EFECTOS DE LA SEQUÍA EN EL CRECIMIENTO Y LA CAPACIDAD DE RESILIENCIA EN TRES ESPECIES DE PINOS QUE COEXISTEN EN UN BOSQUE MEDITERRÁNEO

Effects of drought on growth and resilience in three pine species coexisting in Mediterranean forest

Máster Universitario en Restauración de Ecosistemas

Presentado por:
Dª Rocío Rodríguez Horcajo

Directores:
Dr. D. Jesús Julio Camarero y Dr. D. Antonio Gazol

Tutor Académico:
Dr. D. José Alfredo Bravo

Alcalá de Henares, a 29 de junio de 2016

INDICE

1. Resumen 2
2. Introducción 3
3. Material y métodos 6
    - Área de estudio 6
    - Muestreo y trabajo de campo 7
    - Estudio dendrocronológico 8
    - Análisis de datos 9
    - Índices de resiliencia 11
4. Resultados 13
    - Patrones de crecimiento (BAI) 13
    - Índices de crecimiento 14
    - Respuestas a la sequía 15
    - Relaciones de los índices de resiliencia respecto al vecindario 22
5. Discusión 25
    - Diferencias en el crecimiento de los pinos antes, durante y después de las sequías 25
    - Respuesta de los índices de resiliencia de cada especie de pino ambas sequías 26
    - Respuesta de los índices de resiliencia en relación con la biodiversidad del vecindario 27
6. Conclusiones 28
7. Agradecimientos 29
8. Bibliografía 30

RESUMEN

Durante los últimos años la frecuencia de sequías extremas en la cuenca Mediterránea se ha incrementado como consecuencia del cambio climático. Este tipo de eventos ha tenido una repercusión directa sobre los ecosistemas forestales ya que son sistemas sésiles con reducida capacidad para migrar y por tanto con una alta vulnerabilidad ante estas perturbaciones. Por esa razón los estudios sobre la resiliencia de comunidades vegetales en relación con episodios de sequía extrema adquieren importancia en los planes de restauración ecológica, ya que determinarían las especies óptimas para emplear en futuras repoblaciones.

A partir de este contexto, se plantea el estudio sobre la resiliencia de tres especies de pino (*Pinus halepensis, Pinus nigra, Pinus sylvestris*) que coexisten en un mismo nicho ecológico del Pre-Pirineo aragonés con el objetivo de conocer la especie que mejor se habitúa a estas variaciones climáticas. La metodología se basa en técnicas dendrocronológicas que permiten observar el crecimiento de las tres especies antes, durante y después de las sequías, y en los índices de resiliencia que muestran el potencial de adaptación de las especies así como la influencia que ejerce el vecindario de leñosas en el crecimiento de cada pino. Los resultados obtenidos muestran que (1) *P. halepensis* y *P. nigra* fueron los que mejor se adaptaron a los periodos secos; (2) *P. sylvestris* fue el que mostró más limitaciones en su desarrollo y (3) un vecindario diverso y abundante contribuye a mitigar los efectos de las sequías.

Palabras clave: sequía extrema, pinos, dendrocronología, índice de resiliencia, nicho ecológico, restauración de ecosistemas.

ABSTRACT

During the last years the frequency of extreme droughts has increased in the Mediterranean basin as a result of climate change. This type of events have affected directly to forest ecosystems as they are sessile systems with reduced ability to migrate and, therefore, with high vulnerability to the disturbances. For this reason the studies about the resilience of vegetal communities in relation with extreme drought episodes gain importance in Ecological Restoration plans, as they would determine the optimal species for use in future reforestations.

From this context we propose a study about the resilience of three species of pine (*Pinus halepensis*, *Pinus nigra*, *Pinus sylvestris*) that coexist in the same ecological niche located in the Aragonese Pre-Pyrenees, in order to know which specie could get better used to climatic variations. The methodology is based on dendrochronological techniques to observe the growth of the three species before, during and after the drought; also we used indices of resilience to show the potential of the species to adapt themselves to the instabilities and the influence of woody neighborhood in the growth of each tree. The results show that (1) *P. halepensis* and *P. nigra* were the best adapted to dry periods; (2) *P. sylvestris* was the most limited in its development and (3) a diverse and abundant neighborhood helps to mitigate the effects of drought.

Key words: extreme drought, pines, dendrochronology, resilience index, ecological niche, ecological restoration.

INTRODUCCIÓN

En los últimos años el clima de la Tierra ha experimentado un calentamiento global provocando transformaciones en todas las escalas espaciales que han modificado el comportamiento y la distribución geográfica de poblaciones y comunidades, tanto de especies de animales como de vegetales (Parmesan & Yohe 2003; Rosenzweig *et al*., 2007). Los elementos climáticos que más han condicionado estas alteraciones han sido la temperatura y la disponibilidad de agua en sitios secos debido a que limitan la distribución, el crecimiento, productividad y reproducción de los seres vivos. Por lo que el aumento constantemente de temperaturas ha originado situaciones de estrés hídrico en áreas como la Cuenca Mediterránea que repercuten directamente en la re-organización de las comunidades afectando más a unas especies que a otras, producido nuevas comunidades o, en los casos más extremos, la extinción local de aquellas poblaciones o especies que son incapaces de adaptarse a las nuevas condiciones climáticas (Williams & Jackson 2007; Wing *et al*. 2005).

Procediendo de esta realidad global al caso concreto de las latitudes medias y especialmente en el arco Mediterráneo sometido a sequías estacionales, los estudios que se han llevado a cabo durante las últimas décadas revelan que se ha intensificado notablemente la aridez en el territorio como consecuencia de un balance hídrico negativo (IPCC 2008). Esta aridificación

es debida a un aumento de temperaturas que han incrementado la evapotranspiración (Norrant & Douguédroit 2006). Este escenario se ha visto afectado al mismo tiempo por episodios meteorológicos extremos tales como las sequías, objeto de este estudio, que cada vez son más frecuentes e intensas (Olivar 2013). La conjunción de ambas situaciones ha provocado que especies y poblaciones de las plantas y árboles más sensibles al déficit hídrico sucumban, crezcan menos o mueran (Root & Schneider 2002; Burkett *et al*., 2005). En consecuencia se hace imprescindible realizar estudios sobre la resiliencia de comunidades vegetales frente a la sequía con el objetivo de prever su respuesta a estos eventos climáticos extremos.

Dentro del marco de la Restauración de Ecosistemas, este tipo de estudios podría aportar estrategias más eficaces en la reparación de zonas degradadas para que alcancen un alto grado de resiliencia. De esta manera las especies más resilientes se utilizarían en los proyectos de restauración con el fin de obtener mayor viabilidad en los ecosistemas así como de mantener la biodiversidad y servicios ecosistémicos ante escenarios climáticos caracterizados por condiciones más cálidas y secas. Estas medidas son muy relevantes para las plantas ya que son organismos sésiles con reducida capacidad para migrar, y se ven obligadas a resistir o tolerar los extremos climáticos. Dicho de otra manera, la supervivencia de las plantas está sujeta al potencial de resiliencia que mantengan ante perturbaciones como la sequía, por lo que la gestión adaptativa de comunidades complejas de plantas leñosas como los bosques se convierte en una tarea primordial para el planeta.

Los bosques son piezas fundamentales para el bienestar del ser humano debido a la cantidad de servicios ecosistémicos que nos proporcionan (Allen *et al*. 2010; Morin *et al*. 2011; Gamfeldt *et al.* 2013; Allen *et al.* 2015), tales como la fijación del CO_2 atmosférico, contribución al ciclo hídrico regional captando el agua de las cuencas hidrográficas, la creación y mantenimiento del suelo, el suministro de combustible así como el de materiales de construcción (Gamfeldt *et al.* 2013). De ahí se hace imprescindible asegurar la adaptación de estos ecosistemas en el futuro, por lo que es esencial conocer la dinámica natural de las poblaciones vegetales y su respuesta ante las variaciones climáticas con el fin de diseñar planes de repoblación que se adecuen a las perturbaciones (Gazol & Camarero 2016).
A partir de esta premisa se ha planteado el estudio de tres especies de pino (*Pinus halepensis*, *Pinus nigra* y *Pinus sylvestris*) que coexisten en una parcela situada en el Pre-Pirineo aragonés con el propósito de saber cuál de las tres presenta una mayor resiliencia

ante las sequías. Los resultados que aporte este trabajo podrían ser extrapolables a otras regiones que cumplan con las mismas condiciones para investigar en mayor profundidad la dinámica forestal y la repercusión del cambio climático.

La cuestión se aborda a partir de que el crecimiento y funcionamiento de las especies está ligado a las características ambientales (p.ej. clima y topografía) y a su interacción con el nicho ecológico, en base a la capacidad que presenten para captar recursos así como en la respuesta que mantengan respecto a otros competidores (Kormondy 1985). En el caso de las plantas leñosas como los árboles son los anillos de crecimiento radial que se forman anualmente en el tronco los que permiten conocer el vigor con el que crece la planta a largo plazo y su respuesta a factores bióticos y abióticos (Fritts 2001). De este modo la variación en la anchura del anillo determinará el grado de influencia del clima o la competitividad intra e inter-específica en el desarrollo del árbol.

Partiendo de este razonamiento se estudió la relación entre crecimiento radial y la influencia de las sequías en las tres especies citadas de árboles contestando a las siguientes preguntas como objetivos del proyecto:

1. ¿Cómo es el crecimiento radial de las diferentes especies de pinos antes, durante y después de la sequía?
2. ¿Cuál es la capacidad de resiliencia de cada especie de pino, en relación a su capacidad de resistencia y recuperación tras la sequía?
3. ¿Cómo afecta la competencia entre los pinos y su vecindario en respuesta a la sequía?

Este trabajo se ha elaborado mediante el uso de técnicas dendrocronológicas que permiten reconstruir el crecimiento radial de los pinos para así cuantificar la respuesta de los índices de resiliencia de crecimiento ante las perturbaciones climáticas como la sequía y la influencia del vecindario de cada árbol en su capacidad de adaptación.

MATERIAL Y MÉTODOS

La metodología de este trabajo se enfocó en el análisis dendrocronológico de tres especies de pino (*Pinus halepensis* Mill., *Pinus nigra* J.F. Arn. y *Pinus sylvestris* L.) con respecto a las sequías. Los resultados obtenidos se emplearon para estudiar la resiliencia de las tres especies y el solapamiento de nicho de estas con los árboles que componen su vecindario (*Juniperus oxycedrus* L., *Arbutus unedo* L., *Quercus ilex* L., *Quercus faginea* Lam.).

Área de estudio

El lugar de estudio se localiza en Agüero (Huesca, Aragón), en los Pre-Pirineos (42°17'59.80"N, 0°47'0.15"O). El emplazamiento tiene una altitud aproximada de 750 m s.n.m. y una inclinación de 24º con orientación este. El clima de la zona es mediterráneo-continental, debido a que se encuentra en el área de transición entre la influencia mediterránea del valle del Ebro y la influencia continental de los Pirineos. Esta zona se caracteriza por un verano seco y un invierno frío; la temperatura media anual es de 13,8 ºC y las precipitaciones anuales son de 631 mm observándose mayores lluvias en primavera y sobre todo en otoño. El registro pluviométrico indica que los años más secos durante comienzos del siglo XXI fueron los años 2005 y 2012 (Gobierno de Aragón, Dº Agricultura, Ganadería y Medio Ambiente 2015; Montserrat-Martí *et al*., 2009).

Figura 1: Localización y aspecto del bosque estudiado en Agüero (Huesca).

El suelo de la zona es Calcisol (FAO 1998), formado durante el Mioceno a partir de arcillas y roca madre de arenisca calcárea. La vegetación principal es matorral abierto ya que está zona fue antiguamente cultivada (formada por árboles jóvenes que tienen una edad aproximada de 20 años) y su aspecto es el de masas densas con árboles de porte bajo, dominando principalmente *Q. ilex*, *Q. faginea*, *A. unedo* además de otras especies leñosas como los pinos (Montserrat-Martí *et al.*, 2009).

Tabla 1: Características estructurales de los individuos muestreados. Se muestran las medias ± errores estándar.

	P. halepensis	***P. nigra***	***P. sylvestris***	***Q. faginea***	***Q. ilex***	***A. unedo***	***J. oxycedrus***
Nº de individuos	11	16	17	4	10	9	7
Diámetro 1,3 m (cm)	18,4 ± 8,1	18,5 ± 6,9	13,1 ± 2,9	12,3 ± 2,7	10,7 ± 2,5	9,4 ± 1,9	9,1 ± 2,4
Altura	3,5 • ± 9	2,2 • ± 9,2	3 ± 7,5	2,5 ± 5,8	2,5 ± 6,4	2,0 ± 4,5	1,5 ± 4,0

Muestreo y trabajo de campo

El estudio tuvo lugar en un área de aproximadamente 2 ha. El trabajo de campo se llevó a cabo en 2009 y 2015, se muestrearon un total de 44 individuos de pinos entre los que hay: 11 *P. halepensis*, 17 *P. sylvestris* y 16 *P. nigra*. Luego se delimitó el vecindario en torno a cada individuo de pino tomando como referencia un círculo de radio de 6 metros

registrándose un total de 857 árboles, entre los que había individuos de las siguiente especies: *J. oxycedrus, A. unedo, Q. ilex* y *Q. faginea*, además de ejemplares de *P. halepensis, P. nigra* y *P. sylvestris.*

De cada árbol de las 3 especies objeto de estudio se extrajeron dos muestras radiales de madera ("cores") de cada árbol mediante una barrena de Pressler a una altura de 1,3 metros de forma perpendicular a la pendiente. A esa misma atura se recogieron rodajas a de las especies muestreadas cuando el diámetro de los troncos era reducido.

Estudio dendrocronológico

El análisis dendrocronológico de los "cores" extraídos se enfoca en (1) medir el incremento diametral anual de los árboles desde 1980 hasta el 2014, (2) estudiar la respuesta del crecimiento secundario ante las sequías que han tenido lugar a partir del siglo XXI, (3) indicar los principales años en los que disminuyó el incremento del área basal de los árboles y (4) observar la capacidad de resiliencia de las tres especies de pino tras periodos secos.

El trabajo de laboratorio consistió en: pegar y lijar las muestras de madera obtenidas para mejorar la visibilidad de los anillos, después se dataron y midieron los anillos de crecimiento siguiendo el siguiente proceso:

- Datación visual: se trata de una identificación visual de anillos "característicos" para cada muestra extraída con el fin de verificar la precisión de la datación anual. Se entiende por anillos característicos a los anillos que presentan un rasgo peculiar como un crecimiento muy estrecho o muy amplio así como un alto nivel de madera tardía. En el caso que aquí se atañe, se han identificado como relevantes a aquellos anillos que a causa de la sequía presentan un crecimiento pequeño o incluso no aparecen en la barrenas considerándolos como anillos falsos o perdidos. Esto se debe a que tal vez durante los periodos secos fuera posible que el crecimiento del árbol se hubiera ralentizado o ni siquiera tenido lugar. La lectura de los anillos se efectuó en dirección radial, desde la corteza hacia la médula.

- Medición del crecimiento secundario: una vez se haya conseguido un buen grado de sincronización entre los "cores", se midió el incremento anual de los anillos con una precisión de 0,01 mm mediante la utilización de un medidor LINTAB-TSAP (F.

Rinn, Heidelberg). Como resultado se obtuvo un patrón anual de crecimiento de todos los individuos de una misma especie en el que los años de sequía aparecen representados por caídas bruscas de crecimiento.

- Corrección de errores: se aplica el programa COFECHA (Holmes 1983) en las medidas procesadas para verificar la datación y medición posterior. Este programa muestra la matriz de correlación de los datos de crecimiento y verifica el grado de exactitud del análisis (sincronización) al mismo tiempo que la existencia de anillos falsos.

Análisis de datos

Una vez medida la anchura de los anillos de cada árbol se generó una matriz que contenía los datos de crecimiento anual de todos los individuos de pino de cada especie en valores brutos. Para el posterior análisis de los datos se utilizó el paquete *dplR* (Buun 2010) en el software R (2015, Versión 3.2.1., R Foundation for Statistical Computing).

En primer lugar con el objetivo de obtener una mayor compresión de las tendencias de crecimiento de cada especie, los datos de anchura de anillos de cada árbol se transformaron en incremento de área basimétrica (en delante abreviado como BAI) que es un indicador más preciso del crecimiento de los árboles que la anchura de los anillos, ya que elimina la variación en las medidas tomadas producidas al añadir volumen a una superficie circular como los troncos (Biondi & Qaedan, 2008). Para calcular el BAI se empleó la siguiente formula:

$$BAI = \pi (r_t^2 - r_{t-1}^2) \qquad (1)$$

donde r_t y r_{t-1} son los incrementos radiales al cuadrado al inicio y el final de cada anillo de crecimiento correspondiendo a los anillos formados en los años t y t-1, respectivamente. Finalmente se calculó el BAI medio de cada especie.

Por último, para conocer las anomalías en el crecimiento causadas por el clima y otros factores se construyó para cada especie una cronología residual estándar de índices que indicara las anomalías interanuales en el crecimiento (variabilidad de alta frecuencia) y elimina las tendencias a largo plazo (variabilidad de baja frecuencia), se calculó mediante el

ajuste de una función *spline*. Para interpretar los valores del índice se estandarizaron con media = 1, por lo que las oscilaciones superiores a 1 representan un crecimiento positivo mientras que las inferiores a 1 manifiestan un crecimiento negativo.

Para el cálculo se aplicó la siguiente ecuación:

$$\mathrm{RWI}_t = R_t/G_t, \qquad (2)$$

donde el crecimiento actual (*R*) se divide entre el crecimiento esperado o predicho por la función *spline* (*G*) para un periodo *t*.

Una vez obtenido el crecimiento para las tres especies se plantearon las siguientes cuestiones:

(1) Las diferencias de crecimiento que muestran las tres especies de pino antes, durante y después de cada sequía de 2005 y 2012.

Para ello se seleccionaron los periodos previos y posteriores a cada sequía –la sequía del 2005 quedó comprendida en periodo 2002-2007, y la sequía del 2012 en el periodo 2010-2014, se escogió este rango de años para que se pudiera observar adecuadamente el desarrollo de los pinos – y se diseñó una tabla con las medias de crecimiento anterior y posterior a los años de estrés hídrico. Se estimó el crecimiento de cada especie de pino (*P. halepensis*, *P. nigra* y *P. sylvestris*) calculando las medias del crecimiento de cada especie para los años anteriores, posteriores y los mismos a las sequías de 2005 y 2012. Tras esto se realizó una ANOVA seguida por el test post-hoc de Tukey HSD que permitiera ver las diferencias de crecimiento en cada momento (previo, durante y posterior a la sequía).

(2) Respuesta de los índices de resistencia (Rt), resiliencia (Rs) y recuperación (Rc) de cada especie de pino a las sequías de 2005 y 2012.

Se tomaron los índices Rt, Rs y Rc de cada especie con los que se calcularon una ANOVA y después se aplicó el test de Tukey HSD, así se comprobó el grado de viabilidad de los pinos en términos de resistencia ante la sequía, recuperación tras la sequía y resiliencia tras la sequía. De esta forma se puede evaluar qué especie de pino se adapta mejor a los periodos secos.

(3) Respuesta de los índices de resiliencia de cada especie de pino a la diversidad de plantas leñosas del vecindario.

En este caso se optó por un modelo lineal para evaluar la relación entre la variable dependiente: los índices de resistencia, resiliencia y recuperación con la variable explicativa: la riqueza de especies (SR), el área basal (BA) y el número total de individuos que conforman el vecindario (densidad). Se aplicó ANOVA para comparar los resultados, considerándose la relación significativa si el P-valor era inferior o igual a 0,05 y después se realizó el test post-hoc de Tukey HSD.

Índices de resiliencia

Para entender el objetivo del trabajo, en primer lugar, es importante explicar el concepto de resiliencia ecológica así como los índices que lo conforman en el estudio del crecimiento radial: resistencia y recuperación (Lloret *et al.*, 2011). Después se especificará su aplicación metodológica en el proyecto y se explicará la nomenclatura de cada fórmula.

- *Índice de resistencia*: mide la reducción del rendimiento ecológico de un sistema durante el periodo de perturbación. Este parámetro cuantifica el crecimiento del árbol durante el periodo anterior a la sequía y la disminución del crecimiento durante el mismo periodo de la sequía, ($Rt = Dr/PreDr$).

- *Índice de recuperación*: muestra la capacidad que tiene un sistema de volver a su estado original después de una serie de perturbaciones. Este factor es la respuesta del crecimiento tras el periodo de sequía, ($Rc = PostDr/Dr$).

- *Índice de resiliencia*: es el potencial que presenta un sistema para absorber perturbaciones sin que se alteren su estructura y propiedades, así como regresar posteriormente a su estado original. Este índice se considera la razón entre los periodos previo y posterior al momento de la sequía, ($Rs = PostDr/PreDr$).

A continuación se empleó el BAI para calcular la resiliencia de las tres especies. Se trata de una medida que proporciona una cuantificación precisa de la producción de madera en base al aumento anual de crecimiento radial del tronco de los árboles.

Para calcular el crecimiento de los árboles antes, durante y posterior a la sequía se escogió un periodo de tres años debido a que los efectos del déficit hídrico pueden durar hasta cuatro años en los árboles (Anderegg *et al.*, 2015).

En base a esto se utilizó la siguiente nomenclatura:

- **PreDr** (*Pre-Drought*): crecimiento en años previos a la sequía.
- **Dr** (*Drought*): crecimiento durante los años de sequía.
- **PostDr** (*Post-Drought*): crecimiento en años posteriores a la sequía.

De aquí se obtiene que:

- *Resistencia (Rt)* corresponde a: **Rt = Dr/PreDr**, contabiliza la disminución del crecimiento radial a causa de la sequía.
  Rt = 1, significa que existe resistencia completa ante la perturbación.
  Rt < 1, menor resistencia a la sequía.

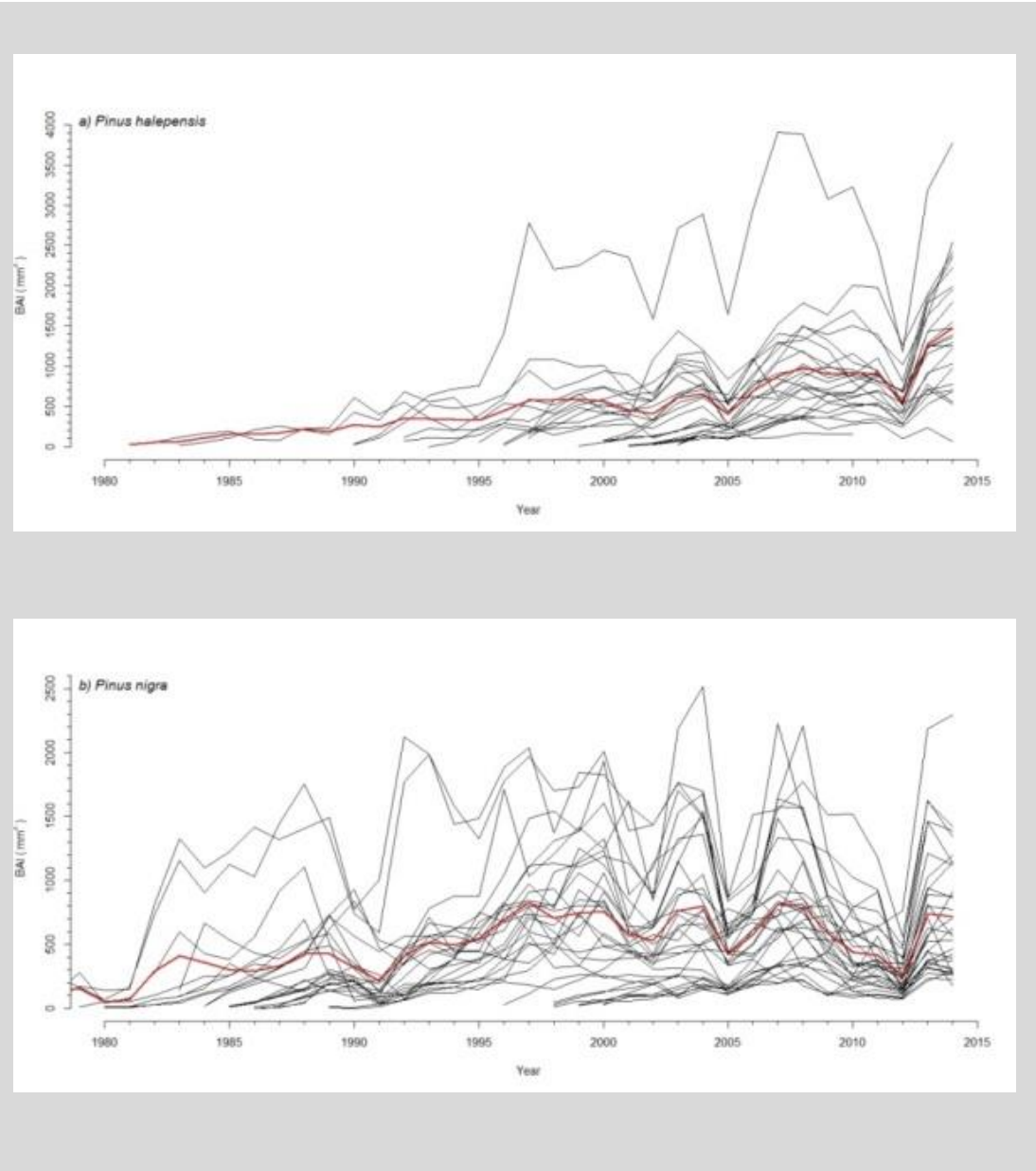
- *Recuperación (Rc)* sería: **Rc = PostDr/Dr**, calcula el crecimiento posterior a la sequía.
  Rc = 1, indica un bajo crecimiento del árbol después de la perturbación.
  Rc < 1, muestra una mayor caída en el crecimiento.
  Rc > 1, supone una recuperación en el crecimiento tras el periodo de sequía.

- *Resiliencia (Rs)* se representa como: **Rs = PostDr/PreDr**, determina la razón entre el periodo previo y posterior a la sequía.
  Rs ≥ 1, significa una recuperación completa o, incluso, aumento del crecimiento radial tras el periodo de estrés.
  Rs < 1, indica una disminución del crecimiento y una baja resiliencia.

RESULTADOS

Patrones de crecimiento (BAI)

Se observaron dos caídas agudas de BAI en las tres especies de pino en los años 2005 y 2012 debidas a sequías extremas (Figura 2). Las medidas de BAI indican que los ejemplares de *P. nigra* y *sylvestris* fueron más sensibles frente a la sequía que en el caso de *P. halepensis*. Por otro lado, la especie de pino que aumentó más su BAI fue en primer lugar *P. halepensis* con una media que llegó a los 1.400 mm^2 en 2014; seguido por *P. nigra* que alcanzó los 800 mm^2 en el 1997 y, por último *P. sylvestris* con 400 mm^2 en 1998.



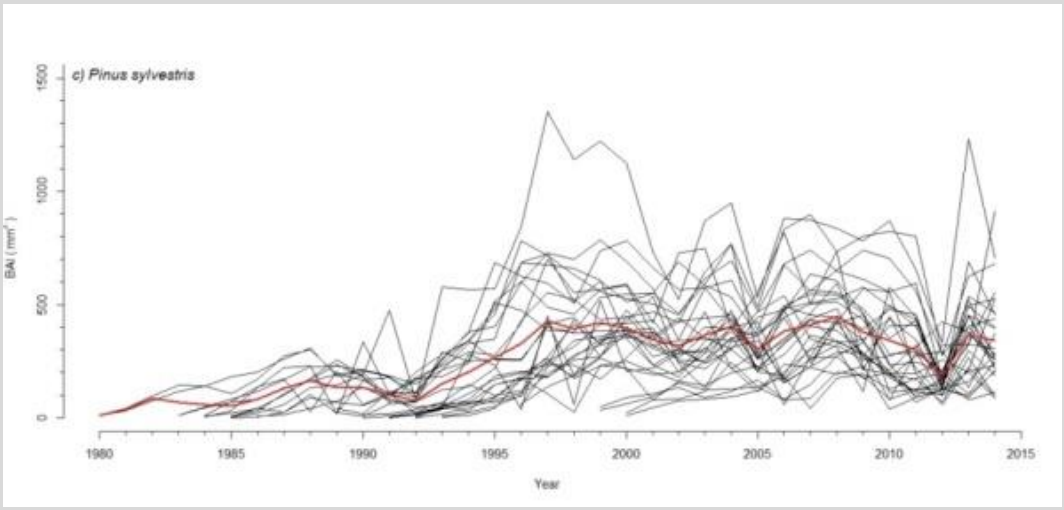
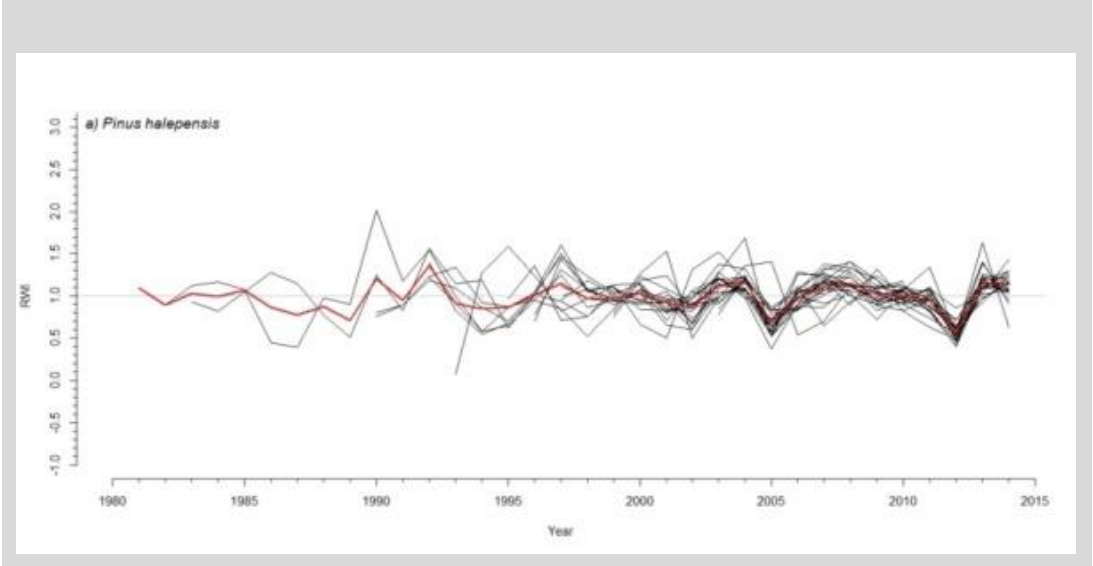
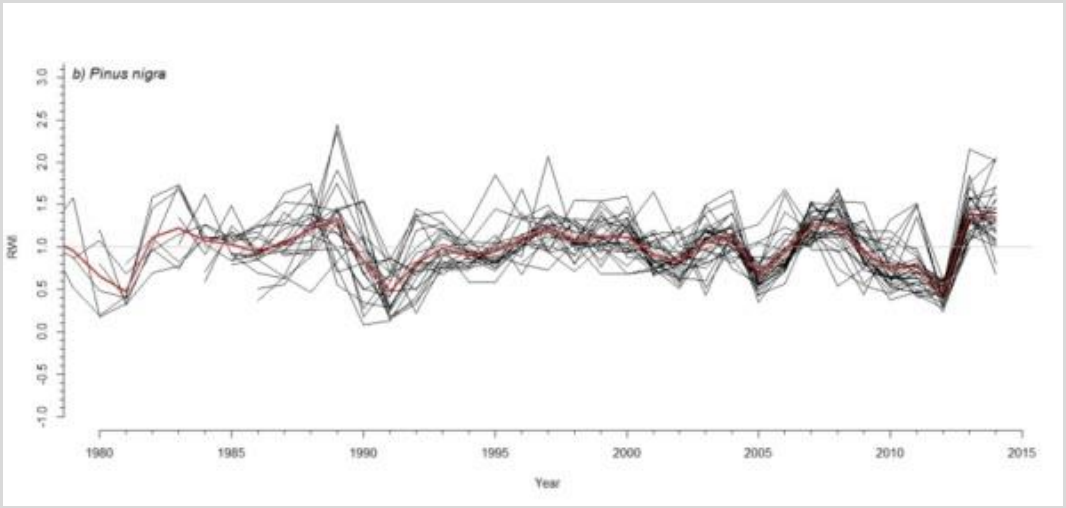


Figura 2: Incremento del área basimétrica (BAI) para las tres especies de pinos entre los años 1980 y 2014.

Índices de crecimiento

Los pinos con mayor número de fluctuaciones en su crecimiento respecto al periodo 1980-2014 fueron *P. sylvestris* y *P. nigra*, al contrario que *P. halepensis* que mostró menos oscilaciones. La media estandarizada indica dos incrementos negativos en 2005 y 2012, siendo más acusado el del 2012 para las tres especies de pino (Figura 3).





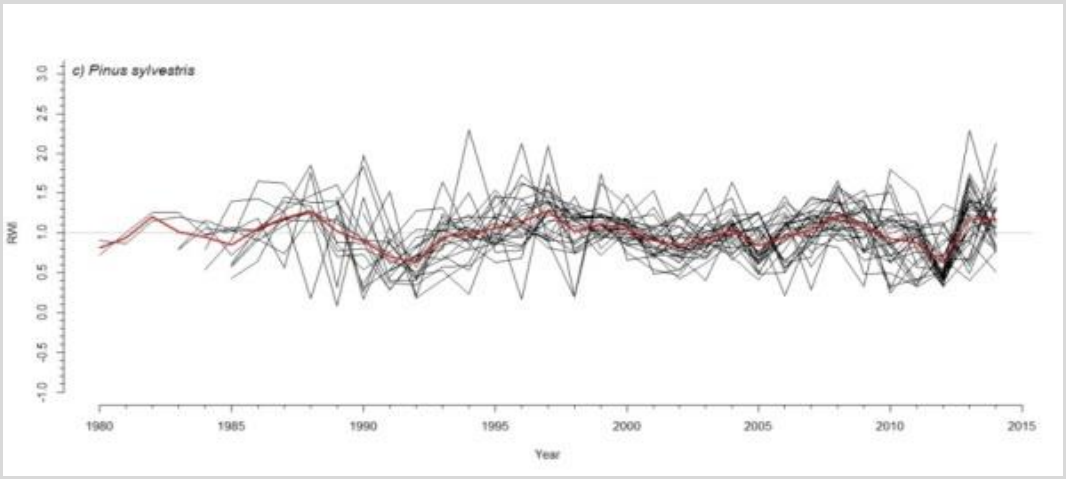


Figura 3: Cronología estandarizada de cada especie de pino (RWI).

Respuestas a la sequía

Tras la sequía de 2005, *P. nigra* fue la especie que tuvo un mayor incremento de BAI en su área basal tras la sequía alcanzando los 751,15 mm^2, seguido por *P. halepensis* con 748,81 mm^2, y por último *P. sylvestris* con 379,36 mm^2 (Tabla 2).

También es importante señalar que *P. sylvestris*, a pesar de que fue la especie que menos crecimiento mostró tras la sequía, sí fue la que experimentó mayor estabilidad en su evolución durante los tres episodios: antes (358,26 mm^2), durante (311,28 mm^2) y después (379,36 mm^2) de la sequía. Por el contrario, *P. halepensis* tuvo diferencias destacadas en los rangos de incremento (periodo previo 610,31 mm^2; durante la sequía

414,84 mm^2; y posterior 748,81 mm^2), aunque este factor no es reseñable ya que supera el valor-P 0,05 en todos los casos.

Tabla 2: La tabla muestra el crecimiento mínimo, medio y máximo de los pies de *P. halepensis, P. nigra* y *P. sylvestris,*a a 1,3 metros de altura. El valor-P (*P < 0,05*) se obtuvo tras realizar una ANOVA seguida del Test de Tukey HSD con el objetivo de comparar el BAI (en mm^2) previo, *in situ* y posterior a las sequías del 2005; los valores significativos están marcados en negrita.

		SEQUÍA 2005				
ESPECIE	**CRECIMIENTO**	**PREVIO** (mm^2)	**SEQUÍA** (mm^2)	**POSTERIOR** (mm^2)	***P** (*P<0,05*)	
Pinus halepensis	Mínimo	81,77	98,99	187,13		
	Medio	610,31	414,84	748,81		
	Máximo	1657,17	1.086,19	2186,22		
					Sequía-Previo	0,6097
					Post-Previo	0,7782
					Post-Sequía	0,2320
Pinus nigra	Mínimo	126,16	151,29	201,82		
	Medio	733,28	435,87	751,15		
	Máximo	1848,44	480,32	1824,92		
					Sequía-Previo	0,1444
					Post-Previo	0,9929
					Post-Sequía	0,1152
Pinus sylvestris	Mínimo	124,04	118,77	101,001		
	Medio	358,26	311,28	379,36		
	Máximo	617,74	864,69	650,51		
					Sequía-Prev	0,6634
					Post-Prev	0,9199
					Post-Sequía	0,4266

En cambio los resultados obtenidos para la sequía del 2012 mostraron efectos relevantes para las tres especies de pino (Tabla 3):

- *P. halepensis* fue la especie con el mayor crecimiento. Tuvo un incremento fuerte de BAI tras la sequía, pasó de 573,23 mm^2 durante el periodo seco a 1.386,38 mm^2. El valor-P para la comparación entre el episodio seco y el posterior fue igual a 0,0008.

- La segunda especie con mayor crecimiento fue *P. nigra*, que alcanzó los 752,36 mm^2 tras la sequía. Sin embargo cabe destacar la caída que tuvo durante el periodo de sequía, disminuyendo desde 438,66 mm^2 a 251,78 mm^2. Los datos que obtuvo el valor-P fueron 0,0227 para la comparación entre el periodo previo y el posterior, y 0,0002 entre el periodo seco y el posterior.

- El pino que más limitaciones encontró en su crecimiento fue *P. sylvestris*. Se estimó un incremento de 187,43 mm^2 durante el periodo seco que resalta en comparación con el periodo anterior (315,02 mm^2) y el posterior (354,39 mm^2). Según la estadística que marca el valor-P hubo diferencias significativas entre el periodo previo y la sequía (0,0483) así como entre la sequía y el periodo posterior (0,0114).

Tabla 3: La tabla muestra el crecimiento mínimo, medio y máximo de los pies de *P. halepensis, P. nigra* y *P. sylvestris,* a 1,3 metros de altura. El valor-P (*P < 0,05*) se obtuvo tras realizar una ANOVA seguida del Test de Tukey HSD con el objetivo de comparar el BAI (en mm^2) previo, *in situ* y posterior a las sequías del 2012; los valores significativos están marcados en negrita.

		SEQUÍA 2012				
ESPECIE	**CRECIMIENTO**	**PREVIO** (mm^2)	**SEQUÍA** (mm^2)	**POSTERIOR** (mm^2)	***P** (*P<0,05*)	
Pinus halepensis	Mínimo	425,34	266,26	680,75		
	Medio	938,06	573,23	1.386,38		
	Máximo	1.769,29	1.139,76	2.269,18		
					Sequía-Previo	0,1697
					Post-Previo	0,0745
					Post-Sequía	**0,0008**
Pinus nigra	Mínimo	107,82	80,38	242,54		
	Medio	438,66	251,78	752,36		
	Máximo	1.162,59	574,96	1.703,39		
					Sequía-Previo	0,2397
					Post-Previo	**0,0227**
					Post-Sequía	**0,0002**
Pinus sylvestris	Mínimo	98,34	63,75	120,01		
	Medio	315,02	187,43	345,39		
	Máximo	694,97	423,41	696,75		
					Sequía-Previo	**0,0483**
					Post-Previo	0,8313
					Post-Sequía	**0,0114**

La síntesis de los resultados se puede observar en la gráfica siguiente:

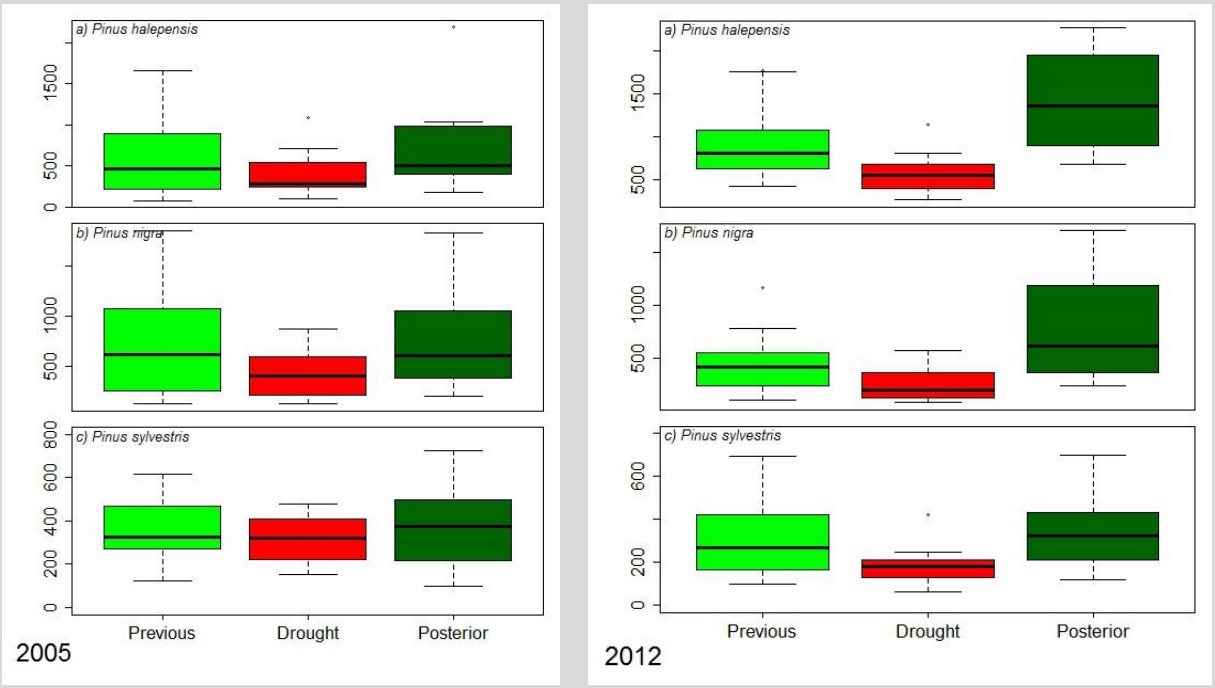


Figura 5: Diferencias en el crecimiento de los *P. halepensis*, *P. nigra* y *P. sylvestris* previo, durante y posterior a las sequías de los años 2005 y 2012; en total se analizaron 44 pinos. El incremento de área basal se mide en mm^2.

Los índices de resiliencia muestran que en la sequía del 2005 fue *P. halepensis* el pino que mejor se adaptó a la disminución pluviométrica (Tabla 4). La media que obtuvo para los índices de recuperación y resiliencia fue de 1,7854 y 1,5255, respectivamente, que destaca en comparación con *P. nigra* que mostró un promedio de 1,6873 para la recuperación y 1,1408 para la resiliencia, así como *P. sylvestris* con 1,2463 y 1,0499. Por otro lado el valor-P señala que la diferencia más grande de incremento tanto para la recuperación como para la resiliencia fue entre *P. halepensis* y *P. sylvestris*, con 0,0029 para el primer índice y 0,0016 para el segundo.

En cambio, para el índice de resistencia ninguna de las tres especies mostró cambios significativos para su crecimiento.

Tabla 4: Respuesta de los índices de resiliencia para *Pinus halepensis*, *P. nigra* y *P. sylvestris* durante la sequía de 2005. Se ha calculado el valor-P y los intervalos mínimo, medio y máximo de los índices; los valores significativos están marcados en negrita.

		SEQUÍA 2005				
Índices de resiliencia	Especie	Mínimo	Medio	Máximo	**Comparaciones entre especies**	
RESISTENCIA	*P. halepensis*	0,4678	0,8771	1,5419		
	P. nigra	0,3899	0,7102	1,2471		
	P. sylvestris	0,4632	0,9517	1,4309		
					Pn – Ph	0,3765
					Ps – Ph	0,8186
					Ps – Pn	0,0787
RECUPERACIÓN	*P. halepensis*	1,2292	1,7854	2,4719		
	P. nigra	1,2616	1,6873	2,2569		
	P. sylvestris	0,5428	1,2463	2,0338		
					Pn – Ph	0,7973
					Ps – Ph	**0,0029**
					Ps – Pn	0,0073
RESILIENCIA	*P. halepensis*	0,8566	1,5255	2,2884		
	P. nigra	0,8565	1,1408	1,9019		
	P. sylvestris	0,7767	1,0499	1,4178		
					Pn – Ph	0,0117
					Ps – Ph	**0,0016**
					Ps – Pn	0,6943

Por otro lado, en 2012 al igual que en la sequía del 2005 el **índice de resistencia** no tuvo diferencias significativas entre especies de pinos (Tabla 5). Aunque cabe mencionar que el pino que presentó una mayor resistencia ante la sequía fue *P. sylvestris* con un valor de 0,7349**.** La **recuperación** y **resiliencia** fue mayor en *P. nigra* con 3,0421 y 1,7852, seguido por *P. halepensis* 2,4977 y 1,5337, y por último la especie que más limitaciones mostró fue *P. sylvestris* con una media de 2,0173 y 1,3213. El

valor-P indica que la diferencia más significativa fue durante el periodo de recuperación entre *P. nigra* y *P. sylvestris* con 0,0024.

Tabla 5: Respuesta de los índices de resiliencia para *Pinus halepensis*, *nigra* y *sylvestris* durante la sequía de 2012. Se ha calculado el valor-P y los intervalos mínimo, medio y máximo de los índices; los valores significativos están marcados en negrita.

SEQUÍA 2012						
	Índices de resiliencia	Mínimo	Media	Máximo	***P** *(P<0.05)*	
RESISTENCIA	*P. halepensis*	0,4539	0,6235	0,8508		
	P. nigra	0,2789	0,6126	0,9031		
	P. sylvestris	0,3193	**0,7349**	1,4491		
					Pn – Ph	0,9947
					Ps – Ph	0,5793
					Ps – Pn	0,4284
RECUPERACIÓN	*P. halepensis*	1,5787	2,4977	2,9724		
	P. nigra	2,1067	**3,0421**	5,0242		
	P. sylvestris	0,5671	2,0173	4,2553		
					Pn – Ph	0,2261
					Ps – Ph	0,3108
					Ps – Pn	**0,0024**
RESILIENCIA	*P. halepensis*	1,2095	1,5337	2,3729		
	P. nigra	1,0446	**1,7852**	2,6755		
	P. sylvestris	0,2706	1,3213	2,9245		
					Pn – Ph	0,5357
					Ps – Ph	0,6393
					Ps – Pn	0,0740

De esta manera los datos de las tablas quedan reflejados en la siguiente figura:

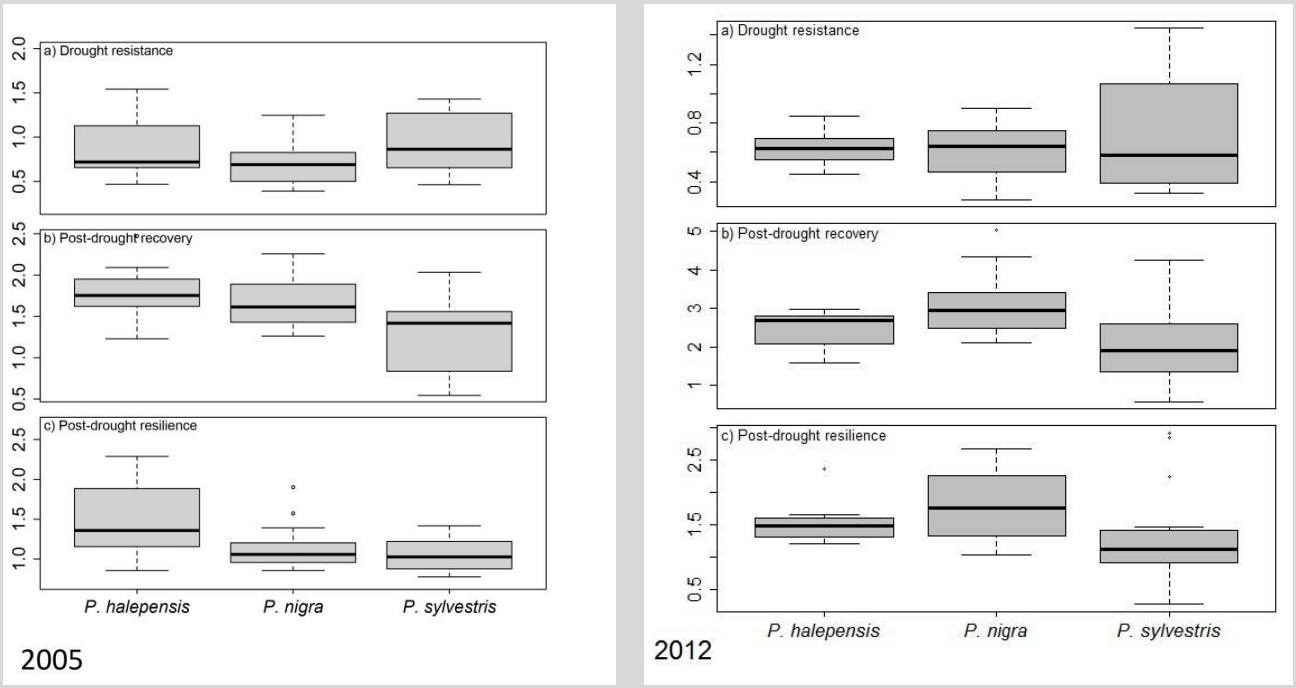


Figura 6: Respuesta de los *P. halepensis*, *P. nigra* y *P. sylvestris* (variable explicativa) a los índices de resistencia, recuperación y resiliencia (variable dependiente). Se calculó a partir de ANOVAs, el Test de Tukey HSD y regresión lineal.

Relaciones de los índices de resiliencia respecto al vecindario

La última hipótesis del estudio analiza la respuesta que mantuvieron los índices de resistencia, recuperación y resiliencia de las tres especies de pinos en relación con la riqueza de especies, densidad de árboles y área basal del vecindario.

Estas variables se interpretan como:

- **Área basal**: se trata de la medida dbh en cm^2, cuanto mayor sea significará que el árbol es más maduro.
- **Densidad de individuos**: es el número de árboles que indiferentemente de la especie se localizan entorno a cada especie de pino muestreada.
- **Riqueza de especies**: es el número de especies que hay alrededor de cada especie de pino.

La observación más relevante que se distinguió en las representaciones gráficas para ambas sequías tuvo lugar entre el **índice de resiliencia** en relación con el "área basal" y la "densidad de individuos".

Para el primer caso – índice de resiliencia y área basal – el valor-P más significativo se dio en *P. sylvestris* siendo este 0,03408. El incremento de área basal que experimentaron las tres especies fue el siguiente: *P. sylvestris* con el mayor dbh 205,2 cm^2, seguido por *P. nigra* con 184,6 cm^2 y por último *P. halepensis* 181,3 cm^2 (Figura 4, gráfica 7).

El segundo caso – índice de resiliencia y densidad de individuos – no se consideró relevante desde la perspectiva de los resultados estadísticos para ninguna de las especies ya que los valores-P obtenidos eran superiores a 0,05. Sin embargo, la representación gráfica muestra una tendencia creciente en el desarrollo de *P. sylvestris* en comparación con los otros pinos (Figura 4, gráfica 8).

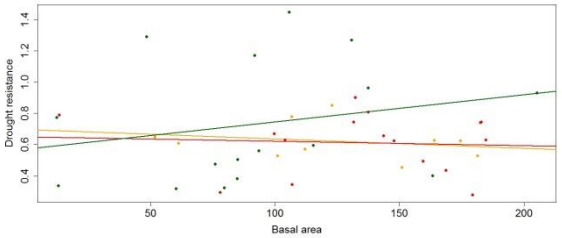
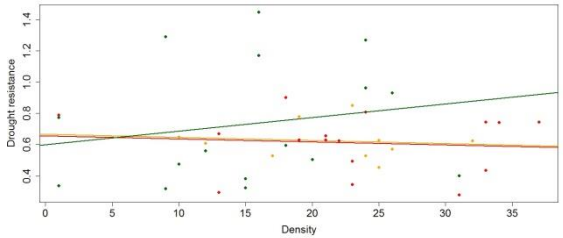
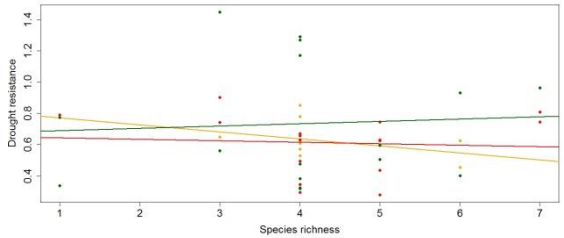
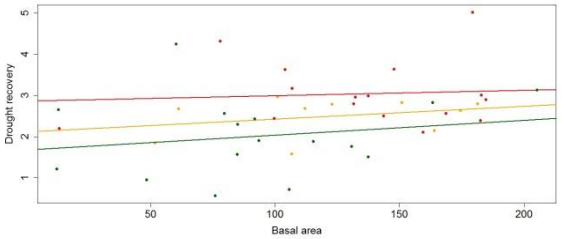
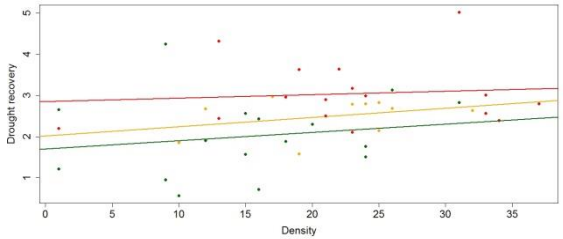
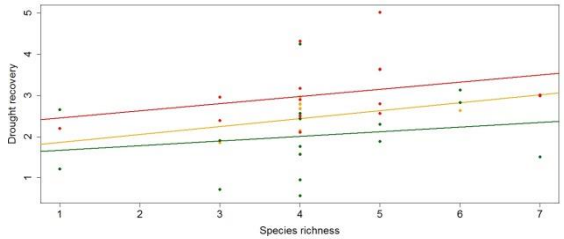
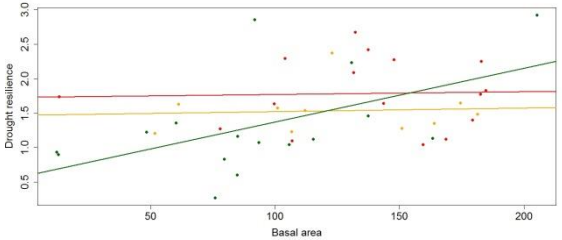
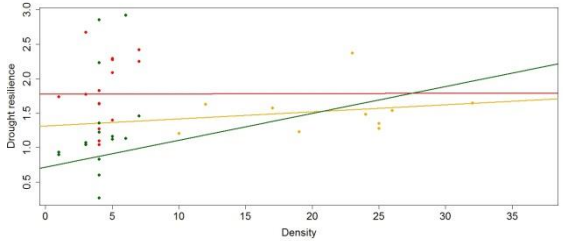
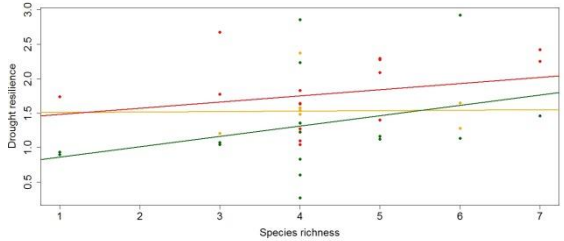
Por otro lado, la relación entre el índice de resiliencia y la riqueza de especies no mostró valores notables para ninguna de las especies. De todas maneras cabe destacar que en esta gráfica se observa que *P. sylvestris* y *P. nigra* se vieron influenciados positivamente por la diversidad de especies (Figura 4, gráfica 9).

A parte, el **índice de resistencia** también mantuvo una línea ascendente entre el "área basal" y la "densidad de individuos" para *P. sylvestris* (Figura 4, gráficas 1 y 2), aunque no se tomó en cuenta ya que el resultado era superior a 0,05.

Finalmente, el **índice de recuperación** no mostró ningún comportamiento importante para ninguno de los parámetros.

Figura 4: Línea amarilla = *P. halepensis* (*Ph*); Línea roja = *P. nigra* (*Pn*); Línea verde = *P. sylvestris* (*Ps*). Los números indican el valor-P para cada especie (*P<0,05*).

RELACIÓN ENTRE LOS ÍNDICES DE RESILIENCIA Y LA BIODIVERSIDAD VECINDARIO DURANTE LAS SEQUÍAS DEL 2005 Y 2012

	ÁREA BASAL	DENSIDAD DE INDIVIDUOS	RIQUEZA DE ESPECIES
RESISTENCIA			
Valor-P	**(1)** *Ph* = 0,5276 *Pn* = 0,7993 *Ps* = 0,4018	**(2)** *Ph* = 0,7537 *Pn* = 0,7221 *Ps* = 0,4866	**(3)** *Ph* = 0,3102 *Pn* = 0,7841 *Ps* = 0,8198
RECUPERACIÓN			
Valor-P	**(4)** *Ph* = 0,4017 *Pn* = 0,7713 *Ps* = 0,4847	**(5)** *Ph* = 0,3595 *Pn* = 0,7177 *Ps* = 0,5153	**(6)** *Ph* = 0,2608 *Pn* = 0,2265 *Ps* = 0,4845
RESILIENCIA			
Valor-P	**(7)** *Ph* = 0,848 *Pn* = 0,891 ***Ps* = 0,03408**	**(8)** *Ph* = 0,5675 *Pn* = 0,9753 *Ps* = 0,08408	**(9)** *Ph* = 0,9586 *Pn* = 0,344 *Ps* = 0,2163

DISCUSIÓN

El potencial de resiliencia que presentan los ecosistemas forestales ante eventos extremos como las sequías relacionadas con el cambio climático es una cuestión que está tomando cada vez mayor relevancia debido a la preocupación por preservar el medio ambiente (Allen *et al.* 2010).

De esta manera se propuso el presente trabajo con el objetivo de conocer la dinámica funcional y estructural de tres especies de pinos (*P. halepensis*, *P. nigra* y *P. sylvestris*) que forman parte de un bosque mediterráneo localizado en el Pre-Pirineo aragonés. Para lo cual se utilizó el crecimiento radial secundario (anchura de anillos de crecimiento) como herramienta para estimar la capacidad que tienen los árboles de adaptarse frente a los cambios producidos por eventos extremos, en este caso concreto la sequía.

A partir de estudios dendrocronológicos se puede identificar el momento exacto en el que tiene lugar perturbaciones como la sequía y observar el efecto que ejercen en el desarrollo de las plantas (Rubino & MacCarthy 2000). En el caso concreto que atañe aquí, una vez eliminadas las tendencias de crecimiento de los pinos se correlacionaron los años de sequía con una disminución del incremento de área basal de los pinos.

Nuestros resultados muestran que los patrones de crecimiento de los árboles (BAI, RWI) mostraron dos caídas acusadas de crecimiento en los años secos de 2005 y 2012, que coincidían con las dos sequías más graves que han tenido lugar a comienzos de este siglo. El análisis de los datos de crecimiento también permitieron ver que la especie de árbol que más creció fue *P. halepensis* seguido por *P. nigra* y, en último lugar *P. sylvestris* (Figuras 2 y 3).

Diferencias en el crecimiento de los pinos antes, durante y después de las sequías

Tras formular los patrones, se estudió las diferencias en el incremento de área basal (BAI) o crecimiento secundario acumulado que habían experimentado las tres especies de pino antes, durante y después a las sequías de 2005 y 2012. Se empleó esta medida ya que proporciona una cuantificación exacta de la producción de madera durante el crecimiento radial de los árboles (Johnson & Abrams 2009).

Durante el año 2005 el crecimiento de las tres especies fue positivo antes y después de la sequía aunque se ralentizó mientras esta tenía lugar (Figura 5). El mayor incremento radial lo experimentaron los pies de *P. halepensis* y *nigra* con valores similares.

Por otro lado, en la sequía del 2012 la especie con la tasa más alta de crecimiento fue *P. halepensis,* relegando a *P. nigra* a un segundo puesto aunque este fue capaz de retomar su ritmo de crecimiento con vigor una vez transcurrido el evento. Aparte, *P. sylvestris* fue el árbol que presentó mayor número de limitaciones en su evolución, en la primera sequía obtuvo los peores niveles y durante la segunda cayeron aún más (Figura 5).

Los resultados determinan que durante los dos años de estudio los pinos con mayor incremento durante el periodo de sequía y el posterior fueron *P. halepensis* y *nigra*. Además de que en 2012, cuando su progresión se redujo drásticamente, tuvieron la capacidad de recuperar e incluso superar los niveles de crecimiento previo al evento.

Respuesta de los índices de resiliencia de cada especie de pino ambas sequías

La respuesta que mantienen las comunidades y ecosistemas vegetales ante perturbaciones a corto plazo se ha venido discutido a lo largo de los años desde diferentes terminologías y enfoques (Holling 1973). Para estudiar la respuesta del crecimiento de los pinos ante la sequía se optó por el índice de resiliencia, entendido como la habilidad que presentan las plantas en conservar la estructura y funcionalidad previas al evento extremo (Scheffer *et al.* 2001). Se aplicó este concepto dado que muestra ventajas para analizar varios componentes la vez (resistencia, recuperación y resiliencia) al tener lugar el episodio seco (Lloret *et al.* 2011). Tras cotejar los resultados se observó que los árboles con mayor capacidad de adaptación a los cambios fueron *P. halepensis* y *nigra*.

La respuesta que mantuvieron los índices de recuperación y resiliencia durante el 2005 fue altamente significativa para *P. halepensis,* mientras que en el 2012 destacó la recuperación de *P. nigra* frente a los demás árboles. Por otro lado el pino que tuvo más complicaciones fue *P. sylvestris,* aunque sobresale por encima de los demás en el índice de resistencia ante la sequía (Figura 6).

De esta forma se refleja que las dos especies de pino más propensas a resistir periodos secos intensos son *P. halepensis* y *nigra*, dado que son los que tienen más aptitudes para adaptarse y recuperarse.

Respuesta de los índices de resiliencia en relación con la biodiversidad del vecindario

La tercera hipótesis estudia la influencia que ejerce el vecindario sobre los índices de resiliencia de cada especie de pino, de esta manera es posible determinar la competencia intraespecífica de los pinos y su relación con el nicho ecológico (Mason *et al.* 2011).

Como se ha comprobado en los resultados el aumento de área basal y densidad de individuos ha estimulado un efecto positivo en el crecimiento de *P. sylvestris* (Morin *et al.* 2011), lo que significa que (1) *P. sylvestris* se ve favorecido por la presencia de un vecindario diverso y un alto número de árboles a su alrededor presuponiéndose que en ese ambiente no hay indicios de competencia; (2) no se trata un efecto directo del vecindario sobre *P. sylvestris* si no que son micrositios que reúnen las condiciones óptimas para el desarrollo de las especies, por tanto se dará un mayor incremento de área basal, más biodiversidad y en consecuencia *P. sylvestris* crecerá mejor.

Así que *P. sylvestris* a pesar de ser el árbol que mostró más limitaciones en su crecimiento como consecuencia a la sequía, estas se redujeron gracias a las características de la localización. De aquí se deduce que un entorno mixto y maduro rodeado por un alto número de ejemplares contribuye a mitigar el efecto negativo de la sequía y favorecer tanto la resiliencia como resistencia de los pinos más vulnerables (Figura 4) (Mölder & Leuschner 2014).

En resumen, durante 2005 y 2012 tuvieron lugar dos sequías intensas que disminuyeron el crecimiento radial de las tres especies de estudio. Los resultados del proyecto revelan que *P. halepensis* y *P. nigra* fueron las especies que mejor se adaptaron a las variaciones climáticas, ya que alcanzaron un alto índice de resiliencia y recuperación post-sequía. Por el contrario *P. sylvestris* fue el árbol que más limitaciones sufrió tanto en el crecimiento, con los niveles más bajos de las tres especies, como en la respuesta negativa que presentaron los índices de resiliencia y recuperación.

Sin embargo, esta situación de estrés que ha generado la sequía se ha amortiguado gracias a las condiciones del vecindario (densidad y área basal de individuos, riqueza de especies). Como consecuencia a esta razón parte de las fluctuaciones que generó la sequía fueron absorbidas por el medio ayudando a que las especies sean más resilientes ante estos eventos extremos climáticos. Por ende, el impacto negativo que podrían haber sufrido los árboles se redujo.

CONCLUSIONES

En definitiva, queda demostrado que *P. halepensis* y *P. nigra* tienen mayor tolerancia para ajustarse a las sequías por lo que se convierten en especies clave para la repoblación en zonas mediterráneas. Se trata de especies versátiles que pueden hacer frente a la incertidumbre climática de climas áridos y secos (Cámara Obregón A., 1998). Por otro lado, *P. sylvestris* muestra dificultades para adaptarse a circunstancias de escasez pluviométrica a excepción de que se encuentre en un sitio que tenga unas características óptimas para su crecimiento, es decir, un vecindario abundante, diverso y maduro.

Los resultados de este proyecto se pueden utilizar en los planes de restauración ecológica que se vayan a aplicar en espacios que reúnan las mismas condiciones ambientales que el lugar de estudio. Por tanto, *P. halepensis* y *P. nigra* son especies que podrán restablecer los servicios y la biodiversidad de ecosistemas forestales sometidos a sequías recurrentes.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quisiera hacer una mención muy especial de reconocimiento al propio Máster de Restauración de Ecosistemas, ya que a través de él he podido conocer la relevancia creciente que tiene la recuperación de espacios degradados en un planeta cada vez más dañado y lo imprescindible, a día de hoy, de esta actividad para preservar la naturaleza. Por otra parte, he tenido el privilegio de comprobar empíricamente que una gran cantidad de los estudios que se realizan sobre diferentes materias son perfectamente aplicables en planes de Restauración de Ecosistemas, lo que le afianza como una ciencia multidisciplinar y convergente.

Después, de manera muy significativa, agradecer a Jesús Julio Camarero y Antonio Gazol haberme acogido en el IPE-CSIC de Zaragoza para realizar las prácticas externas durante el verano de 2015, así como el haberme hecho partícipe del proyecto en el que estaban trabajando sobre estudios dendroecológicos en Agüero. Agradecerles, en especial, la atención y paciencia que han tenido para enseñarme las técnicas de análisis y la comprensión de muchos conceptos de ecología, teniendo en cuenta que yo provengo de una rama totalmente distinta. Agradecer, con afecto, sus palabras de ánimo y esperanza.

En segundo lugar, querría resaltar la labor de mi tutor, José Alfredo Bravo profesor titular de la UPM, por el interés que ha mostrado por el proyecto así como la proximidad en el trato haciendo que las situaciones de estrés resultaran más llevaderas.

En relación con el Máster, me gustaría resaltar la oportunidad que me ha brindado para llevar a cabo estas prácticas y este trabajo que ahora presento, permitiendo que me aproximara al mundo de la investigación científica; sin olvidar todo lo aprendido durante el curso académico 2014-2015.

Asimismo me gustaría hacer una mención, y no por ello menos importante, a la dirección y administración del Máster por su esfuerzo y labor al coordinar cuatro universidades y ser capaces de organizar las actividades de los alumnos.

Por último, mi reconocimiento a todas aquellas personas que han estado a mí lado ofreciéndome su ayuda y apoyo. Muchas gracias a todos por vuestra preocupación.

BIBLIOGRAFÍA

Alla A.Q., Camarero J.J., Palacio S. & Montserrat-Martí G. 2013: Revisiting the fate of buds: size and position drive bud mortality and bursting in two coexisting Mediterranean Quercus species with contrasting leaf habit. *Trees-Structure and Function,* **27** (5): 1375- 1386.

Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.H., Allard G., Running S.W., Semerci A. & Cobb N. 2010: A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management,* **259:** 660–684.

Allen, C.D., Breshears, D.D. & McDowell, N.G. 2015: On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, **6**: 129.

Bates B.C., Kundzewicz Z.W., Wu S. & Palutikof J.P., Eds. 2008: El Cambio Climático y el Agua. Documento técnico del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático, Secretaría del IPCC, Ginebra, pp. 224.

Biondi F. & Qeadan F. 2008: A theory-driven approach to tree-ring standardization: defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-ring Research*, **64** (2): 81–96.

Blythe E.M., Dolman A.J. & Noilhan J., 1994: The effect of forest on mesoscale rainfall: an example from Hapex-Mobilhy. *Journal of Applied Meteorology and Climatology,* **33**: 445-454.

Bunn A.G. 2008: A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia,* **26** (2): 115.

Bunn A.G. 2010: Statistical and visual crossdating in R using the dplR library. *Dendrochronologia,* **28** (4): 251.

Cámara Obregón A. 1998: Comportamiento y posibles aplicaciones de *Pinus halepensis* Mill. en España, frente al cambio climático. *Cuadernos de la s.E.CF.*, **7**: 51-60.

Camarero J.J., Vergarechea M., Sangüesa-Barreda G. & Corrià Ainslie R. 2014: ¿Condicionan el crecimiento previo y el tamaño del árbol el decaimiento inducido por sequía en dos especies de Quercus? *Ecosistemas,* **23** (2): 73-81.

Clark Ashby W. 1987: "Forest", Restoration Ecology: A synthetic approach to ecological research. Cambridge University Press, Cambridge.

David A.C., Flores O., Holdaway R., Jucker T., Lines E.R. & Vanderwel M.C. 2014: Wood production response to climate change will depend critically on forest composition and structure. *Global Change Biology*, **20**: 3632–3645.

David D.B., Cobb N.S., Richd P.M., Price K.P., Allen C.D., Balice R.G., Romme W.H., Kastens J.H., Floyd M.L., Belnap J., Anderson J.J., Myers O.B. & Meyer C.W. 2005: Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *PNAS,* **102** (42): 15144-15148.

Dean T. J. 2004: Basal Area Increment and Growth Efficiency as Functions of Canopy Dynamics and Stem Mechanics. *Forest Science*, **50** (1): 106-116.

Fritts H. C. 2001: Tree Rings and Climate, The Blackburn Press.

Gamfeldt L., Snäll T., Bagchi R., Jonsson M., Gustafsson L., Kjellander P., Ruiz-Jaen M.C., Fröberg M., Stendahl j., C.D., Mikusiński G., Andersson E., Westerlund B., Andrén H., Moberg F., Moen J. & Bengtsson J. 2013: Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, **4**: 1340.

Gazol A. & Camarero J. J. 2016: Functional diversity enhances silver fir growth resilience to an extreme drought. *Journal of Ecology*. Doi 10.1111/1365-2745.

Gutiérrez E. 1990: Dendroecología de Pinus sylvestris L. en Cataluña. *Orsis*, **5**: 23-41.

Hair J.F., Anderson R.E., Tatham R. L. & Black W.C. 2009: Análisis Multivariante, 5ª ed. Prentice Hall Iberia, Madrid.

Harding R.J. 1992: The modification of climate by forests. In Growth and Water Use of Forest Plantations. *Chichester: Wiley and Sons*, pp. 332-346.

Hernández A. J., Urcelai A. & Pastor J. 2003: Evaluación de la resiliencia en ecosistemas terrestres degradados encaminada a la restauración ecológica. II Reunión Española de Ciencia de Sistemas RECS II, Universidad Internacional Menéndez y Pelayo.

Jacoby G.C. & D'Arrigo D. 1995: Tree ring width and density evidience in Alaska. *Global biogeochemical cycles*, **9** (2): 227-234.

Johnson S.E. & Abrams M.D. 2009: Basal area increment trends across age classes for two long-lived tree species in the eastern U.S.. *TRACE*, **7**: 127-134.

Jucker T., Bouriau O., Avacaritei D. & Coomes D.A. 2014: Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. *Ecology Letters*, **17**: 1560–1569.

Kormondy E. 1985: Conceptos de Ecología. Editorial Alianza Universidad. Madrid. España.

Lloret F. 2012: Vulnerabilidad y resiliencia de ecosistemas forestales frente a episodios extremos de sequía. *Ecosistemas,* **21** (3):85-90.

Lloret F. Eric G. Keeling E. G. & Sala A., 2011: Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, **120** (2): 1909-1920.

Looney C.E. & Waring K.M. 2012: Patterns of forest structure, competition and regeneration in southwestern White pine (Pinus strobiformis) forests. *Forest Ecology and Management*, **286**: 159-170.

Luis A. & Ugalde A. 1981: Conceptos básicos de dasometría. *Programa de Recursos Naturales Renovables Turrialba*, CATIE Costa Rica.

Mason N.W.H., Bello F., Doležal J. & Lepš J. 2011: Niche overlap revels the effects of competition, disturbance and constrsting assembly processes in experimental grassland communities. *Jornal of Ecology,* **99**: 788-796.

Mölder I. & Leuschner C. 2014: European beech grows better and is less drought sensitive in mixed tan in pure stands: tree neighbourhood effects on radial increment. *Trees,* **28**: 777-792.

Montserrat-Martí G., Camarero J.J., Palacio S., Pérez-Rontomé C., Milla R., Albuixech J. & Maestro M. 2009: Summer-drought constrains the phenology and growth of two co-existing Mediterranean oaks with contrasting leaf habit: implications for their persistence and reproduction. *Trees,* **23**: 787-799.

Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M. & Bugmann, H. 2011: Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters*, **14**, 1211–1219.

Murata A. & Iwase H. 2001: Extending Fitts' law to a three-dimensional pointing task. *Human Movement Science,* **20**: 791–805.

Norrant C. & Douguédroit A. 2006: Monthly and daily precipitation trends in the Mediterranean. *Theoretical Appied. Climatology*, **83:** 89–106.

Olivar J., Bogino S., Rathgeber C.B.K., Ordoñez C, Leporati J. & Bravo F. 2013: Efecto de distintas intensidades de clara en el crecimiento secundario del pino carrasco (Pinus halepensis) y análisis de la influencia de las variables climáticas a escala inter e intra-anual. *Sexto Congreso Forestal Español* (pp. 2-14) Álava: Vitoria-Gasteiz, Sociedad Española de Ciencias Forestales.

Parmesan C. & Yohe G. 2003: A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**: 37–42.

Pretzsch H., Schütze G. & Uhl E. 2013: Drought stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology*, **15**: 483–495.

Rosenzweig C., Casassa G., Karoly D.J., Imeson A., Liu C., Menzel A., Rawlins S., Root T.L., Seguin B. & Tryjanowski P. 2007: Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden and C.E. Hanson, Eds., Cambridge University Press, Cambridge, UK, 79-131.

Rosenzweig C. & Tubiello F.N. 2007: Adaptation and mitigation strategies in agriculture: an analysis of potential synergies. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, **12**: 855-873.

Rubino, D.L., McMarthy, B.C. 2000: Dendroclimatological analysis of white oak (*Quercus alba* L., Fagaceae) from an old-growth forest of southeastern Ohio, USA. *Journal of the Torrey Botanical Society* **127**: 240-250.

Sánchez-Salguero R., Linares J.C., Camarero J.J., Madrigal-González J., Hevia A., Sánchez-Miranda A., Ballesteros-Cánovas J.A., Alfaro-Sánchez R., García-Cervigón A.I., Bigler C. & Rigling A. 2015: Disentangling the effects of competition and climate on individual tree growth: A retrospective and dynamic approach in Scots pine. *Forest Ecology and Management*, **358**: 12–25.

Sangüesa-Barreda G. *et al*., 2015: Papel de los factores bióticos y las sequías en el decaimiento del bosque: aportaciones desde la dendroecología. *Ecosistemas*, **24** (2): 15-23.

Scheffer M., Carpenter S., Foley J.A., Folke C. & Walkerk B. 2001: Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, **413**: 591-596.

Suding K. N. & Hobbs R. J., 2009: Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. *Trends in Ecology and Evolution,* **2** (5): 271-279.

Suding K. N., Gross K. L. & Houseman G. R. 2004: Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution,* **19** (1): 46-53.

Thompson I. 2012: Biodiversidad, umbrales ecosistémicos, resiliencia y degradación forestal. *Unasylva*, **62** (238): 25-30.

Thompson J.D. 2005: Plant Evolution in the Mediterranean. Oxford University Press Inc, New York.

Visser H. 1995: Note on the relation between ring widths and basal area increments. *Forest Science*, **41** (2): 297-304.

Williams J. W. & Jackson S. T. 2007: Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment,* **5**: 475–482.

Wing S. L., Harrington G.J, Smith F.A., Bloch J.I., Boyer D.M. & Freeman K.H. 2005: Transient floral change andrapid globalwarming at the Paleocene-Eocene boundary. *Science,* **310**: 993–996.