



El efecto del clima sobre el crecimiento depende de la edad en individuos adultos de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.)

MÁSTER EN RESTAURACIÓN DE ECOSISTEMAS

TRABAJO DE FIN DE MÁSTER

Curso 2018/19

Autora: Lucía Martín Cacheda

Tutores directores: Dr. Fernando Valladares (MNCN-CSIC), Bárbara Carvalho (MNCN-CSIC / URJC), Dr. Ana-Maria Hereş (Universidad Transilvania de Braşov; BC3 – Basque Centre for Climate Change)

Tutor académico: Dr. Adrián Escudero

Realizado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Departamento de Biogeografía y Cambio Global.

En Madrid, a 27 de junio de 2017.

INDICE

RESUMEN	4
ABSTRACT	4
1. INTRODUCCIÓN	5
2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	8
3. MATERIAL Y MÉTODOS	10
3.1. Especie de estudio	10
3.2. Área de estudio.....	11
3.3. Trabajo de campo y laboratorio.....	12
3.4. Cálculo del BAI.....	14
3.5. Datos climáticos	15
3.6. Análisis estadístico	15
4. RESULTADOS	17
4.1. Diferencias de crecimiento entre clases de edad.....	17
4.2. Tendencias climáticas y temporales de crecimiento.....	20
4.3. Relaciones clima-crecimiento.....	21
4.4. Respuesta del crecimiento a eventos de sequía severa.....	24
5. DISCUSIÓN	26
6. CONCLUSIONES	29
7. AGRADECIMIENTOS.....	30
8. BIBLIOGRAFÍA	31

ABSTRACT

Understanding how tree age modulates growth response to climatic conditions is crucial to infer future forest dynamics. Our aim were: (1) to compare the growth pattern among three age classes of adult pines throughout the time and (2) to assess the effect of climatic conditions on tree growth in each age class. In this work, we analyzed the effect of climatic conditions on growth of 669 Scots pines and the extent to which their climate–growth relationships and drought sensitivity were modulated by tree age in a high elevation forest located in central Spain. For this, we separated our Scots pine trees into three age classes (class 1, from 20 to 50 years; class 2, from 51 to 100 years and class 3, older than 100 years). According to our results, temperature registered a significant increase during the study period and was the main climatic factor that influenced Scots pine growth in the study area. Specifically, it had a mainly negative effect on all age classes, except for class 1 that showed a positive response to it at the end of winter and beginning of the growing season. Youngest and oldest individuals were affected by severe drought events, but the two age classes were able to recover their growth rates after two years of these events. Class 2 trees did not respond to these drought events. We found that the temperature increase expanded the growth period of Scots pine in this Mediterranean mountain. Furthermore, the youngest individuals are the most favored in this scenario and they are that the ones presenting better resilience and a larger capacity to increase growth after severe drought events.

Key words: age classes, basal area increment (BAI), climate change, climate-growth relationship, dendrochronology, high elevation, *Pinus sylvestris*.

RESUMEN

Comprender cómo la edad de los árboles modula la respuesta del crecimiento a las condiciones climáticas es crucial para deducir la dinámica futura de los bosques. Nuestros objetivos en este trabajo han sido: (1) comparar el patrón de crecimiento entre tres clases de edad de pinos adultos a lo largo del tiempo y (2) evaluar el efecto de las condiciones climáticas sobre el crecimiento de los árboles en cada clase de edad. En este trabajo se analizó el efecto de las condiciones climáticas sobre el crecimiento de 669 individuos de pino silvestre y el grado en que sus relaciones clima-crecimiento y

sensibilidad a la sequía fueron moduladas por la edad de los árboles en un bosque de altitud elevada situado en el centro de España. Para ello, separamos nuestros individuos en tres clases de edad (clase 1, de 20 a 50 años; clase 2, de 51 a 100 años; clase 3, mayores de 100 años). Según nuestros resultados, la temperatura registró un aumento significativo durante el periodo de estudio y fue el principal factor climático que influyó en el crecimiento del pino silvestre en el área de estudio. Específicamente, tuvo un efecto principalmente negativo en todas las clases de edad, excepto en la clase 1, que mostró una respuesta positiva a la misma al final del invierno y al comienzo de la temporada de crecimiento. Los individuos más jóvenes (clase 1) y los de más edad (clase 3), se vieron afectadas por los eventos de sequía severa, pero las dos clases de edad pudieron recuperar sus tasas de crecimiento dos años después de esos fenómenos. Los árboles de la clase 2 no respondieron a estos eventos de sequía. Encontramos que el aumento de la temperatura amplió el período de crecimiento del pino silvestre en esta montaña mediterránea. Además, los individuos más jóvenes han sido los más favorecidos en este escenario y los que presentan una mayor resiliencia y una mayor capacidad para aumentar el crecimiento después de eventos de sequía severa.

Palabras clave: altitud elevada, cambio climático, clases de edad, dendrocronología, incremento del área basal (BAI), *Pinus sylvestris*, relación clima-crecimiento.

1. INTRODUCCION

El estudio del crecimiento radial de los árboles ha sido ampliamente utilizado como indicador para conocer sus patrones de crecimiento a lo largo del tiempo, y para evaluar el impacto de los cambios ambientales en estos patrones (Martinez-Vilalta et al., 2008; Knapp et al., 2001). Los árboles, a través de sus anillos anuales de crecimiento, representan verdaderos archivos naturales donde se han registrado de forma muy fiel todos los impactos que han sufrido a lo largo del tiempo, sobre todo los climáticos. Por lo tanto, al estudiar el grosor de los anillos de crecimiento a lo largo de tiempo, podemos reconstruir y entender su historia, y ver cómo han reaccionado en el pasado al enfrentarse a eventos climáticos severos tales como las sequías (Fritts, 1976; Vaganov et al., 2006). Basándonos en este tipo de estudios podemos estimar como se van a comportar los árboles en el futuro ante el previsto aumento de la frecuencia y la intensidad de los eventos de sequía severa (IPCC, 2014). El aumento del conocimiento

sobre la respuesta del crecimiento arbóreo al clima, es un paso esencial en la integración de las variables climáticas en los planes reales de manejo sostenible de los ecosistemas forestales (Martín-Benito et al., 2008), con la finalidad de ayudar al bosque a adaptarse más fácilmente a las condiciones futuras en un contexto cambiante derivado del cambio climático.

Diferentes estudios han demostrado que, además del clima, hay otros factores importantes que juegan un papel determinante en el crecimiento de los árboles. La ontogenia es uno de estos factores que influyen en cómo responden los árboles al clima, en términos de crecimiento (Linderholm y Linderholm, 2004; Vieira et al., 2009; Carrer, 2011). La mayoría de los sistemas tradicionales de análisis dendroclimáticos y dendroecológicos asumen que las relaciones entre el clima y el crecimiento, una vez que las tendencias de crecimiento biológico y la influencia de perturbaciones se han eliminado, son independientes de la edad (Fritts, 1976; Szeicz y MacDonald, 1994). Sin embargo, la fisiología de los árboles cambia con el paso de los años (Vieira et al., 2009). En esta línea, diferentes científicos como Szeicz y MacDonald (1994) sugieren que la edad debería ser una parte esencial del análisis dendroclimático. Varios trabajos en diferentes regiones del mundo han estudiado si la respuesta del crecimiento al clima varía con la edad y las conclusiones han variado según la especie y las clases de edad tenidas en cuenta (Yu et al., 2008). Por ejemplo, individuos de más de 200 años de *Picea glauca*, en las montañas de los Territorios del Noroeste (Canadá), muestran decaimiento del crecimiento en relación con las temperaturas del verano, en cambio los individuos jóvenes no responden significativamente al incremento de las temperaturas durante esta estación (Szeicz y MacDonald, 1994). En un estudio en la Meseta tibetana de Qinghai, Yu et al. (2008) encuentran que individuos viejos de *Sabina przewalskii* Kom. presentan una mayor sensibilidad al cambio climático, viéndose comprometido su crecimiento radial. En contraste, en un estudio con *Pinus aristata* Engelm. no se detectaron diferencias significativas en las relaciones de crecimiento y clima entre individuos jóvenes y viejos (Fritts, 1976), tampoco se encontraron diferencias significativas entre individuos jóvenes y viejos de *Larix lyalii* Parl. en el área de Banff-Kananaskis en las Montañas Rocosas del sur de Canadá (Colenutt y Luckman, 1995).

La mayor parte de los trabajos que estudian la respuesta del crecimiento de los árboles al clima relacionándola también con el factor edad se realizaron en climas subárticos (Szeicz y Macdonald, 1994) o en ambientes de gran altitud (Rossi et al., 2008; Yu et al., 2008). Estos sitios se suelen caracterizar por una temporada de

crecimiento corta (2-3 meses) ya que el principal factor limitante del crecimiento de los árboles son las bajas temperaturas (Körner, 2012). Factores adicionales, tales como las condiciones del microhábitat (por ejemplo, la pendiente del suelo, las condiciones del suelo o el microclima), la edad de los árboles o el crecimiento y vigor del año anterior (Fritts, 1976), también juegan un papel importante. En cambio, en el clima mediterráneo, donde el estrés hídrico es el principal factor limitante y la temporada de crecimiento es más larga (6-8 meses), la respuesta del crecimiento arbóreo al clima en función de la edad de los árboles ha sido poco estudiada (Rozas et al., 2009; Vieira et al., 2009). En los ecosistemas mediterráneos, la vegetación se ha adaptado a una marcada estacionalidad caracterizada por un invierno ligeramente frío y lluvioso y un verano cálido y seco (Pereira y Chaves, 1995). Sin embargo, son la sequía y las altas temperaturas que se producen durante el verano las que tienen una influencia más estresante sobre el crecimiento del bosque mediterráneo (Pereira y Chaves, 1995; Sabaté et al., 2002). La cuenca mediterránea es uno de los ecosistemas más vulnerables al calentamiento global (Schröter et al., 2005). Las proyecciones de los modelos climáticos apuntan a una disminución general de las precipitaciones y a un aumento de las temperaturas en la región mediterránea occidental (Giorgi y Lionello, 2008; Lorenzo-Lacruz et al., 2010), así como a un aumento de los eventos de sequía (Lorenzo-Lacruz et al., 2010; Vicente-Serrano y Cuadrat-Prats, 2007). Así, el calentamiento global puede afectar positivamente al crecimiento forestal, sobre todo en las latitudes septentrionales y templadas, al extender la temporada de crecimiento, mientras que el aumento de la sequía estival generalmente reduce la productividad forestal y puede causar la disminución del crecimiento, desencadenar la muerte, obstaculizar la regeneración y aumentar la mortalidad (Saxe et al., 2001; Heres et al., 2012; Marqués et al., 2018). En un futuro con temperaturas más altas, olas de calor más intensas y periodos de sequía más severos, que es lo que se prevé para la región Mediterránea, se podría reducir el crecimiento forestal y al mismo tiempo aumentar la mortalidad de los árboles (Galiano et al., 2010; Camarero et al., 2015). De hecho, varios estudios recientes centrados en el crecimiento y la distribución de los árboles en las montañas del Mediterráneo Ibérico han encontrado tendencias negativas en el crecimiento de los árboles relacionadas con el incremento de la temperatura y la sequía (Jump et al., 2006; Macias et al., 2006; Andreu et al., 2007; Martínez-Vilalta et al., 2008). Por ejemplo, en un estudio reciente realizado con pino silvestre en dos zonas del noroeste de la Península Ibérica (Cataluña y Pirineo Central), se ha registrado un aumento de la

mortalidad de estos individuos asociados a períodos de sequía severa caracterizados por la baja disponibilidad de agua en verano (Heres et al., 2012).

En bosques situados a elevadas altitudes, el clima constituye el principal factor limitante para el crecimiento de los árboles (Tranquillini, 1979; Hansen-Bristow, 1986; Grace y Norton, 1990), aunque el clima local puede verse modificado por factores del sitio como la pendiente, el aspecto y el grado de exposición al viento e incluso la misma altura (Barry, 1992). En ambientes montañosos, las condiciones climáticas pueden alterar los procesos fisiológicos de aquellas especies arbóreas en el borde de su límite natural de distribución, ya que en estas zonas los árboles son particularmente más susceptibles a las variaciones climáticas (Fritts, 1976) y estas están fuertemente influenciadas por la elevación (Hansen-Bristow, 1986; Kienast et al., 1987; Rolland et al., 1999; Tardif et al., 2003). En este trabajo estudiamos una población de *Pinus sylvestris* L. (pino silvestre) situada en la Sierra de Guadarrama, a 1900 m de altitud, en un sitio denominado Pingarrón, que se encuentra en su límite de distribución meridional en la región mediterránea ibérica. En la cuenca mediterránea se encuentra el límite de distribución sur de muchas especies de árboles, donde la sequía puede modificar su crecimiento (Castro et al., 2004; Peñuelas et al., 2001). Estas especies, como es el caso del pino silvestre, pueden servir como modelos para evaluar el efecto del aumento de la temperatura, los cambios regionales de los patrones de precipitación y el incremento en la severidad de las sequías, por su mayor sensibilidad al estrés climático (Linares et al., 2011). Comprender cómo el crecimiento forestal responde a la sequía es un elemento clave para una comprensión más profunda de los bosques en un nuevo entorno (Martín - Benito et al., 2008). En este trabajo nos hemos centrado en el estudio de la respuesta del crecimiento radial del pino silvestre al clima. Para ello hemos utilizado métodos de dendroecología básica, comúnmente aplicados en el análisis de las relaciones entre el clima y el crecimiento (p. ej, Cook y Jacoby, 1977; Orwig y Abrams, 1997), para evaluar si la respuesta a las condiciones climáticas de los individuos de pino silvestre de esta zona, en términos de crecimiento, depende de la edad de los árboles.

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El principal objetivo de este trabajo es evaluar la relación clima-crecimiento de tres clases de edad del pino silvestre y cuantificar la sensibilidad a eventos extremos de sequía de las tres clases de edad. Los objetivos específicos son:

- Comparar el patrón de crecimiento a lo largo del tiempo entre individuos adultos de pino silvestre de distintas clases de edad. Puesto que generalmente el crecimiento decae a medida que los árboles envejecen (Yoder et al., 1994), nuestra primera hipótesis es que los individuos con mayor edad presentarán un patrón de crecimiento negativo con el paso de los años.
- Determinar si las condiciones derivadas del cambio climático en las últimas décadas (i.e., sequías definidas por incremento de las temperaturas y cambios en la intensidad y frecuencia de las precipitaciones; IPCC, 2014), han conducido a cambios en las respuestas de crecimiento de los árboles al clima como se ha encontrado en otros estudios (Linderholm, 2002; Solberg et al., 2002; Linderholm y Linderholm, 2004). Nuestra segunda hipótesis es que los árboles más jóvenes responderán mejor a las temperaturas en el pico de la temporada de crecimiento, mientras que los árboles de mayor edad presentarán una mayor sensibilidad (i.e., respuesta de crecimiento diferencial a la variación climática) a las temperaturas del verano, de manera similar a lo descrito para el pino silvestre en las Montañas Escandinavas centrales (Linderholm y Linderholm, 2004).

El uso de árboles de diferentes edades para estudios que miran la relación clima-crecimiento puede ayudar a entender mejor las señales climáticas registradas por los árboles en sus anillos anuales de crecimiento (Vieira et al., 2009). Por otro lado, dado que los anillos anuales de crecimiento de los árboles se utilizan mucho para realizar reconstrucciones del clima del pasado (Fritts, 1976; Bradley y Jones, 1992), y que la relación clima-crecimiento depende de la edad de los árboles, la validez de los resultados de estas reconstrucciones climáticas se puede ver afectada por la mezcla de señales provenientes de árboles con edades substancialmente diferentes (Szeicz y MacDonald, 1994; Yu et al., 2008). Por tanto, entender como la edad de los árboles influye en la relación clima-crecimiento es muy necesario (Yu et al., 2008). Además, las respuestas al clima teniendo en cuenta la edad pueden dar pistas importantes para predecir cómo reaccionan los árboles ante el cambio climático en función del estado de madurez en el que se encuentran (Vieira et al., 2009).

Los resultados de este trabajo contribuyen a ampliar nuestro conocimiento sobre la respuesta de los ecosistemas forestales a los eventos de sequía severa asociados al

cambio climático. Por otro lado, saber cómo han reaccionado los sistemas forestales en función del clima en el pasado, permite a los gestores forestales hacer estimaciones y desarrollar estrategias para la conservación del bosque de cara al futuro. Esta información es clave para preservar los bosques bajo condiciones de limitaciones hídricas en un escenario de cambio climático, en el que se pronostica un incremento de temperatura de 3-4°C a lo largo del próximo siglo en la cuenca mediterránea occidental (Christensen et al., 2007; IPCC, 2014).

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Especie de estudio

El pino silvestre, también conocido como pino albar, es la especie objeto de estudio de este trabajo. El pino silvestre es una de las especies arbóreas más ampliamente distribuidas del mundo, abarcando desde la región Boreal hasta la Mediterránea (Barbéro et al., 1998), lo que demuestra su gran capacidad para tolerar condiciones ambientales muy diversas. Se considera una especie relativamente resistente a la sequía (Ellenberg, 1988), gracias a su regulación isohídrica; es decir, presenta un control estomático muy eficiente contra la pérdida de agua (Irvine et al., 1998).

El pino silvestre es la tercera especie forestal más abundante de España, cubriendo una superficie de 1 280 000 ha (aproximadamente un 6% de los bosques españoles) (Mason y Alía, 2000). Se encuentra formando o bien masas puras (74 % del total de su presencia en España) o bien siendo la especie dominante en masas mezcladas con otras especies (26% del total de su presencia en España) (Cañellas et al., 2000). La distribución actual del pino silvestre se debe en gran parte a las políticas de gestión forestal que se han aplicado en España a largo de la historia, donde los pinos se han visto favorecidos en detrimento de las planifolias, aunque en las últimas décadas esta tendencia parece estar cambiando (Martinez-Vilalta et al., 2012). Las poblaciones españolas han sido descritas como refugio de la especie durante las glaciaciones (Alía et al., 2001) y marcan el límite meridional del área de distribución de esta especie. Esto las hace especialmente interesantes como sistemas dónde estudiar los efectos de las sequías severas, ya que las condiciones climáticas bajo las que se desarrollan estas poblaciones pueden ser representativas de las condiciones bajo las que se desarrollarán las

poblaciones más septentrionales a lo largo del presente siglo como consecuencia del cambio climático (Martínez-Vilalta et al., 2008; 2012).

3.2 Área de estudio

El área de estudio de este trabajo se encuentra situada en el Parque Nacional Sierra de Guadarrama (Madrid, España). Más en concreto, el pinar estudiado en este trabajo está situado en el municipio de Rascafría, en una zona conocida como Pingarrón (40° 48' 46"N; 3° 57' 14"W; Figura 1), a una altitud media de 1900 m s.n.m. La ladera donde está situado el pinar tiene orientación norte. El área de estudio es un rodal natural, puro y bien conservado de pino silvestre, sin signos recientes de manejo y con una estructura de edad desigual. Estos individuos de pino silvestre forman parte de las poblaciones en el límite altitudinal del bosque, es decir, de las poblaciones naturales más altas para la Sierra de Guadarrama. La vegetación del sotobosque incluye matorrales oromediterráneos, como *Juniperus communis* L. subsp *alpina* (Neilr.) Čelak, *Cytisus oromediterraneus* (G. López & C.E. Jarvis) Rivas Mart., o *Adenocarpus complicatus* (L.). El clima del área de estudio es mediterráneo montañoso, con inviernos húmedos y fríos y veranos cálidos y secos. La temperatura media anual es de 6.5°C, siendo enero el mes más frío (-0.4°C) y julio el más cálido (17°C). La precipitación anual es de 1328 mm, siendo noviembre el mes más lluvioso (176 mm) y julio el mes más seco (23 mm) (Figura 1; Agencia Estatal de Meteorología, AEMET). El lecho rocoso de la zona se compone principalmente de granito y gneis, y los suelos son ácidos y relativamente homogéneos, predominando el cambisol húmico con leptosol en los sitios de mayor elevación (Mugica et al., 1998).

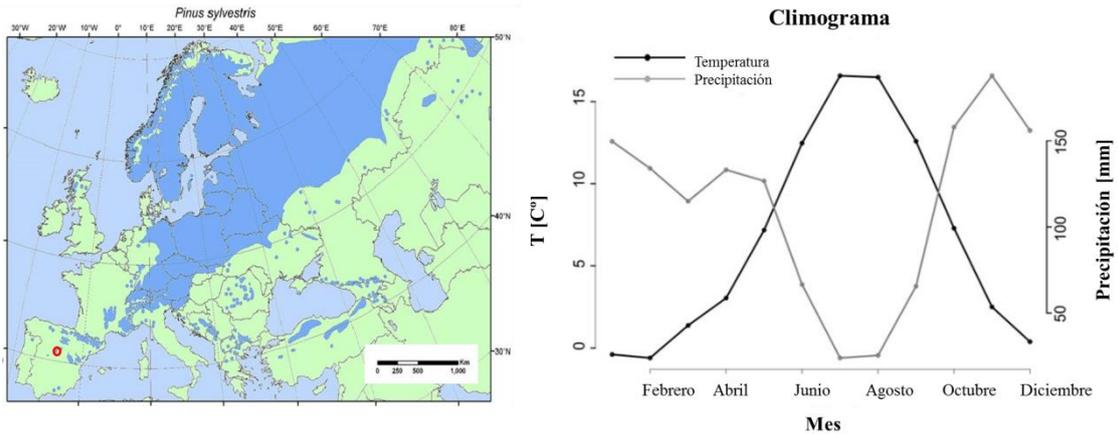


Figura 1. Distribución del pino silvestre en Europa (EUFORGEN, 2019; www.euforgen.org) y localización del área de estudio (círculo rojo) en la Sierra de Guadarrama (Madrid, España). Climograma del área de estudio (Pingarrón, 1900 m s.n.m.) basado en el Resumen Climatológico Mensual facilitado por la Agencia Estatal de Meteorología, AEMET (estación Puerto de Navacerrada).

3.3 Trabajo de campo y laboratorio

Para este estudio se han extraído testigos de madera de 1002 individuos de pino silvestre repartidos en 2 ha, tratando de cubrir al máximo todo el gradiente de tamaños presentes y por lo tanto todas las clases de edad posibles. La edad media de los individuos estudiados ha sido de 57 ± 29 años, mientras que la edad máxima de 209 años (Figura 2). Los testigos de madera se han utilizado para medir el ancho de los anillos de crecimiento y reconstruir las tasas anuales de crecimiento de cada individuo (Fritts, 1976). El trabajo de campo se ha llevado a cabo entre junio y septiembre de 2017, y ha consistido en extraer 1 testigo de madera de 5 mm de diámetro de cada uno de los 1002 individuos seleccionados. La extracción de los testigos de madera se ha realizado a nivel del pecho (altura estándar de 1.3 m sobre el nivel del suelo), perpendicular con la pendiente, usando una barrena Pressler de 12 mm Haglöf© (Haglöf Sweden AB, Langsele, Sweden). Adicionalmente, se han registrado las coordenadas geográficas de cada individuo, y se han medido la altura y el diámetro a la altura del pecho (DAP) usando un clinómetro y una cinta diamétrica, respectivamente.

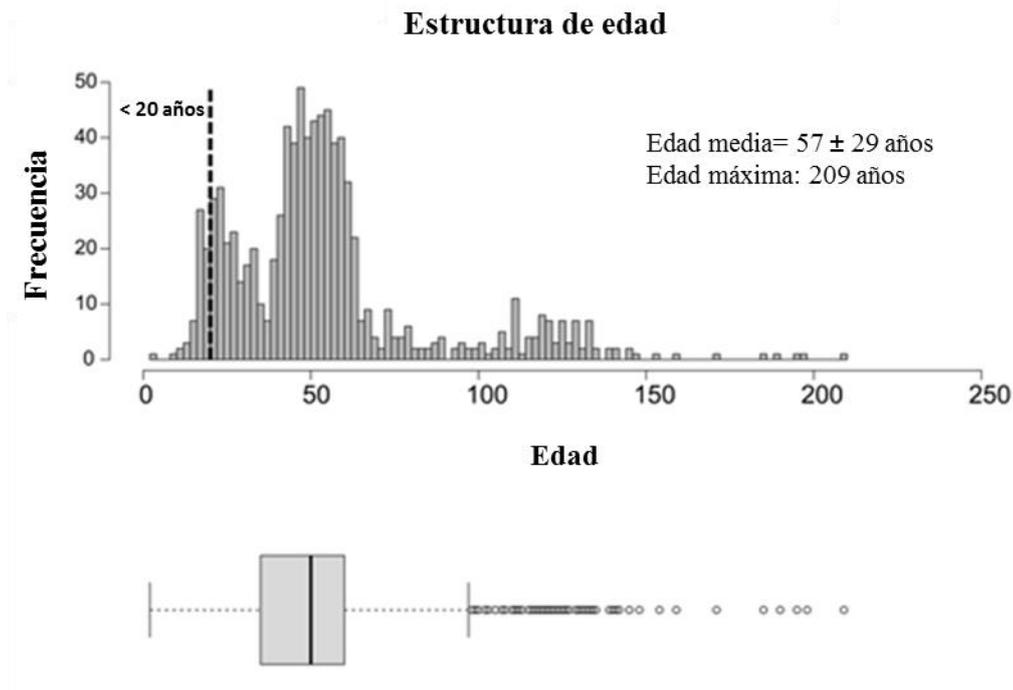


Figura 2. Estructura de edad de los individuos de pino silvestre (Pingarrón, Sierra de Guadarrama, Madrid).

Una vez en el laboratorio, secamos los testigos de madera extraídos a temperatura ambiente durante unos meses. Una vez secos, los pegamos de forma permanente sobre soportes de madera y los lijamos con papel de lija de diferentes granos (desde más grueso 80 a más fino 800), hasta que los límites de los anillos anuales de crecimiento fueron claramente visibles. Posteriormente escaneamos los testigos de madera a una resolución de 1200 dpi, obteniendo imágenes digitales en formato .tiff que hemos analizado usando los programas CooRecorder y CDendro (versión 9.1; Cybis Elektronik & Data AB, Saltsjöbaden) para obtener la edad y el grosor de los anillos de crecimiento de cada individuo. A cada anillo de crecimiento se le ha asignado un año del calendario empezando por el anillo entero más cercano a la corteza, en este caso el año 2016 ya que el anillo de crecimiento más exterior (es decir, 2017, el año de muestreo) no estaba completamente formado, y acabando en el centro (médula) de cada testigo de madera. Para los individuos cuyos testigos de madera no han tocado la médula, se estimó la edad ajustando una plantilla de círculos concéntricos con radios conocidos a la curva de los anillos más internos, lo que permitió estimar la longitud del radio faltante y transformarla en el número de anillos faltantes (Norton et al., 1987). El ancho de los anillos de crecimiento (ring width, RW, en inglés) se ha medido con una precisión de 0,01 mm. Para identificar los anillos localmente ausentes,

eliminar errores de medición y asegurar la precisión de la datación, la calidad de la datación cruzada se verificó repetidamente utilizando COFECHA (Holmes, 1983).

Tras este proceso de verificación, de un total de 1002 individuos muestreados, 824 individuos presentaron una correlación positiva con la serie maestra de todos los individuos ($r > 0.4$). Posteriormente, hemos eliminado los primeros 20 años de crecimiento de cada individuo para evitar el efecto juvenil, caracterizado por la presencia de anillos irregulares en los primeros años de crecimiento de los individuos (Richter, 2015). De los 824 individuos, hemos eliminado en los análisis posteriores todos los que tenían menos de 20 años de edad. Por tanto, aquellos individuos muestreados con una edad inferior a 20 años no se han tenido en cuenta en este estudio (Figura 2). Así, el número final de individuos de pino silvestre usados en este estudio ha sido de 669, y la correlación total de los 669 individuos con la serie maestra ha sido de 0.489.

Los 669 individuos fueron agrupados en tres clases de edad: clase 1 (≤ 50 años, 293 individuos), clase 2 (> 50 y < 100 años; 297 individuos) y clase 3 (≥ 100 años; 79 individuos). Los intervalos de cada clase se establecieron para tener diferencias significativas en la edad entre ellos, asegurando tamaños de muestra suficientes en cada clase (Tabla 1).

El intervalo de tiempo que se ha usado para los análisis estadísticos ha sido 1962-2016. Este intervalo ha variado ligeramente en función de las clases de edad establecidas. Específicamente, el periodo de crecimiento que se ha usado para los individuos de las clases de edad 2 y 3 ha sido 1962-2016, mientras que el periodo de crecimiento que se ha usado para los individuos de la clase de edad 1 ha sido 1978-2016. La clase de edad 1 incluye a los individuos más jóvenes de pino silvestre en nuestra área de estudio, por tanto, los años anteriores a 1978 no aparecen representados en esta clase.

3.4 Cálculo del BAI (incremento del área basal)

Con el fin de eliminar la tendencia a la disminución del ancho del anillo con el aumento de tamaño del tallo y la edad del árbol a lo largo del tiempo, y para tener una mejor estimación del crecimiento general del árbol (Biondi y Qeadan, 2008), el ancho de los anillos medidos se transformó en incremento del área basal (BAI) utilizando el paquete `dplR` R (Bunn, 2008; Bunn et al., 2016). El BAI se considera una medida

adecuada para el crecimiento radial del árbol, siendo relativamente independiente de su edad (Biondi, 1999). El BAI asume que los anillos anuales de crecimiento se distribuyen de forma concéntrica y por lo tanto su cálculo se basa en la siguiente fórmula de:

$$\text{BAI} = \pi (R_t^2 - R_{t-1}^2),$$

Donde R es el radio del árbol y t es el año en que se formó el anillo.

3.5 Datos climáticos

Para este estudio, datos diarios de temperatura (T , °C) y de precipitación (P , mm), desde 1962 hasta 2016, han sido proporcionados por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET). Más en concreto, estos datos provienen de la estación meteorológica del Puerto de Navacerrada, situada a $\approx 5,3$ km del lugar de estudio ($40^\circ 47' 35''\text{N}$, $4^\circ 00' 38''\text{W}$; 1894 m s.n.m.). A partir de estos datos diarios, se han calculado las medias mensuales de T y las sumas mensuales de P , que se han usado en los análisis. Adicionalmente, los valores estandarizados del índice de precipitación-evapotranspiración (SPEI) fueron descargados desde la página web: Base de datos de índices de sequía de España (<http://monitordesequia.csic.es>) para el periodo 1961 - 2017 (Vicente-Serrano et al., 2017). A partir de los valores descargados se calcularon las medias mensuales y anuales, que se han usado en los análisis posteriores. El SPEI es un índice de sequía que tiene en cuenta tanto los efectos de la temperatura como los de la evapotranspiración en el balance hídrico. Este índice puede tomar valores positivos y negativos, indicando años húmedos y secos respectivamente (Vicente-Serrano et al., 2010a; 2010b). Los valores del SPEI se usaron para identificar y definir por lo tanto los eventos de sequía severa correspondientes al periodo de estudio 1962-2016. Estos eventos de sequía severa fueron años en los que SPEI cayó por debajo del valor de -0,3: 1965, 1979, 1986, 1994, 1995, 2005 y 2012, siendo 1995 el año más seco (-0.47).

3.6 Análisis estadístico

Comprobamos las diferencias de altura, DAP y BAI entre las clases de edad mediante análisis de Kruskal Wallis seguidos de una prueba de Wilcoxon por pares con una corrección de Bonferroni, dado que los datos no seguían una distribución normal. Para determinar la heterogeneidad existente dentro del conjunto de los 669 individuos

calculamos el coeficiente de variación (CV) y sus límites de confianza del 95% utilizando el *bootstrapping* con reemplazo (con 500 réplicas), para las variables: edad, altura del árbol, DAP y BAI teniendo en cuenta las diferentes clases de edad. Evaluamos las tendencias temporales (1962-2016) de las variables climáticas anuales (T, P y SPEI) y de BAI para cada clase de edad mediante regresiones lineales. Las relaciones clima-crecimiento (i.e., T, P y SPEI con BAI clase 1, BAI clase 2, y BAI clase 3) se analizaron mediante funciones de correlación de Spearman. Para estos análisis hemos considerado el siguiente período de tiempo: desde enero del año anterior al crecimiento (t-1) a diciembre del año del crecimiento (t) (24 meses). El periodo escogido se debe a que el árbol utiliza, para la formación del anillo, productos fotosintéticos almacenados del año anterior al crecimiento (t-1) y productos fotosintéticos del año en curso (t) (Creber y Chaloner, 1984), por tanto se ve influenciado por las condiciones climáticas de ambos años. Apoyados por estudios previos sobre pino silvestre creciendo en condiciones similares (Camarero et al., 1996), hemos elegido un periodo de 13 meses para calcular valores “anuales” para T, P y SPEI. Este periodo de 13 meses ha cubierto para las tres variables climáticas el intervalo de tiempo septiembre (t-1) – octubre (t): $T_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$, $P_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$, y $\text{SPEI}_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$. Septiembre (t-1) - octubre (t) representa por lo tanto el año hidrológico durante el cual el pino silvestre de nuestra área de estudio responde al clima. También hemos evaluado a través de regresiones lineales la relación del BAI con las variables climáticas ($T_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$, $P_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$, y $\text{SPEI}_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$) teniendo en cuenta las tres clases de edad establecidas: BAI clase 1, BAI clase 2, y BAI clase 3.

Por último, utilizamos el Superposed Epoch Analysis (SEA; paquete dplR R; Bunn et al. 2016) para comparar el crecimiento (BAI) medio entre las tres clases de edad durante, antes y después de los eventos de sequía severa (i.e., 1965, 1979, 1986, 1994, 1995, 2005 y 2012). Para estos análisis se ha considerado una ventana temporal de 4 años antes (años -4, -3, -2, y -1) y 4 años después (años 1, 2, 3 y 4) de estos eventos de sequía severa (año 0). Los intervalos de confianza ($p < 0,05$) de estos análisis se han calculado seleccionando al azar 1000 series de cinco años de cada clase de edad.

La normalidad de todas las variables que se han usado en este estudio ha sido comprobada mediante el test de Shapiro-Wilk. Cuando las variables no han tenido una distribución normal, se han utilizado pruebas no paramétricas tal y como se ha mencionado en esta sección de análisis estadístico. Los resultados de los análisis

estadísticos se han considerado significativos a $p < 0,05$. Los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el software R (v. 3.5.3, 2018, The R Foundation for Statistical Computing).

4. RESULTADOS

4.1 Diferencias de crecimiento entre clases de edad

Las tres clases de edad del pino silvestre mostraron diferencias significativas entre ellas en cuanto a altura, DAP y BAI (Tabla 1). Para las tres variables consideradas se ha podido identificar un gradiente desde la clase 1 de edad hasta la clase 3 de edad, siendo los individuos de la clase 1 de edad los más bajos (altura), los más pequeños (DAP), y los que menos han crecido (BAI) hasta la fecha del muestreo. Específicamente, los individuos de la clase 1 de edad tuvieron valores de altura significativamente más bajos que las clases de edad 2 y 3 ($H(2) = 99,94$, $p < 0,0001$) y más variables ($CV = 35\%$) (Figura 3.a). El DAP de los individuos de la clase 1 de edad también fue significativamente menor que el DAP de las clases 2 y 3 de edad ($H(2) = 258,08$, $p < 0,0001$) y también más variable ($CV = 42\%$) (Figura 3.b). El BAI fue significativamente menor en los individuos de la clase 1 ($H(2) = 74,19$; $p < 0,0001$) y con más variación ($CV = 79\%$) que las clases 2 y 3 de edad (Figura 3.c). Por otro lado, los individuos de las clases 2 y 3 también han resultado ser significativamente diferentes entre ellos, siendo los de la clase de edad 3 los más altos (altura), más grandes (DAP), y los que más han crecido (BAI; Tabla 1).

Tabla 1. Estadística descriptiva (media, desviación típica (SD), rango y coeficiente de variación (CV)) para las variables de crecimiento (edad, altura, DAP y BAI) en el conjunto de los individuos de pino silvestre estudiados (N = número de individuos), así como en las diferentes clases de edad.

		Todos	Clase 1	Clase 2	Clase 3	Kruskal test
Edad	Media \pm SD	58.6 \pm 28.8	38.31 \pm 9.2 ^a	60.9 \pm 9.74 ^b	125.22 \pm 19.84 ^c	552.59***
	Rango	21 - 209	21 - 50	51 - 99	100 - 209	
	CV	0.49 (0.45, 0.53)	0.23 (0.22, 0.25)	0.16 (0.14, 0.17)	0.15 (0.13, 0.17)	
Altura	Media \pm SD	8.55 \pm 2.9	7.4 \pm 2.59 ^a	9 \pm 2.7 ^b	10.93 \pm 2.64 ^c	99.98***
	Rango	1.5 - 16.4	1.5 - 14.3	2.0 - 16.0	5.4 - 16.4	
	CV	0.33 (0.31, 0.35)	0.35 (0.32, 0.37)	0.30 (0.28, 0.31)	0.24 (0.22, 0.25)	
DAP	Media \pm SD	24.3 \pm 12.5	17.4 \pm 7.4 ^a	25.63 \pm 10.2 ^b	45 \pm 10.8 ^c	258.08***
	Rango	7.2 - 87	7.3 - 52	8.3 - 74.5	15.3 - 87	
	CV	0.51 (0.48, 0.55)	0.42 (0.39, 0.45)	0.39 (0.36, 0.42)	0.23 (0.21, 0.25)	
BAI	Media \pm SD	8.1 \pm 5.9	6.4 \pm 5 ^a	8.54 \pm 5.87 ^b	12.67 \pm 6.35 ^c	74.19***
	Rango	0.4 - 37.0	0.4 - 30	0.4 - 36	2.4 - 26.7	
	CV	0.73 (0.68, 0.77)	0.79 (0.73, 0.84)	0.68 (0.64, 0.73)	0.5 (0.47 - 0.52)	
N		669	293	297	79	

Valores entre paréntesis representan límites de confianza del 95%.

Letras diferentes (a, b, c) indican diferencias significativas entre grupos de edad.

DAP, diámetro a la altura del pecho; BAI, incremento del área basal.

Diferencias significativas indicadas como: $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***)).

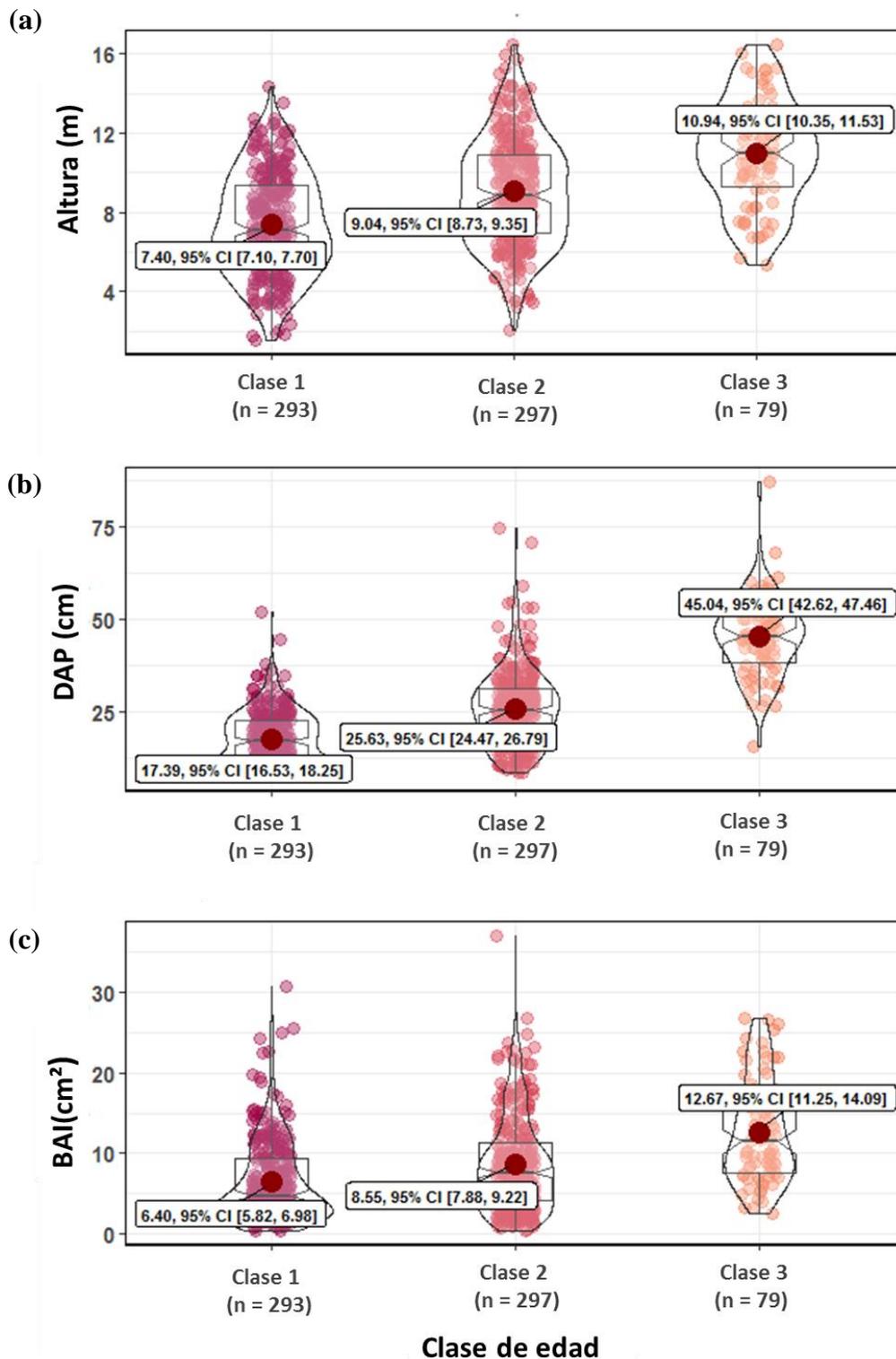


Figura 3. Diferencias entre las variables altura (a), DAP (diámetro a la altura del pecho) (b) y BAI (incremento del área basal) (c) teniendo en cuenta las tres clases de edad. La gráfica representa el promedio de cada una de las tres variables por clase de edad y sus intervalos de confianza (confidence intervals, CI por sus siglas en inglés) al 95%.

4.2 Tendencias temporales para las variables climáticas (T, P y SPEI) y el crecimiento (BAI)

La temperatura media anual ha aumentado progresivamente de 1962 a 2016 con $\approx 0.3^{\circ}\text{C}$ por década ($R^2 = 0.56$, $p < 0.001$; Figura 4.a), pero para el mismo período de tiempo la precipitación anual y el SPEI no mostraron una tendencia lineal significativa ($R^2 = 0.04$, 0.05 ; $p > 0.05$; Figura 4.b, c respectivamente). El incremento del área basal (BAI) para los individuos de las tres clases de edad en conjunto ha seguido una tendencia negativa y significativa ($R^2 = 0.51$, $p < 0.001$; Figura 4.d). Esta misma tendencia negativa significativa del BAI a lo largo del tiempo (i.e., 1962-2016) se ha mantenido para las clases de edad 2 ($R^2 = 0.63$, $p < 0.001$; Figura 5.b) y 3 ($R^2 = 0.21$, $p < 0.001$; Figura 5.c) por separado. No obstante la clase de edad 1 ha mostrado una tendencia positiva significativa del BAI ($R^2 = 0.25$, $p < 0.001$; Figura 5.a) a lo largo del tiempo (i.e., 1978-2016).

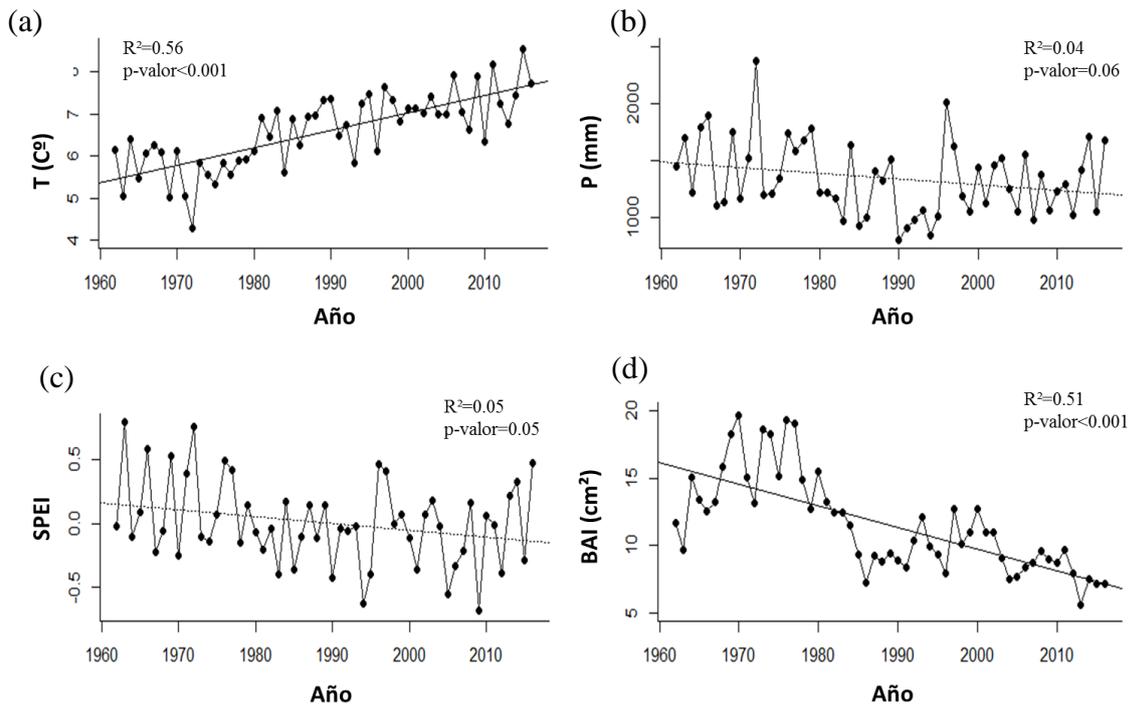


Figura 4. Tendencias temporales anuales (1962-2016) de la temperatura media ($T^{\circ}\text{C}$; a), la precipitación (P mm; b), el SPEI (índice estandarizado de precipitación-evapotranspiración; c), y el BAI (incremento del área basal; d) de los 669 pinos silvestres considerados para este estudio.

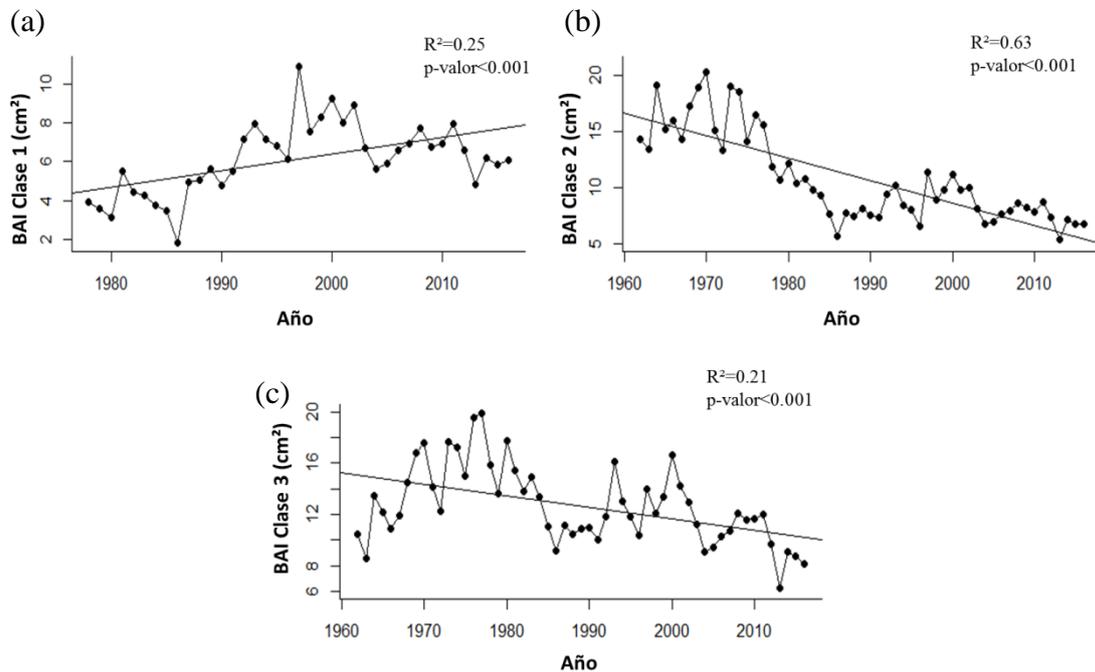


Figura 5. Tendencia temporal del BAI (incremento del área basal) para las tres clases de edad de pino silvestre: clase 1(1978-2016) (a), clase 2 (b) (1962-2016) y clase 3 (c) (1962-2016).

4.3 Relaciones clima-crecimiento

El BAI de los individuos de las tres clases de edad ha mostrado respuestas diferentes a las variables climáticas (T, P, SPEI), estando significativamente influenciado tanto por las condiciones climáticas del año anterior (t-1), como por las del año actual (t) del crecimiento (Figura 6 a-c). La T ha sido la variable climática que más ha influenciado el crecimiento (BAI) de los pinos silvestres estudiados de todas las clases de edad, siendo negativas la gran mayoría de las respuestas (Figura 6.a). Así mismo, el BAI se ha visto influenciado por la T de forma casi continua al largo de los 24 meses considerados, desde marzo (t-1) hasta diciembre (t). No obstante, la respuesta a la T ha variado ligeramente en los individuos de la clase 1 de edad que ha sido la única que ha mostrado una respuesta positiva a la temperatura de invierno (enero-febrero, t) y de primavera (abril, t) (Figura 6.a). Por otro lado, la P y el SPEI han tenido una influencia muy similar sobre el crecimiento de los árboles (Figura 6.b, c). En este

caso, las dos variables climáticas han influido predominantemente de forma positiva el BAI. Las respuestas más fuertes se han encontrado para los meses de verano (mayo y junio) tanto del año anterior al crecimiento ($t-1$) como del año del crecimiento (t). No obstante, estas respuestas se han encontrado para todas las clases de edad menos para la clase 1, que ha presentado solo respuestas negativas a la P (enero, t ; Figura 6.b) y el SPEI (marzo, t ; Figura 6.c).

En cuanto a la tendencia temporal del crecimiento (BAI) de las tres clases de edad en función de las diferentes variables climáticas ($T_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$, $P_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$, y $\text{SPEI}_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$; Tabla 2, Figura 7), todas las clases han mostrado una relación significativa entre la T y el BAI. Los individuos de la clase 1 han mostrado una relación positiva con el incremento de T (Figura 7.a), mientras que los individuos de las clases 2 y 3 se han comportado de manera contraria mostrando una relación negativa con el incremento de la T (Figura 7.b, c). El SPEI ha sido también una variable climática que ha influido de forma significativamente positiva sobre el BAI a lo largo del tiempo, aunque solo sobre los individuos de la clase 2 de edad (Tabla 2, Figura 7.d). Ninguna de las tres clases de edad han mostrado relaciones significativas entre su crecimiento (BAI) y la P (Tabla 2).

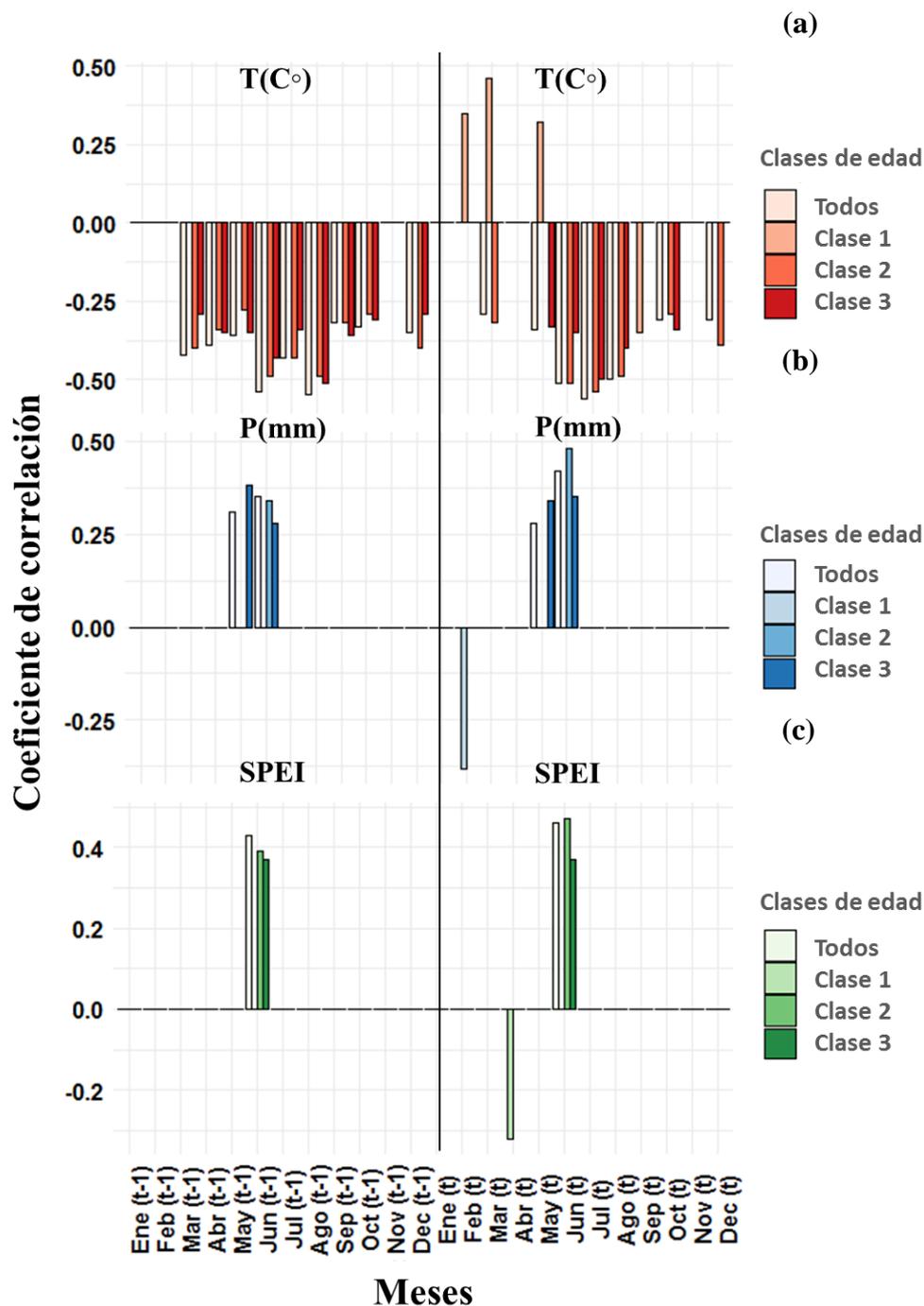


Figura 6. Relaciones clima-crecimiento de todo el conjunto de individuos de pino silvestre y de las diferentes clases de edad (1, 2, y 3). Los datos climáticos mensuales están representados por la temperatura (T °C; a), la precipitación (P mm; b), y el índice estandarizado de precipitación-evapotranspiración (SPEI; c). El intervalo de tiempo (24 meses) cubre el año anterior al crecimiento (enero (t-1) a diciembre (t-1); paneles de la izquierda) y el año del crecimiento (enero (t) a diciembre (t); paneles de la derecha), estos dos años siendo separados por una línea sólida vertical en la gráfica. Solo las relaciones significativas ($p < 0.05$) han sido representadas.

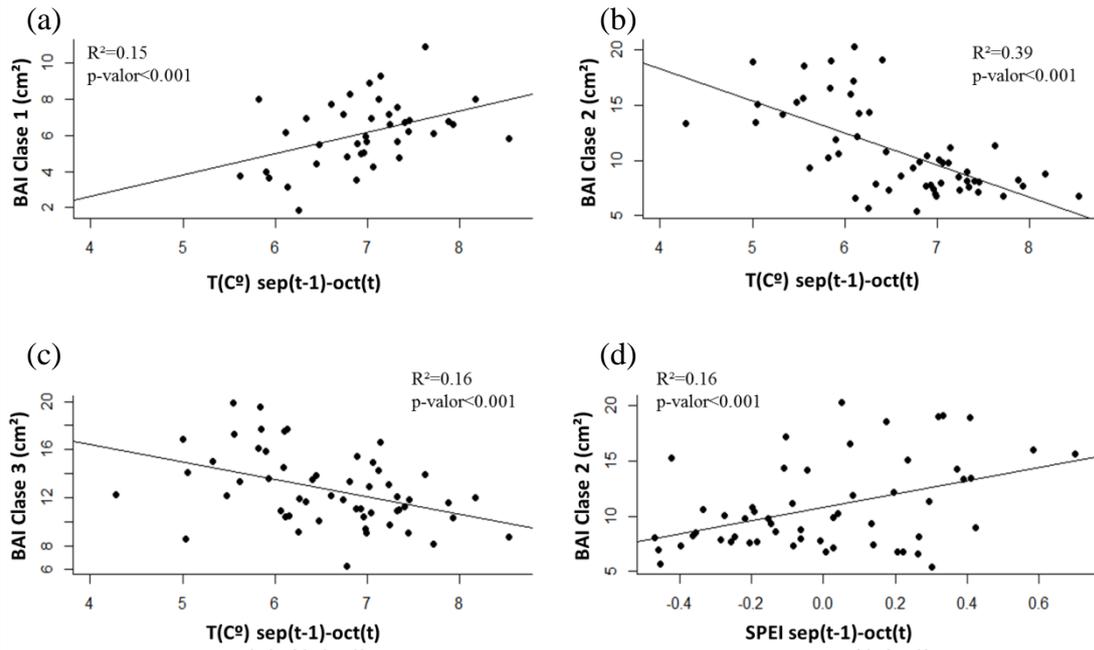


Figura 7. Tendencias temporales del crecimiento (BAI, incremento del área basal) de las tres clases de edad en función de las diferentes variables climáticas ($T_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$, $P_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$, y $\text{SPEI}_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$). La figura representa solo las relaciones significativas: BAI clase 1 con $T_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$ (a), BAI clase 2 con $T_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$ (b), BAI clase 3 con $T_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$ (c), BAI clase 2 con $\text{SPEI}_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$ (d).

Tabla 2. Resumen de las regresiones lineales que relacionan el crecimiento (BAI, incremento del área basal) con las variables climáticas ($T_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$, $P_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$, y $\text{SPEI}_{\text{sep}(t-1)\text{-oct}(t)}$) para las tres clases de edad.

		Clase 1	Clase 2	Clase 3
BAI-T	R²	0.15**	0.39**	0.16**
BAI-P	R²	-0.02	0.045	-0.016
BAI-SPEI	R²	-0.013	0.16**	0.017

Diferencias significativas indicadas como: $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***)

4.4 Respuesta del crecimiento a eventos de sequía severa

Los individuos de pino silvestre que se han considerado para este estudio han mostrado una reducción significativa de su crecimiento (BAI) cuando se han enfrentado a eventos de sequía severa (i.e., año 0: 1965, 1979, 1986, 1994, 1995, 2005 y 2012; Figura 8 – último panel). No obstante, cuando en los análisis SEA se han tenido en cuenta las tres

clases de edad, se ha visto que estas han respondido de manera distinta a los eventos de sequía severa (Figura 8). En concreto, solo los individuos de la clase 3 mostraron una reducción significativa del BAI en el año 0, una reducción que se mantuvo en el año 1 (i.e., el primer año después de los eventos de sequía severa) (Figura 8 – 3er panel). Los individuos de la clase 1 mostraron una reducción significativa solo en al año 1 (Figura 8 – 1er panel), mientras que los individuos de la clase 2 no han mostrado ningún tipo de reducción significativa de su crecimiento en función de los eventos de sequía severa (Figura 8 – 2do panel).

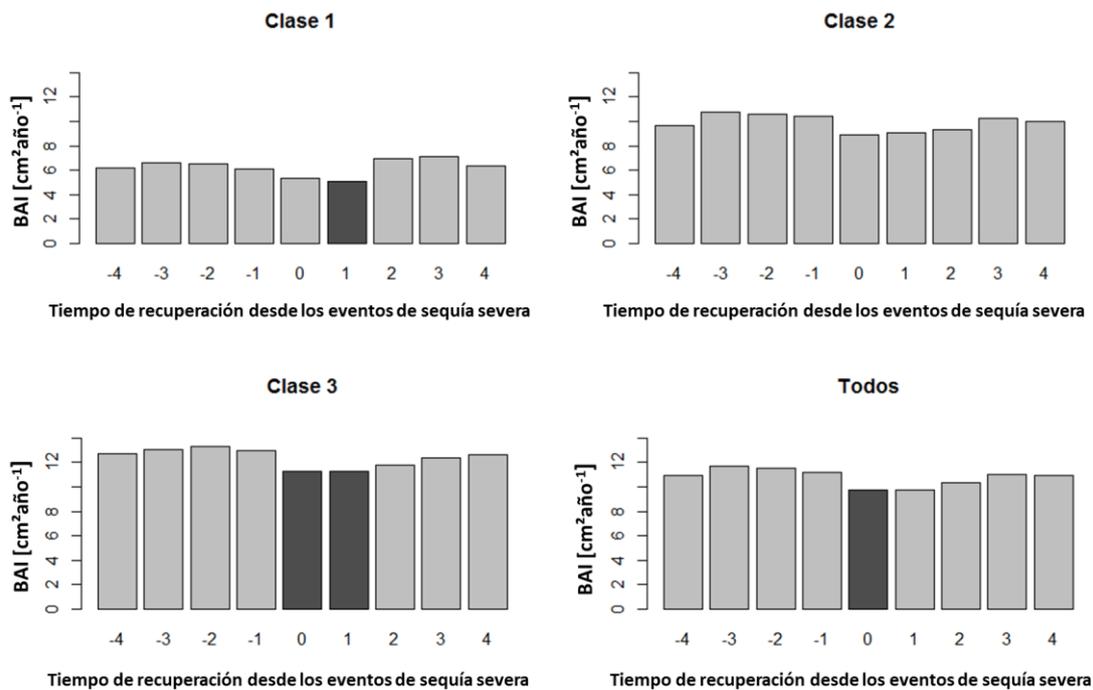


Figura 8. Resultados de los análisis SEA mostrando las desviaciones de los valores medios del crecimiento (BAI, incremento del área basal) dados un conjunto de eventos clave (eventos de sequía severa; año 0 en el eje x) y una ventana de tiempo de 4 años después (años 1, 2, 3, 4) y antes (años -4, -3, -2, -1) de los eventos de sequía severa (año 0). Los valores fueron calculados considerando los siguientes eventos de sequía severa: 1965, 1979, 1986, 1994, 1995, 2005, 2012 (ver sección Datos climáticos), registrados dentro del periodo de estudio 1962-2016. Las columnas negras indican desviaciones significativas ($p < 0.05$), mientras que las columnas grises indican desviaciones no significativas ($p > 0.05$) del crecimiento, considerando el año 0 como referencia y simulaciones aleatorias.

5. DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio comprueban que la respuesta al clima de los individuos de pino silvestre, en términos de crecimiento, depende de la edad de los árboles tal y cómo postulábamos en nuestra primera hipótesis. Además, hemos encontrado que el cambio en el clima (i.e., la subida significativa de la T a lo largo de tiempo) ha tenido ya un efecto sobre los individuos de la población de pino silvestre estudiada y que este efecto también ha dependido de la clase de edad. Al estudiar la relación clima-crecimiento, los resultados mostraron que la temperatura es la variable que más influencia tiene sobre los individuos de nuestra población de pino silvestre. Los individuos de la clase 1 presentaron un patrón de crecimiento positivo en relación con la temperatura, y también mostraron que su crecimiento se ve incrementado por las temperaturas más cálidas de finales del invierno (febrero-marzo). Este efecto positivo de las temperaturas medias anuales en el crecimiento de pino silvestre también lo han encontrado Herguido et al. (2016) en una población situada en el Parque Natural del Alto Tajo, donde el clima es de tipo mediterráneo continental, algo más cálido y seco que en nuestra área de estudio. Por lo tanto, los individuos de la clase 1 de edad parecen ser los que más se benefician del aumento de la temperatura al principio de la temporada de crecimiento. Otros trabajos anteriores han encontrado una relación entre el incremento de las temperaturas invernales y el aumento del crecimiento del pino silvestre, posiblemente debido a la prolongación de la temporada de crecimiento (Camarero et al., 2010, Tardif et al., 2003).

Por otro lado, los individuos de mayor edad (clase 3) y los individuos de edad intermedia (clase 2), aunque tienen un promedio del BAI mayor que los individuos de la clase 1 (Figura 3.c), han presentado un decaimiento del crecimiento en las últimas décadas. Estos resultados concuerdan con nuestra idea inicial: el crecimiento decae de manera general a medida que los árboles envejecen (Yoder et al., 1994). Ambas clases han presentado una correlación positiva con la precipitación en mayo-junio, este resultado, junto la correlación negativa con la temperatura en los mismos meses, podría indicar que estos individuos son más sensibles a déficits en el balance hídrico durante finales de primavera-principios de verano. Tardif et al. (2003), encuentran una relación similar para el pino silvestre con los meses de verano (junio-julio) en el Pirineo Central. Que en nuestros resultados esta relación aparezca en mayo puede deberse a que el clima de nuestra área de estudio es más cálido, ya que en el Pirineo Central el clima es de tipo continental con influencia oceánica.

Existen varias explicaciones para respuestas distintas del crecimiento al clima en función de la edad. Uno de los posibles factores causales de la dependencia de la edad es que los árboles presentan un mayor estrés hídrico con el paso de los años, a raíz de una reducción en la eficiencia del mecanismo de translocación de agua y nutrientes (Szicz y MacDonald, 1994; Ryan y Yoder, 1997). Varios estudios (e.g., Goldstein et al., 1985; Tranquillini, 1979), han señalado la importancia de las relaciones del agua en el control del crecimiento y supervivencia de los árboles en su límite de distribución. La resistencia total de la vía hidráulica aumenta a medida que el árbol se acerca a su altura máxima bajo la influencia de muchos factores (gravedad, longitud de la vía hidráulica más larga y compleja a través de tallos y ramas), así el déficit de agua se vuelve más pronunciado con la edad (Ryan y Yoder, 1997). El aumento de la resistencia hidráulica puede reducir el suministro de agua para la transpiración provocando un cierre más temprano de los estomas (Ryan et al., 1997; Ryan y Yoder, 1997), lo que a su vez limita la conductividad estomática y el intercambio gaseoso, reduciéndose el carbono disponible para el crecimiento del árbol (Yoder et al., 1994; Hubbard et al., 1999; Kolb y Stone, 2000; England y Attiwill, 2006). Todo este proceso puede acentuar el impacto negativo de las altas temperaturas sobre el crecimiento, ya que la absorción de CO₂ puede reducirse aún más por el cierre de estomas en respuesta a la alta demanda de evaporación (Goldstein et al., 1985; Szeicz y MacDonald, 1994; Ryan y Yoder, 1997). Esto podría indicar que el aumento progresivo de las temperaturas en las últimas décadas haya provocado que los individuos de pino silvestre de las clases 2 y 3 comiencen a sufrir un aumento del déficit hídrico, como se ha encontrado también en pino silvestre (Andreu et al., 2007; Heres et al., 2012) y en otras especies de pino (*Pinus nigra* y *Pinus uncinata*; Andreu et al., 2007) y abeto (*Abies alba*; Macias et al., 2006) en la Península Ibérica, a raíz del incremento de las temperaturas durante el verano.

Por otra parte, el hecho de que los individuos de la clase 1 se comporten de forma diferente, y hayan ampliado la temporada de crecimiento aprovechando la subida de la T a finales de invierno-inicios de primavera, puede deberse a que los individuos de esta clase seguramente no hayan alcanzado la madurez, ya que en el pino silvestre los árboles que crecen en bosques alcanzan la madurez sobre los 40-50 años (Sofletea y Curtu, 2007). Otra explicación sería que estos individuos presentasen una mayor plasticidad fenotípica que los de las clases 1 y 2, que les ha permitido ajustarse a corto

plazo a los cambios ambientales, un hecho crucial para su persistencia bajo el cambio climático (Grulke, 2010; Vitasse et al., 2010)

Las diferentes respuestas del crecimiento al clima que presentan las tres clases de edad podrían relacionarse con diferentes umbrales específicos de resiliencia (resistencia, recuperación y resiliencia en sí misma, Lloret et al., 2011). La resiliencia se define en términos generales como la capacidad para recuperarse después de una perturbación (recuperar la estructura y función antes de la perturbación), de un ecosistema, una comunidad o un individuo (Scheffer et al., 2001; Folke et al., 2004). En nuestro trabajo podemos evaluar la resiliencia de las tres clases de edad a través del análisis SEA (Figura 8), ya que nos permite valorar si el crecimiento de los individuos de cada clase se ha recuperado tras la perturbación, en este caso representada por los eventos de sequía severa. Así, podríamos considerar que los individuos de la clase 1 son resilientes, ya que además de recuperarse tras la disminución del crecimiento ocasionada por la sequía, estos aumentan su crecimiento, lo que podría deberse a una mayor plasticidad fenotípica como sugieren algunos trabajos sobre juveniles de pino silvestre (Castro et al., 2005; Richter et al., 2011). En contraste, los individuos de la clase 3, a pesar de que se recuperan después del evento de sequía, no aumentan su crecimiento. Por otra parte, los individuos de la clase 2 se podrían considerar resistentes, al no verse afectado su crecimiento a raíz de la sequía. Sin embargo, hay que considerar que aunque que no presenten variación en su crecimiento tras los eventos de sequía severa, hemos observado una reducción general del crecimiento secundario de los individuos de la clase 2 en las últimas décadas (Figura 5b), mostrando una relación negativa con las temperaturas elevadas (Figura 7b) y presentando una reducción del crecimiento al aumentar la sequía (valores negativos del SPEI, Figura 7d).

Cabe esperar que ante un incremento de la frecuencia de perturbaciones la resiliencia de los árboles se vea reducida, acelerando el cambio ambiental y agotando las reservas individuales necesarias para soportar y superar los períodos de estrés (Lloret et al., 2011). En un escenario futuro, en el que se produzcan sequías más severas, el tamaño individual y la densidad de la población arbórea pueden agravar los impactos negativos de la sequía sobre la productividad forestal (Sánchez-Salguero et al., 2012; Ruiz-Benito et al., 2013). Varios estudios sugieren que la aplicación de estrategias de reducción de la densidad del arbolado, como claras o clareos, beneficiarían a los árboles por medio de la reducción de la competencia por el espacio y una mayor captación de

agua (Martín-Benito et al., 2010; Giuggiola et al., 2013; Sohn et al., 2016). Marqués et al. (2018), han comprobado que los efectos negativos de la sequía estival en rodales de pino silvestre, en zonas montañosas de clima mediterráneo en el centro de la Península Ibérica, se reducen con un menor volumen de rodal, lo que sugiere que la gestión puede mejorar los impactos de la sequía en el futuro. En este sentido, es importante proponer estrategias que permitan la conservación de los bosques de pino silvestre en España, no sólo por su valor natural, sino por la importancia de los genotipos de cara a su posible uso como material de repoblación dentro del campo de la migración asistida (Aitken y Whitlock, 2013). Ya que estas poblaciones no sólo presentan una mayor resistencia a la sequía, sino que además se ha encontrado que son genéticamente más ricas y más diversas que algunas del norte de Europa (Prus-Glowacki y Stephan, 1994). Se considera que la introducción en hábitats vulnerables de procedencias más resistentes a la sequía facilita la persistencia de los bosques ante el cambio climático (Chmura et al., 2011; Richter et al., 2011). Por lo que ante un cambio climático acelerado, los genotipos de la Península podrían ser de utilidad para la adaptación al clima de los bosques situados más al norte en el marco de estrategias de migración. Es importante señalar, no obstante, que las estrategias de migración asistida están bajo debate y algunos estudios consideran que puede ser peligroso utilizar material genético alóctono en programas de restauración (Bucharova, 2017).

6. CONCLUSIONES

- En los individuos de pino silvestre estudiados, el crecimiento radial en función del clima varía con la edad. Por lo tanto, a la hora de sacar conclusiones sobre cómo responden los árboles al clima, es importante tener en cuenta que esta respuesta depende también de la edad.
- Nuestros resultados nos permiten hacernos una idea de cómo se comportarán las poblaciones del pino silvestre en regiones más frías cuando las temperaturas se incrementen como consecuencia del cambio climático.
- La temperatura es la variable climática que afecta de manera más importante al crecimiento.
- El aumento de la temperatura ha prolongado la temporada de crecimiento en los individuos más jóvenes (clase 1) de nuestra población.

- Los individuos más jóvenes (clase 1), han presentado una mayor resiliencia al recuperar su crecimiento tras los eventos de sequía.

7. AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado en el Departamento de Biogeografía y Cambio Global del Museo de Ciencias Naturales-CSIC, con el apoyo de los proyectos de la Unión Europea Horizon 2020 Research and Innovation Programme Project GenTree[Grant Agreement No. 676876]; REMEDINAL TC-CM[Comunidad Autónoma de Madrid, S2018/EMT-4338]; COMEDIAS FEDER[CGL2017-83170-R, Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades de España] y LINCGlobal[4540-143AP]. Los datos meteorológicos de la estación de referencia del Puerto de Navacerrada fueron proporcionados por la Agencia Estatal de Meteorología española.

En primer lugar me gustaría dar las gracias a Fernando Valladares y Adrián Escudero por darme la oportunidad de conocer este proyecto, participar en él, y de formar parte de un grupo de investigación tan dinámico y acogedor (el grupo de Biogeografía y Cambio Global del MNCN-CSIC). A Fernando quiero agradecerle especialmente su apoyo y sus ánimos a lo largo de toda mi estancia en este grupo.

Quiero hacer una mención especial a mis directoras Ana Heres y Bárbara Carvalho (junto con Fernando), ya que sin ellas no podría haber realizado este trabajo. Ana me ha enseñado todo lo que ahora se de dendroecología, ha estado pendiente de todo el proceso a pesar de estar lejos, en Bilbao o de campo en Rumanía, y ha venido cuando ha podido para ayudar en primera persona. Bárbara me ha enseñado todo lo que ahora se del programa R, y ha resuelto todas mis dudas y quebraderos de cabeza, además me ha contagiado su amor por el *Pinus sylvestris*, árbol que ahora veré siempre con cariño y nostalgia. Lo que más les agradezco es todo el apoyo y ánimo que me han dado, transmitiéndome su orgullo y sus ganas cada vez que hacía un avance, o surgía una nueva idea en el trabajo. ¡Gracias de corazón chicas!

También tengo que dar las gracias a mis padres y mi abuelo, ya que sin su apoyo no habría llegado hasta aquí, no podría haber hecho este máster en Madrid, y no habría aprendido tanto en este periodo de cambio. A mis compañeras y compañeros de máster, de los que me llevo una gran amistad, y a mis amigas y compañeras de piso (Paula y Verónica), por todo su apoyo en este camino.

Por último, quiero dar las gracias a todos los profesores que me han dado clase en este máster, que me han transmitido tanto sus conocimientos como su pasión por la restauración y la naturaleza.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aitken, S. N., Whitlock, M. C. 2013. Assisted Gene Flow to Facilitate Local Adaptation to Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44: 367–388.
- Alía, R., Moro-Serrano, J., Notivol, E. 2001. Genetic variability of Scots pine (*Pinus sylvestris*) Provenances in Spain: Growth Traits and Survival. *Silva Fennica* 35: 27-38.
- Andreu, L., Gutiérrez, E., Macias, M., Ribas, M., Bosch, O., Camarero, J. J. 2007. Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. *Global Change Biology* 13(4): 804-815.
- Barbéro, M., Loisel, R., Quezel, P., Richardson, D. M., Romane, F. 1998. Pines of the Mediterranean basin. *Ecology and biogeography of Pinus* 153-170.
- Barry, R.G. 1992. Mountain climatology and past and potential future climatic changes in mountain regions: a review. *Mountain Research and Development* 71-86.
- Biondi, F. 1999. Comparing tree-ring chronologies and repeated timber inventories as forest monitoring tools. *Ecological Applications* 9: 216-227.
- 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): 81-97.
- Bradley, R. S., Jones, P. D. 1992. *Climate since AD 1500: introduction* (pp. 1-16).

London: Routledge.

- Bucharova, A. 2017. Assisted migration within species range ignores biotic interactions and lacks evidence. *Restoration Ecology* 25: 14-18.
- Bunn, A. G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26(2): 115-124.
- Bunn, A., Korpela, M., Biondi, F., Campelo, F., Mérian, P., Qeadan, F., Zang, C. 2016. dplR: Dendrochronology Program Library in R. R package version 1.6.4.
- Camarero, J. J., Guerrero-Campo, J., Gutiérrez, E. 1996. Fenología del anillo de crecimiento de *Pinus uncinata* Ramond y *Pinus sylvestris* L. en un gradiente altitudinal en los Pirineos centrales, *Pirineos* 147/148: 3-26.
- Camarero, J. J., Gazol, A., Sangüesa-Barreda, G., Oliva, J., Vicente-Serrano, S. M. 2015. To die or not to die: early warnings of tree dieback in response to a severe drought. *Journal of Ecology* 103: 44-57.
- Camarero, J. J., Olano, J. M., Parras, A. 2010. Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates. *New Phytologist* 185(2): 471-480.
- Cañellas, I., García, F. M., Montero, G. 2000. Silviculture and dynamics of *Pinus sylvestris* L. stands in Spain. *Forest Systems* 9: 233-253.
- Carrer, M. 2011. Individualistic and time-varying tree-ring growth to climate sensitivity. *PLoS One* 6(7):e22813.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit:

- consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* 92: 266-277.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. A., Gómez, J. M. 2005. Alleviation of summer drought boosts establishment success of *Pinus sylvestris* in a Mediterranean mountain: an experimental approach. *Plant Ecology* 181: 191-202.
- Chmura, D. J., Anderson, P. D., Howe, G. T., Harrington, C. A., Halofsky, J. E., Peterson, D. L. et al. 2011. Forest responses to climate change in the northwestern United States: ecophysiological foundations for adaptive management. *Forest Ecology and Management* 261: 1121-1142.
- Colenutt, M. E., Luckman, B. H. 1995. The dendrochronological characteristics of alpine larch. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 777-789.
- Cook, E. R., Jacoby, G. C. 1977. Tree-ring-drought relationships in the Hudson Valley, New York. *Science* 198(4315): 399-401.
- Creber, G.T., Chaloner, W.G. 1984. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *The Botanical Review* 50: 357-448.
- Christensen, J. H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gao, X., Held, I., et al. 2007. Climate change 2007: the regional climate projections. *IPCC*.
- Ellenberg, H., 1988. *Vegetation ecology of Central Europe*. Cambridge University Press. Cambridge.
- England, J. R., Attiwill, P. M. 2006. Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broadleaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. Muell. *Trees* 20: 79.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L.,

- Holling, C. S. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:557-581.
- Fritts, H.C., 1976. Tree Rings and Climate. *Academic Press*, London, United Kingdom.
- Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F. 2010. Drought-induced multifactor decline of Scots pine in the Pyrenees and potential vegetation change by the expansion of co-occurring oak species. *Ecosystems* 13(7): 978-991.
- Giorgi, F., Lionello, P. 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and planetary change* 63(2-3): 90-104.
- Giuggiola, A., Bugmann, H., Zingg, A., Dobbertin, M., Rigling, A. 2013. Reduction of stand density increases drought resistance in xeric Scots pine forests. *Forest Ecology and Management* 310: 827-835.
- Goldstein, G. H., Brubaker, L. B., Hinckley, T. M. 1985. Water relations of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) at tree line in north central Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* 15(6): 1080-1087.
- Grace, J., Norton, D. A. 1990. Climate and growth of *Pinus sylvestris* at its upper altitudinal limit in Scotland: evidence from tree growth-rings. *The Journal of Ecology* 601-610.
- Grulke, N. E. 2010. Plasticity in physiological traits in conifers: implications for response to climate change in the western US. *Environmental Pollution* 158(6): 2032-2042.
- Hansen-Bristow, K. 1986. Influence of increasing elevation on growth characteristics at timberline. *Canadian Journal of Botany* 64(11): 2517-2523.
- Hereş, A. M., Martínez-Vilalta, J., López, B. C. 2012. Growth patterns in relation to

- drought-induced mortality at two Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sites in NE Iberian Peninsula. *Trees* 26(2): 621-630.
- Herguido, E., Granda, E., Benavides, R., García-Cervigón, A. I., Camarero, J. J., Valladares, F. 2016. Contrasting growth and mortality responses to climate warming of two pine species in a continental Mediterranean ecosystem. *Forest Ecology and Management* 363: 149-158.
- Holmes, R. L. (1983). Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree -Ring Bulletin* 43: 69-78
- Hubbard, R. M., Bond, B. J., Ryan, M. G. 1999. Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiology* 19(3): 165-172.
- IPCC, 2014. Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. In: Field, C.B., Barros, V.R., Dokken, D.J., Mach, K.J., Mastrandrea, M.D., Bilir, T.E., Chatterjee, M., Ebi, K.L., Estrada, Y.O., Genova, R.C., Girma, B., Kissel, E.S., Levy, A.N., MacCracken, S., Mastrandrea, P.R., White, L.L. (Eds.), Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA 1132 pp.
- Irvine, J., Perks, M. P., Magnani, F., Grace, J. 1998. The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree physiology* 18(6): 393-402.
- Jump, A. S., Hunt, J. M., Peñuelas, J. 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology* 12(11): 2163-2174.

- Kienast, F., Schweingruber, F. H., Bräker, O. U., Schär, E. 1987. Tree-ring studies on conifers along ecological gradients and the potential of single-year analyses. *Canadian Journal of Forest Research* 17(7): 683-696.
- Knapp, P. A., Soulé, P. T., Grissino-Mayer, H. D. 2001. Detecting potential regional effects of increased atmospheric CO₂ on growth rates of western juniper. *Global Change Biology* 7(8): 903-917.
- Kolb, T. E., Stone, J. E. 2000. Differences in leaf gas exchange and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine–oak forest. *Tree Physiology* 20: 1-12.
- Körner, C. 2012. *Alpine treelines: functional ecology of the global high elevation tree limits*. :Springer, Basel, Switzerland.
- Linares, J. C., Tíscar, P. A. 2011. Buffered climate change effects in a Mediterranean pine species: range limit implications from a tree-ring study. *Oecologia* 167(3): 847-859.
- Linderholm, H. W. 2002. Twentieth-century Scots pine growth variations in the central Scandinavian Mountains related to climate change. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 34(4): 440-449.
- Linderholm, H. W., Linderholm, K. 2004. Age-dependent climate sensitivity of *Pinus sylvestris* L. in the central Scandinavian Mountains. *Boreal Environment Research* 9(4): 307-318.
- Lloret, F., Keeling, E. G., Sala, A. 2011. Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos* 120(12): 1909-1920.

- Lorenzo-Lacruz, J., Vicente-Serrano, S. M., López-Moreno, J. I., Beguería, S., García-Ruiz, J. M., Cuadrat, J. M. 2010. The impact of droughts and water management on various hydrological systems in the headwaters of the Tagus River (central Spain). *Journal of Hydrology* 386(1-4): 13-26.
- Macias, M., Andreu, L., Bosch, O., Camarero, J. J., Gutiérrez, E. 2006. Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Climatic change* 79(3-4): 289-313.
- Marqués, L., Madrigal-González, J., Zavala, M. A., Camarero, J. J., Hartig, F. 2018. Last-century forest productivity in a managed dry-edge Scots pine population: the two sides of climate warming. *Ecological applications* 28: 95-105.
- Martín-Benito, D., Cherubini, P., Del Río, M., Cañellas, I. 2008. Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. *Trees* 22(3): 363-373.
- Martín-Benito, D., Del Río, M., Heinrich, I., Helle, G., Canellas, I. 2010. Response of climate-growth relationships and water use efficiency to thinning in a *Pinus nigra* afforestation. *Forest Ecology and Management* 259(5): 967-975.
- Martinez-Vilalta, J., López, B. C., Adell, N., Badiella, L., Ninyerola, M. 2008. Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. *Global Change Biology* 14(12): 2868-2881.
- Martinez-Vilalta, J., Auadé, D., Banqué, M., Barba, J., Yuste, J. C., Galiano, L., et al. 2012. Las poblaciones ibéricas de pino albar ante el cambio climático: con la muerte en los talones. *Revista Ecosistemas* 21(3): 15-21.
- Mason, W. L., Alía, R. 2000. Current and future status of Scots pine (*Pinus*

- sylvestris* L.) forests in Europe. *Forest Systems* 9: 317-335.
- Mugica, F. F., Antón, M. G., Ollero, H. S. 1998. Vegetation dynamics and human impact in the Sierra de Guadarrama, Central System, Spain. *The Holocene* 8: 69-82.
- Norton, D. A., Palmer, J. G., Ogden, J. 1987. Dendroecological studies in New Zealand 1. An evaluation of tree age estimates based on increment cores. *New Zealand Journal of Botany* 25(3): 373-383.
- Orwig, D. A., Abrams, M. D. 1997. Variation in radial growth responses to drought among species, site, and canopy strata. *Trees* 11(8): 474-484.
- Peñuelas, J., Lloret, F., Montoya, R. 2001. Severe drought effects on Mediterranean woody flora in Spain. *Forest Science* 47(2): 214-218.
- Pereira, J.S., Chaves M.M. 1995. Plant Responses to Drought Under Climate Change in Mediterranean-Type Ecosystems. In Moreno, J.M., Oechel, W.C. (eds), *Global Change and Mediterranean-Type Ecosystems. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, pp. 140-160. Springer, New York, NY.
- Prus-Glowacki, W., Stephan, B. R. 1994. Genetic variation of *Pinus sylvestris* from Spain in relation to other European populations. *Silvae Genetica* 43: 7-14.
- R Core Team. 2018. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. <http://www.R-project.org/>.
- Richter, S., Kipfer, T., Wohlgemuth, T., Calderón, G.C., Ghazoul, J., Moser, B. 2011. Phenotypic plasticity facilitates resistance to climate change in a highly variable environment. *Oecologia* 169: 269–279
- Richter, C. 2015. *Wood Characteristics: Description, Causes, Prevention, Impact on*

- Use and Technological Adaptation*. Springer International Publishing, Switzerland.
- Rolland, C., Michalet, R., Desplanque, C., Petetin, A., Aimé, S. 1999. Ecological requirements of *Abies alba* in the French Alps derived from dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science* 10(3): 297-306.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., Carrer, M. 2008. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytologist* 177: 199-208
- Rozas, V., DeSoto, L., Olano, J. M. 2009. Sex-specific, age-dependent sensitivity of tree-ring growth to climate in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *New Phytologist* 182(3): 687-697.
- Ruiz-Benito, P., Lines, E. R., Gómez-Aparicio, L., Zavala, M. A., Coomes, D. A. 2013. Patterns and drivers of tree mortality in Iberian forests: climatic effects are modified by competition. *PloS one* 8(2): e56843.
- Ryan, M. G., Binkley, D., Fownes, J. H. 1997. Age-related decline in forest productivity: pattern and process. *Advances in ecological research* 27: 213-262.
- Ryan, M. G., Yoder, B. J. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience* 47(4): 235-242.
- Sabaté, S., Gracia, C. A., Sánchez, A. 2002. Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest ecology and management* 162: 23-37.
- Sánchez-Salguero, R., Navarro-Cerrillo, R. M., Swetnam, T. W., Zavala, M. A. 2012. Is drought the main decline factor at the rear edge of Europe? The case

- of southern Iberian pine plantations. *Forest Ecology and Management* 271: 158-169.
- Saxe, H., Cannell, MG, Johnsen, Ø., Ryan, MG, Vourlitis, G. 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New phytologist* 149(3): 369-399.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., Walker, B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413(6856): 591.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I. C., Araújo, M. B., Arnell, N. W., et al. (2005). Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science* 310(5752): 1333-1337.
- Șofletea, N., & Curtu, L. (2007). *Dendrologie [Dendrology]*. Editura Universității Transilvania Brașov.
- Solberg, B., Hofgaard, A., Hytteborn, H. 2002. Shifts in radial growth responses of coastal *Picea abies* induced by climatic change during the 20th century, central Norway. *Ecoscience* 9: 79-88.
- Sohn, J. A., Hartig, F., Kohler, M., Huss, J., Bauhus, J. 2016. Heavy and frequent thinning promotes drought adaptation in *Pinus sylvestris* forests. *Ecological Applications* 26(7): 2190-2205.
- Szeicz, J. M., MacDonald, G. M. 1994. Age-dependent tree-ring growth responses of subarctic white spruce to climate. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 120-132.
- Tardif, J., Camarero, J. J., Ribas, M., Gutiérrez, E. 2003. Spatiotemporal variability in tree growth in the Central Pyrenees: climatic and site influences. *Ecological Monographs* 73(2): 241-257.

- Tranquillini, W. 1979. *Physiological ecology of the alpine timberline: tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Vaganov, E. A., Hughes, M. K., Shashkin, A. V. 2006. *Growth dynamics of conifer tree rings: images of past and future environments*. Springer Science & Business Media, USA, New York, NY.
- Vicente-Serrano, S.M., Tomás-Burguera, M., Beguería, S., Reig-Gracia, F., Latorre, B., Peña-Gallardo, M., et al. 2017. Un conjunto de datos de alta resolución de índices de sequía para España. *Datos* 2(3): 22.
- Vicente-Serrano, S.M., Beguería, S., López-Moreno, J.I. 2010a. A multiscalar drought index sensitive to global warming: the standardized precipitation evapotranspiration index. *Journal of Climatology* 23: 1696–1718.
- Vicente-Serrano, S.M., Beguería, S., López-Moreno, J.I., Angulo, M., El Kenawy, A. 2010b. A new global 0.5° gridded dataset (1901–2006) of a multiscalar drought index: comparison with current drought index datasets based on the Palmer drought severity index. *Journal of Hydrometeorology* 11: 1033–1043.
- Vicente-Serrano, S. M., Cuadrat-Prats, J. M. 2007. Trends in drought intensity and variability in the middle Ebro valley (NE of the Iberian peninsula) during the second half of the twentieth century. *Theoretical and Applied Climatology* 88(3-4): 247-258.
- Vieira, J., Campelo, F., Nabais, C. 2009. Age-dependent responses of tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* to Mediterranean climate. *Trees* 23(2): 257-265.
- Vitasse, Y., Bresson, C.C., Kremer, A., Michalet, R., Delzon, S. 2010. Quantifying

phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Functional Ecology* 24:1211–1218.

Yoder, B. J., Ryan, M. G., Waring, R. H., Schoettle, A. W., Kaufmann, M. R. 1994. Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *Forest Science* 40(3): 513-527.

Yu, G., Liu, Y., Wang, X., Ma, K. 2008. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in Qilian juniper (*Sabina przewalskii* Kom.). *Trees* 22(2): 197-204.