

PASADO, PRESENTE Y FUTURO DE LOS BOSQUES DE MONTAÑA (II): RESPUESTA DEL CRECIMIENTO RADIAL FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO

ÁLVARO RUBIO-CUADRADO¹, JESÚS JULIO CAMARERO²,
GABRIEL SANGÜESA-BARREDA^{3,2}, MIREN DEL RÍO⁴, RICARDO RUIZ-PEINADO⁴,
ANDRÉS BRAVO-OVIEDO⁵, LUIS GIL¹, FERNANDO MONTES⁴

RESUMEN

Muchas especies forestales tienen en los ecosistemas de montaña de la Península Ibérica su límite de distribución meridional. Es previsible que estas poblaciones se encuentren entre las más sensibles a los cambios y las perturbaciones del clima. Con el objetivo de conocer la influencia del clima sobre el crecimiento de estas poblaciones, para ver su grado de adaptación y poder tomar las medidas de gestión necesarias para maximizar su resiliencia frente al cambio climático, se han seleccionado distintas masas de 7 especies forestales, situadas todas ellas cerca de sus respectivos límites meridionales de distribución, en cuatro Parques Nacionales de montaña: Picos de Europa, donde se muestreó un bosque mixto de haya (*Fagus sylvatica*), roble albar (*Quercus petraea*) y abedul (*Betula pubescens*); Sierra Nevada, donde se muestrearon repoblaciones de pino silvestre (*Pinus sylvestris*) y masas de origen natural de pino silvestre y rebollo (*Quercus pyrenaica*); Sierra de Guadarrama, donde se muestrearon repoblaciones de pino silvestre; y Aigüestortes i Estany de Sant Maurici donde se muestrearon ecotonos de abeto (*Abies alba*) y pino negro (*Pinus uncinata*). De cada pie muestreado se extrajeron dos testigos con barrena de Pressler y se midieron los crecimientos para ver sus tendencias a lo largo del tiempo, obtener las relaciones crecimiento-clima y reconstruir las liberaciones y la dinámica competitiva. Nuestros resultados muestran que el cambio climático está beneficiando a las poblaciones menos sensibles al aumento de las temperaturas y a las sequías. En Picos de Europa la capacidad competitiva del haya está disminuyendo frente a la del roble, en Sierra Nevada el crecimiento del pino silvestre de repoblación está disminuyendo en las cotas inferiores al contrario que el rebollo y el pino de origen natural, y en Aigüestortes el crecimiento del abeto está aumentando desde los años 80 mientras que el del pino negro se mantiene constante.

Palabras clave: bosque, clima, cambio climático, dinámica, gestión, dendroecología, dendrocronología.

¹ Departamento de Sistemas y Recursos Naturales, Escuela Técnica Superior de Ingeniería de Montes, Forestal y del Medio Natural, Universidad Politécnica de Madrid. Ciudad Universitaria s/n, 28040, Madrid.

² Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Avda. Montañana 1005, 50080, Zaragoza.

³ Departamento de Ciencias Agroforestales, EiFAB, iuFOR-Universidad de Valladolid, Campus Duques de Soria, 42004, Soria.

⁴ INIA, Centro de Investigación Forestal, Departamento de Selvicultura y Gestión de los Sistemas Forestales, Crta. La Coruña km 7.5, 28040, Madrid.

⁵ Departamento de Biogeografía y Cambio Global, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas (MNCN, CSIC).

PAST, PRESENT AND FUTURE OF MOUNTAIN FORESTS (II): RESPONSE OF RADIAL GROWTH TO CLIMATE CHANGE

ABSTRACT

The southern limit of distribution of many forest species is found in the mountain ecosystems of the Iberian Peninsula. These populations may be among the most sensitive to climate change and disturbances. We investigated the influence of climate on the growth of these populations in order to understand their adaptation to the climate and identify the management measures necessary to maximize their resilience to climate change. Different forests of 7 tree species were selected, all located near their respective southern distribution limits within four mountain National Parks: Picos de Europa, where a mixed forest of beech (*Fagus sylvatica*), sessile oak (*Quercus petraea*) and birch (*Betula pubescens*) was sampled; Sierra Nevada, where different forests of planted Scots pine (*Pinus sylvestris*) and natural Scots pine and rebollo oak (*Quercus pyrenaica*) were sampled; Sierra de Guadarrama, where planted Scots pine was sampled; and Aigüestortes and Estany de Sant Maurici where ecotones of fir (*Abies alba*) and mountain pine (*Pinus uncinata*) were sampled. Two cores were extracted from each sampled tree using a Pressler increment borer and the growths were measured to determine their trends over time, obtain climate-growth relationships and reconstruct releases and competition dynamics. Our results show that populations which are less sensitive to rising temperatures and droughts are benefiting from climate change. In Picos de Europa, the competitive capacity of beech is decreasing in comparison to oak. In Sierra Nevada, the growth of planted pine at lower altitudes is decreasing in contrast to that of natural pine and rebollo oak. In Aigüestortes the growth of spruce has been increasing since the 80s while the growth of mountain pine has remained constant.

Keywords: forest, climate, climate change, dynamic, management, dendroecology, dendrochronology.

INTRODUCCIÓN

El clima, y sus variaciones en el tiempo, es uno de los factores que explican la distribución de las especies forestales. Toda alteración climática afectará en mayor o menor medida, en función de su magnitud y de la capacidad de adaptación de las poblaciones, a la dinámica de las masas forestales y a la ecología de las especies. Para la España peninsular las proyecciones sobre el cambio climático pronostican un aumento significativo de las temperaturas, una disminución de las precipitaciones y un aumento de los eventos climáticos extremos como las sequías (JACOB *et al.*, 2014). En la actualidad ya existen evidencias de cambios en el crecimiento y productividad de los bosques (REYER *et al.*, 2014) e incluso de procesos de decaimiento y mortalidad asociados al clima (ALLEN *et al.*, 2010).

Para muchas especies forestales los ecosistemas de montaña de la Península Ibérica son su límite de distribución meridional. De ellas, tres relevantes por su abundancia son el haya, el roble albar y el pino silvestre. La cercanía a sus respectivos límites meridionales de distribución, hace de estos bosques y especies casos de estudio ideales para analizar las relaciones crecimiento-clima. Además, en el caso del pino silvestre, la sensibilidad al clima puede ser más importante en algunas de las masas procedentes de repoblación. Esta especie ha sido una de las más empleadas en España para repoblar (GÓMEZ MENDOZA & MATA OLMO 1992). Las repoblaciones, necesarias para solucionar un problema de desdoblación previo (VALBUENA-CARABAÑA *et al.*, 2010), proporcionan un conjunto de servicios tales como regulación del ciclo del agua, protección frente a la erosión, producción de madera, captura y almacenamiento de CO₂ y, en algunos casos, aumento de la biodiversidad (GÓMEZ-APARICIO *et al.*, 2009; VALBUENA-CARABAÑA *et al.*, 2010; RUIZ-PEINADO *et al.*, 2017). Sin embargo algunas de estas repoblaciones tienen ciertas características en la actualidad que las pueden hacer más vulnerables a las perturbaciones climáticas: escasa altitud, elevada densidad o una posible menor adaptación local debida a un origen de la semilla inadecuado (GIL *et al.*, 2009; BENITO GARZÓN *et al.*, 2011). Conocer las relaciones crecimiento-clima de estas poblaciones permitirá por tanto evaluar

su vulnerabilidad al cambio climático y desarrollar medidas de gestión para aumentar su resiliencia y garantizar los servicios ecosistémicos que proveen (SERRADA *et al.*, 2011; SOHN *et al.*, 2012).

La resiliencia es la capacidad de un ecosistema, comunidad o individuo para recuperarse tras una perturbación (SCHEFFER *et al.*, 2001, FOLKE *et al.*, 2004) o, entendido de una forma más amplia, la capacidad de adaptación a cualquier cambio, sea este transitorio (como por ejemplo una helada tardía o una sequía) o permanente (por ejemplo, un aumento de las temperaturas y una disminución de las precipitaciones). La resiliencia va a depender tanto de factores intrínsecos (genética y fisiología) como extrínsecos (intensidad de la perturbación, competencia, suelo, etc.). Aunque hay estudios que predicen un gran impacto del cambio climático sobre los sistemas forestales (GARCÍA LÓPEZ & ALLUÉ CAMACHO 2010), estos ecosistemas suelen presentar una gran resiliencia y los eventos de mortalidad o decaimiento asociados al clima son, por el momento, aislados (ALLEN *et al.*, 2010) o afectan sólo a árboles individuales (BIGLER *et al.*, 2007). En cualquier caso, una gestión adecuada puede aumentar la resiliencia y mejorar la adaptación de las masas forestales al cambio climático (COTILLAS *et al.*, 2009).

En este trabajo utilizamos la dendrocronología, la ciencia encargada de la datación, medición y análisis de los anillos de crecimiento de las especies leñosas (FRITTS 1976), para estudiar la influencia del clima en el crecimiento, las perturbaciones pasadas y los cambios en la capacidad competitiva de las especies. Para ello, hemos seleccionado cuatro Parques Nacionales de montaña. Los sistemas y especies muestreados en cada uno de los parques son los siguientes:

- Picos de Europa: bosques mixtos de haya (*Fagus sylvatica* L.), roble albar (*Quercus petraea* Liebl.) y abedul (*Betula pubescens* L.).
- Sierra Nevada: repoblaciones de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y masas de origen natural de pino silvestre y rebollo (*Quercus pyrenaica* Willd.).
- Sierra de Guadarrama: repoblaciones de pino silvestre.

- Aigüestortes i Estany de Sant Maurici: ecotonos subalpinos de abeto (*Abies alba* Mill.) y pino negro (*Pinus uncinata* Ram.).

El abeto, el haya, el roble albar, el pino silvestre, el pino negro y el abedul se encuentran en España en su límite geográfico meridional. En cuanto al rebollo, aunque la Península Ibérica es el centro de su distribución, tiene en Sierra Nevada una de sus poblaciones más meridionales. Por tanto, es previsible que las poblaciones estudiadas se encuentren entre las más sensibles de sus respectivas especies. El objetivo de este trabajo es conocer la influencia actual y pasada del clima sobre el crecimiento de estas poblaciones para ver su grado de adaptación y poder tomar en su caso las medidas de gestión necesarias para maximizar su resiliencia frente al cambio climático.

MATERIAL Y MÉTODOS

Áreas de estudio

En Picos de Europa el área de estudio comprende un bosque mixto, de origen natural, irregular, de haya, roble albar y abedul, localizado entre las coordenadas 43° 8' 59" y 43° 10' 29" N y 4° 58' 48" y 5° 2' 40" O. La altitud de las parcelas se sitúa entre los 901 y los 1.592 m. El haya es la especie más abundante, los robles son en general de gran tamaño y se encuentran dispersos y el abedul se encuentra únicamente en las turberas de las zonas más altas. El abedul es una especie colonizadora de luz, el haya es tolerante a la sombra y el roble albar presenta características intermedias (RUIZ DE LA TORRE 2006). El área basimétrica media del bosque fue de 50 m² ha⁻¹, con valores medios para cada especie de 38, 25 y 21 m² ha⁻¹, respectivamente para haya, roble y abedul (medias calculadas para cada especie teniendo en cuenta solo aquellas parcelas muestreadas en las que aparece cada una de ellas). La zona de estudio ha estado poco intervenida durante el último siglo, siendo las leñas y el pastoreo los únicos aprovechamientos de importancia.

En Sierra Nevada la zona de estudio se distribuye por cuatro localidades de Granada: Aldeire, Cañar, Jérez del Marquesado y San Jerónimo (ALD, CAN, JER y SJE de aquí en adelante), con coordenadas 37° 7'

43", 36° 58' 15", 37° 9' 53" y 37° 5' 47" N y 3° 2' 54", 3° 24' 45", 3° 12' 48" y 3° 27' 34" O, respectivamente. En las cuatro localidades la masa principal es de pino silvestre repoblado a mediados del siglo XX con semilla procedente de Sierra de Guadarrama (MESA GARRIDO 2016), dentro de la cual se encuentran algunos ejemplares dispersos de rebollo. En SJE hay además dos masas de origen natural, una de *P. sylvestris* ssp. *nevadensis* (CEBALLOS & RUIZ DE LA TORRE 1971) y otra de rebollo. El área basimétrica media de las masas de pino de repoblación, pino de origen natural y rebollo fue de 30, 22 y 31 m² ha⁻¹ respectivamente. El pino de repoblación, el pino de origen natural y el rebollo se muestrearon a lo largo de un rango altitudinal de 486, 507 y 293 m, respectivamente. La altitud del muestreo realizado oscila entre los 1.445 y 2.163 m.

En Sierra de Guadarrama se han estudiado varias masas de pino silvestre localizadas en Segovia, repobladas a lo largo de la segunda mitad del siglo XX, y distribuidas entre las coordenadas 40° 47' 54" y 41° 1' 50" N y 3° 52' 53" y 4° 7' 47" O. El área basimétrica media es de 33 m² ha⁻¹. La altitud del muestreo oscila entre los 1.499 y 1.810 m.

En Aigüestortes i Estany de Sant Maurici se han estudiado catorce ecotonos, ocho en la zona oriental (Espot) y seis en la occidental (Boi), situados en la provincia de Lérida a una latitud de entre 42° 32' 32" y 42° 37' 45" 'N y longitud entre 0° 51' 01" y 1° 05' 41" E. El área basimétrica media de pino negro y abeto fue de 16 y 15 m² ha⁻¹. La altitud de las parcelas se sitúa entre los 1.605 y 1.963 m. La mitad de los ecotonos estudiados se sitúan dentro del área de protección del parque nacional y la otra mitad en zonas próximas y similares del área periférica.

Las altitudes se obtuvieron a partir del Modelo Digital del Terreno del PNOA (Instituto Geográfico Nacional) con una resolución espacial de 25 m.

Muestreos de campo

Los trabajos de campo se realizaron entre los años 2014 y 2016. En los Parques Nacionales de Picos de Europa, Sierra Nevada y Sierra de Guadarrama se hizo un muestreo sistemático en los vértices de una malla cuadrada de 250 m. En estos parques se mues-

trearon 103, 154 y 41 parcelas respectivamente, todas ellas circulares y de 8 m de radio. Las parcelas se inventariaron mediante la toma de imágenes estereoscópicas hemisféricas con ForeStereo, para obtener el área basimétrica (SÁNCHEZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2016), y en cada una de ellas se extrajeron, en el pie dominante o codominante de cada especie más cercano al centro, dos testigos de madera con barrena de Pressler a una altura de 1,3 m. Por otro lado, en el P. N. de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici se muestreó en cada ecotono una parcela cuadrada de 20 m x 20 m en la que se barrenaron todos los árboles. En total se extrajeron muestras en 92 hayas, 34 robles albares y 11 abedules en Picos de Europa, en 135 pinos de repoblación, 7 de origen natural y 22 rebollos en Sierra Nevada, en 41 pinos de repoblación en Sierra de Guadarrama y en 98 abetos y 163 pinos negros en Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. El escaso número de pinos de origen natural muestreados en Sierra Nevada se debe a que ocupan una superficie pequeña, se buscó minimizar el daño en esta población relictiva y se evitó muestrear las zonas de pinar natural joven por su posible mezcla genética con el pinar de repoblación (ROBLEDO-ARNUNCIO *et al.*, 2009).

Datos climáticos

Para cada uno de los Parques Nacionales se han usado los datos interpolados de precipitación y temperatura proporcionados por la Climatic Research Unit (CRU) (HARRIS *et al.*, 2014). Estos datos tienen una resolución espacial de 0,5°, han pasado controles de calidad y están disponibles para todos los años desde 1901 hasta la actualidad. Las coordenadas de los puntos de la malla utilizados son 42,5°-43,0° N y 5,0°-5,5° O en Picos de Europa, 37,0°-37,5° N y 3,0°-3,5° O en Sierra Nevada, 40,5°-41,0° N y 3,5°-4,0° O en Sierra de Guadarrama y 42,5°-43,0° N y 0,5°-1,0° E en Aigüestortes. Para estudiar la tendencia del clima se han calculado las regresiones lineales de la temperatura media y la precipitación anual para cada uno de los Parques Nacionales estudiados.

Datos dendrocronológicos

Las muestras se montaron sobre soportes de madera y se lijaron hasta que los anillos de crecimiento

se distinguieron claramente. Posteriormente se dataron los anillos de crecimiento de forma visual y se midieron con una precisión de 0,01 mm mediante un medidor semiautomático Lintab y el programa TSAP-Win (Rinntech, Heidelberg, Alemania). Finalmente, las dataciones se validaron usando el programa COFECHA (HOLMES 1997).

A partir de las mediciones de las muestras, se calcularon las series de crecimientos anuales medios a nivel de árbol y posteriormente se transformaron estos crecimientos radiales en incrementos en área basimétrica (IAB), ya que esta variable captura mejor las tendencias del crecimiento (BIONDI & QEADAN 2008). El IAB se calculó según la siguiente función:

$$IAB = \pi(r_t^2 - r_{t-1}^2) \quad (1)$$

donde r_t y r_{t-1} son el radio del fuste al final y en el inicio del periodo vegetativo del año t .

Para el cálculo de la edad de los pies muestreados primero se estimó la distancia entre el último anillo de la muestra y la médula siguiendo a ROZAS (2003) y después se estimó el número de anillos ausentes suponiendo un crecimiento constante igual al crecimiento medio de los cinco anillos más cercanos.

Relaciones crecimiento-clima

Para determinar los factores climáticos que influyen sobre el crecimiento se han eliminado sus tendencias a largo plazo a través de un procedimiento de doble estandarización mediante el paquete *dplR* (BUNN *et al.*, 2016) del programa estadístico R (R CORE TEAM 2016). Primero se ha ajustado una función exponencial negativa a los datos brutos de crecimiento radial y después se han ajustado funciones polinómicas (*splines*). La autocorrelación de los residuos resultantes se ha eliminado mediante un modelo autorregresivo de orden 1. Por último, se ha calculado la serie media de los residuos (cronología maestra) para cada especie y área de estudio. Las relaciones crecimiento-clima se han calculado mediante los coeficientes de correlación de Pearson entre las series mensuales del clima y las cronologías maestras. Estos

coeficientes se han calculado entre octubre del año previo al crecimiento estudiado y noviembre del año del crecimiento, ya que el clima del año previo puede influir en el crecimiento del siguiente año (ROZAS 2001a) y éste se puede alargar hasta noviembre (PÉREZ-DE-LIS *et al.*, 2017). En el Parque Nacional Picos de Europa las correlaciones entre el crecimiento de las distintas especies y el clima se han calculado para todo el periodo con datos disponibles (1901-2013). Por el contrario, en Sierra Nevada, al compararse masas jóvenes procedentes de repoblación (con edades entre los 46 y 73 años a 1,30 m), con masas de origen natural y edades superiores al siglo, las correlaciones se han calculado para el periodo común 1975-2014, evitando los primeros años de crecimiento cuando las relaciones con el clima pueden ser diferentes. Por último, se han comparado las correlaciones con el clima de las repoblaciones de Sierra de Guadarrama con las de Sierra Nevada. Algunas de las repoblaciones de Sierra de Guadarrama son muy recientes y con series de crecimientos cortas. Por ello, en esta comparación se ha usado para el cálculo de las correlaciones la serie completa de crecimientos: 1943-2014 para Sierra Nevada y 1972-2015 para Sierra de Guadarrama.

Reconstrucción de las liberaciones y la dinámica competitiva en Picos de Europa

En el P.N. Picos de Europa se estudiaron además las liberaciones de todos los árboles muestreados. Una liberación es un aumento repentino en el crecimiento radial producido por una disminución de la competencia (ALTMAN *et al.*, 2014). El estudio se realizó usando el paquete *TRADER* (ALTMAN *et al.*, 2014) de R y el método propuesto por SPLECHTNA *et al.* (2005), el cual reduce el número de falsas liberaciones. Este método se compone de dos pasos. Primero se calcula, para cada anillo de cada árbol, el crecimiento medio en los 10 años anteriores (M_1) y en los 10 siguientes (M_2) para obtener el porcentaje de cambio (%C) en el crecimiento (NOWACKI & ABRAMS 1997):

$$\%C = [(M_2 - M_1) / M_1] * 100 \quad (2)$$

Solo se seleccionaron como candidatos para ser considerados liberaciones los valores de %C supe-

riores al 50%. En segundo lugar, se estandarizaron los cambios en el crecimiento candidatos para eliminar la influencia de la edad, del tamaño y de otras variables. Para ello se utiliza una función de la línea límite para cada especie (ver BLACK & ABRAMS 2003). Se consideraron liberaciones aquellos candidatos con un aumento relativo del crecimiento superior al 20% de la línea límite. El cálculo de la función de la línea límite requiere una gran cantidad de datos por lo que sólo se calculó para el haya. Para el roble se usó la función propuesta por ALTMAN *et al.* (2013). Las funciones utilizadas fueron las siguientes:

$$y_{haya} = -0,01825 + 5,28364e^{-0,83170x} \quad (3)$$

$$y_{roble} = 5,0067e^{-0,664x} \quad (4)$$

donde y_{haya} e y_{roble} son las líneas límite del haya y el roble y x es el crecimiento medio de los 10 años anteriores a cada anillo (BLACK & ABRAMS 2004). Como en la literatura no hay una función disponible para el abedul, para esta especie usamos directamente el porcentaje de cambio en el crecimiento (%C) para detectar las liberaciones.

Para saber si las liberaciones están relacionadas con perturbaciones externas que hayan afectado al crecimiento de los árboles, pudiendo causar la muerte de algunos de ellos, se calcularon aquellos años en los que al menos el 60% de los árboles mostraron una caída del IAB de al menos el 60% respecto a la media de los cuatro años anteriores (SCHWEIN-GRUBER *et al.*, 1990).

También se calculó la evolución del índice de ventaja competitiva (VC) (RUBIO-CUADRADO *et al.*, 2018b) del roble sobre el haya a lo largo del tiempo. Éste índice se basa en la premisa de que, para árboles de una misma especie que crecen en unas condiciones similares, un mayor valor del IAB implica más capacidad competitiva (WEBER *et al.*, 2008). Con este índice se extrae la señal específica (no común) de cada especie para analizar sus diferencias en la respuesta a un mismo clima. Para ello se utilizaron las series de IAB, pero solo una vez que han pasado 10 años desde la primera liberación para evitar el uso de datos de árboles dominados y reducir la señal debida a la competencia. Primero se

obtiene la serie suavizada de IAB (*IABs*) para cada árbol mediante el cálculo de medias móviles con un intervalo de 10 años, ya que interesan las tendencias a largo plazo. En segundo lugar, se cuenta para cada especie y año el número de series suavizadas que aumentan de valor, es decir, para un año t se cuentan todas las series de una misma especie en las que $IABs_t > IABs_{t-1}$. Esta cuenta se transforma posteriormente en porcentajes (series que aumentan respecto al total de series) para cada especie y año, obteniendo así la capacidad competitiva (*CC*) de cada especie. Por último se obtiene la ventaja competitiva del roble sobre el haya restando las capacidades competitivas de ambas especies:

$$VC = CC_{\text{roble}} - CC_{\text{haya}} \quad (5)$$

Valores positivos de *VC* indican una ventaja competitiva del roble sobre el haya y viceversa. Para ver la tendencia a lo largo del tiempo se ha calculado la regresión lineal del *VC* con los intervalos de confianza del 95%.

Influencia de la altitud en la tendencia del crecimiento en Sierra Nevada

Para analizar las tendencias del crecimiento en función de la altitud en cada una de las formaciones muestreadas en el Parque Nacional Sierra Nevada, se usaron modelos lineales del IAB con interacción entre el año y la altitud. La altitud se transformó en una variable *dummy*, tomando valor 0 para altitudes inferiores a la media y 1 para las superiores. Se realizó la transformación logarítmica del IAB [$\log(IAB+1)$] del pino de repoblación y del rebollo debido a que ambos mostraron una distribución Gamma para esta variable. El modelo se calculó para el periodo común 1975-2014.

Comparación entre las repoblaciones de pino de Sierra de Guadarrama y Sierra Nevada

Sabiendo que el pino silvestre de Sierra Nevada se repobló con semilla procedente de Sierra de Guadarrama (MESA GARRIDO 2016), se evaluó si esto afecta de alguna manera al vigor de estas repoblaciones. Para ello se compararon los datos de IAB de los pinos de repoblación del P.N. Sierra Nevada

con los del P.N. Sierra de Guadarrama. Debido a las diferentes edades de las repoblaciones y al efecto de esta variable sobre el crecimiento, todas las series de IAB se ordenaron en función de la edad (calculada a 1,3 m). Las diferencias en el IAB entre ambos Parques Nacionales se evaluaron mediante la prueba *U* de Mann-Whitney. Para ver la tendencia del crecimiento a lo largo del tiempo se calculó una regresión lineal del IAB con los intervalos de confianza del 95%. Para este cálculo no se consideraron los primeros 15 años, durante los cuales la tendencia se asemeja a la de una función logística.

RESULTADOS

Evolución del clima

A lo largo del siglo XX la temperatura ha aumentado significativamente en los cuatro Parques Nacionales estudiados (Figura 1) y la precipitación ha disminuido significativamente en Sierra Nevada. En Picos de Europa, Sierra Nevada y Aigüestortes la precipitación no ha mostrado ninguna tendencia.

Relaciones crecimiento-clima en Picos de Europa

El haya se muestra como la especie más sensible a las variables climáticas, con correlaciones significativas con las temperaturas de abril y octubre y las precipitaciones de abril y junio (Figura 2). El roble albar tiene correlaciones significativas con las temperaturas de marzo y con las precipitaciones de junio mientras que el abedul no presenta ninguna correlación significativa. Las correlaciones significativas entre las temperaturas y los crecimientos son negativas en todos los casos (a mayor temperatura menor es el crecimiento) mientras que entre las precipitaciones y los crecimientos son positivas.

Liberaciones y dinámica competitiva en Picos de Europa

En las series de crecimientos del haya y el abedul se encontraron grandes caídas del crecimiento en los años 1923, 1945 y 1995 en el haya y en 1923, 1945, 1947, 1962, 1995, 1997 y 2006 en el abedul. En estos años al menos el 60% de los árboles mostraron una caída del

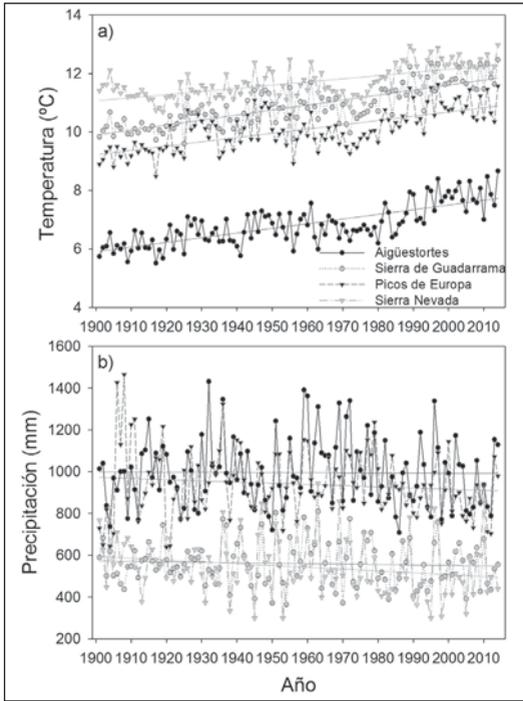


Figura 1. Tendencias de la temperatura media anual (a) y de la precipitación total (b) en los cuatro Parques Nacionales estudiados. Las regresiones lineales ajustadas a la temperatura tienen una pendiente altamente significativa en todos los casos ($P < 0,001$), pero en las regresiones ajustadas a la precipitación solo es significativa la pendiente en Sierra Nevada ($P = 0,022$).

Figure 1. Climatic trends of annual mean temperature (a) and total precipitation (b) in the four National Parks studied. The slope of the simple regressions fitted to temperature are highly significant in all cases ($P < 0.001$), but the slope of the regressions fitted to precipitation is significant only in Sierra Nevada ($P = 0.022$).

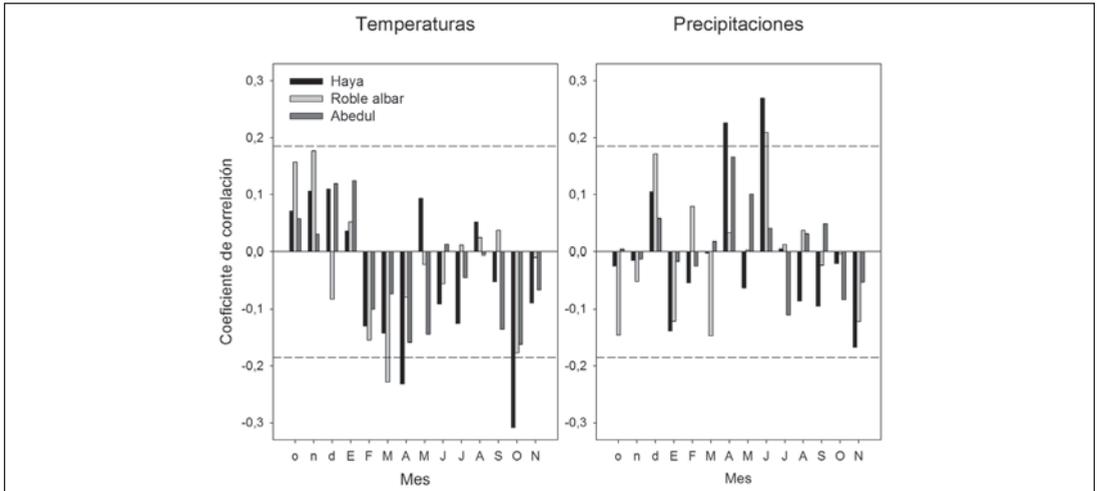


Figura 2. Relaciones crecimiento-clima en Picos de Europa basadas en los coeficientes de Pearson, calculados relacionando las cronologías maestras de cada especie con la temperatura media mensual y la precipitación total mensual para el periodo 1901-2013. Las correlaciones se calcularon entre octubre del año previo y noviembre del año del crecimiento considerado (los meses con letras en minúscula corresponden al año previo). Las líneas discontinuas horizontales indican las correlaciones significativas ($P < 0,05$).

Figure 2. Climate-growth relationships in Picos de Europa based on Pearson coefficients, calculated by relating master chronologies of each species to monthly mean temperature and total precipitation for the period 1901-2013. Correlations were calculated from the previous October to November of the growth year considered (months with lowercase letters correspond to the previous year). Horizontal dashed lines indicate significant correlations ($P < 0.05$).

IAB de al menos el 60% respecto a la media de los cuatro años anteriores. En el roble albar no se encontró ningún año con estas características. Es precisamente en los 10 años siguientes a estas caídas del crecimiento, cuando se producen la mayoría de las liberaciones en el haya, fundamentalmente tras los años 1923 y 1945 (Figura 3). En 1930 y 1950 el 14% y el 19% de las hayas muestreadas presentaron liberaciones. En roble albar y abedul el número de liberaciones fue menor y menos concentrado en el tiempo.

A lo largo del siglo XX se han ido alternando periodos ventajosos para una u otra especie, siendo un 46% de los años favorables para el roble y un 54% favorables para el haya (Figura 4). Sin embargo, la

ventaja competitiva muestra una tendencia creciente significativa, y la mayoría de los periodos ventajosos para el roble se encuentran a partir de los años 60 del siglo XX.

Relaciones crecimiento-clima e influencia de la altitud en Sierra Nevada

En general el crecimiento del pino y el rebollo fue mayor cuando se dieron temperaturas templadas durante el invierno previo al crecimiento (diciembre-febrero) y altas al final del periodo vegetativo (septiembre) (Figura 5). Los años con una primavera lluviosa se dieron mayores crecimientos en los

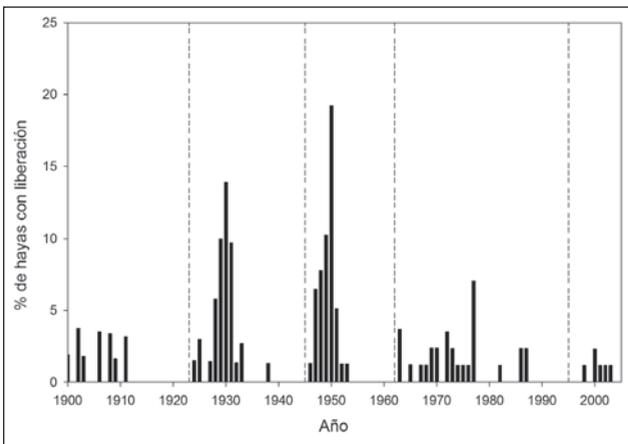


Figura 3. Liberaciones del crecimiento detectadas en el haya durante el siglo XX en Picos de Europa. Los años característicos por el bajo crecimiento 1923, 1945, 1962 y 1995 están marcados con líneas discontinuas verticales.

Figure 3. Growth releases detected in beech during the 20th century in Picos de Europa. The negative pointer years 1923, 1945, 1962 and 1995 are highlighted with dashed vertical lines.

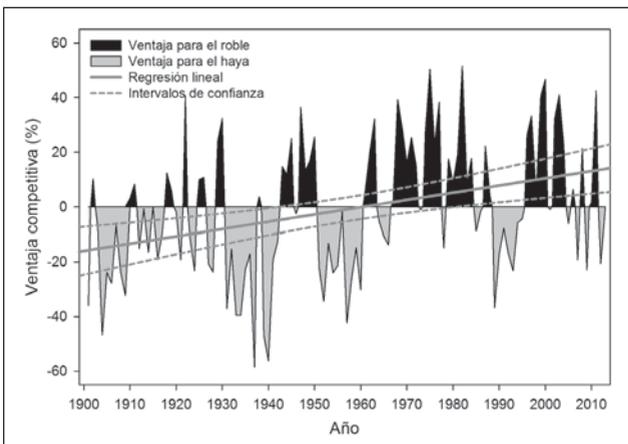


Figura 4. Ventaja competitiva (VC) del roble sobre el haya en Picos de Europa desde 1901 a 2013. La regresión lineal tiene una pendiente significativa del 26% ($P < 0,001$).

Figure 4. Competitive advantage (CA) of oak over beech in Picos de Europa from 1901 to 2013. The linear regression has a significant slope of 26% ($P < 0.001$).

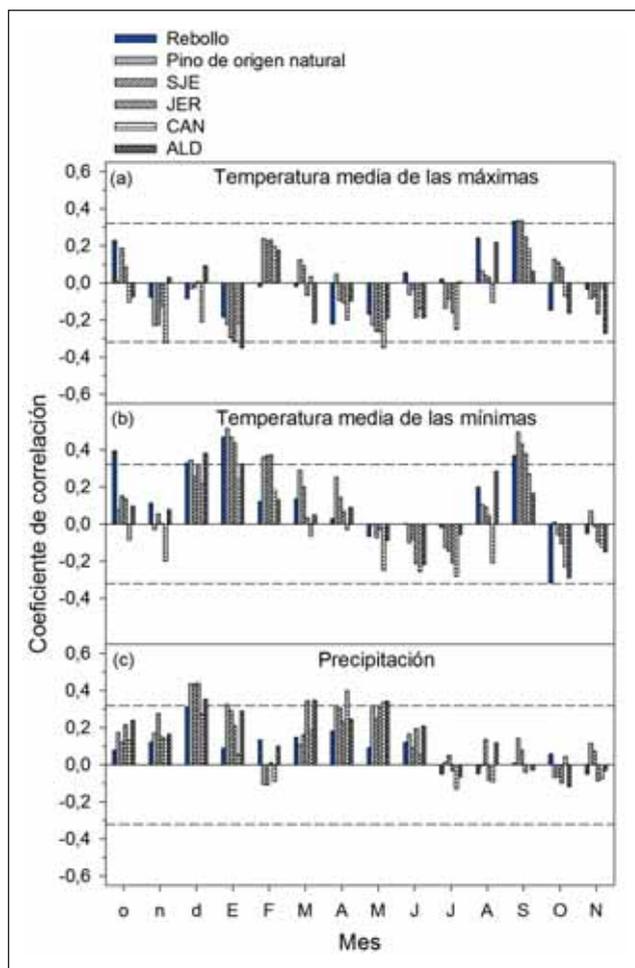


Figura 5. Coeficientes de correlación de Pearson para el rebollo, el pino de origen natural y los cuatro sitios con pino de repoblación (SJE, JER, CAN y ALD) de Sierra Nevada, relacionando las cronologías maestras de cada sitio y especie y las variables climáticas mensuales (a, temperatura media de las máximas; b, temperatura media de las mínimas; c, precipitación total) para el periodo 1975-2014. Las líneas discontinuas muestran los umbrales de significación para $P < 0,05$. El periodo considerado cubre desde octubre del año previo (con letras minúsculas) a noviembre del año de formación del anillo.

Figure 5. Pearson's correlation coefficients for oak, natural pine and the four pine plantation sites (SJE, JER, CAN and ALD) of Sierra Nevada, relating the master chronologies of each site and species and monthly climatic variables (a, mean maximum temperature; b, mean minimum temperature; c, total precipitation) for the period 1975-2014. The dashed lines show the 0.05 significance thresholds. The temporal window covers the period from October of the previous year (abbreviated by lowercase letters) up to November of the year of tree-ring formation.

pinos, especialmente en el caso de los repoblados, mientras que los pinos de origen natural fueron más sensibles (con relaciones directas) a las temperaturas mínimas de enero y septiembre del año del crecimiento. Además, el crecimiento de los pinos repoblados estuvo inversamente relacionado con las temperaturas máximas del otoño e invierno previos al crecimiento (noviembre y enero) y de la primavera del año del crecimiento (mayo).

Los crecimientos de los pinos de repoblación muestran una tendencia creciente, con el tiempo, a altas altitudes y decreciente a bajas altitudes, mientras que los pinos de origen natural muestran el patrón

opuesto (Tabla 1 y Figura 6). El rebollo tiene una tendencia positiva del IAB con el tiempo y ésta no tiene una interacción significativa con la altitud.

Diferencias en la respuesta al clima del pinar de repoblación en Sierra de Guadarrama y Sierra Nevada

El crecimiento del pinar de repoblación en Sierra de Guadarrama está inversamente relacionado con las temperaturas medias de octubre del año previo al crecimiento y de junio y julio del año del crecimiento, mientras que el crecimiento del pinar repoblado de

	Rebollo	Pino natural	Pino repoblado
(Intercepto)	-12,537 (5,826) *	-1.475,742 (381,919) ***	18,952 (2,717) ***
Altitud (superior)	-12,403 (7,852)	2.819,236 (475,053) ***	-30,261 (3,985) ***
Año	0,008 (0,002) **	0,753 (0,191) ***	-0,008 (0,001) ***
Altitud (superior) × Año	0,006 (0,004)	-1,400 (0,238) ***	0,015 (0,002) ***
R ² del modelo	0,361	0,338	0,014

Tabla 1. Coeficientes de regresión con el error típico entre paréntesis y R² ajustado para los modelos lineales del incremento en área basimétrica (IAB) para el rebollo, pino silvestre de origen natural y pino silvestre de repoblación de Sierra Nevada. La altitud ha sido transformada en una variable *dummy* (toma valor 0 para altitudes por debajo de la media y 1 para el resto). «×» indica interacción. Todos los modelos son altamente significativos ($P < 0,001$). Niveles de significación: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ y *** $P < 0,001$, respectivamente.

Table 1. Regression coefficients (standard errors are shown in parentheses) and adjusted R² for the linear models of basal area increment (BAI) for rebollo oak, natural Scots pine and planted Scots pine of Sierra Nevada. Altitude was transformed into a dummy variable (is 0 for altitudes lower than the average and 1 for the rest). «×» indicates interactions. All models are highly significant ($P < 0,001$). Significance levels: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ and *** $P < 0,001$, respectively.

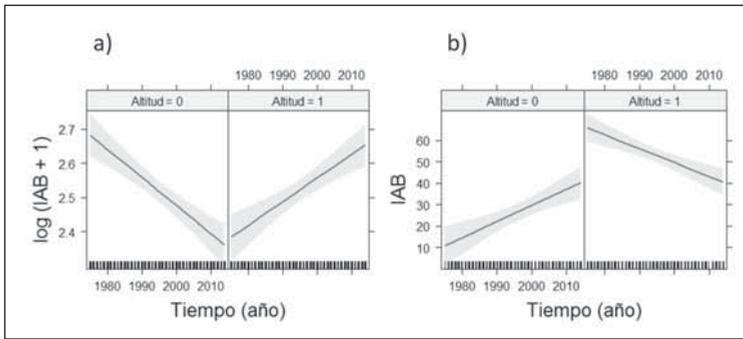


Figura 6. Efectos de las interacciones entre año y altitud sobre el crecimiento radial (IAB) para los pinos de repoblación (a) y los de origen natural (b) de Sierra Nevada. La altitud se transformó en una variable *dummy* (toma valor 0 para altitudes por debajo de la media y valor 1 para el resto). Las bandas sombreadas indican los intervalos de confianza (95%). La posición de los datos a lo largo del eje x está indicada con marcas verticales.

Figure 6. Effects of the interactions between year and altitude on radial growth (BAI) for planted (a) and natural pines (b) of Sierra Nevada. Altitude was transformed into a dummy variable (is 0 for altitudes lower than the average and 1 for the rest). Shaded bands indicate the confidence intervals (95%). Positions of the data along x axis are denoted by tick marks.

Sierra Nevada no muestra relaciones significativas con la temperatura media, salvo en noviembre (Figura 7). Por otro lado las precipitaciones de verano están directamente relacionadas con el crecimiento del pinar repoblado en Sierra de Guadarrama, y las de primavera, con el crecimiento en Sierra Nevada.

Los crecimientos del pino de repoblación en Sierra de Guadarrama son significativamente superiores a los de Sierra Nevada (Figura 8). Sin embargo la tendencia, tras los primeros 15 años, es decreciente con

la edad en Sierra de Guadarrama pero se mantiene constante en Sierra Nevada (Figura 8b).

Crecimiento en ecotonos subalpinos de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici

Desde los años 60 el establecimiento de nuevos brinzales de abeto es superior al del pino negro (Figura 9). Por el contrario, el crecimiento (IAB) del abeto sufre una caída en los años 60 pero a partir de me-

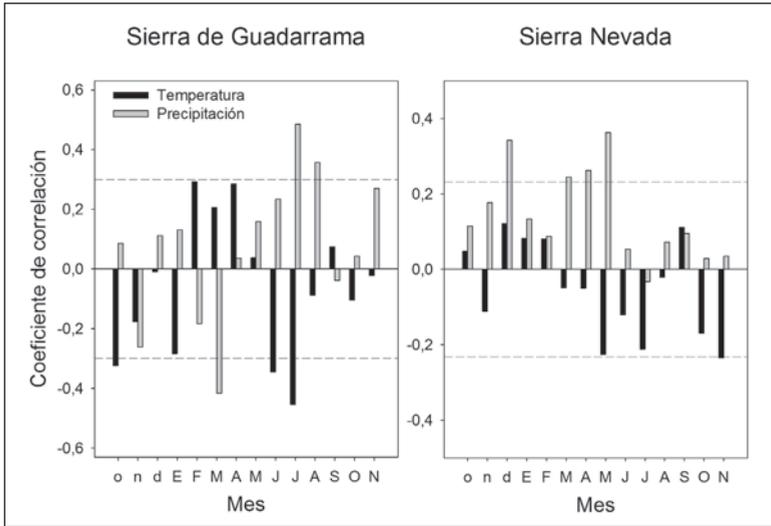


Figura 7. Comparación de las relaciones crecimiento-clima en los pinares de repoblación de Sierra de Guadarrama (para el periodo 1972-2015) y Sierra Nevada (para el periodo 1943-2014), basadas en los coeficientes de Pearson entre las cronologías maestras y la temperatura media mensual y la precipitación total mensual. Las correlaciones se calcularon entre octubre del año previo y noviembre del año del crecimiento considerado (los meses con letras en minúscula corresponden al año previo). Las líneas discontinuas horizontales indican las correlaciones significativas ($P < 0,05$).

Figure 7. Comparison of climate-growth relationships in planted pines of Sierra de Guadarrama (for the period 1972-2015) and Sierra Nevada (for the period 1943-2014), based on Pearson coefficients between masters chronologies and monthly mean temperature and total precipitation. Correlations were calculated from the previous October through to November of the growth year considered (months with lowercase letters correspond to the previous year). Horizontal dashed lines indicate significant correlations ($P < 0,05$).

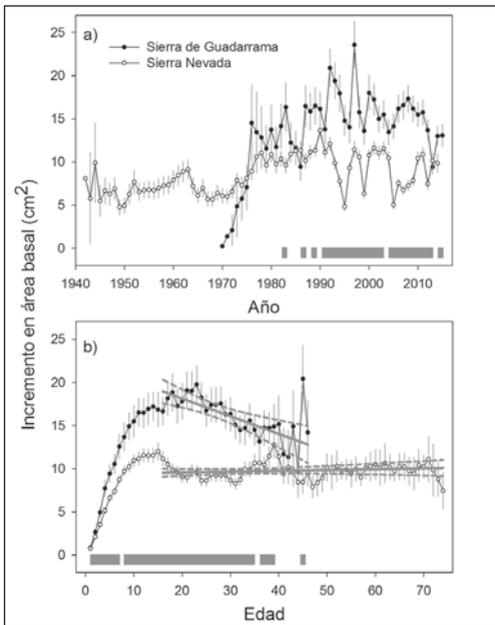


Figura 8. IAB y error típico de los pinares de repoblación de Sierra de Guadarrama y Sierra Nevada en función del año en el que se produjo el crecimiento (a) y en función de la edad (b). Las barras grises horizontales indican los años en los que las diferencias entre sitios son significativas ($P < 0,05$). En b están representadas las rectas de regresión (líneas continuas) con sus intervalos de confianza del 95% (líneas discontinuas) a partir de los 15 años de edad. La pendiente de la regresión es significativa en Sierra de Guadarrama ($P < 0,001$) pero no en Sierra Nevada.

Figure 8. BAI and standard error of the planted pine of Sierra de Guadarrama and Sierra Nevada according to year of tree-ring formation (a) and the age (b). Grey horizontal bars indicate the years with significant differences ($P < 0.05$) between sites. In b are represented the regression lines (solid lines) with their 95% confidence intervals (dashed lines) from 15 years of age. The slope of the regression is significant in Sierra de Guadarrama ($P < 0.001$) but it is not significant in Sierra Nevada.

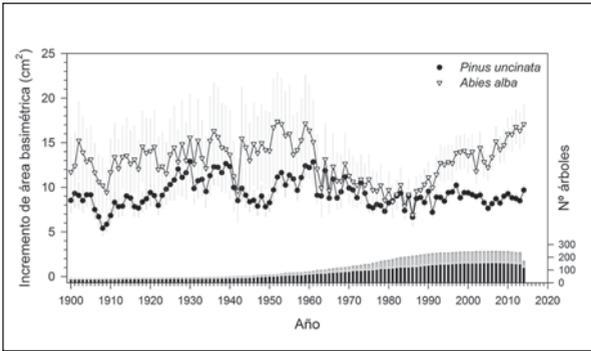


Figura 9. Evolución desde 1900 del IAB (medias y errores típicos) de pino negro (*Pinus uncinata*) y abeto (*Abies alba*) muestreados en ecotonos subalpinos del P.N. de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. Las barras muestran el número de árboles muestreados cada año (eje y, a la derecha).

Figure 9. Evolution of BAI since 1900 (mean values and standard errors) of mountain pine (*Pinus uncinata*) and silver fir (*Abies alba*) sampled in subalpine ecotones of the «Aigüestortes i Estany de Sant Maurici» National Park. Bars correspond to the annual number of sampled trees (y axis, right scale).

diados de los 80 supera al del pino negro, momento en el que se inicia una clara tendencia ascendente del IAB para el abeto.

DISCUSIÓN

Respuesta al clima y posible evolución futura en Picos de Europa

Las relaciones entre el clima y el crecimiento en el haya y el roble, con correlaciones significativas para las temperaturas de finales de invierno y principios de primavera y para las precipitaciones de primavera (Figura 2), son similares a las encontradas en otros hayedos circunmediterráneos (GUTIÉRREZ 1988; BIONDI 1993; PIUTTI & CESCATTI 1997), los cuales presentan una mayor sensibilidad al clima que otras poblaciones más septentrionales (LEBOURGEOIS *et al.*, 2005). De las tres especies estudiadas, el haya es la que tiene mayores correlaciones con el clima. La sensibilidad al clima puede variar con el estado sociológico de los árboles, sin embargo, al ser todos los pies muestreados dominantes o codominantes, esta mayor sensibilidad posiblemente se deba a una mayor vulnerabilidad frente a altas temperaturas y sequía, lo que concuerda con estudios ecofisiológicos previos (ARANDA *et al.*, 2000).

Igualmente el haya se ha identificado como la especie más sensible a las liberaciones (Figura 3; para ver las liberaciones en las otras especies ver RUBIO-CUADRADO *et al.*, 2018c). Estas liberaciones se producen en la década siguiente a aquellos años en los que

hubo grandes caídas en el crecimiento, 1923, 1945, 1947, 1962, 1995, 1997 y 2006, los cuales se caracterizan por ser años especialmente calurosos y secos o con un periodo vegetativo especialmente corto (RUBIO-CUADRADO *et al.*, 2018c). Las condiciones climáticas adversas aumentan las probabilidades de que se produzca una embolia vascular (CHOAT *et al.*, 2012) y pueden llegar a desencadenar el decaimiento del vigor de los árboles, lo que aumenta su vulnerabilidad al ataque de insectos y patógenos (BRÉDA *et al.*, 2006), pudiendo producirse la muerte de los pies a los pocos años (BIGLER *et al.*, 2007). La mayor sensibilidad del haya a las liberaciones, ya apreciada en estudios previos (ROZAS 2004; PETRITAN *et al.*, 2017), indica una reacción mayor (un aumento del crecimiento de mayor magnitud) de esta especie a la disminución de la competencia producida por la mortalidad de árboles vecinos.

El estudio de la dinámica competitiva muestra una tendencia a aumentar la ventaja del roble sobre el haya a lo largo del tiempo (Figura 4), ventaja que se prevé siga aumentando durante el siglo XXI (RUBIO-CUADRADO 2018b). Esta tendencia está relacionada con el aumento de las temperaturas ocurrido a lo largo del siglo (Figura 1) (RUBIO-CUADRADO 2018b). En estudios anteriores se ha visto una disminución de los crecimientos en el haya desde los años 60 debido al aumento de las temperaturas (DITTMAR *et al.*, 2006; PIOVESAN *et al.*, 2008; BONTEMPS *et al.*, 2010; BRAUN *et al.*, 2010; KINT *et al.*, 2012) a la vez que se ha producido un aumento del crecimiento en el roble (BECKER *et al.*, 1994; BERGÈS *et al.*, 2000; KINT *et al.*, 2012).

Aunque el haya ha mostrado mayor sensibilidad al clima que el roble y el abedul y la ventaja competitiva del roble sobre el haya ha aumentado a lo largo del siglo XX, la mayor tolerancia a la sombra del haya, su mayor capacidad de respuesta a las disminuciones de la competencia y su facilidad para regenerar en los huecos de la masa, facilitan que esta especie desplace a las otras especies con las que compite (ROZAS 2001b; RUBIO-CUADRADO 2018b) y se esté expandiendo en su límite de distribución meridional (SÁNCHEZ DE DIOS *et al.*, 2016). Por lo tanto, para evitar la posible pérdida de resiliencia de estos bosques debida a la peor adaptación del haya al cambio climático, es aconsejable aplicar las técnicas selvícolas adecuadas que favorezcan el regenerado de roble y que eviten que el haya desplace al resto de especies.

Respuesta al clima en Sierra Nevada y comparación con Sierra de Guadarrama

Al igual que en otros estudios realizados con especies similares (EILMANN *et al.*, 2009; GEA-IZQUIERDO *et al.*, 2015) los pinos de Sierra Nevada se ven afectados en mayor medida por el calor y la sequía que los rebollos, los cuales presentan solo relaciones significativas (y todas ellas directas) con las temperaturas (Figura 5). Además, el aumento de las temperaturas y la disminución de las precipitaciones ocurrida a lo largo del siglo XX (Figura 1) no parecen afectar negativamente al rebollo, ya que presenta una tendencia de aumento del crecimiento a lo largo del tiempo (Tabla 1). Este aumento del crecimiento bajo las condiciones del cambio climático parece característico de lugares elevados en esta especie (FERNÁNDEZ-DE-UÑA *et al.*, 2015). Asimismo, el rebollo (y también el pino de origen natural) mostró un mejor comportamiento que el pino de repoblación en las laderas de solana y durante los años particularmente secos y calurosos (RUBIO-CUADRADO *et al.*, 2018a).

Los pinos de repoblación y los de origen natural de Sierra Nevada presentan unas relaciones muy similares con el clima, aunque los de repoblación muestran en algunos meses una mayor sensibilidad a las temperaturas máximas y a las precipitaciones y una menor sensibilidad a las temperaturas mínimas (Figura 5). Más importante es la diferencia que presentan respectivamente

to a la variable altitud (Tabla 1 y Figura 6). El pino de repoblación muestra una tendencia a la disminución del crecimiento con el tiempo en las bajas altitudes y una tendencia al aumento del crecimiento en las altas altitudes, donde las olas de calor y las sequías se ven amortiguadas. En otras masas similares se han descrito también tendencias negativas del crecimiento relacionadas con el cambio climático (GEA-IZQUIERDO *et al.*, 2014). Sin embargo el crecimiento del pino de origen natural tiende a aumentar con el tiempo en las bajas altitudes, posiblemente debido a su mayor sensibilidad a las temperaturas mínimas. En el estudio de la tendencia de los crecimientos la evolución de la competencia puede ser una variable importante (LINARES *et al.*, 2010; RUIZ-BENITO *et al.*, 2013; DEL RÍO *et al.*, 2017), ésta sin embargo no afecta a la interpretación de nuestros resultados ya que la gestión (y por tanto la evolución de la espesura) ha sido similar en cada sitio muestreado del parque independientemente de la cota. Efectivamente el pinar de repoblación tiene un área basimétrica actual muy similar en las cotas altas ($29,9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) y en las bajas ($30,8 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$). Por el contrario en el pinar de origen natural (donde no se realiza gestión) el área basimétrica es inferior en las cotas superiores ($17,8 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) que en las inferiores ($29,2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$), posiblemente debido al peor suelo. Un suelo con menor capacidad de retención de agua, unido a una disminución de las precipitaciones y a un aumento de las temperaturas, explicaría la tendencia decreciente del IAB en las cotas superiores del pinar de origen natural. En cualquier caso el escaso número de muestras obtenidas en el pinar natural, hace que el modelo obtenido para esta especie sea poco representativo, aunque sí pueda usarse de manera orientativa.

Debido a que en Sierra Nevada el pino silvestre está creciendo en su límite meridional y a que la semilla de las repoblaciones procede de Sierra de Guadarrama, esperábamos encontrar mayores diferencias entre estos pinares de repoblación y los de Sierra de Guadarrama. Sin embargo las masas de Sierra Nevada no son más sensibles al clima que las de Sierra de Guadarrama (Figura 7) y el cambio climático (Figura 1) no parece estar afectando al crecimiento general de los pinares de Sierra Nevada (Figura 8; nótese que en esta gráfica no se diferencian los crecimientos en función de la cota). Por el contrario, sí que se ha encontrado una tendencia decreciente del crecimiento con el tiempo en Sierra de Guadarrama

aunque, debido a la corta edad de estas repoblaciones y a que desconocemos la evolución que ha seguido la espesura, no podemos afirmar que se deba al cambio climático. En cualquier caso, los crecimientos son bastante mayores en Sierra de Guadarrama, posiblemente por disponer de un periodo vegetativo activo en verano. Efectivamente en Sierra Nevada las precipitaciones son significativas en primavera pero no en verano, posiblemente porque se ralentiza el crecimiento durante esta estación seca, mientras que en Sierra de Guadarrama las precipitaciones son significativas durante los meses de julio y agosto, lo que indica que en los años con veranos húmedos la tasa de crecimiento aumenta.

No se han encontrado evidencias de que el pinar de repoblación de Sierra Nevada se encuentre en peores condiciones que otras masas similares para hacer frente al cambio climático. Sin embargo, su mayor sensibilidad a las altas temperaturas, su peor comportamiento en las cotas inferiores y en las solanas y su mayor sensibilidad a los años climáticamente desfavorables, aconsejan la aplicación de las técnicas selvícolas adecuadas (cortas de regeneración) para facilitar la expansión del rebollo y del pinar de origen natural en dichas cotas, mejorando así la resiliencia de la masa. La diversidad genética de estas poblaciones naturales debe ser muy reducida por su regresión histórica, por lo que la regeneración natural que combine progenitores de origen natural con repoblados puede aumentar la diversidad genética y por tanto también la resiliencia de los nuevos brinzales.

Crecimiento en ecotonos subalpinos de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici

Durante la primera mitad del siglo XX el crecimiento (IAB) del abeto ha sido superior al del pino negro (Figura 9). Sin embargo, debido al escaso número de abetos establecidos antes de 1960, los errores típicos son muy grandes y las diferencias no son significativas. Desde la creación del parque nacional en 1955 se inicia un aumento en el establecimiento de brinzales, sobre todo de abeto, que al ser muy jóvenes y crecer en espesura tienen menor IAB y provocan un descenso en los valores de crecimiento medio. Por último, a partir de las sequías de mediados de los 80 (Figura 1b) se produce un cambio de tendencia en el crecimiento del abeto, lo cual mantiene tasas ascen-

dentes hasta la actualidad, mientras que el pino negro mantiene unos crecimientos más o menos constantes. Esta mayor dominancia del abeto, tanto en el establecimiento de brinzales a partir de 1955 como en crecimiento a partir de los 80, se observó dentro y fuera del área protegida por el Parque Nacional lo que sugiere que es un fenómeno regional y que podría responder a un ascenso altitudinal del abeto a costa de una retracción de las poblaciones de pino negro que forman su límite altitudinal inferior.

CONCLUSIONES

Nuestros resultados confirman que el cambio climático que se ha producido durante el último siglo ha afectado al crecimiento de los bosques de montaña, beneficiando en general a las poblaciones menos sensibles al aumento de las temperaturas y a las sequías. En Picos de Europa, aunque el haya está reemplazando al resto de especies, su capacidad competitiva está disminuyendo con respecto a la del roble. En Sierra Nevada el crecimiento del pino silvestre de repoblación está disminuyendo en las cotas inferiores mientras que el crecimiento del pino silvestre de origen natural y del rebollo está aumentando en esas mismas altitudes. Por último en Aigüestortes el crecimiento del abeto está aumentando desde los años 80 mientras que el pino negro mantiene un crecimiento más o menos constante. Ninguna de las poblaciones estudiadas está teniendo problemas para adaptarse a las actuales condiciones climáticas, sin embargo, es recomendable beneficiar la expansión, mediante una gestión adecuada, de estas especies que están teniendo una mejor respuesta frente al cambio climático para mejorar la resiliencia de las respectivas masas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Organismo Autónomo Parques Nacionales la financiación de los proyectos 979S/2013, 1032S/2013 y 1012S/2013, y el apoyo en el desarrollo de los mismos, especialmente a Borja Palacios, Rut Aspizúa, Javier Donés y María Mercè Aniz y a los técnicos de los Parques Nacionales Picos de Europa, Sierra Nevada, Sierra de Guadarrama y Aigüestortes i Estany de Sant Maurici por su implicación en el proyecto.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, C.D.; MACALADY, A.K.; CHENCHOUNI, H.; BACHELET, D.; MCDOWELL, N.; VENNETIER, M.; KITZBERGER, T.; RIGLING, A.; BRESHEARS, D.D.; HOGG, E.H.; GONZÁLEZ, P.; FENSHAM, R.; ZHANG, Z.; CASTRO, J.; DEMIDOVA, N.; LIM, J.H.; ALLARD, G.; RUNNING, S.W.; 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- ALTMAN, J.; HEDL, R.; SZABO, P.; MAZUREK, P.; RIEDL, V.; MULLEROVA, J.; KOPECKY, M.; DOLEŽAL, J. 2013. Tree-rings mirror management legacy: dramatic response of standard oaks to past coppicing in central Europe. *PLoS ONE* 8: e55770. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055770>
- ALTMAN, J.; FIBICH, P.; DOLEŽAL, J.; AAKALA, T. 2014. TRADER: A package for Tree Ring Analysis of Disturbance Events in R. *Dendrochronologia* 32: 107-112. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2014.01.004>
- ARANDA, I.; GIL, L.; PARDOS, J.A. 2000. Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. *Trees* 14: 344-452. <https://doi.org/10.1007/s004680050229>
- BECKER, M.; NIEMINEN, T.M.; GEREMIA, F. 1994. Short-term variations and long-term changes in oak productivity in northeastern France. The role of climate and atmospheric CO₂. *Annales des Sciences Forestières* 51: 477-492. <http://prodinra.inra.fr/record/112992>
- BENITO GARZÓN, M.; ALÍA, R.; ROBSON, T.M.; ZAVALA, M.A. 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 20: 766-778. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00646.x>
- BERGÈS, L.; DUPOUEY, J.L.; FRANC, A. 2000. Long-term changes in wood density and radial growth of *Quercus petraea* Liebl. in northern France since the middle of the nineteenth century. *Trees* 14: 398-408. <https://doi.org/10.1007/s004680000055>
- BIGLER, C.; GAVIN, D.G.; GUNNING, C.; VEBLEN, T.T. 2007. Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos* 116: 1983-1994. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16034.x>
- BIONDI, F. 1993. Climatic signals in tree rings of *Fagus sylvatica* L. from the central Apennines, Italy. *Acta Oecologica* 14: 57-71.
- BIONDI, F.; QEADAN, F. 2008. A theory-driven approach to tree-ring standardization: defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research* 64: 81-96. <https://doi.org/10.3959/2008-6.1>
- BLACK, B.A.; ABRAMS, M.D. 2003. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria. *Ecological Applications* 13: 1733-1749. <https://doi.org/10.1890/02-5122>
- BLACK, B.A.; ABRAMS, M.D. 2004. Development and application of boundary-line release criteria. *Dendrochronologia* 22: 31-42. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2004.09.004>
- BONTEMPS, J.D.; HERVE, J.C.; DHOTE, J.F. 2010. Dominant radial and height growth reveal comparable historical variations for common beech in north-eastern France. *Forest Ecology and Management* 259: 1455-1463. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.019>
- BRAUN, S.; THOMAS, V.F.D.; QUIRING, R.; FLUECKIGER, W. 2010. Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. *Environmental Pollution* 158: 2043-2052. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.11.030>

- 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. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>
- BUNN, A.; KORPELA, M.; BIONDI, F.; CAMPELO, F.; MÉRIAN, P.; QEADAN, F.; ZANG, C. 2016. dplR: Dendrochronology Program Library in R. R package version 1.6.4. <https://cran.r-project.org/package=dplR>
- CEBALLOS, L.; RUIZ DE LA TORRE, J. 1971. Árboles y arbustos de la España peninsular. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias. Madrid.
- CHOAT, B.; JANSEN, S.; BRODRIBB, T.J.; COCHARD, H.; DELZON, S.; BHASKAR, R.; BUCCI, S.J.; FIELD, T.S.; GLEASON, S.M.; HACKE, U.G.; JACOBSEN, A.L.; LENS, F.; MAHERALI, H.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; MAYR, S.; MENCUCCINI, M.; MITCHELL, P.J.; NARDINI, A.; PITTMANN, J.; PRATT, R.B.; SPERRY, J.S.; WESTOBY, M.; WRIGHT, I.J.; ZANNE, A.E. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491:752-756. <https://doi.org/10.1038/nature11688>
- COTILLAS, M.; SABATÉ, S.; GRACIA, C.; ESPELTA, J.M. 2009. Growth response of mixed Mediterranean oak coppices to rainfall reduction. Could selective thinning have any influence on it? *Forest Ecology and Management* 258: 1677-1683. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.033>
- DEL RÍO, M.; BRAVO-OVIEDO, A.; PRETZSCH, H.; LÖF, M.; RUIZ-PEINADO, R. 2017. A review of thinning effects on Scots pine stands: From growth and yield to new challenges under global change. *Forest Systems* 26: eR03S. <https://doi.org/10.5424/fs/2017262-11325>
- DITTMAR, C.; FRICKE, W.; ELLING, W. 2006. Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. *European Journal of Forest Research* 125: 249-259. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0098-y>
- EILMANN, B.; ZWEIFEL, R.; BUCHMANN, N.; FONTI, P.; RIGLING, A. 2009. Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak. *Tree Physiology* 29: 1011-1020. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp035>
- FERNÁNDEZ-DE-UÑA, L.; CAÑELLAS, I.; GEA-IZQUIERDO, G. 2015. Stand competition determines how different tree species will cope with a warming climate. *PLoS One* 10: e0122255. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122255>
- FOLKE, C.; CARPENTER, S.; WALKER, B.; SCHEFFER, M.; ELMQVIST, T.; GUNDERSON, L.; HOLLING, C.S. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 557-581. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711>
- FRITTS, H.C. 1976. Tree rings and climate. Academic Press. Londres.
- GARCÍA LÓPEZ, J.M.; ALLUÉ CAMACHO, C. 2010. Effects of climate change on the distribution of *Pinus sylvestris* L. stands in Spain. A phytoclimatic approach to defining management alternatives. *Forest Systems* 19: 329-339. <https://doi.org/10.5424/fs/2010193-8694>
- GEA-IZQUIERDO, G.; MONTES, F.; GAVILÁN, R.G.; CAÑELLAS, I.; RUBIO, A. 2015. Is this the end? Dynamics of a relict stand from pervasively deforested ancient Iberian pine forests. *European Journal of Forest Research* 134: 525-536. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0869-z>
- GEA-IZQUIERDO, G.; VIGUERA, B.; CABRERA, M.; CAÑELLAS, I. 2014. Drought induced decline could portend widespread pine mortality at the xeric ecotone in managed Mediterranean pine-oak woodlands. *Forest Ecology and Management* 320: 70-82. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2014.02.025>
- GIL, L.; LÓPEZ, R.; GARCÍA-MATEOS, Á.; GONZÁLEZ-DONCEL, I. 2009. Seed provenance and fire-related reproductive traits of *Pinus pinaster* in central Spain. *International Journal of Wildland Fire* 18: 1003-1009. <https://doi.org/10.1071/WF08101>

- GÓMEZ-APARICIO, L.; ZAVALA, M.A.; BONET, F.J.; ZAMORA, R. 2009. Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along abiotic and biotic gradients. *Ecological Applications* 19: 2124-2141. <https://doi.org/10.1890/08-1656.1>
- GÓMEZ MENDOZA, J.; MATA OLMO, R. 1992. Acciones forestales públicas desde 1940. Objetivos, criterios y resultados. *Agricultura y Sociedad* 65: 15-65.
- GUTIÉRREZ, E. 1988. Dendroecological study of *Fagus sylvatica* L. in the Montseny Mountains (Spain). *Acta Oecologica* 9: 301-309.
- HARRIS, I.; JONES, P.D.; OSBORN, T.J.; LISTER, D.H. 2014. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations - the CRU TS3.10 Dataset. *International Journal of Climatology* 34: 623-642. <https://doi.org/10.1002/joc.3711>
- HOLMES, R.L. 1997. The Dendrochronology Program Library. Version 2.1 user's manual. The International Tree Ring Data Bank Program. Laboratory of Tree-Ring Research. University of Arizona. Tucson.
- JACOB, D.; PETERSEN, J.; EGGERT, B.; ALIAS, A.; CHRISTENSEN, O.B.; BOUWER, L.M.; BRAUN, A.; COLETTE, A.; DEQUE, M.; GEORGIEVSKI, G.; GEORGOPOULOU, E.; GOBIET, A.; MENUT, L.; NIKULIN, G.; HAENSLER, A.; HEMPELMANN, N.; JONES, C.; KEULER, K.; KOVATS, S.; KROENER, N.; KOTLARSKI, S.; KRIEGSMANN, A.; MARTIN, E.; VAN MEIJGAARD, E.; MOSELEY, C.; PFEIFER, S.; PREUSCHMANN, S.; RADERMACHER, C.; RADTKE, K.; RECHID, D.; ROUNSEVELL, M.; SAMUELSSON, P.; SOMOT, S.; SOUSSANA, J.F.; TEICHMANN, C.; VALENTINI, R.; VAUTARD, R.; WEBER, B.; YIOU, P. 2014. EURO-CORDEX: new high-resolution climate change projections for European impact research. *Regional Environmental Change* 14: 563-578. <https://doi.org/10.1007/s10113-013-0499-2>
- KINT, V.; AERTSEN, W.; CAMPIOLI, M.; VANSTEENKISTE, D.; DELCLOO, A.; MUYS, B. 2012. Radial growth change of temperate tree species in response to altered regional climate and air quality in the period 1901-2008. *Climatic Change* 115: 343-363. <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0465-x>
- LEBOURGEOIS, F.; BRÉDA, N.; ULRICH, E.; GRANIER, A. 2005. Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees* 19: 385-401. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0397-9>
- LINARES, J.C.; CAMARERO, J.J.; CARREIRA, J.A. 2010. Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: Insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Journal of Ecology* 98: 592-603. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01645.x>
- MESA GARRIDO, M.Á. 2016. Geografía y política forestal: Análisis general de la gestión de los montes en la provincia de Granada: Siglos XVIII-XX (tesis doctoral). Universidad de Granada. <http://digibug.ugr.es/handle/10481/43634>
- NOWACKI, G.J.; ABRAMS, M.D. 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs* 67: 225-249. <https://doi.org/10.2307/2963514>
- PÉREZ-DE-LIS, G.; OLANO, J.M.; ROZAS, V.; ROSSI, S.; VÁZQUEZ-RUIZ, R.A.; GARCÍA-GONZÁLEZ, I. 2017. Environmental conditions and vascular cambium regulate carbon allocation to xylem growth in deciduous oaks. *Functional Ecology* 31: 592-603. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12789>
- PETRITAN, A.M.; BOURIAUD, O.; FRANK, D.C.; PETRITAN, I.C. 2017. Dendroecological reconstruction of disturbance history of an old-growth mixed sessile oak-beech forest. *Journal Vegetation Science* 28: 117-127. <https://doi.org/10.1111/jvs.12460>
- PIOVESAN, G.; BIONDI, F.; DI FILIPPO, A.; ALESSANDRINI, A.; MAUGERI, M. 2008. Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Global Change Biology* 14: 1265-1281. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01570.x>

- PIUTTI, E.; CESCATTI, A. 1997. A quantitative analysis of the interactions between climatic response and intraspecific competition in European beech. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 277-284. <https://doi.org/10.1139/x96-176>
- R CORE TEAM. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena. <https://www.R-project.org/>
- REYER, C.; LASCH-BORN, P.; SUCKOW, F.; GUTSCH, M.; MURAWSKI, A.; PILZ, T. 2014. Projections of regional changes in forest net primary productivity for different tree species in Europe driven by climate change and carbon dioxide. *Annals of Forest Science* 71: 211-225. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0306-8>
- ROBLEDO-ARNUNCIO, J.J.; NAVASCUÉS, M.; GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C.; GIL, L. 2009. Estimating gametic introgression rates in a risk assessment context: a case study with Scots pine relicts. *Heredity* 103: 385-393. <https://doi.org/10.1038/hdy.2009.78>
- ROZAS, V. 2001a. Detecting the impact of climate and disturbances on tree-rings of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in a lowland forest in Cantabria, Northern Spain. *Annals of Forest Science* 58: 237-251. <https://doi.org/10.1051/forest:2001123>
- ROZAS, V. 2001b. Dinámica forestal y tendencias sucesionales en un bosque maduro de roble y haya de la zona central de la Cornisa Cantábrica. *Ecología* 15: 179-211. <http://hdl.handle.net/10261/46626>
- ROZAS, V. 2003. Tree age estimates in *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: testing previous and improved methods. *Plant Ecology* 167: 193-212. <https://doi.org/10.1023/A:1023969822044>
- ROZAS, V. 2004. Effects of canopy history and climate on radial growth patterns of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales* 13: 479-491. <https://doi.org/10.5424/srf/2004133-00847>
- RUBIO-CUADRADO, Á.; CAMARERO, J.J.; ASPIZUA, R.; SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, M.; GIL, L.; MONTES, F. 2018a. Abiotic factors modulate post-drought growth resilience of Scots pine plantations and rear-edge Scots pine and oak forests. *Dendrochronologia* 51: 54-65. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.08.001>
- RUBIO-CUADRADO, Á.; CAMARERO, J.J.; DEL RÍO, M.; SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, M.; RUIZ-PEINADO, R.; BRAVO-OVIEDO, A.; GIL, L.; MONTES, F. 2018b. Drought modifies tree competitiveness in an oak-beech temperate forest. *Forest Ecology and Management* 429: 7-17. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2018.06.035>
- RUBIO-CUADRADO, Á.; CAMARERO, J.J.; DEL RÍO, M.; SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, M.; RUIZ-PEINADO, R.; BRAVO-OVIEDO, A.; GIL, L.; MONTES, F. 2018c. Long-term impacts of drought on growth and forest dynamics in a temperate beech-oak-birch forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 259: 48-59. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.04.015>
- RUIZ-BENITO, P.; LINES, E.R.; GÓMEZ-APARICIO, L.; ZAVALA, M.A.; COOMES, D.A. 2013. Patterns and drivers of tree mortality in Iberian forests: climatic effects are modified by competition. *PLoS One* 8: e56843. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0056843>
- RUIZ DE LA TORRE, J. 2006. Flora mayor. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid.
- RUIZ-PEINADO, R.; BRAVO-OVIEDO, A.; LÓPEZ-SENESPLEDA, E.; BRAVO, F.; DEL RÍO, M. 2017. Forest management and carbon sequestration in the Mediterranean region: A review. *Forest Systems* 26: eR04S. <https://doi.org/10.5424/fs/2017262-11205>
- SÁNCHEZ DE DIOS, R.; HERNÁNDEZ, L.; MONTES, F.; SAINZ-OLLERO, H.; CAÑELLAS, I. 2016. Tracking the leading edge of *Fagus sylvatica* in North-Western Iberia: Holocene migration inertia, forest succession and recent global change. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 20: 11-21. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.03.001>

- SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, M.; CABRERA, M.; HERRERA, P.J.; VALLEJO, R.; CAÑELLAS, I.; MONTES, F. 2016. Basal area and diameter distribution estimation using stereoscopic hemispherical images. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing* 82: 605-616. [https://doi.org/10.1016/S0099-1112\(16\)30098-2](https://doi.org/10.1016/S0099-1112(16)30098-2)
- SCHEFFER, M.; CARPENTER, S.; FOLEY, J.A.; FOLKE C.; WALKER, B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591-596. <https://doi.org/10.1038/35098000>
- SCHWEINGRUBER, F.H.; ECKSTEIN, D.; SERRE-BACHET, F.; BRÄKER, O.U. 1990. Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia* 8: 9-38.
- SERRADA HIERRO, R.; AROCA FERNÁNDEZ, M.J.; ROIG GÓMEZ, S.; BRAVO FERNÁNDEZ, A.; GÓMEZ SANZ, V. 2011. Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático en el sector forestal. *Notas sobre gestión adaptativa de las masas forestales ante el cambio climático*. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Madrid.
- SOHN, J.A.; KOHLER, M.; GESSLER, A.; BAUHUS, J. 2012. Interactions of thinning and stem height on the drought response of radial stem growth and isotopic composition of Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiology* 32: 1199-1213. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps077>
- SPLECHTNA, B.E.; GRATZER, G.; BLACK, B.A. 2005. Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest – a spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science* 16: 511-522. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02391.x>
- VALBUENA-CARABAÑA, M.; DE HEREDIA, U.L.; FUENTES-UTRILLA, P.; GONZÁLEZ-DONCEL, I.; GIL, L. 2010. Historical and recent changes in the Spanish forests: A socio-economic process. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162: 492-506. <https://doi.org/10.1016/J.REVPALBO.2009.11.003>
- WEBER, P.; BUGMANN, H.; FONTI, P.; RIGLING, A. 2008. Using a retrospective dynamic competition index to reconstruct forest succession. *Forest Ecology and Management* 254: 96-106. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.07.031>