

Sección D

Cambio global

- 14. Cambio global y decaimiento del bosque.**
- 15. Efectos del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres: observación, experimentación y simulación.**
- 16. El efecto del cambio global en las interacciones planta-animal.**
- 17. Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global.**

CAPÍTULO 14

Cambio global y decaimiento del bosque

Jesús Julio Camarero, Francisco Lloret, Leyre Corcuera, Josep Peñuelas y Eustaquio Gil-Pelegrín

“Science is not only the effort to reduce diversity to identity; it is also, among other things, the study of the irrational brute fact of becoming” (Huxley, A. 1937. *Ends and Means (An Inquiry into the Nature of Ideals and into the Methods Employed for their Realization)*)

“Si cada español hablase de lo que entiende, y de nada más, habría un gran silencio que podríamos aprovechar para el estudio” (Antonio Machado).

Resumen. *Cambio global y decaimiento del bosque.* Los distintos componentes del cambio global (cambio climático, cambios en los ciclos biogeoquímicos, modificaciones en los usos del suelo) están afectando de muy diversos modos a la salud de árboles y bosques. Durante el siglo XX, se han descrito varios síndromes de decaimiento en Europa occidental y el noreste de América que se explicaron por la polución atmosférica. Recientemente, se han detectado casos de decaimiento asociados a patógenos, al cambio climático o a la interacción entre ambos factores. En este capítulo describiremos ejemplos de decaimiento cuya causa última es climática. Nos hemos basado en estudios de bosques mediterráneos (encina) y templados (abeto) del nordeste de la Península Ibérica. Describiremos los efectos, a tres niveles jerárquicos, usando distintas metodologías: ecofisiología y anatomía de la madera (nivel individual), demografía (nivel poblacional) y dendroecología (nivel regional). Esta aproximación funcional y estructural integra escalas espaciales y temporales amplias, desde el individuo a escala de 1-10 años y 1-100 km² hasta varios bosques a escalas de 10-500 años y 100-5000 km². Las sequías de 1985-1986 y 1993-1994 afectaron negativamente a muchas especies leñosas en lo que vino a llamarse “seca”. Estas sequías redujeron el crecimiento radial y longitudinal de poblaciones de encina y quejigo del Sistema Ibérico, afectando también a la estructura anatómica de la madera con consecuencias negativas sobre la conductividad hidráulica. Los efectos negativos de las sequías fueron más intensos en los montes bajos “revieja-dos” de quercíneas, en los que el abandono de su uso tradicional ha provocado cambios en su estructura y crecimiento que pudieron predisponerles al decaimiento. También el sustrato puede ser un factor de predisposición, ya que en ciertos encinares catalanes y aragoneses, las encinas situadas sobre sustratos con menor profundidad de raíces fueron las más afectadas en la sequía de 1994. En este caso, los individuos más afectados fue-

ron las plántulas y los que mejor se recuperaron tras la sequía fueron los más grandes. El decaimiento del abeto se estudió a nivel regional mediante técnicas dendroecológicas. El proceso actual de decaimiento de los abetares en los Pirineos occidentales comenzó en 1986, coincidiendo con la sucesión de varios septiembres secos. Esta aparente conexión climática desaparece a nivel regional, ya que los patrones espaciales de defoliación son similares pero no idénticos a los patrones de crecimiento radial. Por lo tanto, otros factores locales (patógenos) relacionados con la reciente variabilidad climática deben haber actuado en este proceso. El gestor debe conocer e intentar mitigar los efectos negativos de los factores de predisposición (p.ej. el tipo de sustrato de un encinar, el reviejado del monte bajo, talas excesivas en los abetares) ante un escenario probable de gran variabilidad climática que puede causar cambios bruscos en las comunidades forestales.

Summary. *Global change and forest decline.* Components of global change (climatic change, changes of biogeochemical cycles, land-use modifications) are affecting the health of trees and forests in diverse ways. During the 20th century, several cases of forest decline were described in Western Europe and North-eastern America, and they were related to atmospheric pollution. Recently, forest declines have been detected and associated to climatic change, pathogens or the interaction of both factors. In this chapter, we describe several cases of forest decline whose causes were climatic. We used examples from Mediterranean (holm oak) and temperate (silver fir) forests from the North-eastern area of the Iberian Peninsula. We described the effects of decline in three hierarchic levels using different methodologies: ecophysiology and wood anatomy (individual level), demography (population level), and dendroecology (regional level). Our structural and functional approach integrates wide spatial and temporal scales, from the individual (1-10 years and 1-100 km² scales) up to several forests (10-500 years and 100-5000 km² scales). Severe droughts in 1985-1986 and 1993-1994 negatively affected woody species, a decline case which was called "seca". Droughts reduced radial and longitudinal growth of holm oak and Portuguese oak forests in the Iberian System. Droughts also affected the anatomical structure of wood, which had negative consequences on the plant hydraulic conductivity. The negative effects of these droughts were more intense in overage coppice stands of oaks, whose traditional uses have been abandoned. These land-use changes have changed the structure and growth of overage coppice stands, which may predispose them to decline. The substrate may also be a predisposing factor. In some Catalan and Aragonese holm oak forests, holm oaks located on substrates with a low root depth were less affected by the 1994 drought. The most negatively affected individuals were seedlings, while the biggest trees showed a better recuperation after the drought. The silver fir decline was studied within a regional level using dendroecological techniques. The recent silver fir decline in the Western Pyrenees started in 1986, after several consecutive years with low precipitation in September. This apparent climatic cause was not evident at the regional level because the spatial patterns of crown defoliation were similar but not identical to the spatial patterns of radial growth. Therefore, other local factors (pathogens) related to the recent climatic variability must have acted. Forest managers must know and try to mitigate the negative effects of predisposing factors (e.g. the type of substrate in holm oak forests, the degree of aging in coppice stands, excessive logging in silver fir stands). This knowledge is more critical in front of a probable scenario characterized by increasing climatic variability, which can trigger sudden changes in forest communities.

1. El decaimiento del bosque: introducción y definiciones

El cambio global reciente está afectando a los ecosistemas terrestres de forma diferente según el tipo de comunidad y el factor dominante. Árboles y bosques, incluso aquellos situados en las áreas más remotas como los bosques subalpinos y boreales, están experimentando

cambios rápidos, desde una mayor variabilidad del clima (sequías, inviernos cálidos o muy fríos, olas de calor) hasta aumentos en los nutrientes disponibles en el suelo o a la disminución y fragmentación de su área de distribución. Dado que la Península Ibérica constituye el límite inferior latitudinal de distribución de varias especies de árboles (*Pinus sylvestris*, *P. uncinata*, *Juniperus thurifera*, *Quercus pyrenaica*, etc.) o bien su única área actual de distribución (*Q. faginea*, *Abies pinsapo*), se puede suponer que las poblaciones más meridionales de dichas especies serán más sensibles a cambios climáticos que impliquen mayor aridez. Pero estos cambios afectarán además a poblaciones muy fragmentadas sometidas a sistemas de gestión cambiantes y que experimentan factores adicionales de estrés, como la contaminación atmosférica. En el contexto del estudio de los efectos del cambio global sobre los bosques es básico por tanto tener en cuenta que éste se define por al menos tres componentes relacionados (ver capítulo 15), cuyas tasas de cambio están aumentando de forma rápida (Vitousek 1994): (i) el cambio climático (calentamiento global, aumento de la variabilidad climática interanual e interdecadal, etc.), (ii) cambios en los ciclos biogeoquímicos (aumento de la emisión de carbono hacia la atmósfera, aumento de la deposición de nitrógeno y azufre, cambios en la concentración de ozono, etc.), y (iii) cambios en la gestión y uso del suelo (deforestación y roturación de bosques, fragmentación, abandono de tierras agrícolas, cambios en el régimen de talas, gestión de incendios, etc.). Hay autores que añaden un cuarto componente referido a los cambios biogeográficos de distribución de muchos organismos, ya sean por contracción del área y extinción o por la expansión del área (invasión). Es evidente que estos componentes están relacionados, tienen tasas de cambio distintas y pueden mostrar retroalimentaciones positivas o negativas así como cambios no lineales (ver capítulos 6 y 15). Por ejemplo, el cambio climático está favoreciendo que el bosque boreal se expanda más al norte y ocupe la tundra. Las copas de los árboles reflejan menos radiación que la nieve que cubre la tundra por lo que esta invasión provoca un amplificación del calentamiento a escala regional (retroalimentación positiva) lo que podría conducir a inviernos aún más cálidos.

Durante las décadas de 1970 y 1980 se describió en Europa Central y el Noreste de Norteamérica, ambas zonas muy pobladas y con intensa actividad industrial, una serie de procesos patológicos caracterizados por diversos síntomas como la defoliación y decoloración de las copas, cambios en la arquitectura de las ramas, muerte de raíces, menor crecimiento, senescencia prematura y elevada mortalidad de distintas especies de árboles (Hertel 1988). Este fenómeno, en principio aparentemente insólito y sin precedentes, se denominó “decaimiento del bosque” (*forest decline*, *Waldsterben*). La preocupación pública fue grande en países donde el bosque forma parte de la cultura nacional (Alemania, Estados Unidos), y la mayoría de los expertos forestales sugirieron la existencia de un “síndrome”. Tras años de investigación, se consideró que la polución atmosférica (lluvia ácida) y sus efectos sobre el ecosistema (acidificación del suelo) eran los principales agentes causantes de estrés (Schütt y Cowling, 1985). Los más cautos veían a la lluvia ácida como el factor inicial que debilitaba al árbol, aún admitiendo que las condiciones climáticas adversas podían ser el factor desencadenante principal (Innes, 1987). Quizás fue la preocupación social la que fomentó (y precipitó) entre los científicos la percepción de que un único agente causaba la enfermedad y muerte de masas forestales localizadas en diferentes áreas geográficas y compuestas por especies diversas.

Sin embargo, años después se replanteó esta aproximación (Kandler 1993; Skelly y Innes, 1994). ¿Por qué no considerar al “síndrome del decaimiento” como un conjunto de diversas patologías vegetales, conocidas desde hacía tiempo, que se describían de forma simultánea y en lugares próximos? Dicho de otro modo: quizás el episodio de decaimiento de las décadas de los 70 y 80 descrito en Europa central y Norteamérica no fue realmente excep-

cional y sí había precedentes similares. Así, existen numerosos informes de decaimiento del abeto (*Tannensterben*) en Europa Central durante el siglo XX, a veces descritos en regiones separadas por cientos de kilómetros, que solían coincidir en el tiempo con períodos de sequía regional (Fig. 14.1). Cramer (1984) puso claramente de manifiesto que la sequía predisponía al decaimiento de los bosques centroeuropeos. Esta idea era reforzada por resultados similares en ecosistemas tan diferentes de los bosques templados como las comunidades de matorrales en zonas semiáridas de Norteamérica (Nelson *et al.* 1989).

Por último, es útil considerar en cualquier estudio de decaimiento la clasificación clásica de factores causantes del decaimiento propuesta por Manion (1991). Los *factores de predisposición* pueden definirse como aquellos, mayoritariamente abióticos (clima), que debilitan al árbol y/o reducen sus defensas a largo plazo haciéndolo más vulnerable a *factores de incitación*, frecuentemente factores bióticos aunque también abióticos (heladas), que aceleran su declive a corto plazo. Finalmente, los *factores de contribución*, generalmente patógenos oportunistas (bacterias, hongos, insectos, plantas hemiparásitas como el muérdago), “rematan” al árbol previamente debilitado. En muchos casos no sólo se desconoce el agente responsable del decaimiento sino cuántos agentes están implicados, por lo que, como se ha mostrado en el caso centroeuropeo, un enfoque causa-efecto no siempre es fructífero (Manion y Lachance 1992). La edad de los árboles, su acervo genético, el clima entendido como tendencias a largo plazo y otros agentes ambientales, como suelos poco desarrollados o en general localidades subóptimas, son factores de predisposición. Sin embargo, los episodios climáticos extremos como heladas o sequías puntuales pueden incluirse entre los factores de incitación.

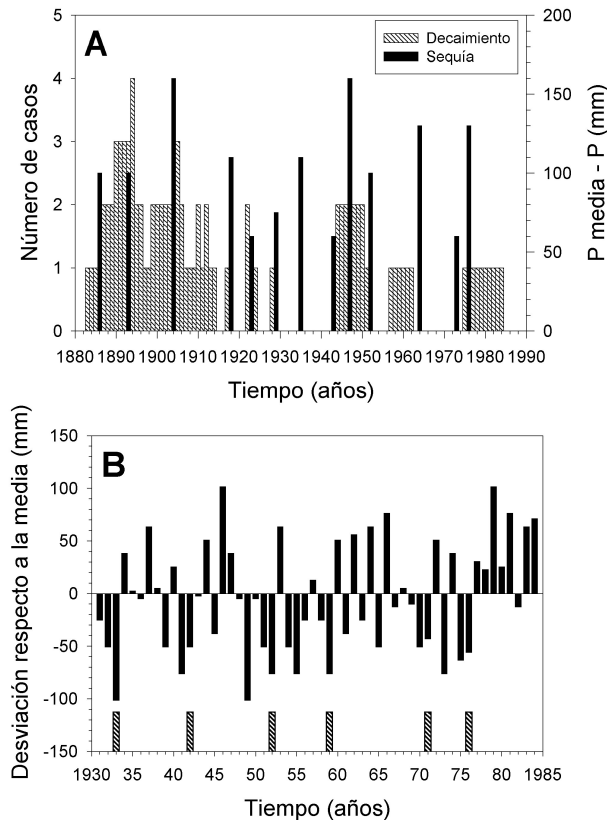


Figura 14.1. Ejemplos de decaimientos en relación a episodios de sequía en comunidades muy diferentes. **A.** Número de casos de decaimiento del abeto (“Tannensterben” –barras rayadas) registrados en bosques de Europa Central y años secos (barras negras) para el período mayo-agosto (estación meteorológica de Hof, 1880-1990). Se han considerado años secos aquellos cuya precipitación es muy inferior a la media (290 mm), restándose del promedio la precipitación registrada para obtener el índice de sequía representado (valores altos = años secos). Modificado a partir de Cramer (1984) y Cramer y Cramer-Middendorf (1984). **B.** Casos de decaimiento de comunidades de arbustos (barras rayadas) en zonas semiáridas del estado de Utah (EEUU) durante el período 1930-85 y desviación respecto a la media de la precipitación anual (barras negras), Modificado de Nelson *et al.* (1989). En ambos casos, los episodios de decaimiento suelen estar precedidos o acompañados por sequías.

En este capítulo repasaremos los efectos de distintos casos recientes de decaimiento en la Península Ibérica, pasando de los bosques montanos y subalpinos de los Pirineos occidentales dominados por el abeto (*Abies alba*) hasta comunidades de monte bajo mediterráneo en la zona NE peninsular dominadas por quercíneas (encina –*Quercus ilex*– y quejigo –*Quercus faginea*). Nuestra aproximación será jerárquica ya que describiremos los efectos del decaimiento a nivel individual (p.ej. sobre el crecimiento y la estructura y funcionamiento del xilema), poblacional (cambios demográficos) y regional (cambios de crecimiento en distintas poblaciones). Los efectos del decaimiento en cada uno de estos niveles se ha realizado usando distintas técnicas y metodologías apropiadas para cada caso (ecofisiología y anatomía de la madera, demografía, dendroecología). Este doble enfoque funcional (escala temporal de 1-10 años) e histórico (escala temporal de 10-500 años) se centrará en la influencia de uno de los componentes más estudiados del cambio global, el cambio climático, sobre los procesos de decaimiento. Mostraremos con ejemplos próximos (el monte bajo “reviejado”) las interacciones de otros componentes del cambio global como los cambios de uso del suelo sobre los procesos de decaimiento. Por último, propondremos medidas para mitigar o paliar los efectos negativos del cambio global sobre el futuro de nuestros bosques y sugeriremos respuestas ante los procesos de decaimiento del bosque.

2. Aproximación “histórica” al decaimiento del bosque: el caso del abeto en los Pirineos

El primer paso para contrastar si algún factor climático está predisponiendo al decaimiento del bosque es la búsqueda de series climáticas largas y continuas procedentes de estaciones próximas geográfica y topográficamente (altitud) al área de estudio. En la Península Ibérica, ya existen series climáticas que abarcan el pasado siglo XX y, aunque son escasas y muchas veces discontinuas y heterogéneas, demuestran que se está produciendo un cambio climático a escalas local y regional, como en el caso de los Pirineos centrales (Fig. 14.2). En esta zona se está observando una mayor frecuencia de septiembrés secos ($2T > P$ en el diagrama de Walter y Lieth) en las décadas de los 70 y 80. Así en 1985 se registró uno de los septiembrés más secos del siglo y en 1986 la precipitación recogida desde junio hasta agosto

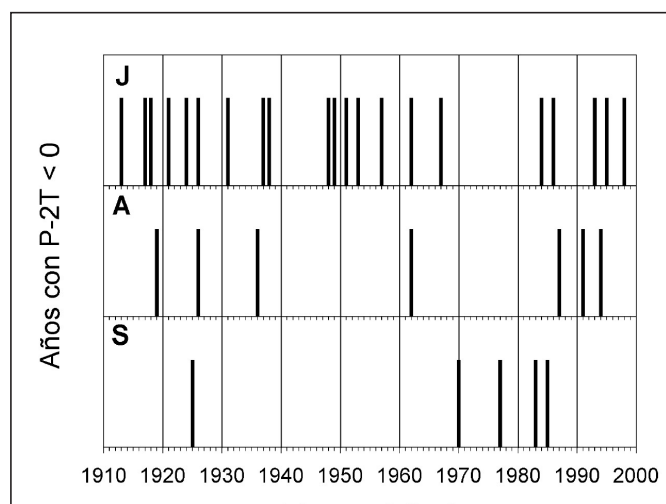


Figura 14.2. Señales de posibles cambios climáticos en los Pirineos centrales. Episodios de sequía mensual (Precipitación–2 Temperatura <0) en los Pirineos centrales para los meses de julio (J), agosto (A) y septiembre (S). Datos de la estación de Canfranc-Los Arañones para el período 1910-1999. La barra indica sequía para el mes indicado. Desde 1970, los años 80 destacan por la elevada frecuencia de sequías en septiembre. Modificado de Camarero *et al.* (2002).

fue muy baja. Precisamente, fue a mediados de los años 80 cuando comenzaron a describirse fenómenos de decaimiento de abetos y una mortalidad elevada.

Sin duda, la visión climática del proceso no fue tratada en profundidad por la escasez de estudios que situaran los procesos de decaimiento en una escala espacial (regional) y temporal (siglos) acorde con la distribución y la longevidad de las especies afectadas (Innes 1993). Además, se puso de manifiesto la necesidad de: (i) revisar a fondo la literatura previa; (ii) definir los procesos de muerte de los árboles desde una perspectiva biológica y ecológica (Cuadro 14.1); y (iii) caracterizar y estandarizar crítica y cuidadosamente los índices de vitalidad del bosque empleados hasta entonces, como la transparencia de la copa (Fig. 14.3). Hacía falta por tanto un enfoque histórico y objetivo que permitiera datar, cuantificar y contextualizar de forma precisa estos episodios de gran mortalidad y crecimiento reducido. Por todo ello, varios autores han seguido una aproximación dendroecológica basada en la datación de los anillos anuales de crecimiento que forman las especies leñosas en zonas de clima estacional (Cook *et al.* 1987, Camarero *et al.* 2002), ya que permite caracterizar qué factores bióticos (patógenos) o abióticos (clima, suelo) inducen el decaimiento del bosque. Se justificaba así una aproximación funcional (ecofisiología) e histórica (dendroecología, demografía) al estudio de los procesos de decaimiento, existiendo un consenso paralelo al fitopatológico (Brasier *et al.* 1993, Rizzo y Garbelotto 2003), sobre el papel determinante de diversos factores cli-

CUADRO 14.1

DEFINICIONES Y MITOS SOBRE LA MUERTE Y DECAIMIENTO DE LOS ÁRBOLES (BASADO EN SHIGO 1993, 1994).

1. La muerte de un árbol rara vez es consecuencia de un solo factor.
2. No obstante, son pocos los factores principales que conducen a la muerte de un árbol.
3. Muy pocos patógenos pueden matar un árbol si no está previamente debilitado, por ejemplo por factores abióticos como el clima (sequía, heladas).
4. El decaimiento de un árbol es la pérdida irreversible de su vitalidad una vez sobrepasado un umbral de resistencia máxima al estrés genéticamente programado.
5. Procesos dinámicos de ajuste (“preventivos”) frente a condiciones ambientales adversas (estrés), como la pérdida de hojas o brotes o una menor tasa de crecimiento o crecimientos anómalos, no implican necesariamente daños irreversibles.

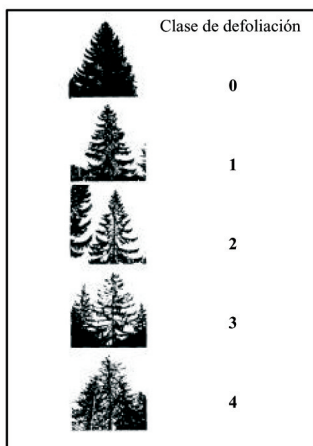


Figura 14.3. Clases de daño atendiendo a la defoliación (%) de la copa del árbol (clase 0 = árbol sano, defoliación = 0-10%; clase 1 = daños leves, defoliación = 11-25%; clase 2 = árbol con daños de moderados a intensos, defoliación = 26-60%; clase 3 = árbol muy dañado o moribundo, defoliación = 61-99%; clase 4 = árbol muerto, defoliación = 100%). Basado en Ammer *et al.* (1983) y Mueller y Stierlin (1990).

máticos en la base de dichos procesos (Cramer 1984, Auclair *et al.* 1992, Amorini *et al.* 1996, Mäkinen *et al.* 2001). Una aproximación dendroecológica actúa además de nexo entre escalas temporales muchas veces separadas, enlazando la (neo)ecología y la paleoecología.

El estudio de procesos de decaimiento a escala regional requiere, no sólo situarlo en un contexto temporal, sino también caracterizar los patrones espaciales en distintas poblaciones para determinar su grado y tasa de deterioro. Patrones espaciales puntuales muy localizados pueden indicar que el caso estudiado está motivado por deposiciones de contaminantes o por ataques de patógenos. Patrones regionales pueden apuntar hacia causas que actúan en escalas espaciales mayores, como el clima. La densidad y localización de los bosques muestreados dependerá de: la especie estudiada, su área de distribución, el grado de fragmentación de sus poblaciones, el tipo de decaimiento observado, el nivel de variabilidad intraespecífica de la especie monitorizada, la autoecología de la especie (longevidad, dispersión, biología reproductiva, crecimiento), etc. Por ejemplo, en el caso del decaimiento del abeto en los Pirineos aragoneses, nos encontramos ante el límite de distribución SW de la especie formando una distribución muy fragmentada en la que la mayoría de los bosques ocupan menos de 100 hectáreas (Fig. 14.4). La lista de variables a considerar en un estudio de decaimiento es muy larga pero todas deben ser tenidas en cuenta si se trata de buscar factores causales potenciales. Algunos de los aspectos que en principio deben considerarse son: el número y tipo funcional de especies afectadas, los síntomas de daño observados, el patrón espacial de las poblaciones afectadas, la presencia de patógenos potenciales, si existe estacionalidad de los daños (lo que podría apuntar a factores bióticos como defoliadores; Camarero *et al.* 2003), el medio donde aparecen los montes más afectados, la gestión de estos montes, la localización de puntos locales de polución atmosférica (Taylor *et al.* 1986). Por ejemplo, el ozono de las capas bajas de la atmósfera se ha considerado recientemente un factor importante de decaimiento forestal, produciendo síntomas característicos en hojas de especies afectadas, siendo por ello usadas como bioindicadores. Para mostrar la complejidad de interacciones en los casos de decai-

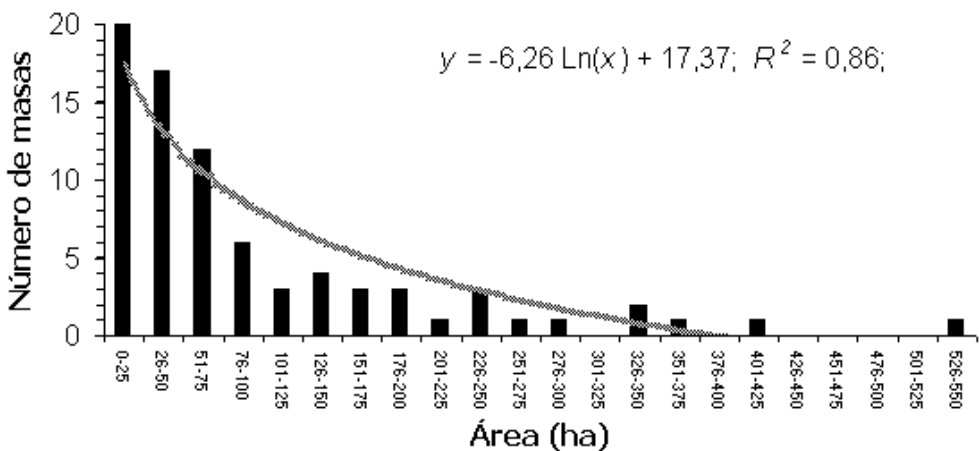


Figura 14.4. Fragmentación de los abetares aragoneses. Se muestra la distribución del número de masas en la provincia de Huesca según su área (ha). La mayoría (62%) de las masas no superan las 75 ha. La línea indica el ajuste de la función logarítmica mostrada. Datos del Segundo Inventario Forestal Nacional y del Mapa Forestal de Aragón. Modificado de Camarero (2001).

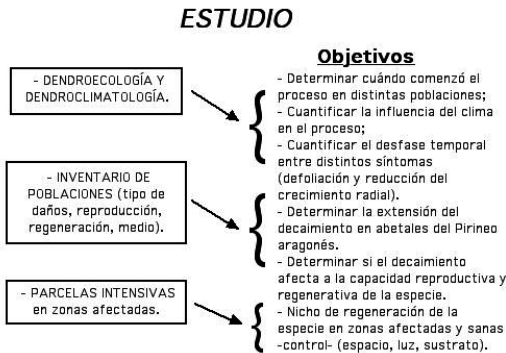
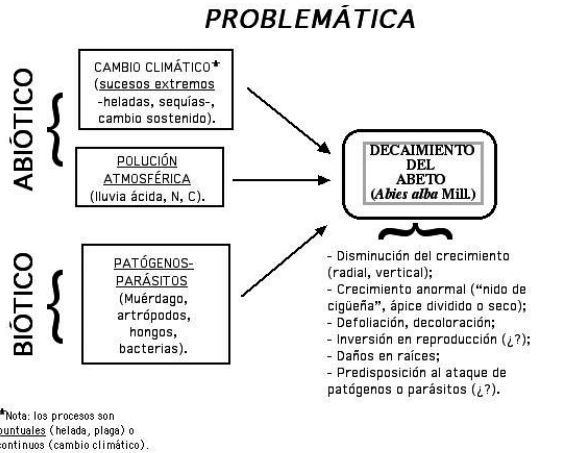


Figura 14.5. Ejemplo del complejo entramado de factores abióticos y bióticos ("Problemática", arriba) potencialmente implicados en el decaimiento del abeto (*Abies alba* Mill.) y estudios propuestos ("Estudio", abajo) para cuantificar su influencia. Cabría añadir el ozono a los factores de contaminación atmosférica y la ecofisiología a los estudios a llevar a cabo.

miento, la figura 14.5 muestra el esquema de una aproximación al estudio del decaimiento del abeto en los Pirineos.

Los procesos de defoliación y crecimiento radial muestran distintos ritmos temporales e inercias ya que cada tipo de crecimiento del árbol (primario frente a secundario) o cada órgano (hojas, ramas, tronco, raíces, flores, frutos) tiene tasas distintas de crecimiento. Así, se estudió la relación entre el grado de defoliación reciente y el cambio relativo (%) de crecimiento radial estimado con una ventana temporal de 10 años que calcula la diferencia entre el crecimiento medio de los 10 años posteriores ($t+10$) y el de los 10 años previos ($t-10$) a un año dado (t), dividida por el crecimiento promedio de los 10 años previos ($t-10$). Dicha relación fue siempre negativa, pero se mostró más intensa y significativa cuando se calculaba usando promedios que incluyeran los últimos 5-15 años (Fig. 14.6). Estos promedios se basan en los cambios relativos de crecimiento a partir de mediados de los años 60 e incluyendo el año clave 1986. Una información similar se obtiene si separamos los árboles por clases de defoliación y comparamos su crecimiento medio. Por ejemplo el Paco Ezpela (Ansó, Huesca) es uno de los abetales más afectados por los procesos de decaimiento. En el estudio dendroecológico de sus poblaciones, se ha detectado cómo el crecimiento radial de los árboles defoliados y muertos diverge de los poco defoliados y sanos a partir de 1986, lo que indica que los árboles actualmente moribundos o muertos iniciaron su declive en este año (Fig. 14.7). Fue en este año cuando el crecimiento disminuyó en todos los árboles, después mostró cierta recuperación hasta 1989 para después declinar progresivamente hasta la actualidad. Se puede plan-

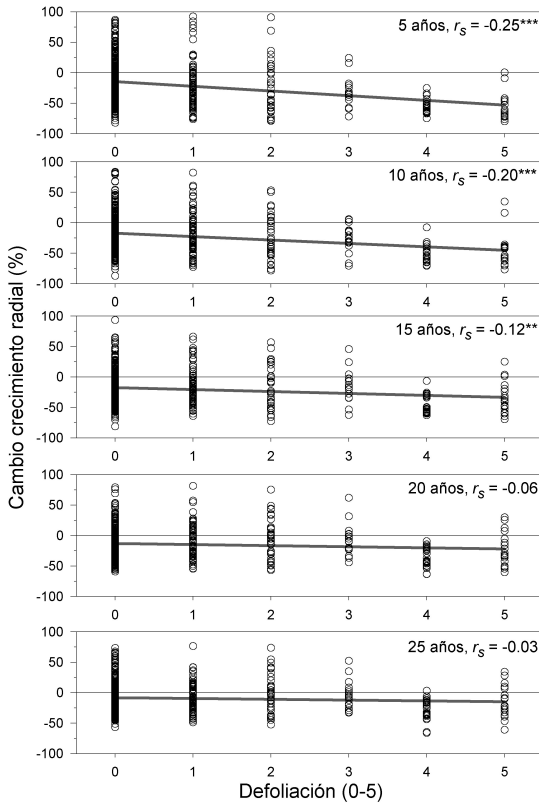


Figura 14.6. Relación entre el grado de defoliación y los cambios recientes de crecimiento radial en los abetares aragoneses. Entre 1999 y 2000, se estimó de forma visual la defoliación, como índice de vitalidad reciente, de 690 abetos repartidos por el Pirineo aragonés siguiendo la escala de la Figura 14.3. y añadiendo los árboles totalmente defoliados y muertos (clase 5). La defoliación de cada árbol se compara con el cambio relativo (%) de crecimiento radial estimado con una ventana temporal de 10 años que calcula la diferencia entre el crecimiento medio de los 10 años posteriores ($t+10$) y el de los 10 años previos ($t-10$) a un año dado (t), dividida respecto al crecimiento promedio de los 10 años previos ($t-10$). Después, se obtuvo el promedio de estos cambios para los últimos 5, 10, 15, 20 y 25 años. La línea gris corresponde a un ajuste lineal entre defoliación y cambios de crecimiento. Se indica el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) entre ambas variables y su nivel de significación (**: $p \leq 0,01$; ***: $p \leq 0,001$).

tear como hipótesis preliminar que los abetos situados en esta localidad subóptima, con menor precipitación que otros lugares próximos con mayor influencia atlántica, rebasaron de forma irreversible su umbral fisiológico como consecuencia de la sequías estivales consecutivas de 1985 y 1986. Se han descrito cambios similares en bosques muy diferentes y sometidos a otras limitaciones climáticas. Así, el calentamiento global está induciendo estrés hídrico en bosques

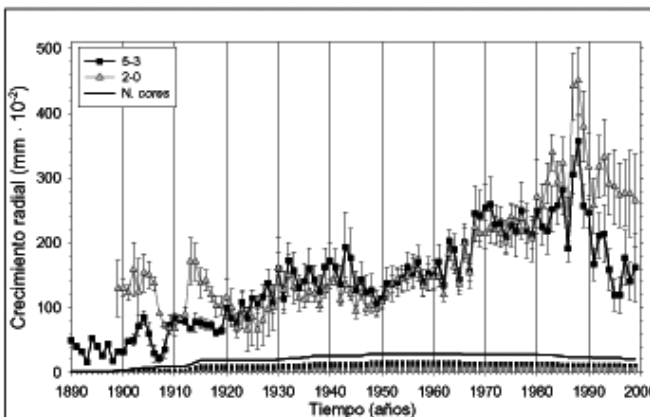


Figura 14.7. Crecimiento radial (anchura de anillos) para el abetar en el Paco Ezpela (Ansó, Huesca) según su grado de defoliación (0-2, poco defoliados; 3-4, muy defoliados y 5, muertos; ver escala en Figura 14.3). Las barras de error son errores estándar. El tamaño de muestra global corresponde a la línea negra gruesa y el tamaño de muestra de cada subgrupo viene indicado por las barras. El crecimiento radial de los árboles defoliados y muertos diverge de los poco defoliados y sanos a partir de 1986. Modificado de Camarero *et al.* (2002).

boreales de píceas en Alaska, lo que conlleva un menor crecimiento radial al aumentar las temperaturas y una menor capacidad potencial de secuestrar carbono (Barber *et al.* 2000).

En resumen, la manifestación actual del decaimiento del abeto en los Pirineos en forma de defoliación y mortalidad asociada está relacionada con cambios previos de disminución de crecimiento radial que se remontan a la “crisis” de 1986, hace ya 18 años. ¿Podrían usarse estos cambios de crecimiento radial como “pronósticos” de futuros procesos de decaimiento y muerte? Posiblemente, pero no queda claro cómo evitar o prevenir estos episodios de mortalidad masiva si el clima y otros factores adicionales (cambios en la intensidad y frecuencia de talas en los Pirineos, presencia de patógenos, deposición de nitrógeno) están implicados e interaccionan.

3. El decaimiento del bosque en el contexto del clima mediterráneo

El clima mediterráneo aparece entre los 30° y 45° de latitud y está caracterizado por inviernos no excesivamente fríos pero húmedos y veranos cálidos secos (Balairón 1997). En términos de precipitación, destaca su gran variabilidad interanual. En cuanto a las temperaturas, se considera una variante continental, caracterizada por un invierno con heladas frecuentes, frente a una variante de temperaturas más suaves y menor amplitud térmica típica de regiones costeras. En consecuencia, la vegetación mediterránea perennifolia del interior de la Península Ibérica experimenta los dos tipos de estrés climático propuestos por Mitrakos (1980): la sequía estival y el frío invernal.

Este régimen implica la existencia de dos estaciones favorables para el crecimiento (primavera, otoño) intercaladas entre dos estaciones desfavorables (verano, invierno). La variabilidad térmica tienen implicaciones sobre la respuesta de las comunidades mediterráneas al estrés climático, tal y como sugiere el hecho de que los patrones de defoliación moderada-severa difieran algo entre encinares situados a menor o mayor altitud (Lorenz *et al.* 2002). De hecho, se ha demostrado la mayor resistencia a la cavitación de la subespecie de encina más abundante en zonas continentales (*Q. ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) del centro y oeste de la Península Ibérica respecto de aquella dominante en áreas costeras (*Q. ilex* L. subsp. *ilex*) del nordeste ibérico, Francia, Italia y Grecia (Corcuera *et al.* 2004a). Las contrastadas características climáticas de ambas áreas geográficas, básicamente las zonas occidental y oriental de la cuenca mediterránea, podrían explicar en parte la temprana diferenciación genética de ambas subespecies y sus distintas respuestas ecofisiológicas (Barberó *et al.* 1992, Lumaret *et al.* 2002).

En la región mediterránea se ha detectado un aumento de la temperatura y la evapotranspiración, así como un leve descenso de las precipitaciones (Piervitali *et al.* 1997, Piñol *et al.* 1998). Los modelos climáticos apuntan a un incremento de la aridez (Cuadro 14.2.), así como de la frecuencia e incidencia de sequías severas (Osborne *et al.* 2000, IPCC 2001). La menor disponibilidad de agua limitaría la producción primaria y el incremento de la temperatura favorecería la respiración reduciendo aún más la productividad primaria neta (Peñuelas 1996). A largo plazo, estas sequías intensas podrían provocar la sustitución de especies menos resistentes a la sequía (Peñuelas *et al.* 1998) o bien afectar negativamente o eliminar poblaciones en localidades subóptimas (Lloret y Siscart 1995, Corcuera *et al.* 2004a) o en el límite biogeográfico de distribución de la especie (Martínez-Vilalta y Piñol 2002). A las tendencias a medio y largo plazo, se ha de añadir el efecto directo a corto plazo de episodios climáticos excepcionales (sequías, heladas) que podrían ser cada vez más frecuentes. Por ejemplo, las sequías de 1980-85 y 1990-94 se sitúan dentro de un período climáticamente muy variable en la Península Ibérica, la segunda mitad del s. XX, al menos en el contexto tempo-

CUADRO 14.2

CAMBIOS CLIMÁTICOS OBSERVADOS Y PRONOSTICADOS PARA EUROPA.

Basado en el informe del IPCC (2001). Más información de los efectos del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres en el capítulo 15.

1. El calentamiento se estima en 0,1-0,4 °C / década (0,2-0,6 °C / década en verano) y será más pronunciado en el sur de Europa. El aumento de las temperaturas diarias será mayor para las mínimas (nocturnas) que para las máximas (diurnas).
2. Los inviernos fríos (1 por década en 1961-90) desaparecerían a partir del 2080. El acuerdo entre distintos modelos climáticos respecto a esta previsión es muy elevado para el sur de Europa. Por el contrario, los veranos cálidos serán mucho más frecuentes, pasando de 1 por década a casi 1 por año.
3. Se espera un pequeño descenso (-1% por década) de las precipitaciones anuales en el sur de Europa. Los inviernos serán más húmedos (+1-4% por década) pero los veranos mucho más secos, especialmente en el sur de Europa (hasta -5% por década), donde la frecuencia e intensidad de las sequías estivales aumentará.

ral de los últimos 10 siglos (Manrique y Fernández-Cancio 2000). Los cambios rápidos de ciertas tendencias climáticas durante el siglo XX son muchas veces aparentes y con implicaciones ecológicas claras. Por ejemplo, los inviernos en el Sistema Ibérico aragonés son cada vez más secos y empieza a detectarse cierto estrés hídrico a finales del verano (septiembre) en el Pirineo central (Camarero 2001, Corcuera *et al.* 2004b). No sólo el calentamiento global sino la mayor variabilidad climática afecta al crecimiento (Tardif *et al.* 2003) y la dinámica (Camarero y Gutiérrez 2004) de ciertos bosques ibéricos.

4. La “seca”: factores abióticos y bióticos

En la Península Ibérica comenzó a detectarse la defoliación y amarilleo de especies leñosas, a veces acompañados de tasas de mortalidad elevadas, a principios de la década de los 80, fenómeno que se denominó “seca” (Mesón y Montoya 1993). Desde un primer momento, se establecieron al menos dos posibles vías explicativas, no excluyentes y muchas veces relacionadas (Vannini *et al.* 1996), para entender este fenómeno de decaimiento (Fernández-Cancio 1997): (i) la explicación biótica o fitopatológica consideró la “seca” una expresión del ataque de patógenos tales como hongos que afectan a las raíces (Brasier *et al.* 1993, Tuset *et al.* 1996); (ii) la explicación abiótica o climática relacionó la mortalidad masiva con la sucesión de episodios climáticos adversos que conducirían al debilitamiento y posterior muerte del arbolado (Peñuelas *et al.* 2001).

El único consenso alcanzado sobre la “seca” es que ambos tipos de factores causantes, patógenos o clima, participan de forma decisiva según el tipo de monte y su medio (localidad, clima, suelo, historia de uso). Muchos casos de “seca” en el sudeste y este peninsulares fueron sin duda desencadenados por el estrés climático (Peñuelas *et al.* 2001, Corcuera *et al.* 2004a, 2004b). Concretamente, la reciente inestabilidad climática produjo: (i) la sucesión de intensas sequías en las pasadas décadas de los 80 y 90; y (ii) la aparición de inviernos muy fríos y secos en zonas de clima mediterráneo con influencia continental como el sistema Ibérico (Font Tullot, 1988).

5. Efectos a nivel individual

Los efectos de los distintos ejemplos de decaimiento sobre los árboles y bosques se han organizado en tres niveles jerárquicos: individual, poblacional y regional. Los efectos a nivel de comunidad son quizás los menos estudiados por la dificultad que implican y algunos de ellos están descritos en parte en el capítulo 15 de este libro para el contexto mediterráneo. En todos los casos, hemos intentado describir ejemplos provenientes de bosques ibéricos estudiados usando metodologías sencillas pero no por ello menos informativas.

5.1. Efectos de la sequía de 1993-94 sobre el funcionamiento del xilema

Mediante una aproximación anatómica y dendroecológica, Corcuera *et al.* (2004a, 2004b) estudiaron los efectos de la sequía de 1993-94 sobre el crecimiento longitudinal (longitud del brote) y radial (anatomía del xilema, anchura del anillo) de *Q. ilex* subsp. *ballota* y *Q. faginea* a 1200 m en la sierra de Sta. Cruz (Cubel, Sistema Ibérico aragonés). Se comparó la reacción de una especie con madera de poro difuso (*Q. ilex* subsp. *ballota*, encina), en la que los vasos son de diámetro similar, con otra especie de madera de poro en anillo (*Q. faginea*), en la que hay dos tipos de vasos según su diámetro y fenología (vasos anchos en la madera de primavera y vasos estrechos en la madera de verano). En la zona estudiada, los inviernos de 1992 y 1993 fueron muy fríos y secos y precedieron al seco verano de 1994, que afectó a gran parte de la vegetación leñosa de la Península Ibérica (Peñuelas *et al.* 2001).

Ambas quercíneas mostraron un menor crecimiento en respuesta al estrés hídrico, sobre todo un anillo muy estrecho en 1993-94, y una recuperación posterior a partir de 1995 (Fig. 14.8). Este caso de “seca” de origen climático causó la muerte de individuos en muchas localidades donde el crecimiento era ya bajo, como solanas con suelos con escasa retención de agua. Sin embargo, a pesar de la defoliación observada en la mayoría de bosques afectados, como el aquí descrito, estos montes se recuperaron demostrando la plasticidad y capacidad de persistir de los árboles frente a la variabilidad climática. También se detectaron fenómenos de inercia, ya que se observaron efectos tardíos sobre individuos afectados por la sequía de 1994. Por ejemplo, Peñuelas *et al.* (2000), basándose en las relaciones isotópicas de hojas ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), describieron en encinas afectadas una mayor eficiencia en el uso del agua y una menor demanda de nitrógeno hasta dos años después de la citada sequía. Efectos retardados similares sobre el crecimiento, posteriores a sequías intensas, han sido también descritos para el pino carrasco por Borghetti *et al.* (1998).

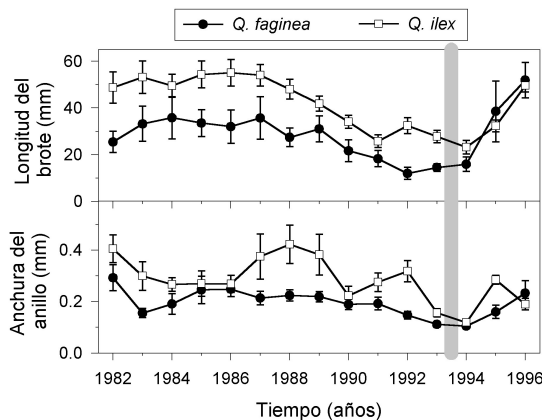


Figura 14.8. Cambios anuales desde 1982 a 1996 de crecimiento longitudinal (longitud del brote) y radial (anchura del anillo) en individuos de *Q. faginea* (quejigo) y *Q. ilex* subsp. *ballota* (encina) de la sierra de Sta. Cruz (Cubel, Sistema Ibérico). La línea gruesa vertical señala la intensa sequía de invierno de 1993 y verano de 1994. Las barras de error son el error estándar. Modificado de Corcuera *et al.* (2004a, 2004b).

A nivel anatómico del xilema, la respuesta estructural y funcional a la sequía de 1993-94 fue muy diferente para la encina y el quejigo. La encina produjo vasos más estrechos durante los años con sequía. El quejigo formó vasos de primavera más anchos pero ocupando menor área conductora en la madera de primavera que otros años. El crecimiento radial anual de esta especie fue mínimo debido a la baja producción de madera de verano. Como consecuencia de ambos hechos, la conductividad hidráulica teórica, proporcional a la cuarta potencia del diámetro de los vasos, disminuyó en 1994 en ambas especies.

Estos cambios en la estructura del xilema responden a modificaciones de su funcionamiento debidos a procesos de embolia causados por sequías o por heladas. La embolia, fase final de la cavitación, ocurre por la entrada de una burbuja de aire a través de las punteaduras de la pared que conectan dos vasos (Tyree y Cochard 1996). Este fenómeno limita la capacidad de conducción de savia a la copa y el intercambio de gases, lo que puede causar la muerte del árbol (Sperry *et al.* 2002). Puede incluso producirse un colapso rápido de la capacidad conductora y un marchitamiento generalizado (Vilagrosa *et al.* 2003), sin tiempo para ajustes del área transpirante mediante una defoliación paulatina de las ramas periféricas (Davis *et al.* 2002).

La combinación de heladas y sequías intensas ha sido propuesta como causa de decaimiento en robles de zonas templadas (Auclair *et al.* 1992). La congelación del agua del xilema provoca la formación de burbujas, las cuales se expanden tras el deshielo, dejando al conducto del xilema ocupado por aire y sin funcionalidad (Tyree y Sperry 1989). Este proceso es habitual en las especies de *Quercus* con xilema de poro en anillo (como el quejigo), ya que la vulnerabilidad a sufrir episodios de embolia como consecuencia de ciclos de hielo-deshielo es proporcional al diámetro del conducto (Feild y Brodribb 2001). Por ello, los grandes vasos de primavera, formados antes de la aparición de la copa (Aloni 1991), son muy vulnerables a la embolia por congelación. Esto provoca que estas especies sólo conserven funcional el último anillo de crecimiento, dado que casi todos los vasos de primavera formados el año anterior pierden su funcionalidad (“caducan”) tras el invierno. Si una vez acabada la formación de la madera de primavera se produce una helada, ésta causará la pérdida de la capacidad conductora de muchos de estos vasos recién formados, principal sostén hidráulico del árbol, lo que puede provocar la defoliación precoz de la copa. Esto explicaría los efectos negativos de los inviernos fríos de 1992 y 1993 y la sequía estival de 1994 sobre el funcionamiento del xilema de *Q. faginea*.

La embolia asociada a congelación del agua xilemática también afecta a especies de *Quercus* de madera de poro difuso como la encina, cuya distribución geográfica está muy limitada por las bajas temperaturas (Terradas y Savé 1992, Nardini *et al.* 2000). La encina conserva funcionales, en general, los tres anillos más recientes o próximos a la corteza. Quizá durante los citados inviernos fríos y secos descendió el potencial hídrico hasta ocasionar la embolia por congelación y, por consiguiente, el descenso en la capacidad hidráulica en un xilema, por otro lado, que parece mostrarse muy tolerante a este efecto. Este hecho, sumado a los efectos posteriores del verano seco de 1994 sobre la vegetación, podría haber causado la defoliación y el colapso hidráulico de la copa en algunos individuos. Esta hipótesis permanece aún sin confirmar, ya que las condiciones climáticas de aquellos años, con valores bajos de precipitación y temperaturas mínimas durante el invierno, aún no se han repetido (Corcuera *et al.* 2004a).

5.2. Los cambios de uso como factores de predisposición: el “reviejado” del monte bajo

Para explicar los casos de decaimiento, la mayoría de los trabajos han considerado dos de los componentes principales del llamado “cambio global”: el cambio climático (sequías, aumento de temperaturas) y los cambios en los ciclos biogeoquímicos (lluvia ácida, ozono).

Sin embargo, la mayoría de estos autores han pasado por alto un tercer componente fundamental del cambio global que explica en gran medida la estructura y dinámica recientes de casi todos los bosques terrestres: los grandes cambios en el uso del suelo (Vitousek 1994). Estos cambios históricos son una característica básica de los bosques mediterráneos que han pasado repetidas veces por fases de roturación, manejo, explotación, destrucción y expansión a lo largo de su coexistencia con el hombre (Barberó *et al.* 1992).

El medio determina muchas veces la aparición o no del decaimiento, encontrándose a menudo niveles de decaimiento y mortalidad más altos en localidades subóptimas (Starkey y Oak 1989, Lloret y Siscart 1995). Así, los suelos con poca capacidad de retención de agua aumentan la susceptibilidad al estrés hídrico haciendo a los árboles más vulnerables a episodios climáticos críticos como sequías intensas (Thomas y Hartmann 1996, Demchik y Sharpe 2000, Peñuelas *et al.* 2000). Hay que añadir la historia de explotación de los bosques, que podría incidir sobre su susceptibilidad frente a cambios climáticos y patógenos (Mesón y Montoya 1993). Este es el caso de la mayoría de los montes bajos ibéricos, antiguamente muy explotados para leña y carbón y sometidos a turnos de corta de 15-25 años. En la actualidad, los turnos de corta se han alargado mucho o incluso se ha abandonado el uso tradicional del monte bajo, lo que ha producido cambios drásticos en su estructura y funcionamiento, fenómeno denominado “reviejado” de los montes bajos.

En el caso de especies submediterráneas como *Q. pyrenaica*, se ha observado cómo al menos el 50% de las ramas procedentes de individuos “reviejados” no presentan madera de verano a partir de los 16 años de edad de la rama (Fig. 14.9). Por tanto, dichas ramas no forman madera compuesta por vasos estrechos que, en caso de cavitación de los vasos anchos de primavera, pudieran actuar como elemento de seguridad. Queda claro que la sensibilidad de

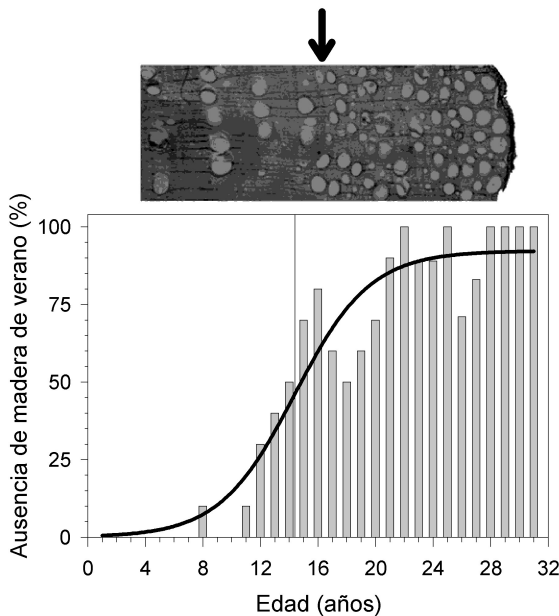


Figura 14.9. Tendencias temporales de la ausencia de la madera de verano (%) en ramas de *Q. pyrenaica* según la edad de cada anillo. La línea negra corresponde a una función logística ajustada para estimar la edad a la que el 50% de las ramas no produjeron madera de verano (línea vertical). De Corcuera (2002).

estos árboles ante sequías intensas que produzcan fenómenos importantes de cavitación será mucho mayor que la de individuos no “reviejados” que presentan ambos tipos de madera. De hecho, la ausencia de madera de verano constituiría una definición estructural y funcional del “reviejado” en el caso de las especies de poro en anillo.

El modo en que se produce el decaimiento depende de las condiciones del lugar. La respuesta del árbol está también supeditada a la intensidad y duración de los factores estresantes, y al grado de predisposición del árbol. Führer (1998) sugiere que, a pesar de la existencia de múltiples variaciones locales en la forma en la que se desarrolla el decaimiento, una alteración del balance hídrico del árbol o un grave desorden en la ganancia de carbono suelen ser la base de la mayoría de los casos estudiados. Así, la embolia del xilema debida a heladas invernales, que afectan al funcionamiento de los vasos de diámetro grande, seguida por sequías intensas estivales podría explicar el decaimiento de muchas especies de roble con xilema de poro en anillo, en el que coexisten vasos grandes en la madera de primavera con vasos pequeños en la madera de verano (Auclair *et al.* 1992). Esta idea basada en una “perturbación climática” como factor desencadenante o promotor del decaimiento explica, en combinación con las condiciones locales del bosque (suelo, historia de uso), muchos de los casos de mortandad masiva de robles descritos en Europa central (Führer 1998).

6. Efectos a nivel poblacional de los procesos de decaimiento del bosque

Los parámetros básicos que determinan los cambios en las poblaciones vegetales son la mortalidad y el establecimiento de los individuos. El efecto demográfico más evidente de la seca es la muerte de individuos, y la consiguiente modificación de la densidad de las poblaciones. Al hablar de densidad, hay que diferenciar los troncos de los individuos genéticos que proceden de una única semilla. Los individuos genéticos pueden tener diferentes pies, pero comparten el mismo sistema radicular. También es importante el efecto de la seca en la estructura de tamaños o edades de las poblaciones. Obviamente, las consecuencias son diferentes si los individuos afectados son plántulas o adultos dominantes. Estos efectos puede que no sean inmediatos, sino que determinadas clases de tamaño pueden ser en el futuro más vulnerables al estrés ambiental. La seca tiene también efectos potenciales sobre la regeneración de las poblaciones, a través del establecimiento de nuevas plantas, ya que puede disminuir la producción de semillas o modificar las condiciones del medio.

Las repercusiones de los cambios a nivel demográfico se manifiestan en la capacidad de las poblaciones para mantenerse, disminuir o incrementarse en un ámbito geográfico determinado. Es decir, determinan el área de distribución de las especies. La respuesta de las poblaciones a las situaciones ambientales cambiantes puede tener también consecuencias selectivas, de forma que los caracteres controlados genéticamente que permiten dejar más descendencia serán más abundantes en las generaciones futuras.

Como hemos visto, a lo largo del siglo XX el clima se ha vuelto más cálido y seco en la región mediterránea de la península Ibérica. Este cambio, sin embargo, no es gradual sino que se ha visto puntuado por sucesivos episodios de sequía, como las de los años 1985 y 1994. En concreto, el verano de 1994 fue extremadamente seco, como culminación de un período de cinco años de déficit hídrico. La existencia de una red de seguimiento de daños forestales desde 1987 permitió una monitorización a gran escala de los efectos de la sequía de 1994 (Montoya 1995; Montoya y López Arias 1997). Estos censos mostraron que el 80% de las 190 localidades estudiadas presentaban daños en el dosel arbóreo, atribuibles a la sequía. En el 11% de las localidades la decoloración o defoliación era total (Peñuelas *et al.* 2001). Estos efectos

persistieron dos años después en el 67% y el 6% de las localidades, respectivamente. Las especies arbóreas más afectadas fueron *Pinus sylvestris*, *P. nigra* y *P. pinaster*, mientras que las menos afectadas fueron *Q. faginea*, *Olea europaea* y *P. pinea* (Peñuelas *et al.* 2001) (Fig. 14.10). Dos años después, cuando los niveles de precipitación se habían recuperado, las especies que mantenían un alto grado de afectación en más del 15% de las estaciones eran *P. pinaster*, *P. nigra*, *P. halepensis* y *Q. ilex*.

Este procedimiento de monitorización muestra los patrones de decaimiento a gran escala, pero no proporciona información detallada de los efectos de la sequía en la densidad de plantas ni en su estructura poblacional. Para ello es necesario realizar inventarios detallados a nivel de parcela. Martínez-Vilalta y Piñol (2002) censaron la mortalidad de árboles de *P. sylvestris* en la sierra de Prades (Tarragona) después del episodio de seca de 1994 y de uno menor que tuvo lugar en 1998. Observaron unos porcentajes de árboles muertos que oscilaban entre el 8% y el 20%, dependiendo de la localidad. Este muestreo también reveló que los árboles pequeños son más vulnerables.

Especies con mayor afinidad mediterránea, como la encina, también se han visto profundamente afectadas por estos episodios. Lloret y Siscart (1995) describen que en algunas localidades de Cataluña el porcentaje de árboles secos en la seca de 1994 variaba enormemente entre localidades. Este amplio margen de respuesta es claramente explicable por la variabilidad espacial de la disponibilidad hídrica. En localidades con substrato litológico formado por conglomerados compactos, el porcentaje promedio de árboles secos era del 77,5% aproximadamente, mientras que en zonas limítrofes con substrato de esquistos fisurados, este porcentaje era del 25,4%. Los perfiles de las raíces de encina en estos suelos confirman una menor densidad de raíces en profundidad en los conglomerados que en los esquistos (Canadell *et al.* 1999). La permeabilidad del substrato a la penetración de las raíces habría jugado

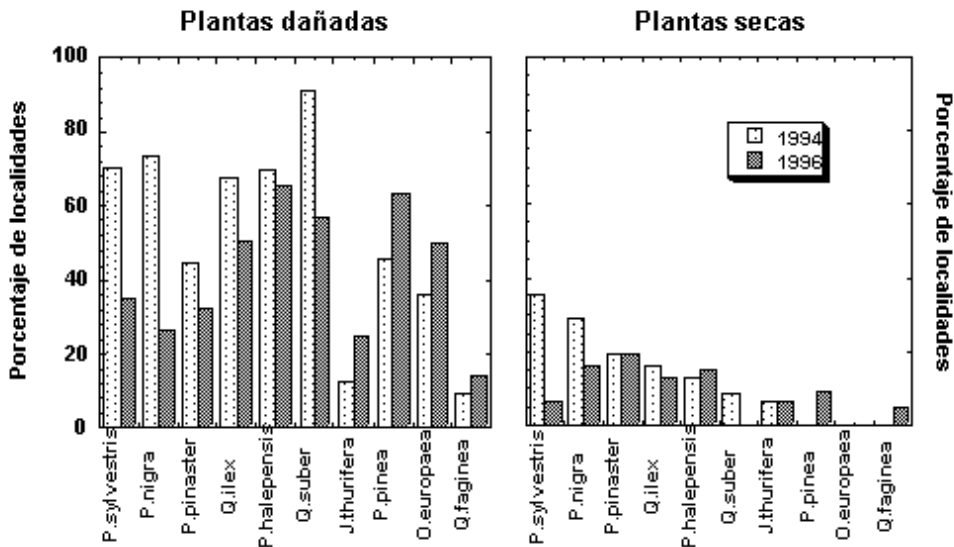


Figura 14.10. Efecto de la sequía de 1994 en diferentes especies arbóreas en el centro y sur de España. Los datos se obtuvieron a partir de visitas en 1994 y 1996 a 190 localidades, donde se apreció cualitativamente el efecto de la seca sobre las masas forestales. Los valores corresponden a las medias de las localidades en las que cada especie estuvo presente. Modificado de Peñuelas *et al.* (2001).

un papel determinante en los patrones espaciales de distribución de la seca, con unos límites muy bien definidos entre zonas con alta afectación y otras casi sin impacto. Como en el caso de *P. sylvestris*, se observó una relación positiva entre el tamaño y la supervivencia individuos un año después de la seca (Fig. 14.11). Los efectos de predisposición del sustrato también se observaron en encinares aragoneses, con suelos esqueléticos y con escasa retención hídrica, que mostraron “seca” entre 1993 y 1994 (Corcuera 2002).

Los efectos del episodio de sequía fueron similares en otras especies de esta comunidad, con porcentajes de defoliación en esquistos y conglomerados, respectivamente de 9,5% y 57,3% para *Erica arborea*, 7,4% y 59,5% para *Arbutus unedo*, 2% y 16% para *Rosmarinus officinalis*, 12% y 50,5% para *Cistus monspeliensis*, 4% y 25,3% para *C. albidus*, y 31,2% y 96% para *C. salviifolius*.

Los daños de estos episodios de seca no son siempre irreversibles. Hay especies, como *P. sylvestris* y *Q. suber* con una notable capacidad de recuperar el dosel verde cuando las lluvias reaparecen. Por el contrario, especies como *P. pinea* y *Q. faginea* se vieron más afectadas con el paso del tiempo, a pesar de las lluvias. En ocasiones, el crecimiento de los árboles es mejor en aquellas estaciones que se han visto más afectadas, probablemente debido a una disminución de la competencia entre los individuos supervivientes (Martínez-Vilalta y Piñol 2002). Este efecto de la competencia también se aprecia en las islas de encinar situadas en pendientes rocosas, en las que la recuperación disminuye a mayor densidad de individuos. En estas poblaciones, la recuperación posterior a la sequía depende de la posición en la vertiente, siendo mayor en la base de la montaña (Dalmases, comunicación personal). A nivel individual, las plantas que mejor se recuperan suelen ser aquellas que han sido menos afectadas. La recuperación también depende del tamaño de la planta, siendo las más grandes las que presentan mejores recuperaciones, probablemente debido a su mayor capacidad de obtener recursos (Fig. 14.11).

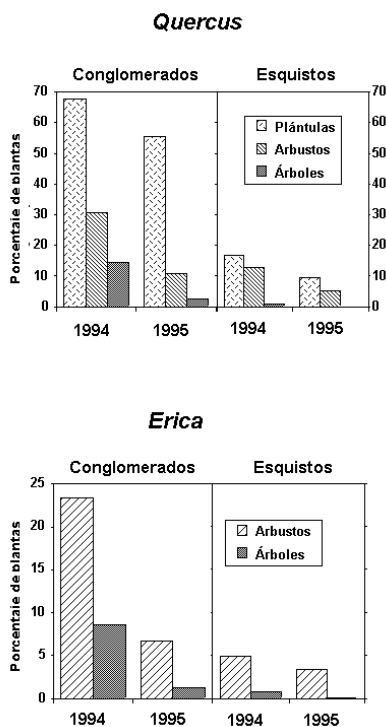


Figura 14.11. Efecto de la sequía de 1994 en encinas y brezos de Cataluña en relación al tamaño de los individuos y posterior recuperación en 1995.

La posible sustitución de especies como consecuencia de las sequías vendrá determinada también por los patrones de reclutamiento de nuevos individuos de las especies dominantes. En el experimento de inducción de sequía realizado en un encinar montano de la Sierra de Prades (Tarragona) y descrito en el capítulo 6, se ha comprobado que los efectos del tratamiento afectan sobre todo a las fases iniciales del reclutamiento, particularmente a la germinación de las semillas (Lloret *et al.*, en prensa). Una vez las plántulas se han establecido, se van haciendo progresivamente menos vulnerables al estrés hídrico. En aquellas especies en que el establecimiento de nuevos individuos se puede producir de forma vegetativa, los efectos de la sequía son menores. Así, en los encinares de Prades, el reclutamiento de la encina a partir de bellota es raro, mientras que abundan los rebrotes o chupones que crecen de raíces superficiales. Estos rebrotes son menos vulnerables a la sequía que las plántulas de labiérnago negro que provienen de semilla, debido a los recursos proporcionados por el progenitor (por ejemplo, gracias a un sistema radicular bien desarrollado). En estos bosques, la mayor vulnerabilidad a la sequía de los adultos de encina frente a los de labiérnago negro se invierte en las fases iniciales de establecimiento. Vemos pues que nuestro conocimiento sobre el balance demográfico de la mayoría de especies delante de episodios de sequía es muy limitado. Se hace imperativo incrementar los estudios de campo y experimentales que permitan modelar la respuestas de las principales especies al incremento de la variabilidad climática que se espera en un futuro próximo.

7. Efectos a escala regional: el decaimiento de los abetares occidentales pirenaicos

En la sección 2 describimos una aproximación “histórica” (escala temporal amplia, 10-500 años) al decaimiento del abeto en los Pirineos. En esta sección analizaremos los efectos a una escala regional (escala espacial amplia, 100-5000 km²). Ambas escalas son necesarias para entender los efectos del decaimiento en especies tan longevas como los árboles que suelen ocupar amplias áreas de distribución (piénsese en el caso de *P. sylvestris* o *Q. ilex*).

A primera vista, casi todos vemos a especies como el abeto como típicas coníferas de bosques templados. Sin embargo, estas especies han pasado durante las glaciaciones más tiempo en refugios meridionales, como las montañas del sur de España, que en sus localizaciones actuales del centro de Europa (Carrión *et al.* 2000 y capítulo 2 de este libro). Por ejemplo, en los Pirineos centrales y occidentales, la colonización post-glacial del abeto comenzó hace unos 4000 años, lo que supondría sólo 20-40 generaciones. Este contexto paleoecológico debe tenerse siempre en mente a la hora de evaluar la respuesta de especies como el abeto, arrinconadas en zonas con cierta humedad edáfica del nordeste peninsular, ante un eventual calentamiento regional y una mayor frecuencia de sequías.

Dado que es necesario estudiar los procesos de decaimiento a escalas espaciales y temporales amplias, la información extraída de series de crecimiento anual datadas mediante técnicas dendrocronológicas es muy útil. Considerando el crecimiento radial como “síntesis del vigor del árbol”, se puede estimar así qué factor ha causado una reducción en el crecimiento radial, cuándo se ha producido y cuánto ha reducido el crecimiento. La figura 14.12 muestra varias secuencias características de crecimiento radial (series de anchura de anillos anuales de crecimiento) de varios abetos de los Pirineos según el tipo de daño: muerte lenta por causas desconocidas (el crecimiento decrece en 10-15 años); muerte brusca (el crecimiento cae de forma brusca en 5 años); infección por un chancro; defoliación por un minador de acículas (*Epinotia subsequana*); tala “sanitaria” (flecha) de abetos vecinos próximos. En este último

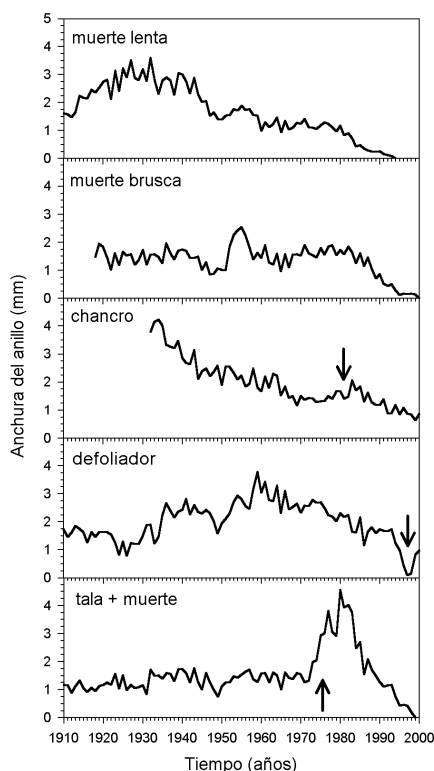


Figura 14.12. Secuencias características de crecimiento radial (series de anchura de anillos anuales de crecimiento) de varios abetos de los Pirineos según el tipo de daño. De arriba hacia abajo se muestra: muerte lenta (el crecimiento decrece progresivamente, en 10-15 años); muerte brusca (el crecimiento cae rápidamente, en unos 5 años); infección (flecha) por un chancro; ataque (flecha) de un defoliador de acículas (*Epinotia subsequana*) y recuperación posterior; tala "sanitaria" (flecha) de abetos vecinos a la tala lo que produce una liberación de crecimiento radial (*release*) que, en este caso, no evita finalmente la muerte del árbol.

caso, cabe destacar que la tala de árboles vecinos no evitó la muerte del árbol superviviente aunque su crecimiento aumentó de forma brusca, mostrando liberación de crecimiento radial (*release*), pero fue un efecto a corto plazo.

Como hemos mostrado en la figura 14.2, los años 80, cuando se detectó un decaimiento intenso del abeto en los Pirineos aragoneses y navarros, destacan por la elevada frecuencia de sequías en septiembre (Camarero *et al.* 2002). En el caso de los Pirineos aragoneses, la defoliación reciente (1999-2001) mostró un gradiente longitudinal evidente, alcanzando valores elevados en el Pirineo aragonés occidental, pero no necesariamente en latitudes bajas de las sierras prepirenaicas (Guara, San Juan de la Peña, Peña Oroel) caracterizadas en teoría por una mayor influencia mediterránea (Fig. 14.13). Respecto al patrón temporal, durante el siglo XX, desde comienzos de los 50 hasta finales de los 70 el crecimiento radial fue elevado, pero a partir de 1978 se inicia un descenso continuado de crecimiento, marcado por el acusado declive de 1986, hasta alcanzar niveles próximos a los de inicios del s. XX. Además, la variabilidad temporal del crecimiento radial fue mucho menor a comienzos (1920-50, desviación estándar = 0,02 mm) que a finales del pasado siglo (1960-99, d. e. = 0,07 mm).

Los estudios regionales dendroecológicos permiten detectar y describir patrones espaciotemporales de crecimiento radial que pueden indicarnos los procesos que los han generado. Esta aproximación se basa en el estudio y la observación de árboles a escalas espaciales y temporales grandes, en las que estos organismos crecen y mueren. En el ejemplo descrito del abeto en los Pirineos occidentales, el patrón espacial y regional de la disminución relativa del crecimiento radial en 1986 (año de inicio del decaimiento) respecto a 1985 fue similar al patrón de la defoliación aunque no idéntico. El patrón de defoliación intensa se concentró en

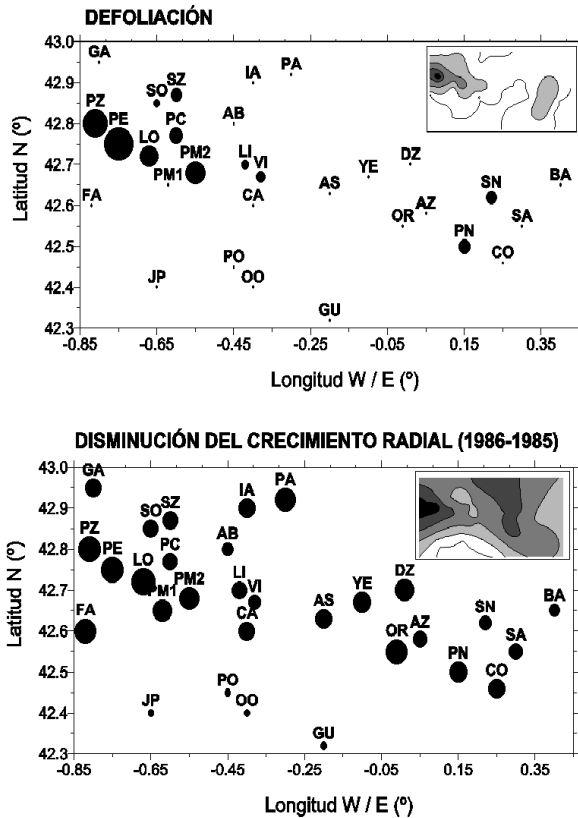


Figura 14.13. Patrones espaciales de defoliación (clases 3-4 de la figura 14.3) en 1999-2001 (arriba) y disminución relativa del crecimiento radial (abajo) en 1986 (inicio del decaimiento del abeto) respecto a 1985 en abetares de los Pirineos aragoneses. Las figuras pequeñas de las esquinas muestran las isóneas estimadas para cada variable con zonas oscuras indicando valores más altos de la variable. Modificado de Camarero (2001).

los valles aragoneses noroccidentales (Ansó, Echo, Aragüés del Puerto) y en las áreas navarras próximas (Garde), mientras que la disminución del crecimiento en 1986 fue intensa en casi todas las poblaciones pirenaicas, aunque no en las prepirenaicas, supuestamente más limitadas por el clima. Estos patrones similares pero diferentes de defoliación y crecimiento apuntan a causas diferentes, ya que la defoliación correspondería a un proceso local (defoliadores, hongos patógenos) y la disminución de crecimiento radial apuntaría a los efectos regionales del clima (sequías estivales). Por tanto, el estudio de procesos de decaimiento a escala regional mediante técnicas dendroecológicas puede permitir inferir los procesos causante del decaimiento, así como describir cómo, cuándo y cuánto han afectado a los bosques estudiados.

8. Implicaciones y perspectivas para la gestión

¿Cómo gestionar los recursos forestales, incluyendo su valor económico, o como sumideros de carbono o como reservorios de diversidad, en un escenario de cambio global que promueve procesos de decaimiento del bosque? ¿Cómo mitigar los efectos de estos decaimientos en un contexto espacial (fragmentación, aislamiento de espacios protegidos, fronteras políticas, etc.) y temporal (cambios en la gestión y uso del monte, cambio climático, cambios en los ciclos biogeoquímicos) tan complejo? Las medidas propuestas para mitigar o paliar los efectos negativos del cambio global sobre nuestros montes deben tener siempre en cuenta que los bosques están experimentando tasas de cambio crecientes de procesos diferentes pero

muchas veces relacionados: aumento de temperaturas, mayor frecuencia de sequías intensas, aumento de CO₂, mayor deposición de nitrógeno, abandono de la gestión tradicional del monte bajo, cambios recientes y bruscos en la intensidad de pastoreo, fragmentación, procesos de deforestación y reforestación, etc. Árboles y bosques van a experimentar los efectos negativos de distintos factores, de los que aún carecemos de mucha información básica (Fig. 14.14), lo que puede aumentar la frecuencia e intensidad de los procesos de decaimiento.

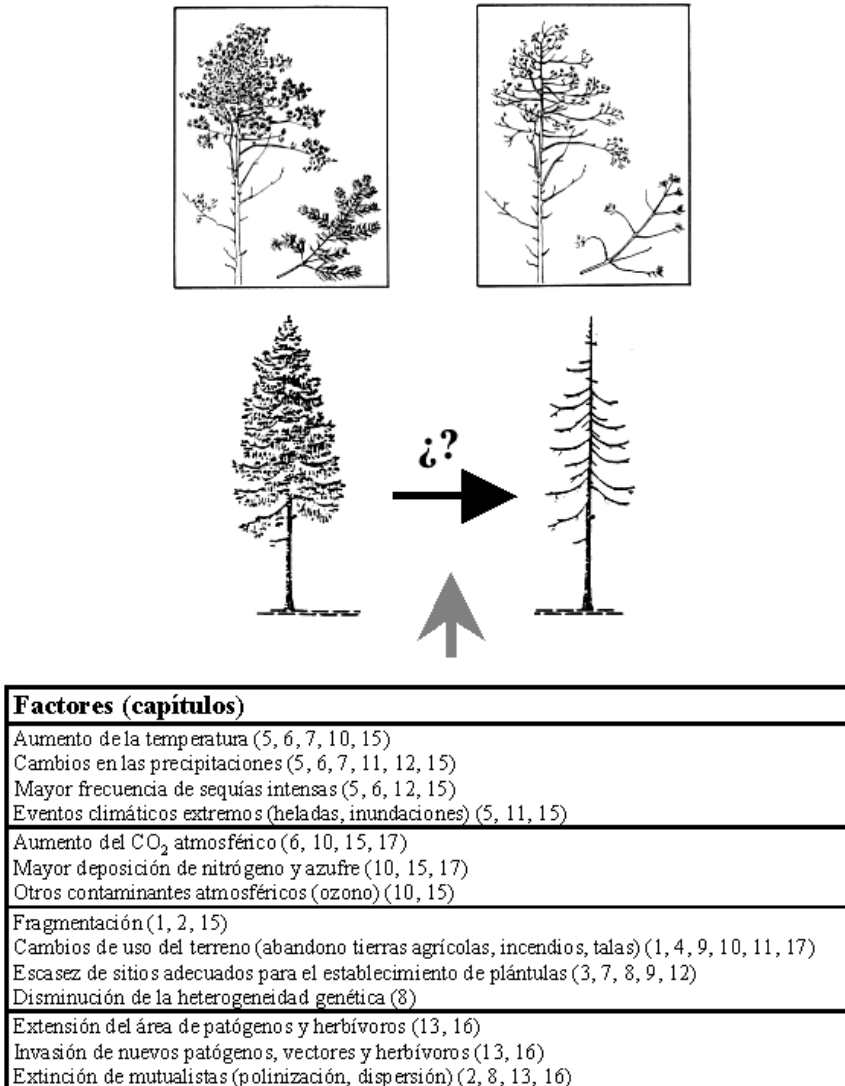


Figura 14.14. Árboles y bosques van a experimentar los efectos negativos de distintos factores lo que puede aumentar la frecuencia e intensidad de los procesos de decaimiento. Esta figura muestra una lista de estos factores indicando entre paréntesis los capítulos de este libro donde puede encontrarse información sobre cada factor (falta el capítulo 18 que trata sobre la gestión). El proceso de decaimiento se representa gráficamente como un aumento de defoliación.

8.1. Cambio episódico versus cambio gradual

En un contexto de cambio global, las predicciones se basan generalmente en el cálculo de los promedios de las variables climáticas. Así mismo, la mayoría de modelos de respuesta de la vegetación al cambio climático se basan en el equilibrio entre la distribución de las especies y el clima regional. Sin embargo, existen evidencias de que en el pasado se han producido cambios bruscos asociados a cambios climáticos en los tipos de vegetación dominantes (Allen y Breshears 1998, Claussen *et al.* 1999). Así, se ha documentado en ecosistemas mediterráneos (Hobbs y Mooney 1995), y en concreto para el sur de la península Ibérica a partir de registros palinológicos (Burjachs *et al.* 1997, Carrión *et al.* 2001), aunque no es fácil distinguir la contribución de los diferentes agentes implicados (clima, pastoreo, incendios).

Los registros y modelos disponibles también indican que los episodios climáticos extremos se harán cada vez más frecuentes y, por lo tanto, también podemos esperar cambios bruscos en la vegetación. De hecho, los episodios extremos pueden ser interpretados como efectos de escala. Por ejemplo, podemos observar una disminución gradual de las precipitaciones promediadas por décadas, pero este descenso puede ser el resultado de unos pocos años de gran sequía. Si los procesos ecológicos ocurren a una escala temporal menor que la promediada (por ejemplo la cavitación de los vasos conductores), podemos observar respuestas no lineales y cambios bruscos a una mayor escala. Estos patrones pueden reforzarse por efectos acumulativos, como el efecto de la sequía en los procesos ecosifiológicos en la encina (ver capítulo 6), que perduran después de varios años (Peñuelas *et al.* 2000).

La no linealidad de muchos procesos ecológicos es importante para explicar este tipo de respuestas. Esta no linealidad implica que una variable dependiente no es simplemente proporcional a una determinada variable independiente, y puede corresponder a funciones de tipo exponencial o potencial, sigmoideo, unimodal o asintótico. De hecho, ésta es la regla en la mayoría de procesos biológicos, a todos los niveles (ecofisiológico, demográfico y ecosistémico) y puede ser explicada por la complejidad de subsistemas interrelacionados que pueden responder de forma diferente a las variables externas, como las climáticas.

Las decisiones de los gestores han de considerar estos patrones de cambio rápido, episódico, a pesar de que las tendencias de cambio sean difícilmente detectables a escalas espaciales y temporales mayores. En otras palabras, el cambio puede producirse súbitamente en medio de períodos en los que no pasa casi nada. Para la interpretación de estos fenómenos es importante reconocer la naturaleza no lineal de la respuesta a los cambios ambientales, es decir, los umbrales de respuesta, o los límites de tolerancia del comportamiento de las especies. Por ejemplo, la diferente capacidad de penetración de las raíces de encina en diferentes substratos litológicos es poco relevante en años con precipitaciones cercanas al promedio, pero se revela como un mecanismo clave cuando la disponibilidad hídrica disminuye sustancialmente. Este mecanismo determina diferentes patrones de funcionamiento del ecosistema a escala de paisaje, y potencialmente la sustitución de las especies dominantes.

8.2. El papel clave de los factores de predisposición

A lo largo de este capítulo hemos puesto de manifiesto la distinta sensibilidad de árboles y montes ante la reciente variabilidad climática. Ciertos individuos, bosques o especies pueden estar más predisuestos al daño por agentes abióticos como el clima. Este es el caso del monte bajo reviejado de quercíneas o de los encinares catalanes sobre conglomerados o de los abetares de los Pirineos occidentales. En algunos de estos casos, se pueden inferir los proce-

En los que está implicado el factor de predisposición. El monte bajo reviejado parece conllevar una reducción en la capacidad conductora de los pies que emergen de una raíz mucho mayor. En el caso de las encinas del NE peninsular, los conglomerados son sustratos con escasa retención de agua lo que pudo incidir en los efectos de la sequía de 1994. El caso del abeto parece más complejo y, aunque se ha detectado una influencia climática, queda mucho para entender cómo actúan otros factores (p.ej. hongos patógenos).

Por todo lo expuesto, el gestor debe mitigar o reducir los efectos negativos de los factores de predisposición, dado que presenciamos una época de clara variabilidad climática. Si en un futuro próximo la disponibilidad hídrica disminuye, la gestión del monte bajo reviejado debería dirigirse hacia la reducción de la competencia entre los abundantes pies que lo componen. Se podrían efectuar aclareos selectivos o incluso reformular técnicas antiguas como las encaminadas a dividir la raíz de la cepa para convertir la mata inicial en dos cepas diferentes aunque genéticamente iguales. Esta segunda aproximación, posiblemente más cara y laboriosa, puede favorecer más el paso a monte medio que no los resalvos que conservan pies seleccionados sobre raíces mucho mayores lo que puede fomentar un desequilibrio evidente entre la parte aérea joven y la parte subterránea viejísima, así como reducir la capacidad de respuesta del monte ante sequías intensas como las de finales del s. XX. Además, el resalvo permite cierta recuperación del crecimiento radial.

Estos montes reviejados deben gestionarse considerando los procesos de crecimiento y su estructura actual, caracterizada muchas veces por una regeneración casi exclusivamente vegetativa, para fomentar la regeneración por plántula (mayor diversidad genética) y reducir la vulnerabilidad de este paisaje ante el cambio global. Esta gestión debe ser sensata y más cuidadosa en zonas más sensibles, como por ejemplo los encinares catalanes sobre conglomerados en laderas más o menos pendientes o los fragmentados abetares aragoneses y navarros en localidades subóptimas (mayor evapotranspiración, talas frecuentes, etc.).

Otro caso de efecto nulo o pasajero son las talas “sanitarias” en los abetares, consistentes en cortar y retirar árboles muertos o “aparentemente moribundos”. Los abetos que quedan experimentan una liberación de crecimiento radial, ya que a corto plazo hay más recursos y menor competencia, pero muchas veces vuelven a decaer y mueren de forma inexorable a medio y largo plazo. Por tanto, cabe plantearse otras medidas de gestión y conservación de estos bosques tratando siempre de conservar su riqueza ecológica y genética. Según las reconstrucciones palinológicas, cabría esperar un gradiente genético de las poblaciones de abetos a lo largo de un eje longitudinal que cruzara los Pirineos desde Cataluña hasta el País Vasco, a medida que el haya se vuelve dominante bajo condiciones más oceánicas. Por ello, se debe profundizar más en el conocimiento de la estructura forestal y genética y del funcionamiento de los abetares teniendo en cuenta su contexto biogeográfico y topográfico (submediterráneo, montano, subalpino). Los seguimientos del estado y salud de los bosques deben por tanto ampliar su enfoque, incluyendo aproximaciones dendroecológicas, ecofisiológicas y genéticas. Si nuestras observaciones son ciertas, cabe esperar la aparición de nuevos casos de decaimiento en abetares de los Pirineos occidentales como ya se ha detectado en Villanúa (Huesca). Dichos casos no siempre aparecerán en los bosques con mayor estrés hídrico o más meridionales, lo cual indicaría que el clima no basta para explicar este proceso.

El caso del decaimiento del abeto en el Pirineo occidental no sólo implica la paulatina desaparición de una especie clave (“keystone species”) que conforma un paisaje específico necesario para el desarrollo de una fauna y flora propias y forma parte de la cultura local dado el uso milenar de estos bosques. También conlleva la pérdida de algunos bosques bien con-

servados y estructurados compuestos por individuos que almacenan mucha biomasa en forma de madera y que acumulan gran cantidad de materia orgánica en forma de restos gruesos de madera y en el suelo. Si se tiene en cuenta que la conservación de bosques viejos de este tipo implica una mayor capacidad de almacenamiento de carbono que la reforestación con árboles jóvenes, las implicaciones a nivel del ciclo de carbono y respecto al acuerdo de Kyoto son evidentes (Schulze *et al.* 2000). La pérdida de abetares o hayedo-abetares de cierta edad y su sustitución por bosques jóvenes, que ya está sucediendo en algunas zonas de los Pirineos occidentales, conllevaría una pérdida neta de carbono hacia la atmósfera retroalimentando así de forma positiva el efecto invernadero y sus consecuencias climáticas.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias al apoyo financiero de diversos proyectos del INIA (1FD97-0911-C03-01 y RTA01-071-C3-1 de EGP), de la UE (ALARM contract 506675 de JP y FL), del MCyT (REN2001-0003 y REN2003-04871 de JP), así como de fondos del Departamento de Medio Ambiente del Gobierno de Aragón. JJC escribió parte de este manuscrito gracias a un contrato postdoctoral INIA-CCAA y agradece a A. Sánchez Miranda y A. Solla Hach permitirle mostrar datos de abetos afectados por chancro. Agradecemos sinceramente la amable colaboración de los técnicos de sanidad forestal, gestores de espacios protegidos y agentes de protección de la naturaleza que nos han apoyado o ayudado en los muestreos.

Bibliografía

- Allen, C. D. y D. D. Breshears. 1998. Drought-induced shifts of a forest woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 95: 14839-14842.
- Aloni, R. 1991. Wood formation in deciduous hardwood trees. Páginas 175-197 *En*: A. S. Raghavendra, edit. *Physiology of Trees*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Ammer, U., R. T. Mossmer, y U. Broker. 1983. Der Beitrag der Fernerkundung zur Erfassung der Waldschaden. (La contribución de la teledetección a los inventarios de daños forestales). *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 102: 149-157.
- Amorini, E., M. Biocca, M. C. Manetti y E. Motta. 1996. A dendroecological study in a declining oak coppice stand. *Annales des Sciences Forestières* 53: 731-742.
- Auclair A. N. D, R. C. Worrest, D. Lachance y H. C. Martin. 1992. Climatic perturbation as a general mechanism of forest dieback. Páginas 38-58 *En*: P. D. Manion y D. Lachance, edit. *Forest decline concepts*. APS Press, St. Paul.
- Balairón, L. 1997. El clima mediterráneo y sus características en el contexto de la circulación general atmosférica. Páginas 131-160 *En*: J. J. Ibáñez, B. L. Valero y C. Machado, edit. *El paisaje mediterráneo a través del espacio y del tiempo. Implicaciones en la desertificación*. Geoforma, Logroño.
- Barber, V. A., G. P. Juday y B. P. Finney. 2000. Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature* 405: 668-673.
- Barberó, M., R. Loisel y P. Quézel. 1992. Biogeography, ecology and history of Mediterranean *Quercus ilex* ecosystems. *Vegetatio* 99-100: 19-34.
- Borghetti, M., S. Cinnirella, F. Magnani y A. Saracino. 1998. Impact of long-term drought on xylem embolism and growth in *Pinus halepensis* Mill. *Trees, Structure and Function* 12: 187-195.
- Brasier, C. M., F. Robredo y J. F. P. Ferraz. 1993. Evidence for *Phytophthora cinnamomi* involvement in Iberian oak decline. *Plant Pathology* 42: 140-145.
- Burjachs, F., S. Giralt, J. R. Roca, G. Seret y R. Julià. 1997. Palinología holocénica y desertización en el Mediterráneo occidental. Páginas 379-394 *En*: J. J. Ibáñez, B. L. Valero y C. Machado, edit. *El paisaje mediterráneo a través del espacio y del tiempo. Implicaciones en la desertificación*. Geoforma, Logroño.
- Camarero, J. J. 2001. El decaimiento del abeto (*Abies alba* Mill.) en los Pirineos aragoneses. Informe para el Departamento de Medio ambiente (Gobierno de Aragón), Zaragoza.

- Camarero, J. J., A. Padró, E. Martín, y E. Gil-Pelegrín. 2002. Aproximación dendroecológica al decaimiento del abeto (*Abies alba* Mill.) en el Pirineo aragonés. *Montes* 70: 26-33.
- Camarero, J. J., E. Martín y E. Gil-Pelegrín. 2003. The impact of a needleminer (*Epinotia subsequana*) outbreak on radial growth of silver fir (*Abies alba*) in the Aragón Pyrenees: a dendrochronological assessment. *Dendrochronologia* 21: 3-12.
- Camarero, J. J. y E. Gutiérrez. 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change* 00: 1-20 (en prensa).
- Canadell, J., A. Djema, B. López, F. Lloret, S. Sabaté, D. Siscart y C. A. Gracia. 1999. Structure and dynamics of the root system. Páginas 47-59 *En*: F. Rodà, C. Gracia, J. Retana y J. Bellot, edit. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, Berlin.
- Carrión, J. S., M. Munuera, C. Navarro y F. Sáez. 2000. Paleoclimas e historia de la vegetación cuaternaria en España a través del análisis polínico. *Viejas falacias y nuevos paradigmas*. *Complutum* 11: 115-142.
- Carrión, J. S., M. Munuera, M. Dupré y A. Andrade. 2001. Abrupt vegetation changes in the Segura Mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology* 89: 783-797.
- Claussen, M., C. Kubatzki, V. Brovkin, A. Ganopolski, P. Hoelzmann y H. J. Pachur. 1999. Simulation of an abrupt change in Saharan vegetation in the Mid-Holocene. *Geographical Research Letters* 26: 2037-2040.
- Cook E. R., A. H. Johnson y T. J. Blasing. 1987. Forest decline: modeling the effect of climate in tree rings. *Tree Physiology* 3: 27-40.
- Corcuera, L. 2002. Respuesta al clima de distintas especies del género *Quercus*: Estructura y funcionamiento comparado. Tesis Doctoral. ETSEA, Univ. Lleida.
- Corcuera, L., J. J. Camarero y E. Gil-Pelegrín. 2004a. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees* 18: 83-92.
- Corcuera, L., J. J. Camarero y Gil-Pelegrín, E. 2004b. Effects of a severe drought on growth and wood-anatomical properties of *Quercus faginea*. *IAWA J.* (en prensa).
- Cramer, H. H. 1984. On the predisposition to disorders of Middle European forests. *Planzenschutz-Nachrichten Bayer* 2: 97-207.
- Cramer, H. H. y M. Cramer-Middendorf. 1984. Studies on the relationships between periods of damage and factors of climate in the Middle European Forests since 1851. *Planzenschutz-Nachrichten Bayer* 2: 208-334.
- Davis, S. D., F. W. Ewers, J. S. Sperry, K. A. Portwood, M. C. Crocker y G. C. Adams. 2002. Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California: a possible case of hydraulic failure. *American Journal of Botany* 89: 820-828.
- Demchik, M. C. y W. E. Sharpe. 2000. The effect of soil nutrition, soil acidity and drought on northern red oak (*Quercus rubra* L.) growth and nutrition on Pennsylvania sites with high and low red oak mortality. *Forest Ecology and Management* 136: 199-207.
- Feild, T. S. y T. Brodribb. 2001. Stem water transport and freeze-thaw xylem embolism in conifers and angiosperms in a Tasmanian treeline heath. *Oecologia* 127: 314-320.
- Fernández-Cancio, A. 1997. Naturaleza y significado de "la seca". *Vida Rural* 40: 56-58.
- Font Tullot, I. 1988. Historia del clima de España. *Cambios climáticos*. I.N.M., Madrid.
- Führer, E. 1998. Oak decline in Central Europe: a synopsis of hypotheses. *Proceedings: Population dynamics, impacts, and integrated management of forest defoliating insects*. USDA Forest Service General Technical Report.
- Hertel, G. 1988. *Proceedings of the US/FRG research symposium: effects of atmospheric pollutants on the spruce-fir forests of the Eastern United States and the Federal Republic of Germany*. 1987 October 19-23; Burlington, VT. USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. NE-120.
- Hobbs, R. J. y H. A. Mooney. 1995. Effects of episodic rain events on Mediterranean-climate ecosystems. Pages 71-85 *En*: J. Roy, J. Aronson y F. Di Castri, edit. *Time scales of biological responses to water constraints*. SPA Academic, The Hague.
- Innes, J. L. 1987. Air pollution and forestry. *Forestry Commission Bulletin* 70, UK.
- Innes, J. L. 1993. *Forest Health: Its Assessment and Status*. CAB Int. Wallingford, UK.
- IPCC. 2001. *Climate change 2001: the scientific basis*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Kandler, O. 1993. The air pollution/forest decline connection: The "Waldsterben" theory refuted. *Unasylva* 44 (<http://www.fao.org/docrep/v0290E/v0290e00.htm#Contents>).
- Lorenz, M., V. Mues, G. Becher, W. Seidling, R. Fischer, D. Langouche, D. Durrant y U. Bartels. 2002. *Forest Condition in Europe - UN/ECE-EC Technical Report*. Geneva, Brussels.
- Lumaret, R., C. Mir, H. Michaud y V. Raynal. 2002. Phylogeographical variation of chloroplast DNA in holm oak (*Quercus ilex* L.). *Molecular Ecology* 11: 2327-2336.
- Lloret, F. y D. Siscart, D. 1995. Los efectos demográficos de la sequía en poblaciones de encina. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 2: 77-81.

- Lloret, F., J. Peñuelas y R. Ogaya. Water use efficiency and establishment of seedlings and sprouts of two co-existing Mediterranean tree species under experimental varying soil moisture. *Journal of Vegetation Science* (en prensa).
- Mäkinen, H., P. Nöjd y K. Mielikäinen. 2001. Climatic signal in annual growth variation in damaged and healthy stands of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in southern Finland. *Trees, Structure and Function* 15: 177-185.
- Manion, P. D. 1991. *Tree Disease Concepts*. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- Manion, P.D. y D. Lachance. 1992. *Forest Decline Concepts*. APS Press, St. Paul.
- Manrique, E. y A. Fernández-Cancio. 2000. Extreme climatic events in dendroclimatic reconstructions from Spain. *Climatic Change* 44: 123-138.
- Martínez-Vilalta, J y J. Piñol. 2002. Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 161: 247-256.
- Mesón, M. L. y J. M. Montoya. 1993. Factores desencadenantes de la seca de los *Quercus* en España. *Quercus* 92: 30-31.
- Mitrakos, K. 1980. A theory for Mediterranean plant life. *Acta Oecologica / Oecologia Plantarum* 1: 245-252.
- Montoya, R. 1995. Red de seguimiento de daños en los montes. Daños originados por la sequía en 1994. *Cuadernos Sociedad Española Ciencias Forestales* 2: 83-97.
- Montoya, R. y M. López Arias. 1997. La red europea de seguimiento de daños en los bosques (Nivel 1). España 1987-1996. Publicaciones del Organismo Autónomo de Parques Nacionales. M.M.A., Madrid.
- Mueller, E. y H. R. Stierlin. 1990. Sanasilva tree crown photos with percentages of foliage loss. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Birmensdorf, Switzerland.
- Nardini, A., S. Salleo, M. A. Lo Gullo y F. Pitt. 2000. Different responses to drought and freeze stress of *Quercus ilex* L. growing along a latitudinal gradient. *Plant Ecology* 148: 139-147.
- Nelson, D. L., K. T. Harper, K. C. Boyer, D. J. Weber, B. A. Haws y J. R. Marble. 1989. Wildland shrub dieoffs in Utah: an approach to understanding the cause. Páginas 119-135 *En: Proceedings-Symposium on Shrub Ecophysiology and Biotechnology*. USDA Forest Service, Technical Report INT-256.
- Osborne, C. P., P. L. Mitchell, J. E. Sheehy y F. I. Woodward. 2000. Modeling the recent historical impacts of atmospheric CO₂ and climate change on Mediterranean vegetation. *Global Change Biology* 6: 445-458.
- Peñuelas, J. 1996. Overview on current and past global changes in the Mediterranean ecosystems. *Orsis* 11: 165-176.
- Peñuelas, J., I. Filella, F. Lloret, J. Piñol y D. Siscart. 2000. Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phyllirea latifolia*. *Biologia Plantarum* 43: 47-53.
- Peñuelas, J., I. Filella, J. Llusà, D. Siscart y J. Piñol. 1998. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phyllirea latifolia*. *Journal of Experimental Botany* 49: 229-239.
- Peñuelas, J., F. Lloret y R. Montoya. 2001. Severe drought effects on Mediterranean woody flora. *Forest Science* 47: 214-218.
- Piervitali, E., M. Colación y M. Conte. 1997. Signals of climatic change in the Central-Western Mediterranean Basin. *Theoretical and Applied Climatology* 58: 211-219.
- Piñol, J., J. Terradas y F. Lloret. 1998. Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climatic Change* 38: 345-357.
- Rizzo, D. M. y M. Garbelotto. 2003. Sudden oak death: endangering California and Oregon forest ecosystems. *Frontiers in Ecology and Environment* 1: 197-204.
- Schulze, E.-D., Ch. Wirth y M. Heimann. 2000. Managing forests after Kyoto. *Science* 289: 2058-2059.
- Schütt, P. y E. B. Cowling. 1985. Waldsterben, a general decline of forests in Central Europe: Symptoms, development, and possible causes. *Plant Disease* 69: 548-558.
- Shigo, A. L. 1993. 100 tree myths. Shigo and Trees Associates, Durham.
- Shigo, A. L. 1994. A new tree biology: facts, photos and philosophies on trees and their problems and proper care. Shigo and Trees Associates, Durham.
- Skelly, J. M. y J. L. Innes. 1994. Waldsterben in the forests of Central Europe and Eastern North America: Fantasy or reality? *Plant Disease* 78: 1021-1032.
- Sperry, J. S., U. G. Hacke, R. Oren y J. P. Comstock. 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment* 25: 251-263.
- Starkey, D. A. y S. W. Oak. 1989. Site factors and stand conditions associated with oak decline in southern upland hardwood forests. 7th Central Hardwoods Forest Conference, Carbondale.
- Tardif, J., J. Camarero, M. Ribas y E. Gutiérrez. 2003. Spatiotemporal variability in radial growth of trees in the Central Pyrenees: climatic and site influences. *Ecological Monographs* 73: 241-257.
- Taylor, H. J., M. R. Ashmore y J. N. B. Bell. 1986. *Air Pollution Injury to Vegetation*. IEHO, Chadwick House.
- Terradas, J. y R. Savé. 1992. The influence of summer and winter stress and water relationships on the distribution of *Quercus ilex* L. *Vegetatio* 99-100: 137-145.

- Thomas, F. M. y G. Hartmann. 1996. Soil and tree water relations in mature oak stands of northern Germany differing in the degree of decline. *Annals des Sciences Forestières* 53: 697-720.
- Tuset, J. J., C. Hinarejos, J. L. Mira y J. M. Cobos. 1996. Implicación de *Phytophthora cinnamomi* Rands en la enfermedad de la "seca" de encinas y alcornoques. *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas* 22: 491-499.
- Tyree, M. T. y J. S. Sperry. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology* 40: 19-38.
- Tyree, M. T. y H. Cochard. 1996. Summer and winter embolism in oak: impact on water relations. *Annals des Sciences Forestières* 53: 173-180.
- Vannini, A., R. Valentini y N. Luisi. 1996. Impact of drought and *Hypoxyton mediterraneum* on oak decline in the Mediterranean region. *Annals des Sciences Forestières* 53: 753-760.
- Vilagrosa, A., J. Bellot, V. R. Vallejo y E. Gil- Pelegrín. 2003. Cavitation, stomatal conductance and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany* 54: 2015-2024.
- Vitousek, P. M. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology* 75: 1861-1876

