

Impactos, vulnerabilidad y adaptación al Cambio Climático en los bosques ibéricos.

Impacts, vulnerability and adaptation to Climate Change in Iberian forests.

Asier Herrero ¹



Resumen

Se han registrado numerosos impactos relacionados con el cambio climático en los bosques ibéricos que pueden cambiar la composición, estructura y funcionamiento de los mismos. Es importante considerar que los efectos del cambio climático interactúan comúnmente con otros motores de cambio, dificultando de esta manera la cuantificación de la contribución del cambio climático en los impactos observados. Entre los impactos registrados encontramos alteraciones fisiológicas, fenológicas, demográficas y de distribución, las cuales a su vez pueden provocar cambios en la composición, estructura y funcionamiento de los ecosistemas forestales ibéricos. A medida que el cambio climático avance, y las condiciones climáticas se alejen cada vez más de las actuales, se espera un aumento de los impactos observados. En este contexto, se hace necesario evaluar correctamente la vulnerabilidad de poblaciones, especies y ecosistemas frente al cambio climático futuro para poder diseñar y aplicar medidas de adaptación eficaces que minimicen los impactos y favorezcan el proceso de ajuste a las nuevas condiciones. La aplicación de las medidas de adaptación debe enmarcarse en una gestión adaptativa y anticipadora, que fomente la colaboración activa entre todos los actores involucrados en la gestión e investigación de los bosques ibéricos.

Palabras clave: bosques, cambio climático, vulnerabilidad, adaptación.

Abstract

Many impacts associated with climate change have been recorded in Iberian forests, which can alter their composition, structure and function. It is important to note that climate change

¹ Universidad del País Vasco.

Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencia y Tecnología.
48940 • Leioa (Euskal Herria).



* Correspondencia: asier@ugr.es / arabazozo@gmail.com

doi: 10.21630/mcn.2017.65.11

commonly interacts with other drivers of change, hampering the quantification of the degree of contribution of climate change in the observed impacts. Among recorded impacts, changes in physiology, phenology, demography and distribution can be found, which in turn can alter the composition, structure and function of Iberian forest ecosystems. As the climate changes and climatic conditions begin to differ greatly from current conditions, an increase in impacts can be expected. In this context, it is necessary to evaluate correctly the vulnerability of populations, species and ecosystems to future climate change in order to design and apply adaptation actions to minimize the impacts and favor the adjustment to new conditions. The application of adaptation measures should be carried out using an adaptive and proactive framework, promoting a dynamic collaboration between all the actors involved in the management and research of Iberian forests.

Key words: forests, climate change, vulnerability, adaptation.

Laburpena

Klima aldaketari lotuta inpaktu ugari behatu dira baso iberiarretan, ekosistema horien konposizioa, egitura eta funtzionamendua alda dezaketena. Garrantzikoa da kontuan hartzea klima aldaketa beste eragile batzuekin elkarrekintzan aritzen dela, eta horrek behatutako inpaktuetan klima aldaketaren eragina kuantifikatzea zaila egiten du. Inpaktuen artean aldaketa fisiologikoak, fenologikoak, demografikoak eta banaketa geografiko mailakoak aurkitu ditzakegu; eta aldaketa horiek Iberiar Penintsulako basoetako ekosistemen konposizioa, egitura eta funtzionamendua eraldatu dezakete. Klima aldatzen den heinean, eta baldintza klimatikoak gaur egunekoetatik gero eta gehiago aldentzean, inpaktuak areagotzea espero da. Testuinguru honetan, beharrezkoa da ebaluatzea populazio, espezie eta ekosistemen zaurgarritasuna etorkizuneko klima aldaketaren aurrean, inpaktuak gutxitu eta baldintza berrietara doitzeko prozesuan laguntzen duten egokitze neurri eraginkorrak diseinatu eta aplikatzeko. Egokitze neurrien aplikazioa kudeaketa malgu eta aurretiazko baten barnean egin behar da, baso iberiarren kudeaketan eta ikerketan parte hartzen duten aktore guztien arteko lankidetzak aktiboak sustatzeko.

Gako hitzak: basoak, klima aldaketa, zaurgarritasuna, egokitzea.



Introducción

El presente manuscrito tiene como objetivo realizar una revisión sobre los efectos del cambio climático en los bosques ibéricos. Después de una breve introducción sobre el cambio climático y el cambio global, se definen conceptos clave como la exposición, la vulnerabilidad y la adaptación, entendida como la intervención humana dirigida a favorecer el proceso de ajuste de ecosistemas y organismos a las nuevas condiciones climáticas. Posteriormente, se describen los impactos ya registrados y la vulnerabilidad para los distintos niveles de organización y conjuntos de procesos de ecosistemas y organismos.

Así, se analizan los impactos y la vulnerabilidad en la fisiología, demografía, distribución geográfica, fenología e interacciones bióticas de las especies y en la composición y estructura de las comunidades. A modo de conclusión, se citan los ecosistemas, especies y poblaciones más expuestas y vulnerables al cambio climático. Para cerrar la sección de impactos y vulnerabilidad, se analiza la capacidad de adaptación de organismos y ecosistemas como una parte fundamental de la vulnerabilidad que puede modular los impactos futuros del cambio climático. Por último, se profundiza en las diferentes estrategias y medidas de adaptación para reducir los impactos y favorecer el ajuste de organismos y ecosistemas al nuevo clima, detallando el contexto necesario y los diferentes aspectos a tener en cuenta para favorecer la aplicación de las medidas.

Cambio Climático y Cambio Global

El Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC) define el cambio climático como un cambio en el clima que puede ser identificado, usualmente mediante el uso de técnicas estadísticas, por cambios en los valores promedios o en la variabilidad de sus propiedades, que persisten durante un periodo determinado, usualmente décadas o periodos superiores (IPCC, 2014). El cambio climático puede deberse a procesos naturales internos o a forzamientos externos como los ciclos solares, erupciones volcánicas y cambios antropogénicos persistentes en la composición de la atmósfera o en el uso del suelo. Esta definición contrasta con la empleada por la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMNUCC), la cual en su artículo primero define el cambio climático como: 'un cambio en el clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana que altera la composición de la atmósfera global y que se suma a la variabilidad climática natural observada durante periodos de tiempo comparables' (IPCC, 2014). Por lo tanto, la CMNUCC distingue entre el cambio climático atribuible a las actividades humanas que alteran la composición atmosférica y la variabilidad climática atribuible a causas naturales.

Entre las tendencias climáticas observadas en el ámbito de la península ibérica encontramos un aumento generalizado de las temperaturas, tanto mínimas como máximas, especialmente durante la segunda mitad del siglo XX (IPCC, 2013; Mestre *et al.*, 2015). Para la precipitación no se ha detectado ninguna tendencia clara, aunque en este caso la alta variabilidad interanual dificulta la detección de patrones. Las proyecciones climáticas, realizadas con los diferentes escenarios de emisiones establecidos por el IPCC y empleando modelos de circulación atmosférica, presentan un incremento continuado y general de la temperatura en la península ibérica. Para la precipitación las proyecciones no son tan claras, aunque algunos escenarios presentan tendencias negativas (Mestre *et al.*, 2015). Hay que tener en cuenta que si la precipitación no aumenta, el incremento de las temperaturas provocará un aumento de las condiciones de sequía debido al aumento de la demanda evaporativa. Por último, cabe destacar que se proyecta un aumento en la frecuencia e intensidad de los eventos climáticos extremos como las sequías severas u

olas de calor (IPCC, 2013; Mestre *et al.*, 2015). Esto es especialmente relevante ya que los eventos extremos pueden tener un mayor impacto en los ecosistemas que los cambios graduales en los valores promedios (Jentsch & Beierkuhnlein, 2008).

El cambio climático puede tener efectos muy variados en los ecosistemas forestales. Sin embargo, es de vital importancia tener en cuenta que interactúa comúnmente con otros motores de cambio, como pueden ser los cambios en el uso del suelo. En este sentido, el efecto de las sequías se ve acrecentado por la alta competencia inter-individual por los recursos hídricos como resultado de los cambios en el manejo forestal (Linares *et al.*, 2009; Vilà-Cabrera *et al.*, 2011). El aumento de la concentración atmosférica de CO₂ y otros gases con efecto invernadero, el incremento en la deposición y fijación de nitrógeno, la expansión de especies invasoras o la polución son otros de los motores de cambio con los que interactúa comúnmente el cambio climático, afectando de diversas maneras a organismos, poblaciones y ecosistemas (Hódar *et al.*, 2004). Todos estos motores de cambio, incluyendo el cambio climático, se agrupan bajo el término genérico de cambio global, que incluye todas aquellas actividades que, aunque ejercidas localmente, tienen efectos que trascienden el ámbito local o regional para afectar al funcionamiento global del planeta (Duarte *et al.*, 2006).

Conceptos de vulnerabilidad, exposición y adaptación

Mientras que impacto hace referencia a un efecto específico y cuantificable en los ecosistemas, la vulnerabilidad es un concepto más complejo, que hace referencia al grado en el que un sistema es susceptible e incapaz de hacer frente a los efectos adversos del cambio climático (IPCC, 2014). La vulnerabilidad consta de dos componentes, la sensibilidad y la capacidad de adaptación. La sensibilidad se puede definir como el grado en el que el crecimiento, la reproducción, el reclutamiento o la supervivencia de los individuos de una población (de una determinada especie) dependen del clima, particularmente de variables climáticas que probablemente sufran cambios importantes en un futuro próximo. Las poblaciones más sensibles serán las que sufran mayores reducciones en el crecimiento, la reproducción, el reclutamiento o la supervivencia con cambios más pequeños en las variables climáticas. A nivel de especie, la sensibilidad se puede definir como el grado en el que la persistencia de las diferentes poblaciones que la constituyen depende del clima (Dawson *et al.*, 2011). La capacidad de adaptación se refiere a la capacidad de una especie, o de las poblaciones que la constituyen, de hacer frente al cambio climático persistiendo *in situ*, ocupando microhábitats locales más apropiados, o migrando a regiones climáticamente más favorables. Depende de factores como la plasticidad fenotípica, la diversidad genética, el potencial evolutivo, las historias de vida, y la capacidad de dispersión y colonización (Dawson *et al.*, 2011).

A pesar de que en el cuarto informe de evaluación del IPCC la exposición se consideraba parte de la vulnerabilidad, hoy en día se considera un concepto aparte para facilitar el cálculo del riesgo de que una determinada serie de impactos tenga lugar en una localidad

o región concreta (IPCC, 2014). La exposición se refiere a la severidad del cambio climático que es probable que experimente una población o especie en una determinada localidad o región, y depende del porcentaje y magnitud del cambio en el clima (Dawson *et al.*, 2011). La mayoría de las valoraciones de la exposición futura al cambio climático están basadas en proyecciones climáticas a escala global o en regionalizaciones de las mismas para países y regiones concretas (Morata, 2014). Por último, la adaptación hace referencia al proceso de ajuste al clima real o proyectado y a sus efectos, siempre entendido como la intervención humana que puede facilitar dicho ajuste (IPCC, 2014). Es importante no confundir este tipo de adaptación con otros conceptos biológicos como la adaptación local o la adaptación evolutiva.

Impactos y vulnerabilidad

Fisiología

La fisiología de los organismos puede verse afectada por los cambios en el clima, ya que muchos procesos fisiológicos dependen directamente de la temperatura y de la disponibilidad hídrica. En las especies arbóreas, las condiciones de sequía, las cuales serán más recurrentes en el futuro, pueden limitar la conductancia hidráulica (definida como la capacidad de transportar agua de las raíces a las hojas por unidad de superficie) de las especies, limitando así su capacidad para fijar carbono debido a un fuerte control estomático. Esta capacidad limitada de fijar carbono puede tener consecuencias negativas en el balance de carbono de las especies arbóreas. En la península ibérica, especialmente en las zonas de influencia mediterránea, las condiciones de sequía suelen ocurrir en verano, cuando las altas temperaturas incrementan la tasa de respiración (Hartley *et al.*, 2006). Si el gasto en respiración no puede ser compensado por la fijación debido a las limitaciones impuestas por la sequía, el organismo puede sufrir un fuerte desequilibrio en su balance de carbono, el cual ha sido postulado como uno de los posibles mecanismos de mortalidad en especies arbóreas (McDowell *et al.*, 2008). Por otro lado, bajo condiciones de sequía severa se pueden producir procesos de embolia por cavitación (definida como la obstrucción del camino hidráulico de las raíces a las hojas) que pueden marchitar partes de la copa en especies arbóreas como el haya (*Fagus sylvatica* L.; Aranda, 2015) o el roble melojo (*Quercus pyrenaica* Willd; Arrechea, 2015). En casos extremos, estos procesos pueden incluso provocar la muerte del individuo (Martínez-Vilalta & Piñol, 2002). Los últimos estudios sugieren que la fisiología subyacente a los procesos de embolia y los desbalances en el metabolismo del carbono está estrechamente relacionada (por ejemplo, un desbalance en el metabolismo del carbono puede aumentar la vulnerabilidad a los procesos de embolia) y que ambos procesos pueden contribuir a la mortalidad en especies arbóreas y arbustivas (McDowell *et al.*, 2011).

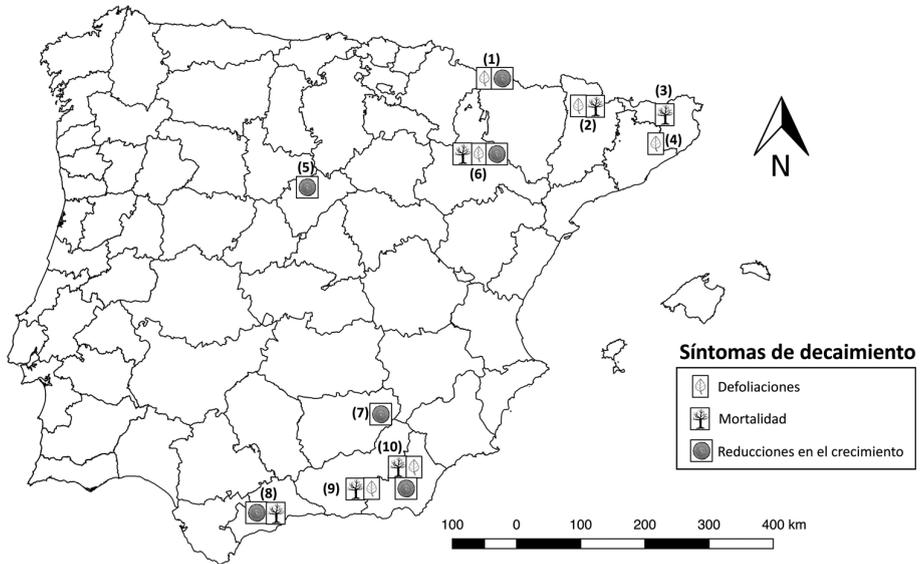
Se han detectado reducciones en la conductancia hidráulica en las poblaciones meridionales de haya (Aranda, 2015) y procesos de embolia en poblaciones ibéricas de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.; Martínez-Vilalta & Piñol, 2002). Es necesario hacer un seguimiento

de las respuestas ecofisiológicas de las especies bajo condiciones de estrés climático en variables clave que nos proporcionen información sobre sus límites de tolerancia. Por ejemplo, los datos de conductancia estomática o potencial hídrico de las hojas bajo diferentes condiciones de sequía pueden proporcionar información crítica sobre la vulnerabilidad de las especies a los procesos de cavitación. Tanto los estudios observacionales como los experimentales pueden ser apropiados para obtener este tipo de información. Es importante tener en cuenta que los impactos a nivel fisiológico van a determinar los impactos a nivel demográfico, como las alteraciones en el crecimiento y la supervivencia. En un futuro próximo se espera un aumento de los impactos a nivel fisiológico en las especies leñosas de las zonas más expuestas al cambio climático, así como en las especies más vulnerables, que muchas veces coinciden con aquellas que tienen un origen biogeográfico eurosiberiano como el haya o el pino silvestre.

Demografía

Las principales tasas demográficas de las especies arbóreas que dominan los bosques ibéricos son la supervivencia, el crecimiento y el reclutamiento (definido como la supervivencia de un individuo hasta su inclusión en la población reproductiva). La respuesta integrada de estas tasas a las condiciones ambientales determina la dinámica poblacional de las especies, por lo que es importante tener en cuenta estas tasas conjuntamente a la hora de analizar la respuesta demográfica de una especie concreta al cambio climático. Así, una especie que vea su reclutamiento reducido puede persistir gracias a una alta supervivencia de sus individuos. Sin embargo, si su supervivencia es baja y su reclutamiento también lo es, el futuro de sus poblaciones puede estar comprometido.

En las últimas décadas se han detectado impactos asociados al cambio climático en las tasas demográficas para diversas especies arbóreas. En estos impactos la interacción entre el cambio climático y los cambios en el manejo forestal (que pueden considerarse cambios en el uso del suelo) es más que patente. Así, los efectos negativos de las sequías severas se ven exacerbados en bosques especialmente densos (Linares *et al.*, 2009; Vilà-Cabrera *et al.*, 2011) como consecuencia de una falta de actuaciones silvícolas (Madrigal, 1998) o un abandono de los usos tradicionales del bosque debido al éxodo rural. En estos bosques con una alta densidad, la competencia entre los individuos por los recursos hídricos acrecienta el efecto negativo de la sequía. Así, se han detectado reducciones en el crecimiento e incrementos en la tasa de mortalidad tanto en repoblaciones como en bosques naturales de coníferas (Linares *et al.*, 2009; Moreno-Gutiérrez *et al.*, 2011; Vilà-Cabrera *et al.*, 2011; Ruiz-Benito *et al.*, 2013a). Además, existen aspectos históricos de la gestión forestal que también pueden afectar a las tasas demográficas en interacción con el cambio climático, como en el caso de algunos abetares ibéricos en los que las talas intensas pudieron inducir una selección negativa al favorecer genotipos más vulnerables a la sequía o alterar el microclima del bosque predisponiéndolos a procesos de mortandad y reducciones en el crecimiento (Camarero *et al.*, 2011). Las defoliaciones son otro impacto asociado al cambio



(1) *Abies alba*, Pirineo Aragonés (Camarero *et al.*, 2011; Linares & Camarero, 2012a, b). (2) *Pinus sylvestris*, Lleida (Galiano *et al.*, 2010). (3) *Pinus sylvestris*, Gerona (Martínez-Vilalta & Piñol, 2002). (4) *Fagus sylvatica*, Montseny (Peñuelas & Boada, 2003; Peñuelas *et al.*, 2007). (5) *Pinus pinaster*, Segovia (Madrigal-González & Zavala, 2014). (6) *Pinus sylvestris*, Zaragoza (Camarero *et al.*, 2015). (7) *Pinus nigra*, Sierra de Cazorla, Segura y Las Villas (Linares & Tiscar, 2010, 2011). (8) *Abies pinsapo*, Sierra de las Nieves (Linares *et al.*, 2009, 2010). (9) *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra*, Sierra Nevada (Hódar *et al.*, 2003; Herrero *et al.*, 2013). (10) *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra*, Sierra de los Filabres (Navarro-Cerrillo *et al.*, 2007; Sánchez-Salguero *et al.*, 2012).

Fig. 1.- Ejemplos de decaimiento forestal asociado al cambio climático en la península ibérica. Se indican los síntomas (defoliaciones, mortalidad y reducciones en el crecimiento) y la localización geográfica aproximada.

Fig. 1.- Examples of forest decline associated with climate change on the Iberian Peninsula. The symptoms (defoliation, mortality and growth reduction) and the approximate geographic location are indicated.

climático que ha sido observado en varios bosques ibéricos, relacionado con sequías y con el incremento de las temperaturas (Carnicer *et al.*, 2011).

Al conjunto de impactos descrito hasta ahora (reducciones en el crecimiento, mortalidades elevadas y defoliaciones) se le denomina decaimiento forestal (Camarero *et al.*, 2004), y el cambio climático representa uno de los principales factores que lo provoca, principalmente a través de sequías severas y olas de calor. En la Figura 1 se muestran algunos ejemplos de decaimiento forestal en bosques ibéricos. Es necesario tener en cuenta que los agentes bióticos como las plagas, patógenos y parásitos pueden interactuar fuertemente con los cambios en el clima provocando el decaimiento de los bosques (McDowell *et al.*,

2008). En este aspecto, las plagas y patógenos atacan preferiblemente a individuos previamente debilitados por las sequías, contribuyendo al estrés que ya experimenta el arbolado. Además, en bosques monoespecíficos y de arbolado coetáneo, la movilidad de plagas y patógenos es elevada, lo que les permite incrementar sus efectos nocivos. Un ejemplo de esto último lo encontramos en las defoliaciones masivas causadas por la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiffermüller) en repoblaciones de coníferas en el sur de la península (Hódar *et al.*, 2003, 2004; Hódar & Zamora, 2004). En el futuro se puede esperar un aumento de los impactos observados especialmente en las latitudes más meridionales y en las altitudes bajas, donde la exposición al cambio climático será mayor, con un incremento más pronunciado de las temperaturas y la aridez. Además, podemos esperar que las sequías y el incremento de las temperaturas provoquen procesos de decaimiento en bosques con una alta densidad arbórea. Sin embargo, el tamaño del árbol puede modular estos efectos ya que los árboles de menor tamaño o más jóvenes son especialmente vulnerables a los efectos de la sequía (Ruiz-Benito *et al.*, 2013a; Madrigal-González & Zavala, 2014), probablemente debido a un sistema radicular poco desarrollado. En cuanto al reclutamiento y la regeneración, hay que considerar que las especies con más exigencias hídricas necesitan en el sur de la península de años especialmente húmedos para su regeneración (Castro *et al.*, 2004; Mendoza *et al.*, 2009). Con el incremento de la aridez y las temperaturas, se espera una disminución de las “ventanas” u oportunidades para la regeneración, lo que puede suponer un bloqueo en la regeneración de algunas especies arbóreas. Si en una misma especie se producen disminuciones en la supervivencia y en el crecimiento y además ocurre un bloqueo en la regeneración, la persistencia de algunas de sus poblaciones puede verse en peligro. Este es el caso de algunas poblaciones de pino silvestre situadas en zonas secas, donde se han detectado disminuciones en la regeneración en poblaciones con síntomas de decaimiento (Vilà-Cabrera *et al.*, 2013).

Distribución geográfica

Se esperan cambios en la distribución geográfica de las especies asociados al desplazamiento de las condiciones climáticas favorables para su persistencia (Matías, 2012; Ruiz-Labourdette *et al.*, 2012). Estos cambios se pueden producir mediante migraciones o por extinciones locales en las zonas más expuestas al cambio climático. En la península ibérica, el frente de retroceso está representado por las altitudes bajas y las latitudes meridionales donde las condiciones de sequía y las altas temperaturas pueden limitar el crecimiento, la supervivencia y el reclutamiento de las especies forestales. Por el contrario, las altitudes superiores y las latitudes septentrionales representan el frente de expansión donde el incremento de las temperaturas aminora el efecto negativo del estrés por frío, permitiendo el establecimiento de nuevos individuos fuera del límite de distribución de la especie y favoreciendo su crecimiento y supervivencia (Matías & Jump, 2012). Así, se han detectado ascensiones altitudinales para el haya en el macizo del Montseny (Cataluña; Peñuelas & Boada, 2003; Peñuelas *et al.*, 2007) y del enebro común (*Juniperus communis* L.) y el piorno

serrano (*Cytisus oromediterraneus* Rivas Mart. *et al.*) en la Sierra de Guadarrama (Sistema Central; Sanz-Elorza *et al.*, 2003). Estos cambios en la distribución están asociados al incremento de las temperaturas y a cambios en el uso del suelo. Entre los cambios en el uso del suelo encontramos cambios en la presión ganadera o en la gestión del monte (p. ej. reducción de la quema de brezales para su conversión en pastos) que pueden favorecer o reducir la regeneración o el crecimiento de las especies arbóreas o arbustivas a distintas cotas altitudinales.

Se ha hecho un gran esfuerzo por intentar predecir los cambios en la distribución de las especies arbóreas bajo los futuros escenarios climáticos mediante el uso de técnicas de modelización, en concreto los denominados Modelos de Distribución de Especies (MDE). Los MDE, también denominados modelos de nicho o modelos bioclimáticos, son modelos correlacionales que asumen que el clima es el factor principal y dominante que determina la distribución espacial de un organismo. De esta manera, los MDE asumen que la distribución de las especies bajo las nuevas condiciones climáticas será un resultado de esta correlación y que la nueva distribución se ajustará a las nuevas condiciones climáticas (Ruiz-Benito *et al.*, 2013b). Los resultados de los MDE sugieren que las especies arbóreas y arbustivas verán fuertemente reducida su distribución potencial en la península ibérica de acuerdo con su elevada exposición al cambio climático (Felicísimo *et al.*, 2011; Benito-Garzón *et al.*, 2008). Sin embargo, las proyecciones de los MDE deben de tomarse con cautela debido a sus numerosas limitaciones. Hay que tener en cuenta que estos modelos analizan únicamente la exposición de las especies sin tener en cuenta su vulnerabilidad (sensibilidad y capacidad de adaptación). Aparte del clima, existen otros muchos factores, como la competencia, la capacidad de dispersión o los factores antrópicos, que pueden influenciar la distribución de una especie. Además, hay que tener en cuenta que los mapas de distribución actual se realizan con datos de presencia de la especie, extraídos usualmente de zonas donde anteriormente se conocía su existencia. Sin embargo, los datos de ausencia pocas veces se contrastan.

La necesidad de proyecciones cada vez más precisas sobre los cambios en la distribución de las especies ha conducido al desarrollo de MDE con un mayor realismo ecológico, que incluyen datos sobre la sensibilidad de las especies y su capacidad de adaptación. En un estudio reciente realizado con especies arbóreas de la península ibérica, la inclusión de información sobre la plasticidad fenotípica y la adaptación local de las diferentes poblaciones que conforman las especies demostró ser de gran importancia (Benito-Garzón *et al.*, 2011). Así, los modelos que incluían esta información mostraban reducciones menores del rango de distribución de las especies que aquellos que no la incluían. En otro estudio se demostró que es necesario incluir datos de las diferentes tasas demográficas de la especie objeto de estudio. De esta manera, a pesar de que el crecimiento de las especies arbóreas puede verse favorecido por un aumento del periodo de crecimiento y por el efecto fertilizador del incremento del CO₂ atmosférico, los límites de distribución sur de las especies arbóreas pueden verse limitados por tasas elevadas de mortalidad en especies poco tolerantes a la sequía (Benito-Garzón *et al.*, 2013). Por lo tanto, y con el

objetivo de mejorar las proyecciones sobre los cambios distribucionales, es necesario mejorar y ampliar la información sobre la distribución y ecología de especies arbóreas y arbustivas.

Composición y estructura de las comunidades

La composición y estructura de las comunidades puede verse alterada por los impactos del cambio climático, como puede ser el caso de los cambios en la distribución de las especies o en las tasas demográficas. Así, en bosques mixtos de pino silvestre y pino laricio (*Pinus nigra* Arnold), la peor respuesta del pino silvestre frente a condiciones de sequía, con una mayor disminución de su supervivencia, crecimiento y regeneración, puede provocar un cambio de dominancia hacia el pino laricio (Herrero *et al.*, 2013; Herrero & Zamora, 2014). En este sentido, la mayor capacidad de regeneración observada en especies arbustivas frente a las arbóreas bajo condiciones experimentales de sequía en ambientes mediterráneos (Matías *et al.*, 2012) puede acarrear una progresiva “matorralización” de la montaña mediterránea. En este caso, pasaríamos de una estructura de bosque a una de matorral con importantes implicaciones para el funcionamiento del ecosistema, como el reciclado de nutrientes y los procesos edáficos (Gallardo *et al.*, 2015).

Fenología

La fenología estudia los fenómenos biológicos que se presentan periódicamente acoplados a ritmos estacionales y que tienen relación con el clima y con el curso anual del tiempo atmosférico en un determinado lugar. Se han detectado cambios en la fenología de la foliación, caída de la hoja, floración y fructificación de varias especies arbóreas en el noreste de la península ibérica (Peñuelas & Filella, 2001; Peñuelas *et al.*, 2002). El adelanto en la foliación y el retraso de la caída de la hoja supone un alargamiento del periodo vegetativo para estas especies, que puede implicar cambios en el funcionamiento del ecosistema. En un futuro próximo podemos esperar cambios adicionales en la fenología de especies arbóreas y arbustivas que alteren el funcionamiento de los bosques y las interacciones bióticas con especies de animales.

Interacciones bióticas

El cambio climático puede alterar interacciones bióticas ya existentes o crear nuevas que pueden afectar negativamente a organismos y ecosistemas. Los cambios en la fenología tanto en especies vegetales como en animales pueden desacoplar interacciones bióticas del tipo planta-polinizador. En el caso de los insectos, cuya fisiología es altamente dependiente de la temperatura, el incremento de la temperatura puede alterar su fenología y distribución al acelerar los procesos larvarios y disminuir su mortalidad por las bajas temperaturas. En este contexto, la procesionaria del pino ha expandido su límite altitudinal en las montañas de Sierra Nevada (Granada, Andalucía) debido al incremento de las temperaturas, las cuales controlan la supervivencia de las larvas en invierno (Hódar *et al.*, 2004).

Esta expansión altitudinal ha dado lugar a una nueva interacción entre la procesionaria y el pino silvestre, que ahora sufre defoliaciones severas por parte de una especie con la que antes no interactuaba. Además, la procesionaria se ve favorecida por la alta homogeneidad estructural de las repoblaciones de pino silvestre en la zona, formada por árboles coetáneos y de tamaño similar, lo que facilita la capacidad de infestación de la plaga. Las defoliaciones masivas afectan al vigor de los árboles infestados disminuyendo su crecimiento e incluso causando la muerte de algunos individuos cuando las defoliaciones ocurren de manera reiterada (Hódar *et al.*, 2003; Hódar & Zamora, 2004). Por lo tanto, es necesario aumentar nuestro conocimiento sobre la fenología y distribución de las especies forestales para poder detectar el establecimiento o desacoplamiento de interacciones bióticas de importancia para el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas forestales ibéricos.

Ecosistemas, especies y poblaciones más expuestas y vulnerables

A la hora de diseñar estrategias y medidas de adaptación al cambio climático es fundamental identificar aquellos ecosistemas, especies y poblaciones más expuestas y vulnerables. A pesar de que tienen más posibilidades de migrar a zonas más favorables climáticamente, las poblaciones situadas en altitudes bajas y latitudes meridionales se encuentran entre las más expuestas al cambio climático tal y como indican los numerosos impactos registrados en especies arbóreas en estas zonas (Peñuelas *et al.* 2007; Galiano *et al.* 2010; Herrero *et al.*, 2013, Vilà-Cabrera *et al.*, 2013). De manera similar, las zonas de transición entre el clima eurosiberiano y el mediterráneo pueden resultar también muy vulnerables al cambio climático debido al futuro incremento de la aridez, donde las especies de origen eurosiberiano probablemente se vean más perjudicadas que las mediterráneas frente a las nuevas condiciones climáticas (Ruiz-Labourdette *et al.*, 2013), peligrando así la biodiversidad característica de las zonas de transición. Los bosques situados cerca de las cumbres de las montañas también se encuentran entre los más vulnerables, ya que las condiciones climáticas propias de estas zonas desaparecerán en un futuro cercano como resultado del incremento de las temperaturas. Además, hay que tener en cuenta que a medida que el cambio climático avance el área de distribución potencial de estas poblaciones irá disminuyendo.

Cabe destacar, que el largo ciclo vital de las especies arbóreas puede limitar la capacidad de estas de responder frente al cambio climático con procesos evolutivos de adaptación. Sin embargo, su alto potencial reproductivo podría compensar esta desventaja (Aitken *et al.*, 2008). Por último, existen muchas especies arbóreas de amplia distribución que poseen poblaciones aisladas alejadas de su distribución principal. Estas poblaciones relictas que han persistido durante largo tiempo en enclaves aislados con un clima adecuado, pueden ser altamente vulnerables al cambio climático por su elevada exposición, su bajo tamaño poblacional y su aislamiento. Sin embargo, suelen ser poblaciones con una alta diferenciación genética, de gran importancia para la conservación de la diversidad genética y el potencial evolutivo de las especies (Hampe & Petit, 2005).

Capacidad de adaptación de organismos y ecosistemas

La capacidad de adaptación es un componente clave de la vulnerabilidad, que puede favorecer una respuesta adecuada de las especies y sus poblaciones frente al cambio climático. La capacidad de adaptación depende de numerosos procesos, ya sean genéticos, fenotípicos o demográficos. Entre estos procesos destaca la adaptación local, que puede definirse como un proceso de diferenciación genética entre las diferentes poblaciones de una especie en respuesta a factores ambientales, en el que las poblaciones localmente adaptadas presentan una mayor eficacia reproductiva en su localidad de origen que otras poblaciones foráneas (Kawecki & Ebert, 2004). La adaptación local puede favorecer la persistencia de las especies frente al cambio climático cuando desarrollan rasgos adaptados a las variables climáticas que cambiarán en el futuro (p. ej. temperatura y precipitación). Sin embargo, una alta adaptación local puede ser contraproducente si el cambio en el clima es muy rápido y la especie es incapaz de colonizar nuevas zonas. Una alta diversidad genética dentro de una especie o población también puede ser beneficiosa frente al cambio climático, ya que los diferentes genotipos pueden responder de manera diferente al estrés climático, mostrando niveles diferentes de tolerancia. Así, el flujo genético entre poblaciones resulta vital para mantener la diversidad genética de especies y poblaciones, flujo que se ve dificultado por la fragmentación y destrucción de hábitats. Una alta plasticidad fenotípica (definida como la capacidad de un genotipo de expresar fenotipos distintos en diversos ambientes; Garland & Kelly, 2006), siempre que sea adaptativa, puede permitir a una especie sobrevivir a un amplio rango de condiciones ambientales. De esta manera, la plasticidad fenotípica puede amortiguar en parte los cambios ambientales a lo largo del ciclo de vida de un organismo, aumentando su tolerancia al estrés y favoreciendo la persistencia de las especies en los escenarios climáticos futuros. La plasticidad fenotípica puede suponer un mecanismo de gran relevancia en especies longevas, como los árboles, en los que los procesos evolutivos están limitados debido a su largo ciclo vital. Aparte del componente genético, la variación epigenética (definida como cambios heredables en la función génica que se producen sin un cambio en la secuencia del ADN y que son potencialmente reversibles) contribuye a la plasticidad fenotípica y al potencial adaptativo de los individuos y poblaciones (Guevara *et al.*, 2015).

Como hemos visto anteriormente, las sequías severas y las olas de calor pueden provocar procesos de decaimiento forestal en los ecosistemas forestales. Sin embargo, existen mecanismos de compensación demográfica que pueden estabilizar las poblaciones de las especies dominantes y dotarlas de resiliencia frente a eventos climáticos extremos (Lloret *et al.*, 2012). La resiliencia se puede definir como la capacidad de un organismo o sistema de recuperar su función y estructura después de una perturbación o cambio exógeno (p. ej. una sequía extrema), alcanzando de nuevo niveles de organización y función similares a los existentes antes de la perturbación (Holling, 1996). Así, los procesos que minimizan la mortalidad del arbolado (condiciones microclimáticas, tolerancia fisiológica, plasticidad y variabilidad fenotípica), aumentan el crecimiento de los supervivientes o maximizan la regeneración (mejores condiciones ambientales, disminución de la competencia y de las

interacciones antagonistas, aumento de la facilitación y de las interacciones mutualistas), suponen mecanismos de compensación demográfica (Lloret *et al.*, 2012). Sin embargo, el incremento de la aridez y las temperaturas y su interacción con otros factores, como plagas e incendios, puede conducir a traspasar los límites de tolerancia y resiliencia de las especies y provocar cambios rápidos en los ecosistemas forestales (p. ej. Allen & Breshears, 1998).

Estrategias y medidas de adaptación al cambio climático

La adaptación al cambio climático se define como la intervención humana que busca facilitar el ajuste de los sistemas naturales o humanos al clima actual o al futuro y a sus efectos (IPCC, 2014). La adaptación busca promover la resistencia (definida como la fuerza que ejerce un organismo o sistema en sentido opuesto al cambio provocado por una perturbación) y resiliencia de los ecosistemas forestales frente al cambio climático. Las medidas de adaptación deben diseñarse y aplicarse dentro de un marco de gestión adaptativa, evaluando constantemente la eficacia de las medidas aplicadas, permitiendo así la modificación de las estrategias de adaptación en un contexto de incertidumbre y cambio constante como el que representa el cambio climático. Además, la adaptación debe enmarcarse en un contexto de gestión sostenible, ya que uno de los objetivos de la adaptación es conservar la estructura y función de los ecosistemas para poder mantener el flujo de los servicios ecosistémicos que estos proveen a la sociedad. Los servicios ecosistémicos se definen como las contribuciones directas e indirectas de los ecosistemas al bienestar humano y pueden ser de abastecimiento (p.ej. madera), de regulación (p. ej. la regulación climática que ejercen los bosques a escala regional) y culturales (p. ej. ocio y disfrute estético de los paisajes; MEA, 2005). Por último, la adaptación tiene que considerarse dentro de una gestión anticipadora que tenga en cuenta los escenarios climáticos futuros a la hora de gestionar los bosques actuales.

A un nivel más operativo, tanto la ordenación forestal (la planificación de las actuaciones a desarrollar en un monte para alcanzar ciertos objetivos) como la selvicultura (aplicación práctica de técnicas de gestión y conservación forestal) permiten llevar a cabo actuaciones concretas para favorecer el ajuste de los ecosistemas forestales ibéricos al cambio climático (Rodríguez-Soalleiro *et al.*, 2009; Serrada *et al.*, 2011). En la Tabla 1 se resumen algunas de las estrategias de adaptación que pueden llevarse a cabo en los bosques ibéricos mediante actuaciones concretas. Como hemos visto, los bosques con una alta densidad de pies y una baja heterogeneidad estructural son especialmente vulnerables a procesos de decaimiento forestal y a plagas y patógenos en condiciones de sequía. En este contexto, es recomendable realizar claras y aclareos para reducir la densidad de los bosques en zonas muy expuestas a las sequías y las olas de calor (Sohn *et al.*, 2016a, b). La reducción de la densidad de pies conlleva una reducción de la competencia por los recursos, favoreciendo un aumento del vigor de los individuos. Además, estos aclareos se pueden realizar promoviendo la diversidad estructural y biológica de los bosques, respetando los individuos más viejos y otras especies arbóreas y arbustivas presentes en la masa. Una mayor diver-

Estrategias de adaptación	Objetivos	Actuaciones a realizar
Reducción de la densidad arbórea	Reducción de la competencia interindividual por los recursos	Aclareos
Favorecer la heterogeneidad estructural	Favorecer distintas respuestas frente a perturbaciones a nivel de paisaje	Aclareos a pequeña escala
Favorecer la diversidad de especies	Favorecer distintas respuestas frente a perturbaciones a nivel de comunidad	Claras selectivas Plantaciones o siembras
Aumentar el número de árboles grandes y viejos	Aumentar la resistencia frente a sequías y olas de calor	Claras selectivas Alargar los turnos de corta
Favorecer la cobertura de matorral	Promover procesos de facilitación para el reclutamiento de especies arbóreas	Claras selectivas Plantaciones o siembras
Favorecer la diversidad genética	Favorecer distintas respuestas frente a perturbaciones a nivel de especie	Plantaciones o siembras Corredores ecológicos Migración asistida

Tabla 1.- Varios ejemplos de estrategias de adaptación al cambio climático con sus objetivos asociados y las actuaciones concretas a realizar. Nótese que cada estrategia puede llevarse a cabo mediante diferentes actuaciones.

Table 1.- Several examples of climate change adaptation strategies with their associated objectives and specific actions to be taken. Note that each strategy can be carried out through a number of different actions.

idad de especies puede favorecer la capacidad de resistencia y resiliencia forestal, debido a que muchas especies responden de manera diferente frente al estrés climático y además pueden presentar diferencias en el uso de los recursos (de Dios-García *et al.*, 2015; Sánchez-Pinillos *et al.*, 2016; del Río *et al.*, 2017). De manera similar, una mayor diversidad de genotipos de una misma especie con distinta tolerancia al estrés climático puede favorecer la resistencia y la resiliencia del bosque.

La intensidad de los aclareos dependerá de cada caso particular, considerando siempre que los aclareos fuertes pueden afectar a la estabilidad de la masa frente a vientos fuertes y tormentas o alterar el microclima del bosque (lo que supone un estrés hídrico para el arbolado en la época estival). Otra alternativa es realizar aclareos a pequeña escala para fomentar la heterogeneidad estructural a escala de paisaje, dando como resultado bosques formados de rodales con distinta densidad arbórea, tamaño y edad que responderán de manera diferente frente a las perturbaciones. Los bosques con una mayor heteroge-

neidad estructural se consideran más resistentes frente a las perturbaciones (p. ej. Martín-Alcón *et al.*, 2010). También es posible que se puedan considerar casos de no intervención dependiendo de los medios disponibles, los cuáles pueden permitir observar la dinámica interna o “natural” de los bosques en condiciones de ausencia de manejo. Por lo tanto, la selección de la densidad de una masa forestal es uno de los principales retos en la adaptación de los bosques al cambio climático. Así, el conflicto entre la producción de biomasa y la escasez de agua es uno de los compromisos más evidentes en la gestión forestal orientada a la adaptación.

También es importante tener en cuenta que los árboles más jóvenes son los más vulnerables a la sequía (Madrigal-González & Zavala, 2014), con lo que un alargamiento de los turnos o de las dimensiones mínimas de corta puede favorecer bosques con árboles de edad más avanzada y, por tanto, más resistentes al cambio climático. Además, los turnos largos son adecuados para la producción de madera de calidad y promueven la abundancia de árboles viejos, los cuales son estructuras de gran importancia para la biodiversidad de los bosques. Por el contrario, el acortamiento de un turno de corta podría ser apropiado cuando hay indicios de decaimiento o se quiere promover la colonización por parte de otra especie más xerófila.

Las interacciones entre especies es otro aspecto a considerar en la gestión forestal para la adaptación. El signo de las interacciones entre individuos de la misma o de diferente especie puede cambiar a lo largo de gradientes climáticos, modificando las condiciones de regeneración de una especie, lo que desaconseja la aplicación de criterios generales. Así, las interacciones de facilitación entre individuos de la misma o de diferente especie pueden favorecer la regeneración forestal en zonas donde ésta se encuentre limitada por condiciones de aridez o por herbívoros (Gómez-Aparicio *et al.*, 2004). Esto requiere adaptar la cobertura de las diferentes especies (p. ej. fomentar la cobertura de especies arbustivas que actúan como facilitadoras de especies arbóreas) a las condiciones microclimáticas (p. ej. solana o umbría).

El traslado de material de reproducción, juveniles o individuos adultos dentro, al margen y fuera de la distribución geográfica de las especies con el objetivo de anticiparse al futuro cambio climático se denomina migración asistida (Richardson *et al.*, 2009; Pedlar *et al.*, 2012). El uso de la migración asistida como medida de adaptación es objeto de debate y no existe un consenso en la comunidad científica sobre su utilización (IUCN/SSC, 2013). Las poblaciones locales suelen ser las mejor adaptadas a las condiciones ambientales de su zona y pueden no soportar bien las condiciones de otras áreas geográficas, tal y como han demostrado en numerosas ocasiones los ensayos de procedencia. Además, la migración asistida puede acarrear invasiones biológicas, contaminación genética de las poblaciones receptoras, daños en la manipulación de las poblaciones a trasladar y posibles alteraciones de los servicios ecosistémicos (Richardson *et al.*, 2009; Pedlar *et al.*, 2012; IUCN/SSC, 2013). Debido a estos problemas, resulta necesario tener en cuenta la vulnerabilidad y exposición de las especies y la eficacia de posibles medidas de adaptación antes de considerar la migración asistida.

La colaboración entre gestores y científicos puede favorecer en gran medida la correcta aplicación de las medidas de adaptación (Zamora & Bonet, 2015; Carreira *et al.*, 2015). La transferencia de los conocimientos científicos a la gestión puede aumentar la eficacia de las medidas de adaptación. Sin embargo, la colaboración entre gestores y científicos debe de ser bidireccional, con los gestores involucrados en las evaluaciones de impactos, exposición y vulnerabilidad, y los científicos incorporando la información obtenida de los resultados de la gestión en sus investigaciones y transfiriendo el conocimiento obtenido en investigación para medidas de adaptación (Zamora & Bonet, 2015; Carreira *et al.*, 2015). Es necesario crear contextos administrativos que permitan el apoyo financiero a programas de investigación mixtos donde puedan confluír gestores, técnicos y científicos. Los espacios protegidos pueden constituirse en laboratorios experimentales que fomenten la colaboración entre estos dos colectivos, ya que suelen disponer de equipos de gestores y mayores medios económicos que el resto del territorio.

Para finalizar, comentar otros aspectos importantes para la aplicación de medidas de adaptación:

- Considerar conjuntamente todos los motores del cambio global: cambio climático, cambios de uso del suelo, expansión de especies invasoras, deposiciones de nitrógeno, etc.
- Empleo de múltiples herramientas: experimentación, seguimiento de actuaciones, modelos estadísticos, herramientas de toma de decisiones y guías de buenas prácticas.
- Activar programas de divulgación, sensibilización y formación en todos los actores implicados en la gestión y conservación de los ecosistemas, así como para la sociedad en general.
- La financiación como un aspecto clave en el diseño y aplicación de estrategias de adaptación, ya que la gestión adaptativa exige un seguimiento constante de las medidas de adaptación aplicadas.
- La custodia del territorio como un instrumento para fomentar el papel de los agentes privados en la implementación de medidas de adaptación.
- La certificación forestal para favorecer la implementación de medidas específicas de adaptación en los bosques ibéricos.

Agradecimientos

El presente estudio ha sido financiado por una beca postdoctoral del Gobierno Vasco a AH (Programa de Perfeccionamiento de Personal Investigador Doctor: POS-2014-1-88, POS-2015-2-0025 y POS-2016-2-0044) y por la financiación del Gobierno Vasco al grupo de investigación FisioclimaCO2 (IT1022-16).

Bibliografía

- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T., Curtis-McLane, S. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evol. Appl.* 1: 95-111.
- Allen, C.D., Breshears, D.D. 1998. Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: Rapid landscape response to climate variation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95: 14839-14842.
- Aranda, I. 2015. Vulnerabilidad en la respuesta funcional de *Fagus sylvatica* L. ante un escenario de incremento en la intensificación y recurrencia de los periodos secos. En: *Impactos, Vulnerabilidades y Adaptación de los Bosques y la Biodiversidad de España frente al cambio climático*. A. Herrero, M.A. Zavala (Ed): 199-206 Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.
- Arrechea, E. 2015. Los efectos de las intervenciones selvícolas en las masas de monte bajo de *Quercus pirenaica* en los montes públicos de la Sierra del Moncayo. En: *Impactos, Vulnerabilidades y Adaptación de los Bosques y la Biodiversidad de España frente al cambio climático*. A. Herrero, M.A. Zavala (Ed): 535-542. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.
- Benito-Garzón, M., de Dios, R.S., Ollero, H.S. 2008. Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Appl. Veg. Sci.* 11: 169-178.
- Benito-Garzón, M., Alía, R., Robson, T.M., Zavala, M.A. 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20: 766-778.
- Benito-Garzón, M., Ruiz-Benito, P., Zavala, M.A. 2013. Inter-specific differences in tree growth and mortality responses to climate determine potential species distribution limits in Iberian forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22: 1141-1151.
- Camarero, J.J., Lloret, F., Corcuera, L., Gil-Pelegrín, E. 2004. Cambio global y decaimiento del bosque. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Segunda edición*. F. Valladares (Ed.): 397-424. Ministerio de Medio Ambiente, Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Madrid.
- Camarero, J.J., Bigler, C., Linares, J.C., Gil-Pelegrín, E. 2011. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *For. Ecol. Manag.* 262: 759-769.
- 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. *J. Ecol.* 103: 44-57.
- Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sanchez, G., Penuelas, J. 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108: 1474-1478.
- Carreira, J.A., Viñeña, B., Linares, J.C., Blanes, M.C., Lechuga, V., Merino, J., Carraro, V., Taiqüi, L., Haro, R., López-Quintanilla, J.B. 2015. Experiencias de manejo adaptativo derivadas de la retroalimentación investigación-gestión en los Pinsapares andaluces. En: *Impactos, Vulnerabilidades y Adaptación de los Bosques y la Biodiversidad de España frente al cambio climático*.

- A. Herrero, M.A. Zavala (Ed): 521-534 Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.
- **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. *J. Ecol.* 92: 266–277.
 - **Dawson, T.P., Jackson, S.T., House, J.I., Prentice, I.C., Mace, G.M.** 2011. Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate. *Science* 332: 53-58.
 - **De Dios-García, J., Pardos, M., Calama, R.** 2015. Interannual variability in competitive effects in mixed and monospecific forests of Mediterranean stone pine. *For. Ecol. Manag.* 358: 230-239.
 - **Del Río, M., Pretzsch, H., Ruíz-Peinado, R., Ampoorter, E., Annighöfer, P., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D.I., Heym, M., Hurt, V., Kurylyak, V., Löf, M., Lombardi, F., Madrickiene, E., Matović, B., Mohren, F., Motta, R., den Ouden, J., Pach, M., Ponette, Q., Schütze, G., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Stojanović D., Svoboda, M., Zlatanov, T.M., Bravo-Oviedo, A.,** 2017. Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris*-*Fagus sylvatica* mixtures across Europe. *J. Ecol.* 105: 1032-1043
 - **Duarte, C.M., Alonso, S., Benito, G., Dachs, J., Montes, C., Pardo, M., Ríos, A.F., Simó, R., Valladares, F.** 2006. *Cambio Global. Impacto de la actividad humana sobre el sistema Tierra*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid.
 - **Felicísimo, A.M., Muñoz, J., Villalba, C.J., Mateo, R.G.** 2011. *Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático de la biodiversidad española. 1. Flora y Vegetación*. MAGRAMA. Madrid.
 - **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: 978–991.
 - **Gallardo, A., Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F.T.** 2015. Vulnerabilidad de los ciclos de nutrientes y los procesos del suelo frente a los principales impactos del cambio climático. En: *Impactos, Vulnerabilidades y Adaptación de los Bosques y la Biodiversidad de España frente al cambio climático*. A. Herrero, M.A.(Ed): 353-360. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.
 - **Garland, T., Kelly, S.A.** 2006. Phenotypic plasticity and experimental evolution. *J. Evol. Biol.* 209: 2344-2361.
 - **Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J., Baraza, E.** 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecol. Appl.* 14: 1128-1138
 - **Guevara, M.A., Díaz-Sala, C., Cervera, M.T.** 2015. Regulación epigenética de la respuesta adaptativa de las especies vegetales. En: *Impactos, Vulnerabilidades y Adaptación de los Bosques y la Biodiversidad de España frente al cambio climático*. A. Herrero, M.A. Zavala (Ed): 361-368. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.

- **Hampe, A., Petit, R.J.** 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecol. Lett.* 8: 461–467.
- **Hartley, I.P., Armstrong, A.F., Murthyw, R., Barron-Gafford, G., Ineson, P., Atkin, O.K.** 2006. The dependence of respiration on photosynthetic substrate supply and temperature: integrating leaf, soil and ecosystem measurements. *Glob. Chang. Biol.* 12: 1954–1968.
- **Herrero, A., Castro, J., Zamora, R., Delgado-Huertas, A., Querejeta, J.I.** 2013. Growth and stable isotope signals associated with drought-related mortality in saplings of two coexisting pine species. *Oecologia* 173: 1613-1624.
- **Herrero, A., Zamora, R.** 2014. Plant Responses to Extreme Climatic Events: A Field Test of Resilience Capacity at the Southern Range Edge. *Plos one* 9.
- **Hódar, J.A., Castro, J., Zamora, R.** 2003. Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biol. Cons.* 110:123-129
- **Hódar, J.A., Zamora, R.** 2004. Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodivers. Conserv.* 13: 493–500.
- **Hódar, J.A., Zamora, R., Peñuelas, J.** 2004. El efecto del cambio global en las interacciones planta-animal. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Segunda edición.* F.Valladares (Ed.): 461-478. Ministerio de Medio Ambiente, Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Madrid.
- **Holling, C.S.** 1996. Engineering resilience versus ecological resilience. En: *Engineering within ecological constraints.* Schulze, P. (Ed.): 31-44. National Academy. Washington.
- **IPCC.** 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P.M. (eds.)]. Cambridge University Press. Cambridge y Nueva York.
- **IPCC.** 2014. *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Barros, V.R., Field, C.B., Dokken, D.J., Mastrandrea, M.D., Mach, K.J., 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.)]. Cambridge University Press. Cambridge y Nueva York.
- **IUCN/SSC.** 2013. *Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations.* IUCN Species Survival Commission. Gland.
- **Jentsch, A., Beierkuhnlein, C.** 2008. Research frontiers in climate change: Effects of extreme meteorological events on ecosystems. *Comptes Rendus Geosci.* 340: 621–628.
- **Kawecki, T.J., Ebert, D.** 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecol. Lett.* 7:1225-1241.
- **Linares, J.C., Camarero, J.J., Carreira, J.A.** 2009. Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 18: 485–497.

- **Linares J.C., Camarero J.J., Carreira J.A.** 2010. Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *J. Ecol.* 98:592-603.
- **Linares, J.C., Tíscar, P.A.** 2011a. Buffered climate change effects in a Mediterranean pine species: range limit implications from a tree-ring study. *Oecologia* 167:847-859.
- **Linares, J.C., Tíscar, P.A.** 2011b. Climate change impacts and vulnerability of the southern populations of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *Tree Physiol.* 30:795-806.
- **Linares, J.C., Camarero, J.J.** 2012a. From pattern to process: linking intrinsic water-use efficiency to drought-induced forest decline. *Glob. Change Biol.* 18:1000-1015.
- **Linares, J.C., Camarero, J.J.** 2012b. Growth patterns and sensitivity to climate predict silver fir decline in the Spanish Pyrenees. *Eur. J. For. Res.* 131: 1001-1012.
- **Lloret, F., Escudero, A., Iriondo, J.M., Martínez-Vilalta, J., Valladares, F.** 2012. Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes. *Glob. Change Biol.* 18: 797-805.
- **Madrigal, A.** 1998. Problemática de la ordenación de masas artificiales en España. *Cuad. Soc. Esp. Cien. For.* 6:13-20.
- **Madrigal-González, J., Zavala, M.A.** 2014. Competition and tree age modulated last century pine growth responses to high frequency of dry years in a water limited forest ecosystem. *Agric. For. Meteorol.* 192-193: 18-26.
- **Martín-Alcón, S., González-Olabarria, J.R., Coll, L.,** 2010. Wind and snow damage in the Pyrenees pine forests: effect of stand attributes and location. *Silva Fenn.* 44: 399-410.
- **Martínez-Vilalta, J., Piñol, J.** 2002. Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *For. Ecol. Manage.* 161: 247-256.
- **Matías, L.** 2012. Cambios en los límites de distribución de especies arbóreas como consecuencia de las variaciones climáticas. *Ecosistemas* 21: 91-96.
- **Matías, L., Jump, A.S.** 2012. Interactions between growth, demography and biotic interactions in determining species range limits in a warming world: The case of *Pinus sylvestris*. *For. Ecol. Manage.* 282: 10-22.
- **Matías, L., Zamora, R., Castro, J.** 2012. Sporadic rainy events are more critical than increasing of drought intensity for woody species recruitment in a Mediterranean community. *Oecologia* 169: 833-844.
- **McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., Yezpez, E.A.** 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol.* 178: 719-739.
- **McDowell, N.G., Beerling, D.J., Breshears, D.D., Fisher, R.A., Raffa, K.F., Stitt, M.** 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends Ecol. Evol.* 26: 523-532.
- **MEA (Millennium Ecosystem Assessment).** 2005. *Ecosystem and human wellbeing: biodiversity synthesis*. Island Press. Washington DC.

- **Mendoza, I., Gomez-Aparicio, L., Zamora, R., Matias, L.** 2009. Recruitment limitation of forest communities in a degraded Mediterranean landscape. *J. Veg. Sci.* 20, 367–376.
- **Mestre, I., Casado, M.J., Rodríguez, J.** 2015. Proyecciones de cambio climático sobre España. Capítulo XX. En: *Impactos, Vulnerabilidades y Adaptación de los Bosques y la Biodiversidad de España frente al cambio climático*. A. Herrero, M.A. Zavala (Ed): 87-98. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.
- **Morata, A.** 2014. *Guía de escenarios regionalizados de cambio climático sobre España a partir de los resultados del IPCC-AR4*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente y Agencia Estatal de Meteorología. Madrid.
- **Moreno-Gutiérrez, C., Barbera, G.G., Nicolás, E., De Luis, M., Castillo, V.M., Martínez-Fernández, F., Querejeta, J.I.** 2011. Leaf delta 18O of remaining trees is affected by thinning intensity in a semiarid pine forest. *Plant Cell Environ.* 34: 1009–1019.
- **Navarro-Cerrillo, R.M., Varo, M.A., Lanjeri, S. Hernández-Clemente, R.** 2007. Cartografía de defoliación en los pinares de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y pino salgareño (*Pinus nigra* Arnold) en la Sierra de los Filabres. *Ecosistemas* 16: 163-171.
- **Pedlar, J.H., McKenney, D.W., Aubin, I., Beardmore, T., Beaulieu, J., Iverson, L., O'Neill, G.A., Winder, R.S., Ste-Marie, C.** 2012. Placing Forestry in the Assisted Migration Debate. *Bioscience* 62: 835–842.
- **Peñuelas, J., Filella, I.** 2001. Phenology - Responses to a warming world. *Science* 294: 793-795.
- **Peñuelas, J., Filella, I., Comas, P.** 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Glob. Chang. Biol.* 8: 531-544.
- **Peñuelas, J., Boada, M.** 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Glob. Chang. Biol.* 9: 131–140.
- **Peñuelas, J., Ogaya, R., Boada, M., Jump, A.S.** 2007. Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography* 30: 829-837
- **Richardson, D.M., Hellmann, J.J., McLachlan, J.S., Sax, D.F., Schwartz, M.W., Gonzalez, P., Brennan, E.J., Camacho, A., Root, T.L., Sala, O.E., Schneider, S.H., Ashe, D.M., Clark, J.R., Early, R., Etterson, J.R., Fielder, E.D., Gill, J.L., Minter, B.A., Polasky, S., Safford, H.D., Thompson, A.R., Vellend, M.** 2009. Multidimensional evaluation of managed relocation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106: 9721–9724.
- **Rodríguez-Soalleiro, R., Calama, R., García-Güemes, C., Cámara, A.** 2009. *Expected Climate Change and Options for European Silviculture. Country report. SPAIN*. Cost Action FP-0703 ECHOES.
- **Ruiz-Benito, P., Lines, E.R., Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A., Coomes, D.A.** 2013a. Patterns and drivers of tree mortality in Iberian forests: climatic effects are modified by competition. *Plos One* 8: e56843.
- **Ruiz-Benito, P., Herrero, A., Zavala, M.A.** 2013b. Vulnerabilidad de los bosques Ibéricos frente al Cambio Climático: evaluación mediante modelos. *Ecosistemas* 22: 21–28.

- **Sánchez-Pinillos, M., Coll, L., de Cáceres, M., Ameztegui, A.** 2016. Assessing the persistence capacity of communities facing natural disturbances on the basis of species response traits. *Ecol. Indic.* 66:76-85.
- **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. *For. Ecol. Manage.* 271:158-169.
- **Sanz-Elorza, M., Dana, E.D., Gonzalez, A., Sobrino, E.** 2003. Changes in the high-mountain vegetation of the central Iberian peninsula as a probable sign of global warming. *Ann. Bot.* 92: 273-280.
- **Serrada, R., Aroca, M.J., Roig, S., Bravo, A., Gómez, V.** 2011. *Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático en el sector forestal.* MAGRAMA. Madrid.
- **Sohn, J.A., Hartig, F., Kohler, M., Huss, J., Bauhus, J.** 2016a. Heavy and frequent thinning promotes drought adaptation in *Pinus sylvestris* forests. *Ecol. Appl.* 26: 2190-2205.
- **Sohn, J.A., Saha, S., Bauhus, J.** 2016b. Potential of forest thinning to mitigate drought stress: A meta-analysis. *For. Ecol. Manage.* 380: 261-273.
- **Vilá-Cabrera, A., Martínez-Vilalta, J., Vayreda, J., Retana, J.** 2011. Structural and climatic determinants of demographic rates of Scots pine forests across the Iberian Peninsula. *Ecol. Appl.* 21: 1162-1172.
- **Vilá-Cabrera, A., Martínez-Vilalta, J., Galiano, L., Retana, J.** 2013. Patterns of Forest Decline and Regeneration Across Scots Pine Populations. *Ecosystems* 16: 323-335.
- **Zamora, R.J., Bonet, F.J.** 2015. Experiencias en la transferencia científico-gestor en el Parque Nacional de Sierra Nevada, en el marco del proyecto de seguimiento de Cambio Global. En: *Impactos, Vulnerabilidades y Adaptación de los Bosques y la Biodiversidad de España frente al cambio climático.* A. Herrero, A., M.A. Zavala (Ed): 513-520. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Madrid.

- Fecha de recepción/Date of reception: 07/11/2017

- Fecha de aceptación/Date of acceptance: 16/12/2017

Editores asociados/Associate editors: Cristina Herrero y Ricardo Ibáñez