aumenta en los años posteriores del evento, aunque los parámetros climáticos recuperen los valores promedio.

Finalmente, si las condiciones climáticas extremas se dan posteriormente a un incendio, la recuperación post-fuego puede verse seriamente comprometida. Así pues, la combinación de extremos climáticos debidos a olas de calor o sequía y de incendios incrementa la vulnerabilidad de los bosques, y de hecho puede ser un detonante que provoque que los mecanismos de resiliencia se muestren insuficientes, conduciendo a cambios rápidos en el paisaje vegetal.

■ Recomendaciones para la adaptación

La resiliencia y resistencia de los sistemas forestales ante los episodios climáticos extremos puede favorecerse potenciando los mecanismos estabilizadores que se han mencionado mediante acciones como:

- 1) promover especies o genotipos menos vulnerables a la sequía adecuando su localización a los nuevos escenarios climáticos,
- 2) potenciar una biodiversidad que posibilite la redundancia funcional ante un rango amplio de condiciones climáticas,
- 3) adecuar la estructura del bosque para minimizar los efectos negativos de la competencia por los recursos hídricos,
- 4) favorecer la coexistencia de diferentes clases de edad a escala de rodal o de estados sucesionales a nivel de paisaje,
- 5) potenciar los procesos que mejoran la regeneración y el reclutamiento de nuevos individuos, como por ejemplo la existencia de microhábitats adecuados, de determinadas interacciones bióticas o de estructuras de paisaje que favorezcan la dispersión,
- 6) potenciar las prácticas de conservación de suelos que favorezcan la disponibilidad hídrica,
- 7) implementar acciones para suplir directamente agua en suelos de áreas particularmente vulnerables y de alto valor ecológico e histórico. Obviamente, estas acciones deben condicionarse a las características específicas de los sistemas considerados y de los objetivos de gestión establecidos para ellas (Lloret 2012, Grant et al. 2013).

■ 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
- Ayres MP, Lombardero MJ (2000) Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Forest Ecology and Management* 262:263-286
- Camarero JJ, Bigler C, 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* 262:659-669
- 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
- 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 National Academy of Sciences* 108:1474-1478
- Del Cacho M, Lloret F (2012) Resilience of Mediterranean shrubland to severe drought episode: the role of seed bank and seedling establishment. *Plant Biology* 14:458-466
- Della-Marta P, Haylock MR, Luterbacher J, Wanner H (2007) Doubled length of western European summer heat waves since 1880. *Journal of Geophysical Research* 112:D15103
- Dobertin M, Wermeligen B, Bigler C, Bürgi M, Carron M, Forster B, Gimmi U, Rigling A (2007) Linking increasing drought stress to Scots pine mortality and bark beetle infestations. *The Scientific World Journal* 7(S1):231-239.
- Galiano L, Martínez-Vilalta J, Lloret F (2010) Drought-induced decline of Scots pine stands in Central Pyrenees is mediated by multiple predisposing factors. *Ecosystems* 13:978-991
- Galiano L, Martínez-Vilalta J, Sabaté S, Lloret F (2012) Determinants of drought effects on crown condition and their relationship with depletion of carbon reserves in a Mediterranean holm oak forest. *Tree Physiologist* 32:478-489
- Galiano L, Martínez-Vilalta J, Eugenio M, Granzow de la Cerda I, 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
- Giménez-Benavides J, Alberts M-J, Iriondo JM, Escudero A (2011) Demographic processes of upward range contraction in a long-lived Mediterranean high mountain plant. *Ecography* 34:85-93
- Gómez-Aparicio L, García-Valdés R, Ruíz-Benito P, Zavala MA (2011) Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for forest management under global change. *Global Change Biology* 17: 2400-2414
- González-Aparicio I, Hidalgo J (2011) Dynamically based future daily and seasonal temperature scenarios analysis for the northern Iberian Peninsula. *International Journal of Climatology* 32:1825-1833
- Grant GE, Tague CL, Allen CD (2013) Watering the forest for trees: an emerging priority for managing water in forest landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11:314-321
- Hampe A, Petit RJ (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8:461-467
- Hereş A-M, Martínez-Vilalta J, Claramunt López 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
- Kohler M, Sohn J, Nägele G, Bauhus J (2010) Can drought tolerance of Norway spruce (*Picea abies* (L) Karst) be increased through thinning? *European Journal of Forest Research* 129:1109-1118
- Le Conte Y, Navajas M (2008) Climate change: impact on honey bee populations and diseases. *Révue Scientifique et technique-Office International des Epizooties* 27:499-510
- Linares JC, Camarero JJ, Carreira JA (2010a) 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, Camarero JJ, Bowker MA, Ochoa V, Carreira JA (2010b) Stand-structural effects on *Heterobasidion abietinum*-related mortality following drought events in *Abies pinsapo*. *Oecologia* 164:1107-1119
- 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, Keeling E, Sala A (2011) Tree resilience after successive low-growth episodes in ponderosa pine old forests. *Oikos* 120:1909-1920
- 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
- Lloret F (2012) Vulnerabilidad y resiliencia de ecosistemas forestales frente a episodios extremos de sequía. *Ecosistemas* 21:85-90
- Logan JA, Régnière, J, Powell, JA (2003) Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers Ecology Environment* 1:130-137

- Martínez-Vilalta J, Lloret F, Breshears DD (2012) Drought-induced forest decline: causes, scope and implications. *Biology Letters* 12:689-691
- Matías L, Zamora R, Castro J (2012) Sporadic rainy events are more critical than increasing of drought intensity for woody species recruitment in a Mediterranean community. *Oecologia* 169:833-844
- McDowell NG, Adams HA, Bailey JD, Hess M, Kolb TE (2006) Homeostatic maintenance of ponderosa pine gas exchange in response to stand density changes. *Ecological Applications* 16:1164-1182
- Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, Mathesius, U, Poot P, Purugganan MD, Richards CL, Valladares F, van Kleunen M (2011) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* 15:684-692
- Okuyama T, Holland, J (2008) Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. *Ecology Letters* 11:208-216
- Pausas JG, Fernández-Muñoz S (2013) Fire regime changes in the Western Mediterranean Basin: from fuel-limited to drought-driven fire regime. *Climatic Change* 110:215-226
- Peñuelas J, Filella I, Lloret F, Piñol J, Rodà F, Siscart D (2000) Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phyllirea latifolia*. *Biologia Plantarum* 43:47-53
- Rabasa SG, Gutiérrez D, Escudero A (2009) Temporal variation in the effect of habitat fragmentation on reproduction of the Mediterranean shrub *Colutea hispanica*. *Plant Ecology* 200:241-254.
- Sánchez ME, Caetano P, Ferraz J, Trapero A (2002) Phytophthora disease of *Quercus ilex* in south-western Spain. *Forest Pathology* 32:5-18
- Sánchez E, Domínguez M, Romera R, López de la Franca N, Gaertner MA, Gallardo C, Castro M (2011) Regional modeling of dry spells over the Iberian Peninsula for present climate and climate change conditions. *Climatic Change* 107:625-634
- Sánchez-Salguero R, Navarro-Cerrillo RM, Swetnam TW, Zavala MA (2012) 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
- Sangüesa-Barreda, G., Linares, J.C., Camarero, J.J. 2012. Mistletoe effects on Scots pine decline following drought events: insights from within-tree spatial patterns, growth and carbohydrates. *Tree Physiologist* 32:585-598.
- Suarez ML, Kitzberger T (2010) Differential effects of climate variability on forest dynamics along a precipitation gradient in northern Patagonia. *Journal of Ecology* 98:1023-1034
- van Mantgem PJ, Stephenson NL (2007) Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest. *Ecology Letters* 10:909-916
- van Mantgem PJ, Stephenson NL, Byrne JC, *et al.* (2009) Widespread increase of tree mortality rates in the Western United States. *Science* 323:521-524
- Vayreda J, Martínez-Vilalta J, Gracia M, Retana J (2012) Recent climate changes interact with stand structure and management to determine changes in tree carbon stocks in Spanish forests. *Global Change Biology* 18:1028-1041
- 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