

Accésit SECF 2017 en el apartado Trabajo Fin de Carrera o Grado

Diferencias funcionales de tres especies de pino en respuesta a la sequía

Functional differences of three pine species in response to drought

Carro Martínez, N.

*Facultad de Biología, Ciencias Ambientales y Química
Universidad de Alcalá*

*Autor para correspondencia: noecm18@gmail.com

Resumen

El incremento en la frecuencia y magnitud de eventos de sequía puede desencadenar cambios drásticos en la estructura y composición de las comunidades forestales, especialmente en la región mediterránea. Para entender los efectos de estas sequías en la composición arbórea y en la dinámica forestal, es necesario evaluar el efecto de las mismas en el crecimiento de especies arbóreas coexistentes, particularmente en etapas juveniles. El presente trabajo se centra en individuos juveniles de tres especies de pino con características ecológicas contrastadas (*Pinus pinaster*, *P. nigra* y *P. sylvestris*) que coexisten en un bosque relictos mediterráneo del centro de la Península Ibérica. El objetivo principal es evaluar la respuesta en términos de crecimiento, así como la resiliencia y resistencia a los eventos de sequía acontecidos en la última década. Las tres especies estudiadas mostraron valores moderados de resiliencia indicando una tolerancia adecuada de las mismas a las sequías, lo que se traduce en una buena recuperación general del crecimiento después de dichos eventos. No obstante, los juveniles de *P. pinaster* (especie de distribución mediterránea) mostraron valores mayores de resiliencia y resistencia a eventos de sequía que *P. nigra* y *P. sylvestris*. *P. sylvestris* (especie de distribución eurosiberiana) fue la especie más vulnerable a las sequías, especialmente tras la acumulación de años secos. Los resultados obtenidos proporcionan información relevante sobre la respuesta de los ecosistemas forestales al cambio global, lo que mejora nuestra capacidad de predecir su dinámica ante escenarios futuros de cambio. La mayor resiliencia de *P. pinaster* unido al bajo índice de regeneración natural de *P. nigra* y *P. sylvestris* podría sugerir un cambio en la estructura de especies del ecosistema estudiado, especialmente bajo un escenario de aumento de la frecuencia y la intensidad de los eventos de sequía.

Palabras clave: cambio climático, coexistencia arbórea, *Pinus*, resiliencia, resistencia, variabilidad del crecimiento arbóreo.

Summary

The increase in the frequency and magnitude of drought events can trigger drastic changes in the structure and composition of forest communities, especially in the Mediterranean region. To understand the effects of these droughts on tree composition and forest dynamics, it is necessary to evaluate the effect on growth of coexisting tree species, particularly in juvenile stages. The present work focuses on juvenile individuals of three pine species with contrasted ecological characteristics (*Pinus pinaster*, *P. nigra* and *P. sylvestris*) that coexist in a Mediterranean relict forest in the center of the Iberian Peninsula. The main objective is to evaluate the response in terms of growth, as well as the resilience and resistance to the drought events that occurred in the last decade. The three species studied showed moderate values of resilience indicating an adequate tolerance to droughts, which translates into a good general recovery of growth after these events. However, the juveniles of *P. pinaster* (a Mediterranean distribution species) showed higher values of resilience and resistance than *P. nigra* and *P. sylvestris*. *P. sylvestris* (a Eurosiberian distribution species) was the species most vulnerable to drought, especially after the accumulation of dry years. The results obtained provide relevant information on the response of forest ecosystems to global change, which improves our ability to predict their dynamics in the face of future change scenarios. The greater resilience of *P. pinaster* together with the low natural regeneration of *P. nigra* and *P. sylvestris* could suggest a change in the species structure of the ecosystem, especially under a scenario of increased frequency and intensity of drought events.

Keywords: climate change, tree coexistence, *Pinus*, resilience, resistance, tree growth variability.

1. Introducción

Los bosques representan el 30,6% de la superficie total del planeta (FAO, 2016), almacenan grandes cantidades de carbono (Pan *et al.*, 2011) y proporcionan servicios ecosistémicos para el bienestar humano (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). La disminución de la cubierta forestal, en favor de superficie cultivada, puede favorecer la pérdida de productos forestales y la emisión de gases de efecto invernadero (Bonan, 2008; Pan *et al.*, 2011). Además, los eventos climáticos extremos pueden tener un impacto significativo en las comunidades forestales, determinando tanto la estructura del bosque como la abundancia de especies (Frank *et al.*, 2015). En este contexto, se espera que los episodios de estrés hídrico sigan en aumento, provocando mortandad de árboles en grandes áreas del planeta (Greenwood *et al.*, 2017; Herrero *et al.*, 2013). La capacidad de un individuo para sobrevivir y soportar condiciones adversas está modulada por las relaciones de competencia en la obtención de nutrientes, luz y agua (Ruiz-Benito *et al.*, 2013). Uno de los ecosistemas que más se vería afectado por el cambio climático serían los ecosistemas de tipo mediterráneo, debido al esperado aumento de las temperaturas y la disminución de las lluvias (Christensen *et al.*, 2007).

En las últimas décadas se han detectado procesos de decaimiento y mortandad asociados a eventos de sequía en bosques sometidos a periodos de déficit hídrico, como es el caso de algunos ecosistemas forestales mediterráneos (Linares *et al.*, 2012; Vilá-Cabrera *et al.*, 2013). La respuesta de los individuos ante eventos de sequía puede agravarse por relaciones de competencia, como se ha observado en la mortalidad (Jump *et al.*, 2017; Ruiz-Benito *et al.*, 2013; Young *et al.*, 2017). Los episodios de sequía severos pueden afectar con mayor intensidad a brotes y árboles juveniles que a adultos (Herrero y Zamora, 2014), ya que presentan un desarrollo radicular menor, impidiendo su acceso a aguas subterráneas más profundas (Pardilla y Pugnaire, 2007). De esta forma la regeneración es un cuello de botella en ecosistemas mediterráneos y semiáridos (Zavala *et al.*, 2000). Además, las frecuentes sequías severas producidas en los últimos años pueden dificultar el reclutamiento efectivo de individuos en estos ecosistemas.

Los episodios extremos de sequía pueden implicar que se superen umbrales de tolerancia ecológica, dando lugar a la muerte del individuo (McDowell *et al.*, 2008). Si el individuo sobrevive y tiene la capacidad de retornar al estado previo a la perturbación será resiliente, mientras que si el individuo presenta la capacidad de permanecer inalterado ante un episodio extremo será resistente (Lloret, 2012). Que una especie sea resiliente puede implicar individuos con mayor capacidad de adaptación, y por tanto ser árboles más competitivos que terminarían dominando la composición del sistema forestal.

Gómez-Aparicio *et al.* (2011) observaron en coníferas efectos negativos en el crecimiento a altas temperaturas, ya que el aumento de las temperaturas podría relacionarse con un aumento de la demanda de agua aumentando aún más el estrés hídrico. En este contexto, se espera que las especies como el *Pinus sylvestris*, de distribución eurosiberiana, que se encuentra en su límite de distribución en la pe-

nínsula Ibérica, sufran más los eventos de sequía que especies de carácter mediterráneo como *Pinus pinaster* (Benito-Garzón *et al.*, 2013). Sin embargo, gracias a las condiciones ambientales específicas de determinados lugares, dichas especies podría mostrar una respuesta adaptada a la sequía.

El principal objetivo de este trabajo es evaluar la resistencia, la resiliencia y recuperación en términos de crecimiento a eventos de sequía en individuos juveniles de tres especies arbóreas. Para ello, se ha elegido como área de estudio una zona de bosque relicto eurosiberiano, en el centro peninsular, en la cual coexisten tres especies de pino. La especie dominante es *P. pinaster*, y en menor densidad se encuentran *P. sylvestris* y *P. nigra*. En individuos de estas tres especies, he calculado el crecimiento de las elongaciones del fuste principal de los últimos 17 años. Posteriormente, he analizado el crecimiento y la respuesta en términos de resiliencia y resistencia a los eventos de sequía de 2005, 2009 y 2012, además de en 2015, que aunque no fue un año seco permite evaluar el impacto de la acumulación de años secos en estos individuos. Los objetivos específicos son los siguientes:

- 1.– Determinar cuál de las tres especies arbóreas es más resiliente y resistente ante episodios de sequía.
- 2.– Determinar si las especies más resilientes son también las más resistentes.
- 3.– Demostrar si la vecindad modula la respuesta de crecimiento de las distintas especies a la sequía.

2. Material y métodos

2.1. Sitio de estudio

El área de estudio se encuentra a una altitud de 841 m s.n.m., y es adyacente a una masa homogénea de pinar conocida como “Tierra de pinares” situada en el centro de la Península Ibérica. La zona de muestreo se localizó cercana al municipio de Cuéllar (Segovia) concretamente en la zona de transición hacia el río Cega (afluente del Duero), donde coexisten las tres especies de pino objeto de estudio: *Pinus pinaster*, *P. nigra* y *P. sylvestris* (Imagen 1). También se encuentra de forma marginal varias subespecies de *Quercus* (*Q. ilex*, *Q. faginea* y *Q. pyrenaica*), y especies como *Cytisus laurifolius*, *Crataegus monogyna*, *Rosa canina*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera periclymenum*, *Juniperus communis*, *Cornus sanguinea*, *Rubus ulmifolius*, *Salix atrocinerea* y *Frangula alnus*, además de *Hedera helix* y *Pteridium aquilinum*. El sustrato es arenoso de origen sedimentario, que da lugar a suelos desestructurados y pobres en nutrientes y en retención de agua. Además se caracteriza por presentar elevada pendiente por el encajonamiento del río Cega. El clima es mediterráneo continental. La precipitación media anual es alrededor de 480 mm (AEMET, 2017). La temperatura media anual es de 12,4°C, siendo la temperatura mínima promedio de 6,9°C y la máxima promedio de 17,9°C (AEMET, 2017).

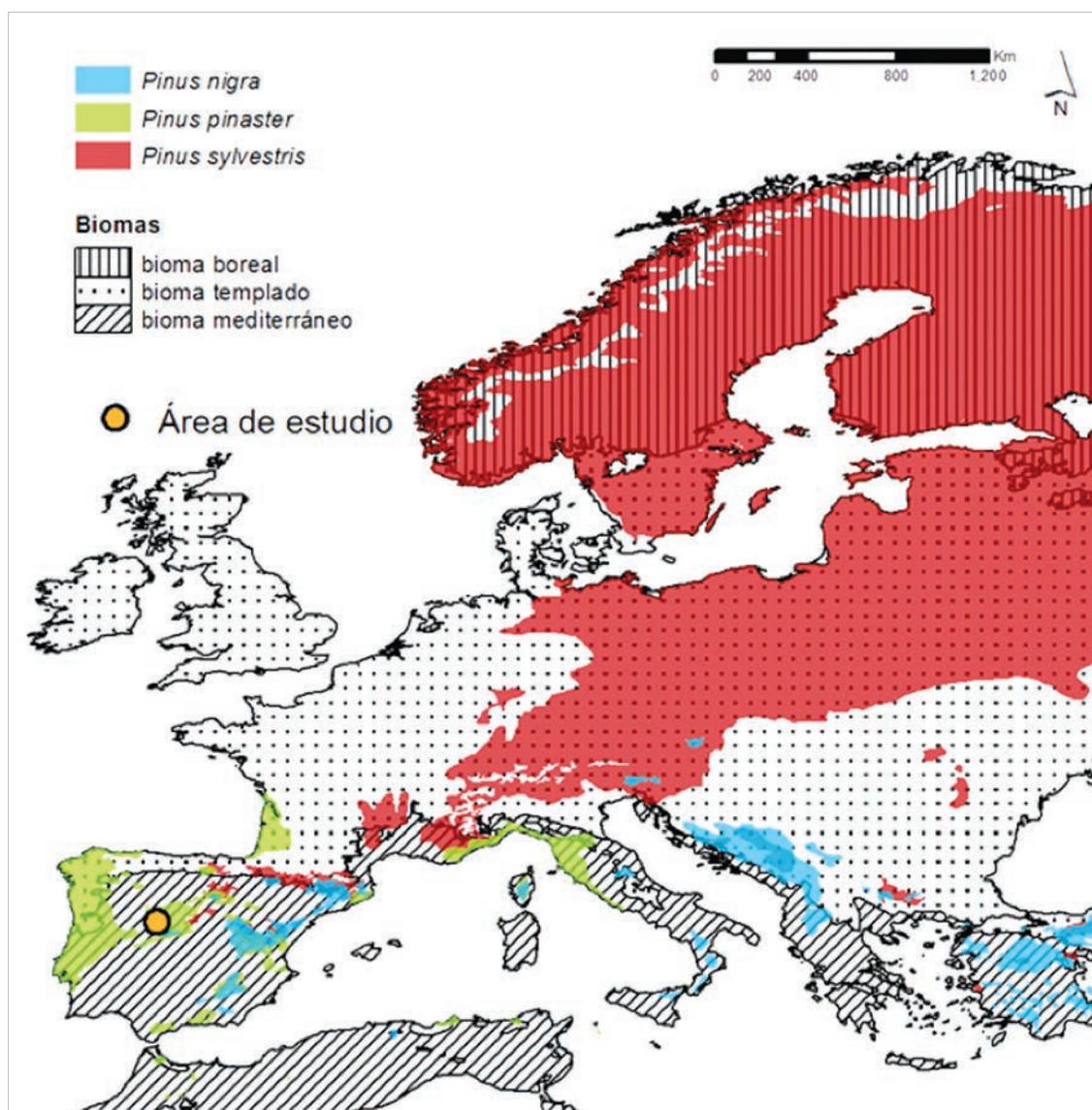


Figura 1. Distribución de las especies de estudio según EUFORGEN (<http://www.euforgen.org/org/distribution-maps/>) y localización del área de estudio (Cuéllar, España). Además, se muestran los biomas europeos según Olson *et al.* (2001).

2.2. Diseño de muestreo

Se eligieron al azar 30 árboles juveniles de tamaño similar (entre 2 y 3,5 m de altura) para cada especie. A cada individuo se le midió las elongaciones del fuste principal y su diámetro a la altura del pecho (dap) (*Imágenes 2 y 3*). La edad del individuo se estimó contando el número de elongaciones del fuste principal. Cada una de estas elongaciones se midió entre las cicatrices de las yemas y pueden ser atribuidas a un determinado año.

Para medir la vecindad del árbol focal, se estableció una parcela circular alre-



Figura 2. Árbol focal y parte su vecindad. Carro, N. (2016). Cuéllar, España.



Figura 3. Ejemplo de cómo se midieron las elongaciones de fuste principal. Carro, N. (2016). Cuéllar, España.

dedor del mismo de 5 m de radio. Se registró la especie, el dap, la distancia al árbol focal y la orientación para cada uno de los individuos dentro de la parcela establecida. En la realización del muestreo se tuvo en cuenta que no hubiera solapamiento de parcelas entre ninguno de los 90 individuos muestreados.

2.3. Componentes de resistencia y resiliencia

Para analizar la resistencia, recuperación y resiliencia a los eventos de sequía de los años 2005, 2009 y 2012, así como durante el año 2015 se usó el procedimiento propuesto por Lloret *et al.* (2011). La resistencia se calculó como la relación entre el rendimiento (crecimiento en este caso) durante (*Dr*) y anterior (*PreDr*) a la sequía. La recuperación se calculó como la relación entre el crecimiento después (*PostDr*) y durante (*Dr*) la sequía. La resiliencia se calculó como la relación entre el crecimiento después (*PostDr*) y antes de la sequía (*PreDr*).

$$\begin{aligned} \text{Resistencia} &= Dr / PreDr \\ \text{Recuperación} &= PostDr / Dr \\ \text{Resiliencia} &= PostDr / PreDr \end{aligned}$$

Valores inferiores a 1 indicarían que el efecto de la sequía persiste después de la perturbación.

2.4. Análisis de datos

Para el análisis del crecimiento usé un modelo lineal mixto donde el individuo fue considerado como un efecto aleatorio debido a que se tomaron distintas medidas de crecimiento para cada individuo. La variable respuesta (crecimiento en cada elongación) fue transformada mediante un logaritmo para garantizar la normalidad y homocedasticidad de los residuos. En dicho modelo lineal mixto consideré como efectos principales la edad del individuo (nº de años), el tamaño (dap en cm), la especie, la competencia (es decir, el área basal de la parcela en m² ha⁻¹), la diversidad y la precipitación (mm, obtenida de la media de las precipitaciones registradas en las estaciones meteorológicas de Valladolid y Segovia; AEMET, 2017). Para el cálculo del área basal se utilizaron los diámetros medidos de cada árbol encontrado en la parcela y se siguió la siguiente fórmula:

$$AB_{parcela} (m^2 ha^{-1}) = \frac{\sum \pi \left(\frac{dap}{2}\right)^2}{\pi r^2} \times 10^4$$

donde, *dap* es el diámetro (m) medido a la altura del pecho y *r* el radio de la parcela (5 m). La diversidad se calculó a partir del índice de Simpson siguiendo aplicando la siguiente fórmula:

$$\text{diversidad} = 1 - \sum_{i=1}^s \left(\frac{n_i}{N}\right)^2$$

donde, S es igual al número total de especies, n_i es el número total de individuos de la especie i y N es el número de individuos totales considerando todas las especies.

Además de los efectos principales se incluyeron las interacciones entre especie y precipitación, especie y competencia, y competencia y precipitación.

Se aplicó una selección de modelos hacia atrás, comenzando con el modelo más complejo que contenía todas las variables e interacciones al que se le eliminaron cada vez la interacción y/o el resto de variables. Se usó el Criterio de Información de Akaike corregido para el tamaño pequeño de la muestra (AICc) (Burnham y Anderson, 2003) siguiendo la regla de que un incremento de más de 4 unidades de AICc después de la eliminación de cualquier variable y/o interacción del modelo más complejo indicaría que dicha variable debe ser incluida en el modelo final (Burnham y Anderson, 2003).

Una vez se obtuvo el mejor modelo, se obtuvieron los residuos del modelo, que presentaban una distribución normal. Los residuos de Pearson del modelo se escalaron a valores 0-1, según la siguiente fórmula de Madrigal-González *et al.* (2017):

$$\text{Scaled } x_i = \left[(x_i - \min(x_j)) / (\max(x_j) - \min(x_j)) \right] + 1$$

donde x_i es el valor residual para una observación dada i , y $\max(x_j)$ y $\min(x_j)$ son los valores máximo y mínimo para la variable demográfica j , en nuestro caso de la variable crecimiento. Los residuos son valores de crecimiento (elongaciones) a los que se ha descontado el efecto de las variables incluidas en el modelo y por ello se usaron para calcular los valores de resiliencia, resistencia y recuperación.

Los valores de resiliencia, resistencia y recuperación se calcularon según el procedimiento de Lloret *et al.* (2011) sobre los residuos escalonados de Pearson.

Por último se realizó un ANOVA para identificar si existían diferencias significativas entre las especies para cada componente de la resiliencia y año de estudio. Las comparaciones posteriores entre especies se realizaron utilizando la prueba TukeyHSD considerando diferencias con $P < 0.10$.

3. Resultados

3.1. Impacto de la precipitación en el crecimiento de las tres especies de pino

Generalmente, se observa una disminución del crecimiento de los juveniles en años secos. El año 2005 fue el evento de sequía más extremo, con una precipitación de 271 mm. Tras el evento de sequía *P. nigra* y *P. pinaster* aumentaron su crecimiento. Por el contrario, *P. sylvestris* disminuyó levemente su crecimiento después de la sequía. Las tres especies se recuperan del evento de sequía de 2005, llegando a ser el crecimiento prácticamente exponencial para *P. pinaster* y *P. nigra* en los años posteriores (*ver Fig. 1*).

En 2009 se observa una disminución leve del crecimiento en *P. nigra* y más acusada en *P. pinaster* y *P. sylvestris*, aunque *P. nigra* disminuye su crecimiento

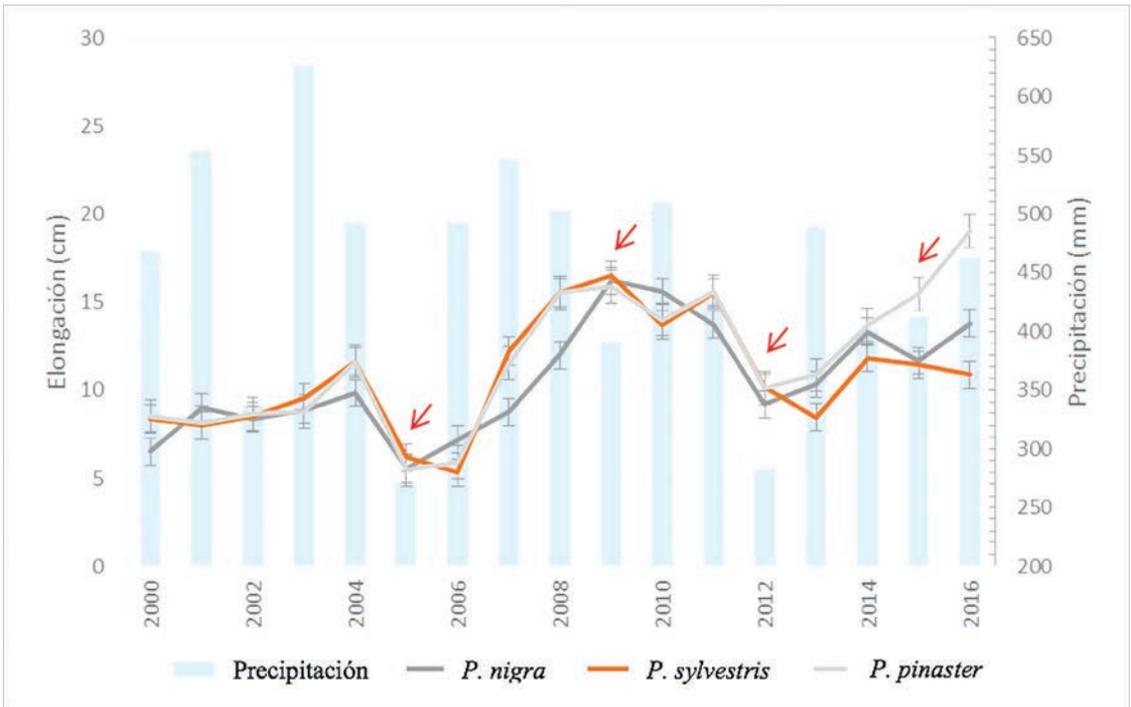


Figura 1. Representación de la media de los datos medidos de crecimiento por año y por especie frente a la precipitación anual del periodo 2000-2016. Las barras muestran el error estándar y las flechas señalan los eventos de sequía.

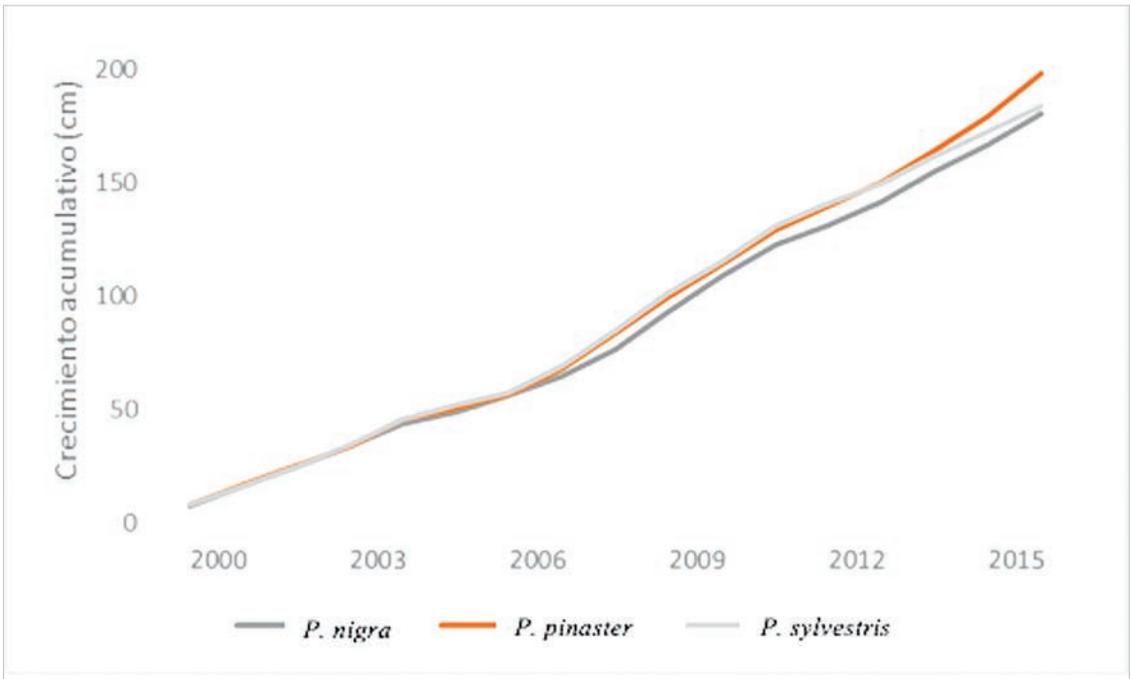


Figura 2. Representación del crecimiento acumulado por especie. La gráfica muestra el crecimiento total que ha experimentado cada especie en los últimos diecisiete años y con cuatro episodios de sequía seguidos.

considerablemente el año después de la sequía y, por el contrario *P. pinaster* y *P. sylvestris* lo incrementan (ver Fig. 1).

En la última sequía de 2012 las tres especies disminuyen su crecimiento notablemente respecto al año anterior a la sequía. *P. pinaster* y *P. nigra* aumentan su crecimiento el año siguiente de la sequía, pero *P. sylvestris* lo disminuye y aumenta su crecimiento dos años después de la sequía (ver Fig. 1).

Para 2015, después de haber pasado cuatro eventos de sequía se observan mayores diferencias entre las tres especies de pino, teniendo mayor crecimiento *P. pinaster*, seguido de *P. nigra*, y por último *P. sylvestris* (Fig. 1).

Como consecuencia de la respuesta diferencial de estas especies a los eventos de sequía acontecidos, el crecimiento acumulado de dichas especies fue distinto (Fig. 2). *P. pinaster* es la especie que muestra un mayor crecimiento acumulado, seguida de *P. sylvestris* y *P. nigra* (Fig. 2), aunque estas dos últimas especies igualan el crecimiento a finales del periodo evaluado.

3.2. Modelo de crecimiento

El mejor modelo fue aquel que no incluyó interacciones (ver valor más bajo de $\Delta AICc$, Tabla 1). La comparación del modelo sin interacciones nos muestra cómo únicamente el tamaño, la edad y la precipitación tuvieron efectos en el crecimiento de los árboles, explicando el modelo seleccionado el 37% de la variabilidad.

Tabla 1. Comparación y selección del modelo más parsimonioso de crecimiento. Se utilizó el Criterio de Información de Akaike corregido para el tamaño pequeño de la muestra ($AICc$). El modelo completo (marcado en negrita) contiene todas las variables e interacciones. Se eligió el modelo con el $AICc$ más bajo, sin ninguna interacción y siguiendo el modelo más simple.

	$AICc$	$\Delta AICc$
Modelo completo	2601,2	0
No Especie-Precipitación	2597,3	536,1
No Especie-Competencia	2597,5	536,3
No Precipitación-Competencia	2599,7	538,4
No interacciones	2591,9	530,7
Modelo seleccionado (1)	No interacciones	

El modelo seleccionado de crecimiento incluyó el efecto de la edad, el tamaño y la precipitación (Tabla 2). El efecto de la edad sobre el crecimiento es casi exponencial en los primeros años, entorno a los veinticinco años se estabiliza y con la madurez el crecimiento decrece (Fig. 3a).

El tamaño del individuo tiende a aumentar el crecimiento del individuo (Fig. 3b). Al igual que con la variable tamaño, el efecto de la precipitación tiene una relación positiva con el crecimiento (Fig. 3c).

Tabla 2. Comparación y selección del modelo más parsimonioso de crecimiento. Se utilizó el Criterio de Información de Akaike corregido para el tamaño pequeño de la muestra (AICc). Partiendo del modelo seleccionado (1), se eligió el modelo final siguiendo la regla de que un incremento de más de 4 unidades AICc después de la eliminación de una nueva variable indica un efecto negativo.

	AICc	Δ AICc
Modelo seleccionado (1)	2591,9	0
No Edad	2774,1	-182,2
No Tamaño	2604,8	-12,8
No Diversidad	2591,2	0,7
No Competencia	2590,2	1,7
No Especie	2592,6	-0,7
No Precipitación	2619,2	-27,3
Modelo final seleccionado	Edad + Tamaño + Precipitación	

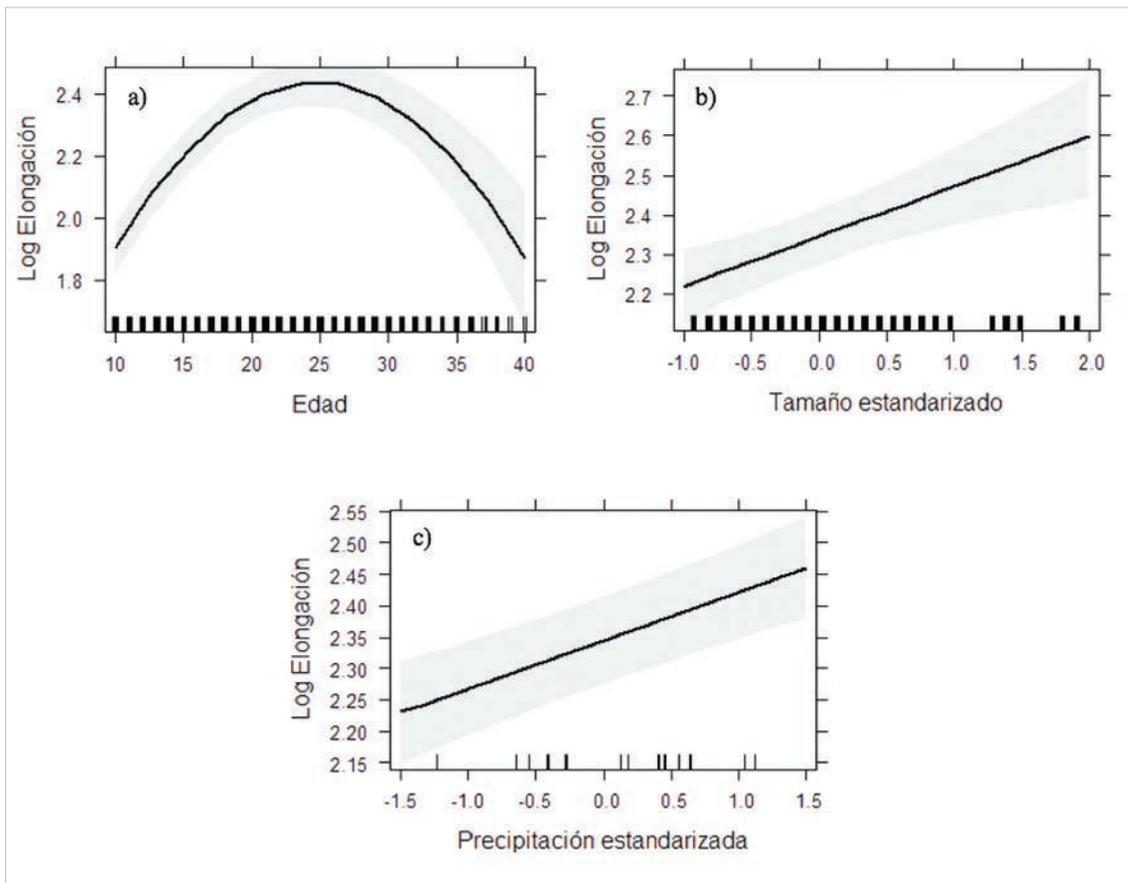


Figura 3. Efectos de la edad, el tamaño y la precipitación en el crecimiento. a) Elevado crecimiento en juveniles que explica la dependencia de la variable con el crecimiento. b) Elevado crecimiento a mayor tamaño de dap lo que explica la dependencia de la variable con el crecimiento. c) Mayor crecimiento a medida que se incrementa la precipitación.

Tras la eliminación de las variables competencia y diversidad el valor de AICc disminuye (*Tabla 2*) y la correlación de las variables con el crecimiento es nula (*Fig. 4*). Por tanto, las variables de competencia y diversidad no modulan la respuesta de crecimiento en las tres especies.

3.3. Resistencia y resiliencia a la sequía

Los valores de resiliencia, resistencia y recuperación varían dependiendo del evento de sequía estudiado (*ver Fig. 5, 6, 7*). En el año 2005, *P. nigra* mostró una resiliencia significativamente mayor que *P. pinaster* y *P. sylvestris* (*ver Fig.5A*).

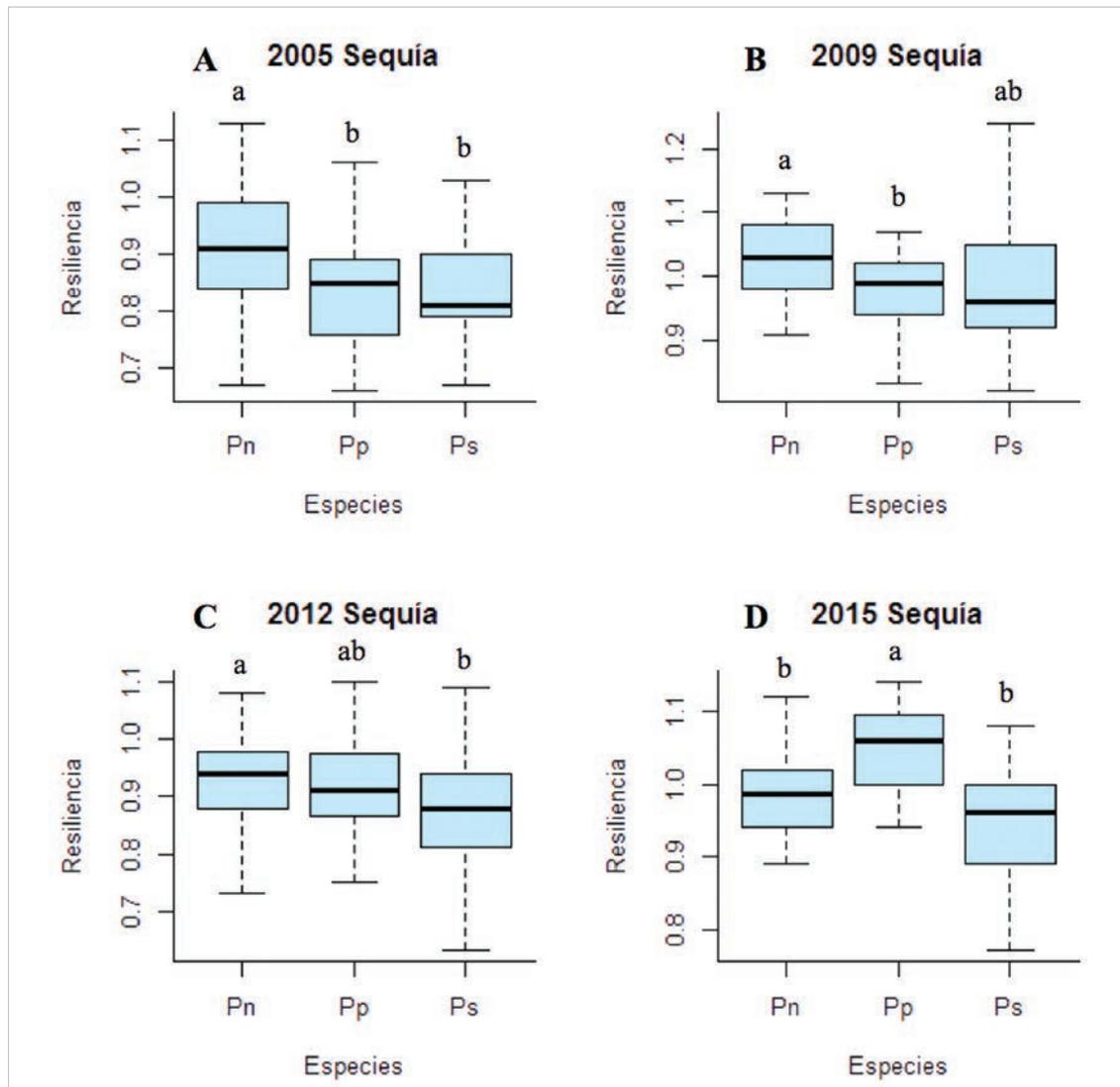


Figura 5. Diferencias en resiliencia. **A.** Muestra como *P. nigra* (Pn) es la especie más resiliente respecto *P. sylvestris* (Ps) y *P. pinaster* (Pp). **B.** *P. nigra* (Pn) más resiliente que *P. pinaster* (Pp) y *P. sylvestris* (Ps). **C.** *P. nigra* (Pn) y *P. pinaster* (Pp) son más resilientes que *P. sylvestris* (Ps). **D.** *P. pinaster* (Pp) es la especie más resiliente con diferencia de las tres especies. Diferentes letras por encima de las cajas indican diferencias significativas entre las especies.

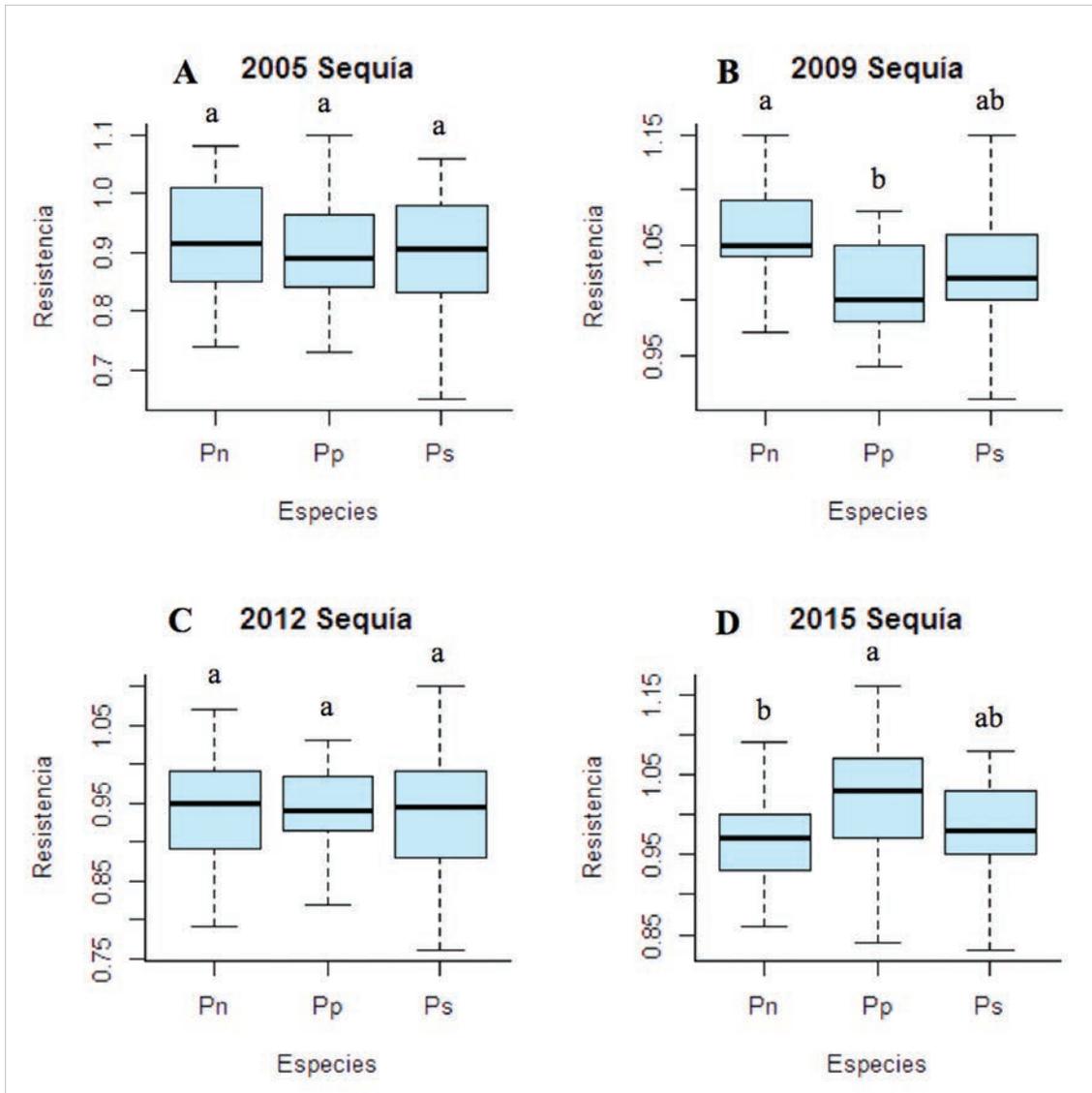


Figura 6. Diferencias en resistencia. A. Las tres especies de pino presentan valores de resistencia similares. B. *P. nigra* (Pn) es la especie más resistente. C. *P. nigra* (Pn) y *P. pinaster* (Pp) son más resilientes que *P. sylvestris* (Ps). D. *P. pinaster* (Pp) tiene los valores más altos de resiliencia, siendo la especie más resistente. Diferentes letras por encima de las cajas indican diferencias significativas entre las especies.

En el año 2009, las diferencias significativas se encontraron entre *P. pinaster* y *P. nigra*, siendo *P. nigra* más resiliente) y resistente que *P. pinaster* (ver Fig. 5B, 6B).

En el año 2012, *P. sylvestris* y *P. nigra* muestran diferencias significativas en cuanto la resiliencia (ver Fig. 5) y la recuperación (ver Fig. 7), siendo *P. nigra* más resiliente y con mayor recuperación que *P. sylvestris*. Por otro lado, entre *P. sylvestris* y *P. pinaster*, *P. pinaster* es más resiliente y con mayor recuperación que *P. sylvestris*.

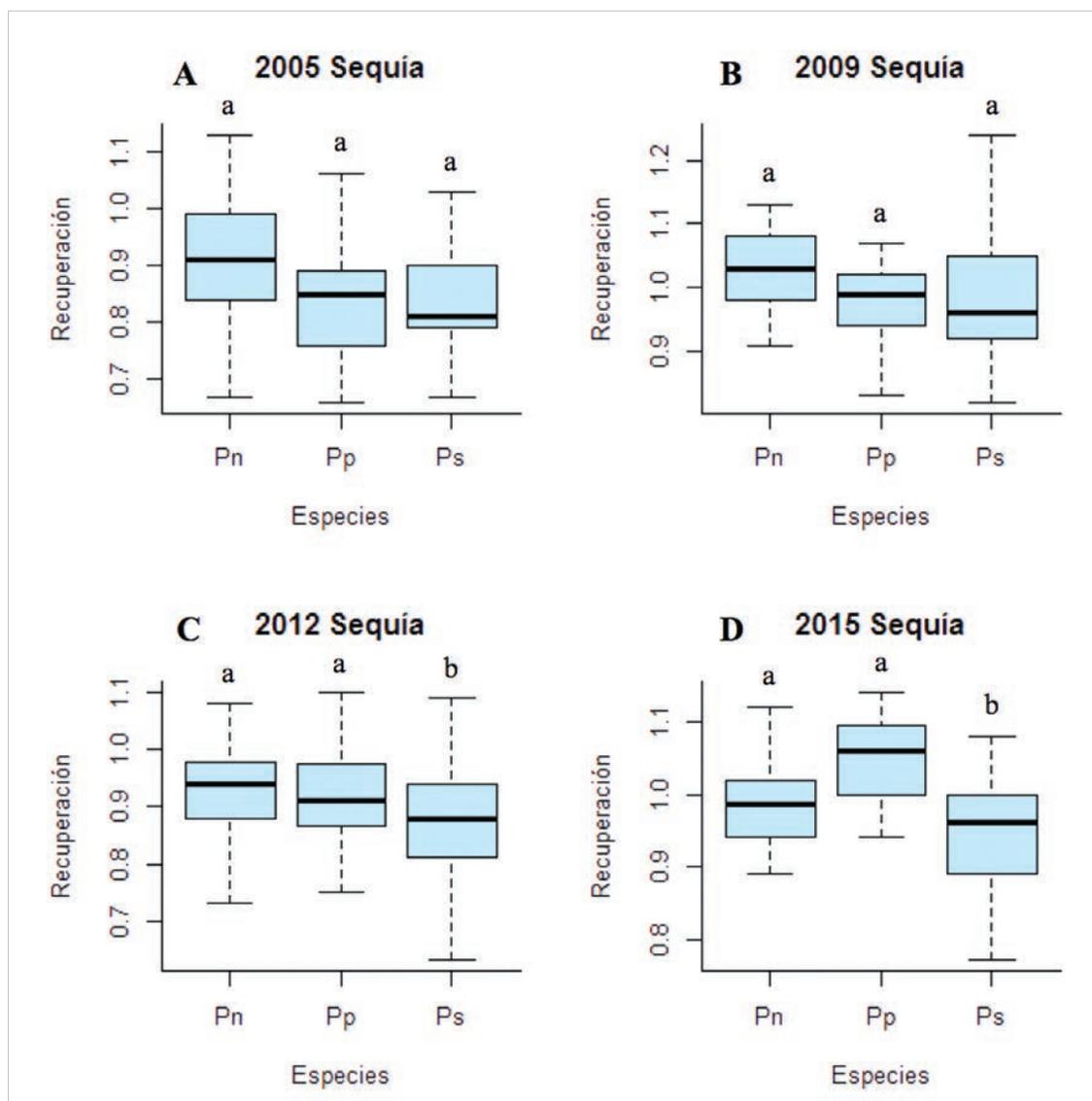


Figura 7. Diferencias en recuperación. En **A**, **B** y **C** *P. nigra* (Pn) presenta los valores más altos de recuperación en relación con *P. pinaster* (Pp) y *P. sylvestris* (Ps) y en **D**, *P. pinaster* tiene los valores más altos de recuperación tras varios eventos de sequía. Diferentes letras por encima de las cajas indican diferencias significativas entre las especies.

Por último, el año 2015 muestra la evolución de los efectos producidos sobre las tres especies en los valores de resiliencia, resistencia y recuperación. Entre *P. pinaster* y *P. nigra*, *P. pinaster* es más resiliente (ver Fig. 5) y más resistente (Fig. 6) que *P. nigra*. Entre *P. sylvestris* y *P. nigra*, este último mostró una recuperación (Fig. 7) significativamente mayor que *P. sylvestris*. También hay diferencias significativas entre *P. sylvestris* y *P. pinaster*, siendo *P. pinaster* la especie con valores de resiliencia (ver Fig. 5) y recuperación (ver Fig. 7) significativamente mayores a los de *P. sylvestris*.

4. Discusión

Las tres especies estudiadas presentan una tolerancia moderada frente a los efectos negativos de las sequías, restableciendo sus funciones tres años más tarde del último evento de sequía ocurrido en 2012. *P. pinaster* muestra los valores más altos de resiliencia y resistencia, seguido de *P. nigra* y en último lugar *P. sylvestris*. Sin embargo, la acumulación de cuatro sequías consecutivas supuso en *P. sylvestris* una disminución significativa del crecimiento. Los resultados sugieren que el crecimiento de los árboles en pinares tienen el potencial para recuperarse tras varios periodos secos (Madrigal-González *et al.*, 2017). Los altos valores de crecimiento pueden deberse tanto a factores abióticos (condiciones microclimáticas, distribución de la precipitación y las características del suelo) como bióticos (densidad de los árboles y adaptación local) (Herrero *et al.*, 2013).

No se observó un efecto significativo de la competencia, la diversidad de la vecindad, ni la identidad de la especie en el crecimiento de ninguna de las tres especies.

Los resultados indican que *P. sylvestris* en su límite de distribución, presenta tolerancia a eventos de sequía extrema, como fue la sequía de 2005 que llegó a provocar mortandad de *P. sylvestris* y *P. nigra* en Sierra Nevada (Herrero *et al.*, 2013). Pero al final de su crecimiento en 2016, se observa a *P. sylvestris* desacoplado del crecimiento del resto, por tanto las sequías recurrentes e intensas si pueden llegar a afectarle. *P. pinaster* y *P. nigra* muestran también valores de crecimiento muy cercanos al crecimiento anterior a la sequía. La resiliencia está directamente relacionada con la resistencia, por tanto, las tres especies presentan valores cercanos a 0,90, muy próximos al 1, lo que indica que el crecimiento durante la sequía no se redujo drásticamente con respecto al crecimiento previo a la misma.

Los elevados valores de resiliencia y resistencia obtenidos para *P. pinaster* son superiores a los de *P. nigra* y *P. sylvestris* en el año 2015. Esto podría deberse a que es una especie con distribución mediterránea, adaptada a precipitaciones bajas que se concentran en otoño y primavera, provocando en verano un importante estrés hídrico. Además, de Miguel *et al.* (2016) detectaron cambios metabólicos en diferentes órganos en respuesta a un estrés hídrico, lo que supone un patrón de aclimatación al estrés.

La moderada resiliencia de *P. sylvestris* a eventos singulares de sequía, podría estar relacionada con la adaptación del árbol a las condiciones secas del clima mediterráneo continental. La adaptación local podría minimizar el impacto negativo de la sequía en el rendimiento, debido a la existencia de una alta relación raíz-parte aérea que permite la obtención de agua en profundidad (Matías *et al.*, 2014). El aumento de las temperaturas además de provocar incremento del estrés de hídrico en los árboles (Adams *et al.*, 2004), sobretudo en los meses de verano que puede afectar a las reservas de carbono causando un efecto negativo en el crecimiento (Rolland y Schueller, 1994), puede aumentar el crecimiento de *P. sylvestris* en invierno y primavera (Herrero *et al.*, 2013). Los carbohidratos producidos a lo largo del invierno pueden ser útiles para diversas funciones arbóreas favoreciendo el crecimiento

posterior (Herrero *et al.*, 2013), en meses con mayor estrés hídrico. Por otro lado, a pesar de que en 2015 obtuvo valores de resiliencia cercanos a 1, son inferiores a los obtenidos por *P. pinaster* y *P. nigra*, con diferencias significativas con *P. pinaster*. Esto podría ser debido a que después de varios eventos de sequía, *P. sylvestris* podría tener dificultades para recuperar sus niveles de crecimiento anteriores.

Los resultados sugieren adaptación a los eventos de sequía extrema. Sin embargo, hay que tener en cuenta que el estudio ha estado basado en individuos de corta edad. Se sabe que los juveniles pueden comportarse de manera diferente a los árboles adultos, y que los valores de resiliencia obtenidos en juveniles no deben por qué traducirse a los adultos. Aun así, los modelos climáticos predicen reducciones de entre 4% y el 27% de la precipitación anual para el sur de Europa (Christensen *et al.*, 2007). Esto provocaría el aumento de la sequía ya existente, pudiendo sobrepasar el nivel crítico de resiliencia del individuo, en especial de *P. sylvestris*. Además, hay que tener en cuenta que en la zona de estudio se observó una tasa muy baja de reclutamiento de individuos de *P. nigra* y *P. sylvestris*, es decir, no se está produciendo regeneración natural de la masa forestal. Este hecho supone un problema para el futuro del pinar.

5. Bibliografía

- Adams, H.D., & Kolb, T.E. (2004). Drought responses of conifers in ecotone forests of northern Arizona: tree ring growth and leaf sigma C-13. *Oecologia* 140, 217-225. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1585-4>
- Benito-Garzón, M., Ruiz-Benito, P., & Zavala, M.A. (2013). Inter-specific differences in tree growth and mortality responses to climate determine potential species distribution limits in Iberian forests. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 1141-1151. <https://doi.org/10.1111/geb.12075>
- Bonan, G.B. (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320, 1444-1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Burnham, K.P., & Anderson, D.R. (2003). *Model selection and multimodel inference: A practical information-Theoretic approach*. 2nd edición. Springer, New York.
- Christensen, J.H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gao, X., Held, I., Jones, R., Kolli, R.K., Kwon, W.T., Laprise, R., Magaña Rueda, V., Mearns, L., Menéndez, C.G., Räisänen, J., Rinke, A., Sarr, A., & Whetton, P. (2007) Regional climate projections. *Climate change 2007: The physical science bases*. (ed. by S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller), pp. 847-943. Cambridge University Press, Cambridge and New York.
- Dobbertin, M. (2005). Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research*, 124, 319-333. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0085-3>
- FAO 2016. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. 2nd edición. Roma, pp. 3-4.
- Frank, D.A., Reichstein, M., Bahn, M., Thonicke, K., Frank, D., Mahecha, M.D., Smith, P., Van der Velde, M., Vicca, S., Babst, F., Beer, C., Buchmann, N., Canadell, J.G., Ciais, P.,

- Cramer, W., Ibrom, A., Miglietta, F., Poulter, B., Rammig, A., Seneviratne, S.I., Walz, A., Wattenbach, M., Zavala, M.A., & Zscheischler, J. (2015) Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. *Global Change Biology*, 21, 2861-2880. <https://doi.org/10.1111/gcb.12916>
- Gómez-Aparicio, L., García-Valdés, R., Ruíz-Benito, P., & Zavala, M. (2011). Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forest: implication for forest management under global change. *Global Change Biology*, 17, 2400-2414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02421.x>
- Greenwood, S., Ruiz-Benito, P., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., Kitzberger, T., Allen, C.A., Fensham, R., Laughlin, D., Kattge, J., Boehnis, G., Kraft, N., & Jump, A.S. (2017) Tree mortality across forest biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters*, 20, 539-553. <https://doi.org/10.1111/ele.12748>
- Herrero, A., Castro, J., Zamora, R., Delgado-Huertas, A., & Querejeta, J. (2013). Growth & stable isotope signals associated with drought-related mortality in saplings of two coexisting pine species. *Oecologia*, 173, 1613-1624. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2707-7>
- Herrero, A., & Zamora, R. (2014). Plant responses to extreme climatic events: A field test to resilience capacity at the southern range edge. *PLoS ONE*, 9, e87842. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087842>
- Jump, A.S., Ruiz-Benito, P., Greenwood, S., Allen, C.D., Kitzberger, T., Fensham, R., Martínez-Vilalta, J., & Lloret, F. (2017) Structural overshoot of tree growth with climate variability and the global spectrum of drought-induced forest dieback. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.13636>
- Linares, J., Pazo Sarria, R., Taïqui, L., Camarero, J., Ochoa, V., Lechuga, V., Seco, J., Viñe-gla, B., Sangüesa-Barreda, G., Gilarte, P., Merino, J., & Carreira, J. (2012). Efectos de las tendencias climáticas y la degradación del hábitat sobre el decaimiento de los cedrales (*Cedrus atlantica*) del norte de Marruecos. *Ecosistemas*, 21, 7-14. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2012.21-3.02>
- Linder, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., García-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M., & Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259, 698-709. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.023>
- Lloret, F. (2012). Vulnerabilidad y resiliencia de ecosistemas forestales frente a episodios extremos de sequía. *Ecosistemas*, 21, 85-90. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2012.21-3.11>
- Lloret, F., Keeking, E., & Sala, A. (2011). Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 120, 1909-1920. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x>
- Madrigal-Gonzalez, J., Herrero, A., Ruiz-Benito, P., & Zavala, M. (2017). Resilience to drought in dry forest: Insights from demographic rates. *Forest Ecology and Management*, 389, 167-175. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.12.012>
- Matías L., González-Díaz P., & Jump A.S. (2014). Larger investment in roots in Southern range-edge populations of Scots pine is associated with increased growth and seedling resistance to extreme drought in response to simulated climate change. *Environmental and Experimental Botany*. 105, 32-38. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.04.003>

- de Miguel, M., Guevara, M.Á., Sánchez-Gómez, D., de María, N., Díaz, L.M., Mancha, J. A., Fernández de Simón, B., Cadahía, E., Desai, N., Aranda, I., & Cervera, M.T. (2016). Organ-specific metabolic responses to drought in *Pinus pinaster* Ait. *Plant Physiology and Biochemistry*, 102, 17-26. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.02.013>
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., & Yepez, E.A. (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. *New Phytologist*, 178, 719-739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>
- Meteorología, A. (2017). Agencia Estatal de Meteorología – AEMET. Gobierno de España. [online] Aemet.es. Available at: <http://www.aemet.es> [Accessed 18 May 2017].
- Millennium Ecosystem Assessment 2005. Informe de Síntesis de la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio. [online] pp. 9-13. Available at: <http://www.millenniumassessment.org/es/Reports.html> [Accessed 25 apr. 2017].
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V., Underwood, E.C., ... & Loucks, C.J. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51, 933-938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Padilla, F.M., & Pugnaire, F.I. (2007). Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology*, 21, 489-495. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01267.x>
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988-993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Rolland, C., & Schueller, J.F. (1994). Relationships between mountain pine and climate in the French Pyrenees (Font-Romeu) studied using the radiodensitometrical method. *Pirineos*, 143, 55-70. <https://doi.org/10.3989/pirineos.1994.v143-144.156>
- Ruiz-Benito, P., Linares, E., Gómez-Aparicio, L., Zavala, M., & Coomes, D. (2013). Patterns and drivers of tree mortality in iberian forest: climatic effects are modified by competition. *PLoS ONE*, 8, e56843. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056843>
- Vilá-Cabrera, A., Martínez-Vilalta, J., Galiano, L., & Retana, J. (2013) Patterns of forest decline and regeneration across scots pine populations. *Ecosystems*, 16, 323-335. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9615-2>
- Young, D.J.N., Stevens, J.T., Earles, J.M., Moore, J., Ellis, A., Jirka, A.L., & Latimer, A.M. (2017) Long-term climate and competition explain forest mortality patterns under extreme drought. *Ecology Letters*, 20, 78-86. <https://doi.org/10.1111/ele.12711>
- Zavala, M.A., Espelta, J.M., & Retana, J. (2000) Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: The case of holm oak-aleppo pine forests. *Botanical Review*, 66, 119-149. <https://doi.org/10.1007/BF02857785>

