



L. Matías^{1,2*}, R. Zamora², J. Castro²

¹*Biological and Environmental Sciences, School of Natural Sciences. University of Stirling. FK9 4LA, Stirling, United Kingdom*

²*Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. Av. Fuentenueva SN. 18071, Granada*

**Correo electrónico: lmatias@ugr.es*

15

Efectos de la variación en el régimen de precipitación sobre la regeneración del bosque montano mediterráneo

Resultados clave

- Los veranos lluviosos representan un evento crucial para el reclutamiento, incrementando tanto la supervivencia como el crecimiento de plántulas de especies leñosas
- La abundancia y diversidad del banco de reclutas presenta una elevada dependencia de los eventos climáticos extremos, tanto de veranos especialmente secos como tormentosos.
- Las diferentes respuestas entre las especies y grupos funcionales a los escenarios climáticos implican un reclutamiento diferencial, lo que provocará una alteración en la composición, dominancia, y diversidad de la comunidad.
- El impacto del cambio climático en la diversidad y en la dinámica de las comunidades vegetales de las montañas mediterráneas dependerá no sólo del aumento de la aridez, sino del balance entre veranos secos y lluviosos.

Contexto

La variabilidad climática es una característica común de los ecosistemas a lo largo de todo el planeta (Henderson-Sellers & Robinson 1991). Una de las fuentes de variación más importante es el patrón temporal de precipitación, que puede variar enormemente a escala intra- o inter-anual. Bajo un escenario de cambio climático, se espera un aumento de la frecuencia de años secos para muchas regiones del planeta durante las próximas décadas, así como una disminución de los años muy húmedos (IPCC 2013). Sin embargo, a pesar de estas tendencias generales, también se espera un aumento en la variabilidad de las precipitaciones, por lo que aún

podrían persistir algunos veranos excepcionalmente lluviosos dentro de este contexto general de aridez (Figura 1, Rodrigo 2002, Christensen et al. 2007). Por tanto, es especialmente relevante conocer la importancia tanto de los eventos de sequía como de los veranos lluviosos para entender las posibles consecuencias de su alteración para el funcionamiento de los ecosistemas.

Bajo este escenario de cambio climático, se espera que las regiones áridas, semiáridas y mediterráneas se encuentren entre las más afectadas por las alteraciones en el régimen de precipitación (Christensen et al. 2007, Giorgi & Lionello 2008). La región mediterránea es una zona de transición entre el clima del norte de África y el clima templado y húmedo de Centroeuropa, viéndose afectado por las interacciones entre las los procesos climáticos en latitudes medias con las latitudes tropicales (Giorgi & Lionello 2008). Debido a estas características, incluso pequeños cambios en los patrones generales de circulación atmosférica (como por ejemplo cambios en la localización de células de alta presión subtropicales o de las tormentas centroeuropeas) pueden conllevar cambios sustanciales en el clima del Mediterráneo, lo que ha llevado a identificarlo como uno de los “puntos calientes” en las predicciones de cambio climático (Giorgi 2006).

Las montañas mediterráneas albergan una gran diversidad de especies con distinto origen biogeográfico, encontrando tanto especies con un origen propiamente mediterráneo, como otras de origen templado, boreal o alpino que quedaron acantonadas en estas montañas tras los sucesivos procesos migratorios durante los periodos glaciares e interglaciares (Blanca et al. 1998, Médail & Diadema 2009). Es por ello que las distintas especies que conforman las comunidades de leñosas de los bosques montanos mediterráneos tienen distinta sensibilidad a los cambios previstos en el clima, y por tanto se espera que respondan a ellos de forma diferencial. En consecuencia,

Figura 1

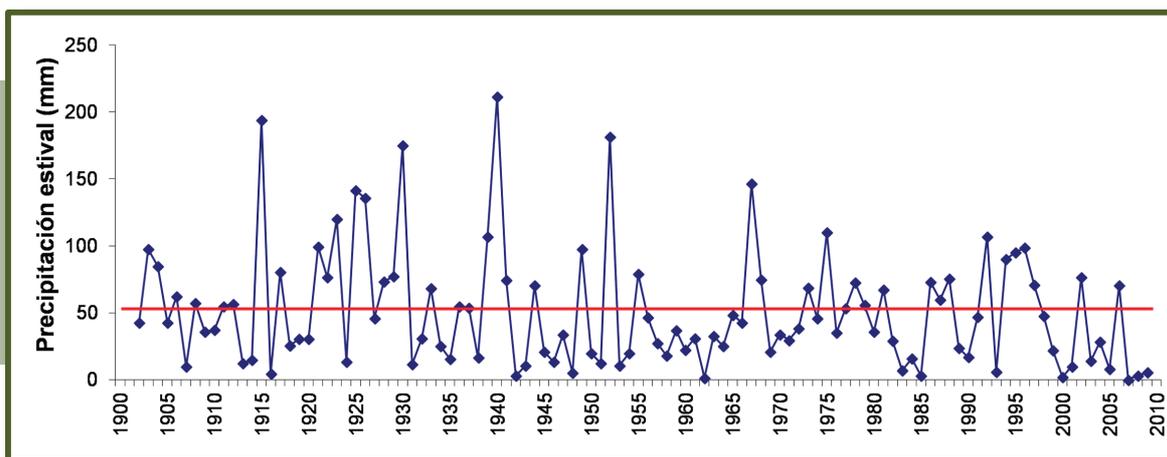


Figura 1. Precipitación durante los meses de verano (Junio-Agosto) durante el período 1902-2009. Los datos de 1902-1990 están extrapolados a partir la estación meteorológica de La Cartuja (Granada, $R^2 = 0,75$, $P < 0,0001$). El promedio de precipitación está indicado por la línea roja. Algunos veranos (como 1915, 1930, 1940, 1952 o 1967) están muy por encima de la media, y son los que se usaron como referencia para la simulación de los veranos lluviosos.

Fuente: Elaborado a partir de Matías et al. (2011c) supporting information.

la estructura de las comunidades vegetales podría verse profundamente alterada en respuesta al cambio en las condiciones climáticas, al estar unas determinadas especies favorecidas por las nuevas condiciones con respecto a otras (Peñuelas & Boada 2003, Lloret et al. 2009).

El establecimiento de plántulas y juveniles es la fase más crítica en el ciclo de vida de las plantas. Los primeros estadios del desarrollo son enormemente sensibles a las condiciones ambientales debido a su limitado sistema radicular y menor resistencia en comparación con los adultos (Fenner 1992, Houle 1994, Lloret et al. 2009, Herrero et al. 2013), lo que les hace responder de una forma más rápida a las variaciones climáticas. Debido a que los eventos de mortalidad en adultos ocurren frecuentemente de forma repentina en cortos espacios de tiempo (Bigler et al. 2006, Allen et al. 2010), el regenerado forestal puede ser usado como un indicador de la futura composición y abundancia de la comunidad (Lewis-Smith 1994, Allen & Breshears 1998, Kullman 2002). Por tanto, el análisis de la dinámica de reclutamiento de la comunidad y su respuesta a los factores de cambio climático es esencial para comprender el reemplazamiento y la futura composición de los bosques de la montaña mediterránea.

En este informe compilamos los resultados de un estudio bajo condiciones naturales en el que se simularon tres escenarios diferentes de precipitación posibles durante las próximas décadas (régimen de precipitación actual, veranos más secos, y veranos excepcionalmente lluviosos) bajo los hábitats dominantes de las montañas mediterráneas (bajo arbolado, bajo matorrales, y claros entre la vegetación). Analizamos las respuestas del banco de reclutas en términos de abundancia y diversidad, así como la respuesta específica de las especies más representativas de los diferentes grupos funcionales a las variaciones en la precipitación.

Resultados y discusión

Los cambios en el patrón de precipitación pueden inducir alteraciones en la disponibilidad de recursos a diferentes niveles, determinando una serie de respuestas en la comunidad vegetal, y afectando en última instancia la dinámica y funcionamiento del ecosistema. Además, estos cambios pueden interactuar de forma sinérgica con otros motores del cambio global como son los cambios en el uso del suelo, por lo que en este trabajo usamos distintos tipos de hábitat como indicadores de estos cambios de uso. A continuación detallamos cómo responden las distintas especies leñosas de forma individual a las variaciones ambientales en los diferentes hábitats representativos de las montañas mediterráneas y sus implicaciones a nivel de comunidad.

Efectos a nivel individual

Emergencia

Los cambios en el patrón de precipitación afectaron a la emergencia de plántulas naturales (Matías et al. 2011a). Hubo mayores valores de emergencia en el escenario más húmedo para la mayoría de los años de estudio pero, por el contrario, no hubo reducción de la emergencia en el escenario más seco (Figura 2a). Esto enfatiza, por un lado, la importancia de veranos excepcionalmente húmedos para promover la regeneración, ya que un mayor banco de plántulas emergidas incrementa las probabilidades de reclutamiento, y por otro lado que la emergencia de plántulas en las comunidades mediterráneas no parece particularmente sensible al incremento de aridez que se prevé bajo los escenarios de cambio climático. Esto posiblemente se deba al hecho de que el periodo de germinación se inicia a principios de la primavera, cuando la humedad en las capas superficiales del suelo es aún alta. Por otra parte, la estructura del hábitat tuvo un fuerte efecto sobre la emergencia de plántulas, que se concentraron sobre todo bajo los matorrales (Figura 2b). Estos resultados pueden ser explicados tanto por las diferencias en llegada de semillas, ya que los matorrales productores de fruto carnoso atraen a

Figura 2

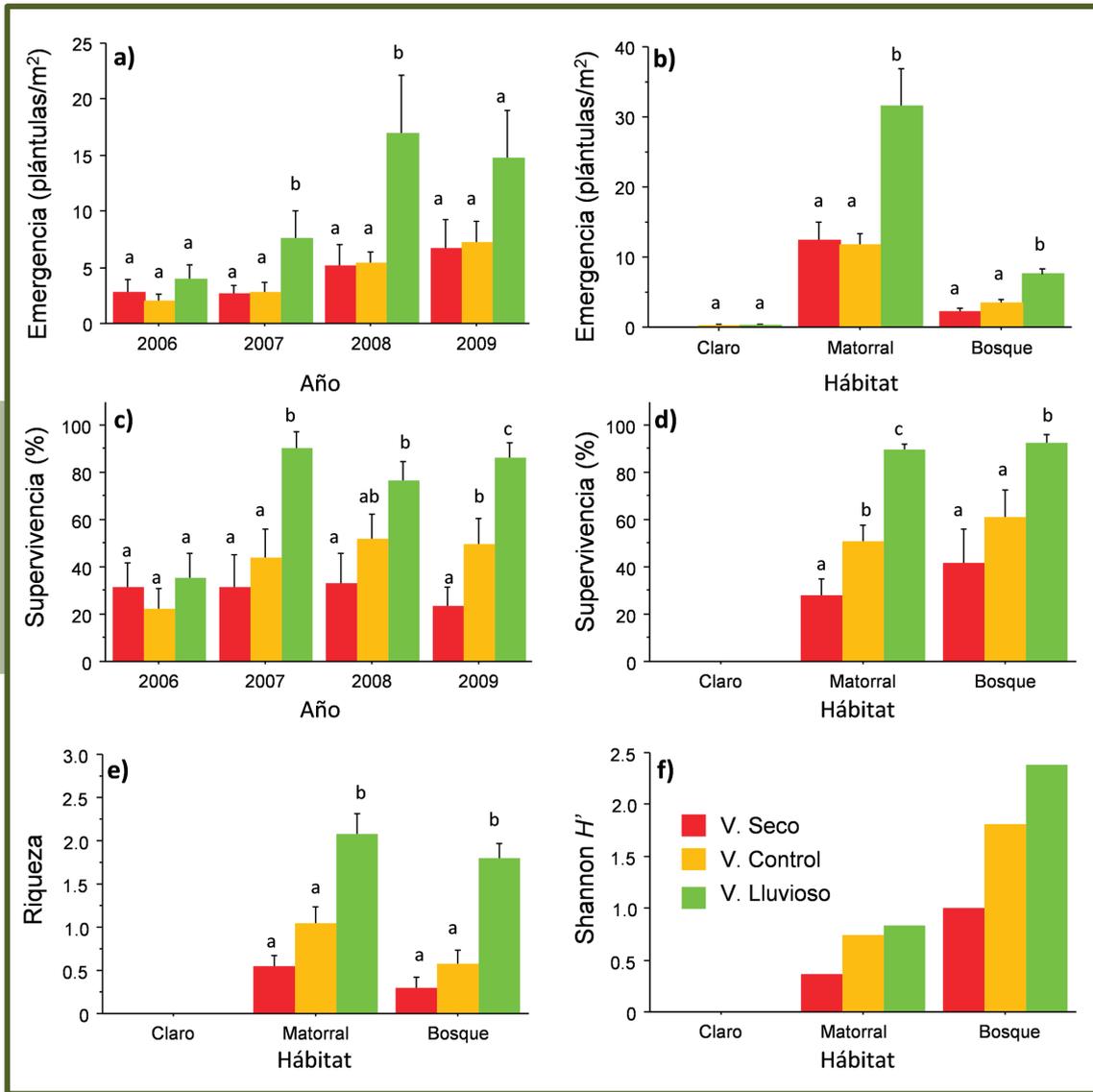


Figura 2. Abundancia y diversidad de plántulas naturales bajo los diferentes escenarios climáticos (verano más seco, lluvioso y control) en los distintos tipos de hábitat. a) Abundancia de plántulas emergidas en los distintos años de estudio (2006: valores previos a los tratamientos experimentales; 2007-2009: simulaciones climáticas); b) promedio de emergencia en los distintos hábitats (2007-2009); c) promedio (en %) de plántulas supervivientes tras el primer verano (2006: valores previos; 2007-2009: simulaciones climáticas); d) supervivencia promedio en los distintos hábitats (2007-2009); e) riqueza de especies establecidas; f) índice de diversidad H' de Shannon del banco de reclutas establecido. Distintas letras indican diferencias entre escenarios climáticos dentro de cada tipo de hábitat o año según un test post-hoc de Bonferroni-Dunn.

Fuente: Modificado de Matías et al. (2011a).

las aves dispersoras (Mendoza et al. 2009), como por las condiciones microambientales favorables para la germinación debido al aumento de humedad del suelo bajo su copa y a la protección frente pisoteo y herbívoros. La baja emergencia de plántulas naturales registrada en claros pone de manifiesto el importante efecto que la deforestación puede tener sobre el reclutamiento, al reducirse la llegada de semillas y perderse la protección de la vegetación sobre las plántulas. En consecuencia, el efecto que pueda tener las variaciones climáticas sobre el regenerado se manifestarán fundamentalmente en la fase de plántula y estarán inicialmente condicionadas por la estructura del hábitat.

Supervivencia

La supervivencia, tanto de plántulas naturales como las provenientes de siembras experimentales, estuvo fuertemente condicionada por el hábitat, siendo mayor en lugares con cierto sombreado que en zonas

expuestas a alta radiación (Figura 2d), aunque hay una gran variabilidad entre especies (Figura 3). Esto está en concordancia con numerosos estudios llevados a cabo en las montañas mediterráneas, que muestran que el sombreado aportado por la vegetación existente, especialmente los matorrales, reduce el estrés hídrico y favorece la supervivencia, facilitando el reclutamiento (Castro et al. 2004, Gómez-Aparicio et al. 2004, Gómez-Aparicio 2009).

Los escenarios climáticos tuvieron también un fuerte efecto sobre la supervivencia de las plántulas (Figura 3). En el caso de las siembras experimentales, esta respuesta fue compleja dado que dependió tanto de la especie como del hábitat. Para algunas especies como la encina o los matorrales pioneros apenas hubo diferencias entre los escenarios climáticos, mientras que por el contrario para otras como pino o arce hubo un marcado incremento de la supervivencia bajo los

Figura 3

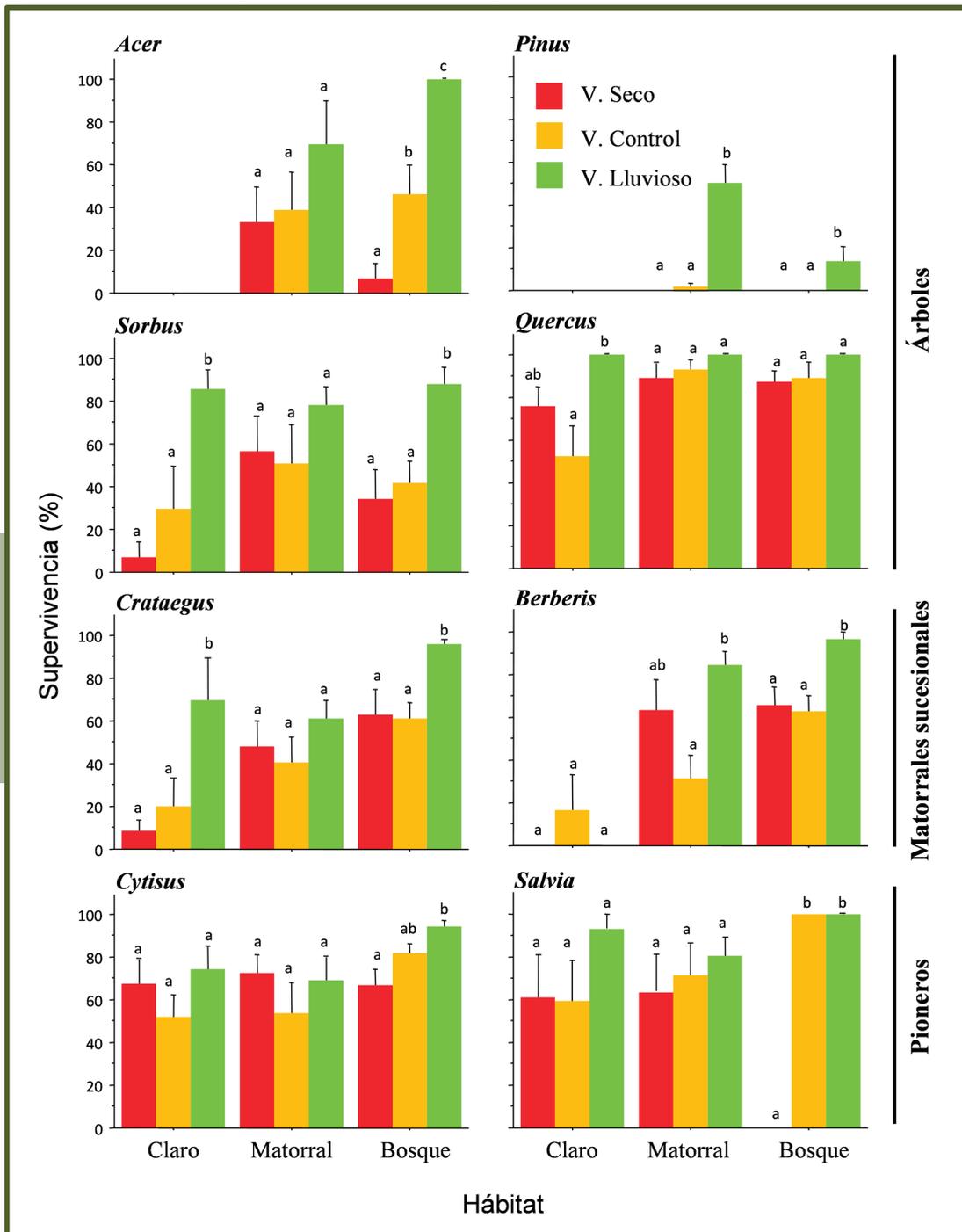


Figura 3. Promedio de supervivencia (+SE) de plántulas provenientes de siembras experimentales tras de dos años de crecimiento bajo diferentes patrones de precipitación durante el verano: veranos más secos, lluviosos o actuales (control) en los diferentes tipos de hábitat. Distintas letras indican diferencias entre escenarios climáticos dentro de cada tipo de hábitat según un test de PLSD de Fisher.

Fuente: Modificado de Matías et al. (2012a).

veranos más lluviosos (Figura 3). De forma general, una reducción en la precipitación estival no tuvo un efecto tan marcado en la supervivencia de las plántulas procedentes de las siembras experimentales (Figura 3), aunque encontramos una clara tendencia a la reducción en el banco de plántulas naturales, siendo significativo en uno de los años de estudio (Figura 2c). Algunas especies mostraron capacidad de regeneración en todos los hábitats, mientras que otras como el pino o el arce tuvieron su supervivencia restringida a sitios con la protección de cubierta e, incluso (como el pino) casi exclusivamente en caso de disponer de un verano excepcionalmente húmedo (Figura 3). En consecuencia, los resultados muestran que la combinación de tipo de hábitat y clima modulan

las probabilidades de reclutamiento para el bosque mediterráneo. Esto se traduce en una fuerte reducción de la capacidad de regeneración bajo un escenario donde los veranos tormentosos disminuyan su frecuencia, particularmente intensa para algunas especies (*P. sylvestris*) y en ciertos tipos de hábitats, como las zonas abiertas, siendo el efecto de la variabilidad climática más amortiguado bajo la cubierta de matorral.

Crecimiento

La luz y el agua son los dos factores más importantes implicados en el crecimiento de las plantas (Matías et al. 2011b), por lo que es esperable que varíen

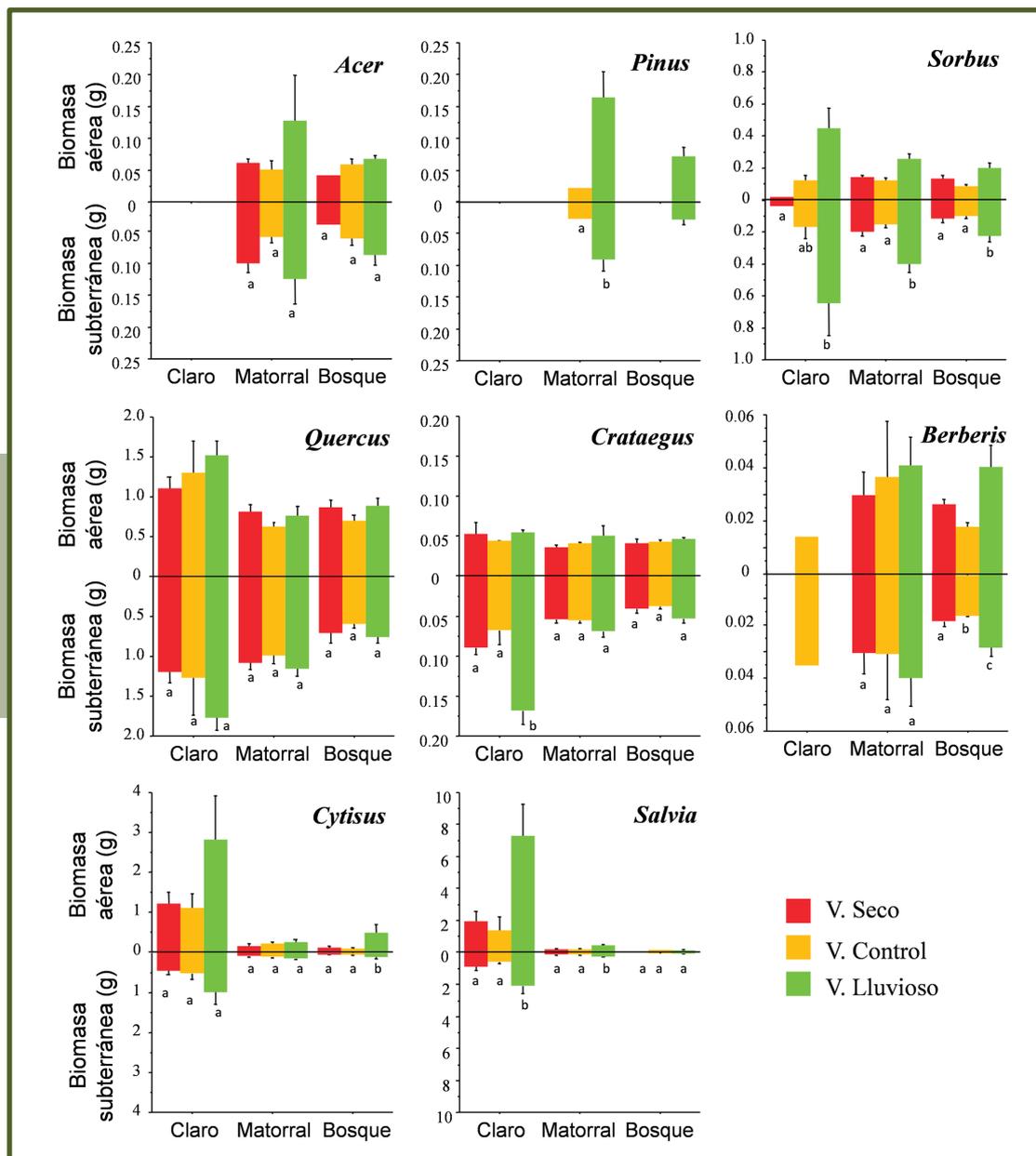
a lo largo de nuestra combinación experimental de estos dos factores (hábitat y escenarios climáticos). De forma general, una mayor disponibilidad hídrica supone una mayor biomasa final (tanto aérea como subterránea) para la mayoría de las especies estudiadas (Figura 4), mientras que las plántulas creciendo bajo un escenario más seco no disminuyen su biomasa de forma significativa respecto a las plantas control (Matías et al. 2012a). Estos resultados ponen de manifiesto el elevado estrés hídrico al que están sometidas la mayoría de especies leñosas de la comunidad estudiada, estando limitado su crecimiento por la sequía estival incluso con las condiciones climáticas actuales. Sin embargo, el efecto de los escenarios climáticos está de nuevo modulado por el grado de cobertura vegetal del hábitat. Las zonas más abiertas permiten sacar la máxima ventaja en términos de crecimiento de los veranos más lluviosos, ya que los dos factores más importantes implicados (luz y agua) no llegan a ser limitantes. Sin

embargo, las diferencias entre escenarios climáticos se ven amortiguadas al aumentar la cobertura, ya que la falta de luz puede estar limitando parcialmente el crecimiento.

Consecuencias a nivel de comunidad

A pesar de que los efectos anteriormente comentados actuaron de forma general para toda la comunidad de plántulas leñosas, las diferentes especies pueden responder de forma dispar a los cambios en la precipitación o la estructura del hábitat, especialmente las pertenecientes a distintos estadios sucesionales (matorral pionero, matorral de fruto carnoso o sucesional y especies arbóreas). Un cambio en el reclutamiento diferencial entre las especies que cohabitan en un determinado lugar puede implicar una alteración en la abundancia relativa de esas especies, induciendo a corto-medio plazo variaciones en la composición de la comunidad.

■ **Figura 4**



▲ **Figura 4.** Biomasa aérea y subterránea (en g, +SE) al final del experimento para las ocho especies estudiadas en los diferentes hábitats bajo los distintos tipos de verano (secos, lluviosos y actuales o control). Distintas letras indican diferencias entre escenarios climáticos dentro de cada tipo de hábitat según un test de PLSD de Fisher.

Fuente: Modificado de Matías et al. (2012a).

Figura 5

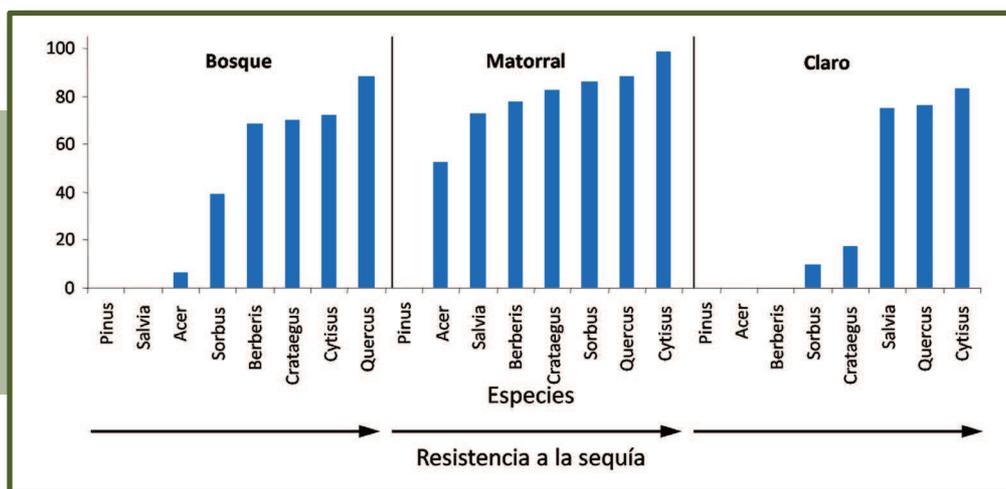


Figura 5. Índice de resistencia a la sequía en términos de supervivencia (D_s ; de 0 a 100, sin unidades) calculado como la proporción de plántulas supervivientes en durante el verano seco respecto a las supervivientes en el verano lluvioso ($D_s = S_s/S_l \times 100$; donde D_s es resistencia a la sequía, S_s es supervivencia durante el verano seco y S_l supervivencia en el verano lluvioso) en cada hábitat. Las especies están ordenadas de menor a mayor D_s .

Fuente: Modificado de Matías et al. (2012b).

De forma general, las especies pioneras como *Cytisus* son las que presentan una mayor resistencia a la sequía (Figura 5), siendo capaces de establecerse con éxito en la mayor parte de los posibles escenarios testados en nuestro experimento, aunque la falta de luz puede llegar a limitar el crecimiento en algunos casos (como *Salvia* bajo cobertura arbórea). Sin embargo, la elevada respuesta en términos de crecimiento y supervivencia que presentan incluso en las condiciones más extremas (zonas abiertas y veranos secos) puede hacer pensar que este grupo de especies sea capaz de expandir sus poblaciones durante las próximas décadas. Los matorrales de hoja caduca como *Berberis* o *Crataegus* presentan en general una buena resistencia a la sequía (Figura 5), siendo capaces de reclutar nuevos individuos siempre que esté presente algún tipo de cobertura vegetal, ya sea arbórea o arbustiva, que pueda reducir la radiación recibida (Figura 3). Sin embargo, el reclutamiento en las zonas más abiertas se ve seriamente limitado, restringiéndose sólo a los veranos más húmedos. Por tanto, bajo un escenario de cambio climático, podríamos esperar un buen reclutamiento de estas especies tanto en las zonas dominadas por matorrales como en el sotobosque. Sin embargo, para la colonización de nuevas zonas, es necesario el establecimiento previo de matorrales pioneros que puedan crear unas condiciones microclimáticas adecuadas para la supervivencia de las plántulas, es decir, un proceso de facilitación por parte de los matorrales pioneros.

Entre las especies arbóreas encontramos una serie de respuestas dispares ante los cambios en el patrón de precipitación. Las dos especies arbóreas dominantes en nuestra comunidad son las que presentan las respuestas más contrastadas. Mientras que *Pinus sylvestris* es la especie con menor resistencia a la sequía (Figura 5) y es únicamente capaz de reclutar nuevos individuos durante los veranos más húmedos (Figura 3), *Quercus ilex* es capaz de reclutar en cualquiera de las combinaciones de hábitats y escenarios estudiadas. De acuerdo con estos resultados, cabría esperar un aumento en la dominancia de *Q. ilex* durante las próximas décadas, que a largo plazo sería capaz de sustituir las zonas actualmente ocupadas por *P. sylvestris*. El reclutamiento de esta última especie podría quedar relegado sólo a aquellos lugares que presenten unas especiales condiciones de humedad,

como pueden ser las vaguadas y zonas con menor exposición solar o durante los años excepcionalmente húmedos. Las especies arbóreas de hoja caduca (*Acer opalus* y *Sorbus aria*) presentan un comportamiento intermedio respecto a las otras dos especies arbóreas. Aunque se ven enormemente beneficiadas por los veranos excepcionalmente húmedos, son capaces de reclutar nuevos individuos incluso en los veranos más secos, siempre que estén protegidas por cobertura vegetal, especialmente si es bajo matorrales. Es en este hábitat donde estas especies presentan una mayor resistencia a la sequía (Figura 5) y donde tienen la suficiente luz para el crecimiento, poniendo nuevamente de manifiesto la importancia de los matorrales como facilitadores para la regeneración de especies arbóreas.

Estas diferentes respuestas a la combinación de escenarios climáticos y estructura de hábitat entre las especies leñosas pueden tener como consecuencias finales una alteración en las propiedades de la comunidad, como pueden ser la diversidad, la dominancia de especies o la estructura del hábitat. Aunque la diversidad de las plántulas que emergen de forma natural no se ve reducida bajo un escenario con veranos más secos, tanto la abundancia de plántulas que sobreviven al primer verano como la riqueza y diversidad de especies sí que tiende a reducirse. Al contrario, un verano excepcionalmente húmedo es capaz de generar un banco de reclutas abundante y diverso (Figura 2). La supervivencia durante el primer verano representa el principal cuello de botella para el reclutamiento de las especies leñosas (Castro *et al.* 2005; Mendoza *et al.* 2009), por lo que un aumento en la supervivencia durante los primeros estadios de vida puede suponer una ventana de reclutamiento capaz de mantener las poblaciones, especialmente importante para las especies de vida larga.

Como hemos comentado anteriormente, una de las especies dominantes de la comunidad, *P. sylvestris*, es la más vulnerable al incremento de sequía previsto para las próximas décadas, por lo que una reducción en su reclutamiento podría inducir un cambio en la dominancia en favor de *Q. ilex*, especialmente aquellas con una mayor insolación o de menor altitud, lo que podría tener importantes consecuencias en el funcionamiento de la

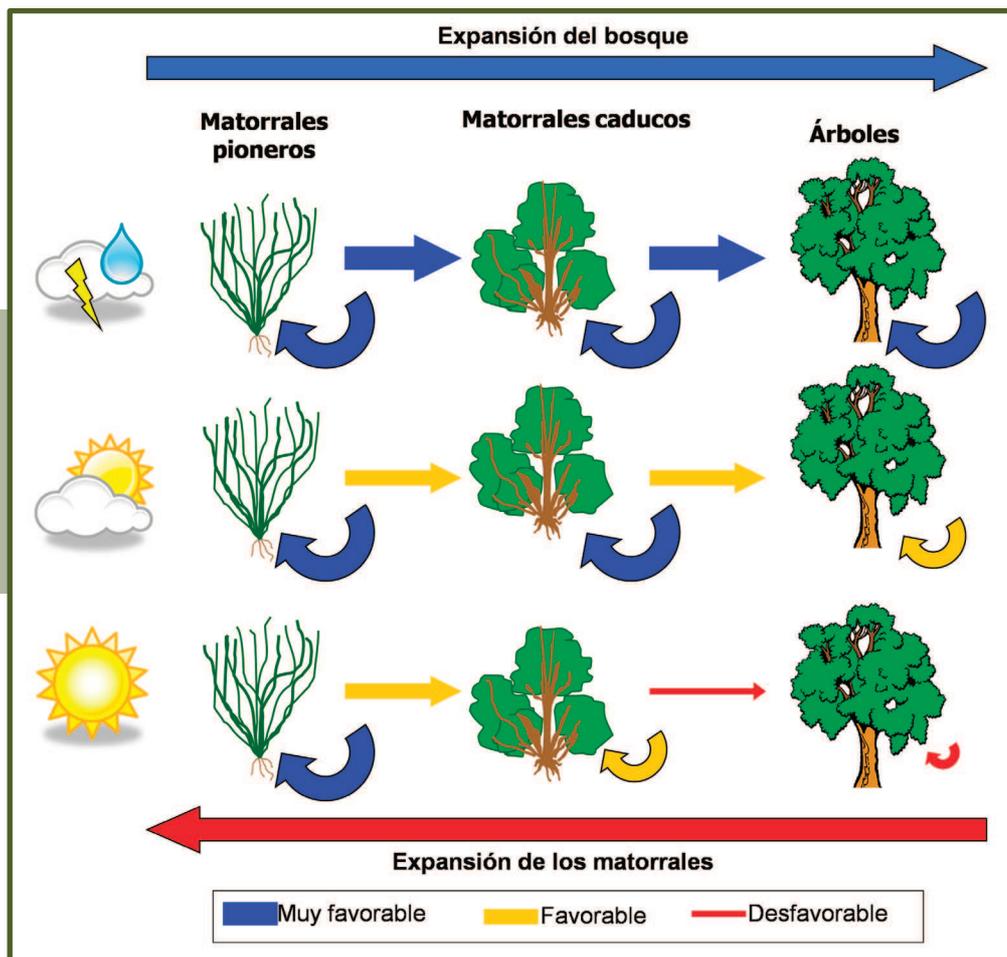
comunidad. Las especies de matorral (tanto pioneros como sucesionales) se han presentado como unos buenos competidores ante las condiciones de sequía, por lo que cabría esperar que amplíen sus poblaciones durante los próximos años, es decir, se prevé un proceso de matorralización. En el caso de que sean las zonas actualmente ocupadas por especies arbóreas las que sean sustituidas por especies de porte arbustivo, podríamos hablar de un proceso de matorralización regresiva.

Los eventos climáticos extremos pueden tener importantes consecuencias sobre los ecosistemas (Rich *et al.* 2008). Según los resultados aquí presentados, estas consecuencias se pueden expresar a muy diferentes niveles, llegando incluso a alterar la dinámica sucesional de la comunidad (Figura 6). Los veranos lluviosos esporádicos representan una buena oportunidad para la regeneración del bosque, y la única ocasión para su expansión hacia zonas adyacentes actualmente dominadas por matorrales. Sin embargo, un escenario de mayor aridez puede llegar a limitar la regeneración de las especies que forman el bosque y bloquear la colonización de nuevas zonas, mientras que otros grupos funcionales como los matorrales caducos o pioneros podrían verse comparativamente beneficiados y expandir sus poblaciones hacia los claros que puedan crearse dentro del bosque.

Conclusiones

Aunque el aumento en la aridez esperado para las próximas décadas puede conllevar unas notorias consecuencias para la comunidad en términos de crecimiento, supervivencia y diversidad, la posible reducción en la frecuencia de aparición de los años excepcionalmente húmedos puede implicar unos cambios aún más importantes. Hemos demostrado que los veranos lluviosos tienen no sólo un efecto cuantitativo aumentando la abundancia del banco de reclutas, sino que además conlleva un importante efecto cualitativo al permitir el reclutamiento de las especies más mésicas, tanto bajo el dosel de matorrales y árboles, como en zonas abiertas. Por tanto, el impacto del cambio climático en la diversidad y en la dinámica de las comunidades vegetales de las montañas mediterráneas dependerá no sólo del aumento de la aridez, sino del balance entre veranos secos y lluviosos. A largo plazo, ambas restricciones pueden converger en una pérdida de la diversidad y un aumento de la dominancia de aquellas especies con una elevada resistencia a la sequía.

■ Figura 6



▲ Figura 6. Esquema conceptual que representa la dinámica de la comunidad de leñosas bajo los diferentes escenarios climáticos posibles en las montañas mediterráneas durante las próximas décadas. Las flechas dentro de cada grupo funcional representan la capacidad de autoregeneración, y entre grupos indican la probabilidad de transición. El grosor y color de cada flecha indican el resultado más probable en cada escenario.

Fuente: Modificado de Matías *et al.* (2012a).

■ Recomendaciones para la adaptación

Se deben promover actuaciones y medidas de gestión que mantengan o aumenten la diversidad de leñosas de la comunidad madura, lo que incrementará la resiliencia (i.e. la capacidad de recuperar la estructura y función después de una perturbación) del sistema ante el cambio climático. Para ello se proponen las siguientes medidas:

- Realizar actuaciones (por ejemplo claras) en masas forestales densas, generalmente provenientes de forestaciones monoespecíficas, que permitan la entrada al sistema de semillas de otras especies y promuevan el crecimiento del banco de plántulas de las especies de la comunidad madura.
- Promover y mantener medidas de conservación de las poblaciones y rodales de especies en hábitats marginales para que actúen como tampón ante las consecuencias del cambio climático sobre la regeneración gracias a su longevidad, y al mismo tiempo actúen como bancos de semillas con potencialidad de reclutamiento durante años favorables.
- Realizar repoblaciones o restauraciones de especies particularmente relevantes para el mantenimiento de la diversidad de la comunidad en cada zona, tratando de maximizar el éxito realizándolas en zonas óptimas, en años adecuados y con cuidados post-plantación (p. ej. protección contra la herbivoría).
- Promover la sucesión hacia la comunidad madura aprovechando pautas naturales que actúen de forma sinérgica con las actuaciones llevadas a cabo por el hombre. En particular se debe promover el paso de matorrales sucesionales hacia bosque maduro, y de áreas con baja cobertura de vegetación hacia matorrales más densos y variados que puedan facilitar la sucesión natural.
- En definitiva, promover la heterogeneidad del paisaje tanto en estructura de hábitats como en composición de especies, potenciando las combinaciones de especies que puedan favorecer la autosucesión del conjunto del sistema.

■ Material suplementario

La zona de estudio en la que se han desarrollado todos los experimentos incluidos en este informe ha sido el Parque Nacional de Sierra Nevada, concretamente dentro de las instalaciones del Jardín Botánico de La Cortijuela (Granada; 37°05' N, 3°28' O), a una altitud de unos 1650 m s.n.m. El paisaje de la zona está compuesto por una mezcla de parches de vegetación con diferente grado de manejo, en la que predominan tres diferentes unidades de paisaje o hábitats:

- 1) Pinares de repoblación de *Pinus sylvestris* L. y *P. nigra* Arnold. en la que podemos encontrar dispersos algunos ejemplares de otras especies arbóreas, entre las que cabe destacar *Quercus ilex* L. y *P. sylvestris* L. ssp. *nevadensis* Christ. Estas dos especies forman la vegetación potencial de la zona (Rivas-Godoy & Rivas-Martínez 1971), diferenciándose sus poblaciones naturales en cuanto a altitud y orientación. Además, podemos encontrar otras especies arbóreas acompañantes como *Acer opalus* L. ssp. *granatense* Boiss., *Sorbus aria* L., y en las zonas más umbrías *Taxus baccata* L.
- 2) Zonas dominadas por matorral, en las que predominan tanto especies pioneras como *Cytisus scoparius* L., *Salvia lavandulifolia* Vahl., *Ononis aragonensis* Asso. o *Adenocarpus decorticans* Boiss., como otras especies de mayor porte y hoja caduca (matorrales sucesionales), entre los que destacan por abundancia *Crataegus monogyna* Jacq., *Berberis vulgaris* L., *Prunus ramburii* Boiss. o *Amelanchier ovalis* Medik
- 3) Claros entre la vegetación cubiertos por suelo desnudo o por algunas especies herbáceas dispersas. Una descripción más detallada de la flora y vegetación de la zona puede ser encontrada en Martínez-Parras et al. (1987) y en Molero-Mesa et al. (1992).

Todos los experimentos discutidos en este informe se desarrollaron siguiendo el diseño experimental que a continuación se detalla. Durante la primavera de 2006 se seleccionaron en esta zona tres parcelas de estudio representativas de cada uno de los tres principales hábitats de las montañas mediterráneas (descritos anteriormente), y se establecieron 24 plots de estudio de 2 × 2 m en cada una de ellas (72 en total). Durante la primavera de 2007 se asignaron aleatoriamente 24 plots (8 en cada hábitat) a cada uno de los siguientes escenarios climáticos:

- 1) Verano seco. En este escenario simulamos las condiciones climáticas durante los meses de verano esperadas para la última parte del presente siglo bajo el escenario climático SRES A-2 del IPCC, donde se prevé una reducción del total de precipitación durante los meses de verano del 30%. Para ello, construimos unas casetas de exclusión de lluvia basadas en el diseño original de Yahdjian & Sala (2002). Estas casetas de exclusión están formadas por una estructura metálica que sostiene unas bandas de metacrilato transparentes sin filtros ultravioletas (Barlocast®; Faberplast S.L., Madrid) plegadas en forma de V a 90°. Estas bandas de metacrilato cubren el 35% de la superficie de la caseta, interceptando la misma proporción del total de precipitación recibido de forma natural. El agua retirada se recoge por medio de unos canales y se conduce fuera del plot. Además, para evitar la entrada de agua por escorrentía, cavamos una zanja de unos

20 cm de profundidad y 10 cm de ancho alrededor de todo el plot, dejando una salida para que el agua pudiese fluir fuera. La altura de las casetas fue de 120 cm en la zona más alta y 80 en la más baja, dejando una pendiente de 11.3°. Estas estructuras permiten la libre circulación de aire por su interior, por lo que el efecto microclimático inducido sobre la parcela estudiada es mínimo. Para simular veranos más secos y más largos como los previstos por los modelos climáticos, las bandas de metacrilato se colocaron durante los veranos de 2007, 2008 y 2009 desde mediados de abril hasta mediados de septiembre, dejando los plots al descubierto durante el resto del año.

II) Verano húmedo. Para la simulación de los veranos excepcionalmente húmedos que aparecen en las montañas mediterráneas nos basamos en las precipitaciones calculadas para zona de estudio durante de la serie de 1902 a 2006 (Figura 1; Matías et al. 2011c). De esta serie temporal, seleccionamos los cinco años con los veranos más húmedos (1915, 1930, 1940, 1952 y 1967), en los que el promedio de precipitación fue de 187 mm. Este promedio de precipitación fue el nivel elegido para simular este escenario climático. Para ello, colocamos un sistema de riego en los plots de 2 × 2 m formado por 4 microaspersores colocados en cada una de las esquinas con un ángulo de apertura de 90° y 2 m de alcance. Este sistema simulaba una tormenta de verano, de corta duración (unos 10 minutos) y alta intensidad (12 l m⁻²) de forma semanal desde el fin de las lluvias de primavera (principios de junio) hasta el comienzo de las lluvias otoñales (mediados-finales de septiembre). Si durante una semana se producía una tormenta natural, esa semana no se aplicaba el riego, de forma que el total de lluvia recibido durante todo el verano coincide con el promedio de la serie temporal antes mencionado.

III) Condiciones climáticas actuales. El último de los tres escenarios climáticos contemplados consiste en las condiciones climáticas durante el desarrollo del experimento, de forma que en este caso no alteramos el patrón natural de precipitación. Este último escenario climático nos servirá además como control experimental.

Para el estudio de la diversidad del banco de reclutas se contabilizaron todas las plántulas emergidas de forma natural en 0.3 m² en cada plot desde 2006 a 2009. De forma adicional, sembramos de 5 a 15 semillas de cada una de las especies más representativas de los distintos grupos funcionales (árboles: *Acer opalus*, *Quercus ilex*, *Pinus sylvestris*, *Sorbus aria*; matorrales sucesionales: *Berberis vulgaris* y *Crataegus monogyna*; matorrales pioneros: *Cytisus scoparius* y *Salvia lavandulifolia*) en cada uno de los plots en Diciembre de 2006, revisando la supervivencia y cosechando toda la biomasa después de dos estaciones de crecimiento en Septiembre de 2008 (ver Matías et al. 2011b, 2012a,b para más detalles).

■ Referencias bibliográficas

- Allen CD, Breshears DP (1998) Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: Rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95:14839-14842
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim JH, Allard G, Running SW, Semerci A, Cobb N (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259:660-684
- Bigler C, Bräker OU, Bugmann H, Dobbertin M, Rigling A (2006) Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9:330-343
- Blanco E, Costa M, Escribano R (2005) *Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica*. Planeta, Barcelona
- Borchert MI, Davis FW, Michaelsen J, Oyler LD (1989) Interaction of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology* 70:389-404
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM, Gómez-Aparicio L (2004) Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: A 4-year study. *Restoration Ecology* 12:352-358
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM (2005) Alleviation of summer drought boosts establishment success of *Pinus sylvestris* in a Mediterranean mountain: an experimental approach. *Plant Ecology* 181:191-202
- Christensen JH, Hewitson B, Busuioc A, Chen A, Gao X, Held R, Jones R, Kolli RK, Kwon WK, Laprise R, Magana Rueda V, Mearns L, Menendez CG, Räisänen J, Rinke A, Sarr A, Whetton P, Arritt R, Benestad R, Beniston M, Bromwich D, Caya D, Comiso J, de Elia R, Dethloff K (2007) *Regional climate projections, climate change: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the IPCC*. Cambridge, UK: University Press. pp. 847-943
- Díaz-Villa MD, Marañón T, Arroyo J, Garrido B (2003) Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain. *Journal of Vegetation Science* 14:701-709
- Fenner M (1992) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford
- Giorgi F (2006) Climate change Hot-spots. *Geophysical Research Letters* 33:L08707
- Giorgi F, Lionello P (2008) Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change* 63:90-104

- Gómez-Aparicio L, Zamora R, Gómez JM, Hódar JA, Castro J, Baraza E (2004) Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14:1128-1138
- Gómez-Aparicio L (2009) The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: A meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology* 97:1202-1214
- Henderson-Sellers A, Robinson PJ (1986) *Contemporary Climatology*. Longman Group UK Ltd., Harlow
- Herrera CM, Jordano P, López-Soria L, Amat JA (1994) Recruitment of a mast-fruited bird-dispersed tree: bridging frugivory activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64:314-344
- Herrero A, Castro J, Zamora R, Delgado-Huertas A, Querejeta JI (2013) Growth and stable isotope signals associated with drought-related mortality in saplings of two coexisting pine species. *Oecologia* 173:1613-1624
- Houle G (1994) Spatiotemporal patterns in the components of regeneration of four sympatric tree species, *Acer rubrum*, *A. saccharum*, *Betula alleghaniensis* and *Fagus grandifolia*. *Journal of Ecology* 82:39-53
- IPCC (2007) *Climate Change, 2007. The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC*. Cambridge University Press, Cambridge
- Kullman L (2002) Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology* 90:68-77
- Lewis-Smith RI (1994) Vascular plants as bioindicators of regional warming in Antarctica. *Oecologia* 99:322-328
- Lloret F, Peñuelas J, Estiarte M (2004) Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. *Global Change Biology* 10:248-258
- Martínez-Parras JM, Peinado-Lorca M, Alcaraz-Ariza F (1987) *Comunidades vegetales de Sierra Nevada (España)*. Universidad de Alcalá de Henares, Alcalá de Henares
- Matías L, Castro J, Zamora R (2011c) Soil nutrient availability under a global change scenario in a Mediterranean mountain ecosystem. *Global Change Biology* 17:1646-1657
- Matías L, Gómez-Aparicio L, Zamora R, Castro J (2011b) Effects of resource availability on plant recruitment at the community level in a Mediterranean mountain ecosystem. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 13:277-285
- Matías L, Quero JL, Zamora R, Castro J (2012b) Evidence for plant traits driving specific drought resistance. A community field experiment. *Environmental and Experimental Botany* 81:55-61
- Matías L, Zamora R, Castro J (2011a) Repercussions of simulated climate change on the diversity of woody-recruit bank in a Mediterranean-type ecosystem. *Ecosystems* 14: 672-682
- Matías L, Zamora R, Castro J (2012a) Sporadic rainy events are more critical than increasing of drought intensity for woody species recruitment in a Mediterranean community. *Oecologia* 169:833-844
- Médail F, Diadema K (2009) Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography* 36:1333-1345
- Mendoza I, Gómez-Aparicio L, Zamora R, Matías L (2009b) Recruitment limitation of forest communities in a degraded Mediterranean landscape. *Journal of Vegetation Science* 20:367-376
- Molero-Mesa J, Pérez-Raya F, Valle F (1992) *Parque Natural de Sierra Nevada*. Rueda, Madrid
- Peñuelas J, Boada M (2003) A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9:131-140
- Rich PM, Breshears DD, White AB (2008) Phenology of mixed woody-herbaceous ecosystems following extreme events: net and differential responses. *Ecology* 89:342-352
- Rivas-Godoy S, Rivas-Martínez S (1971) *Vegetación potencial de la provincia de Granada*. Trabajos del Departamento de Botánica y F. Vegetal 4:3-85
- Rodrigo FS (2002) Changes in climate variability and seasonal rainfall extremes: a case study from San Fernando (Spain), 1821-2000. *Theoretical and Applied Climatology* 72:193-207
- Yahdjian L, Sala O (2002) A rainout shelter design for intercepting different amounts of rainfall. *Oecologia* 133:95-101