



J.J. Camarero<sup>1,2\*</sup>, G. Sangüesa-Barreda<sup>3</sup>, J.C. Linares<sup>4</sup>

<sup>1</sup> ARAID, Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC), Avda. Montañana 1005, Apdo. 202, 50192 Zaragoza, España

<sup>2</sup> Dept. d'Ecologia, Fac. Biología, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 645, 08028 Barcelona, España

<sup>3</sup> Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC), Avda. Montañana 1005, Apdo. 202, 50192 Zaragoza, España

<sup>4</sup> Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales, Universidad Pablo Olavide, Ctra. Utrera km. 1, 41002 Sevilla, España

\*Correo electrónico: jccamarero@jpe.csic.es

## 18 El decaimiento de abetares pirenaicos como paradigma de vulnerabilidad de los bosques ante el cambio climático

### Resultados clave

- Nuestros estudios apuntan la importancia de los legados históricos como factores que condicionan las respuestas actuales de los bosques al cambio climático.
- La historia de uso de los abetares españoles ha determinado su estructura actual la cual condiciona su respuesta al cambio climático.
- El calentamiento regional y las sequías de finales del siglo XX desencadenaron el decaimiento forestal de abetares, particularmente en zonas del Pirineo central y occidental con menos precipitación estival y mayor intensidad de talas en el pasado.
- Si el actual aumento de temperaturas va acompañado de un descenso de humedad atmosférica podría observarse un declive más generalizado del crecimiento, aumentando así la vulnerabilidad de estos bosques.

### Contexto

Para entender el decaimiento del bosque hace falta antes plantearse algunas preguntas. ¿Cómo (hacia dónde) y cuánto han cambiado los bosques en las últimas décadas? ¿En qué contextos climático, social, económico, histórico y de manejo? ¿Cuál ha sido la magnitud (cantidad) y la tasa (rapidez) de estos cambios? En nuestro caso, ¿han sido los bosques españoles impactados por estos cambios? Sin duda, estas preguntas recogen cuestiones difíciles para una breve reseña pero intentaremos darles alguna respuesta analizando impactos relacionados, al menos parcialmente, con el cambio climático y cómo han hecho más vulnerables algunos abetares pirenaicos.

El concepto del decaimiento del bosque ha evolucionado mucho desde que Manion (1981) propusiera su modelo conceptual en el que factores de predisposición, incitación y contribución causaban el decaimiento del árbol. Aquel modelo consideraba que la pérdida o alteraciones de crecimiento (menor crecimiento primario y secundario, producción de brotes epicórmicos, etc.) y vigor (mayor defoliación y vulnerabilidad frente a patógenos) asociadas al decaimiento eran generales, es decir podían afectar a distintas especies, y no siempre conllevaban la muerte del árbol, es decir el proceso podía ser reversible. Del mismo modo, la visión social y científica del proceso ha cambiado enormemente en los últimos 40 años. Entre las décadas de los años 60 y 80 del siglo pasado los fenómenos de decaimiento eran comunes en zonas industrializadas de Europa y Norte América afectando principalmente a bosques templados (Skelly & Innes 1994). Se consideró entonces que la lluvia ácida era el principal agente causante aunque algunos autores señalaban también factores climáticos de estrés (Camarero et al. 2004).

A medida que se ha impuesto la visión del cambio climático como uno de los principales factores de cambio global afectando a la biosfera, la aproximación al problema del decaimiento del bosque ha cambiado. Ahora, se considera que existe un fenómeno global de mortalidad acentuada que afecta a todo tipo de bosques (boreales, templados, tropicales, mediterráneos o de zonas semi-áridas) y que viene mediado por factores climáticos de estrés, principalmente el aumento de temperaturas y un mayor estrés hídrico debido a sequías intensas o frecuentes (revisado por Allen et al. 2010). Estos fenómenos de pérdida de crecimiento en respuesta a sequías severas preceden episodios de defoliación y mortalidad acusadas que son específicos de cada especie, afectando más a unas que a otras en función del uso que hacen del carbono o de cómo su xilema responde a la falta de agua (Breshears et

al. 2005). Aún existen muchas cuestiones abiertas sobre cómo se produce este decaimiento y muerte del árbol, si depende más de fallos hidráulicos o del transporte y uso de carbohidratos, y por qué ciertas especies, poblaciones o individuos son más sensibles a las sequías que otros (McDowell et al. 2008).

Este escenario global de casos de decaimiento a menudo irreversibles, asociados a altas tasas de mortalidad y afectando a diferentes tipos de especies y bosques requiere nuevos planteamientos. En primer lugar, debemos situarlo en el contexto de cambio global en el que distintos procesos como los cambios de uso interactúan con el cambio climático. Por ejemplo, los bosques españoles están en pleno proceso de expansión, a veces recuperando zonas antiguamente forestadas, desde los años 60. Este aumento de cobertura y densidad, a menudo propiciado por medidas conservacionistas, ha facilitado algunos casos de decaimiento y mortalidad selectiva en respuesta a sequías severas a finales del s. XX como el de ciertos pinsapares situados en zonas de baja altitud y elevada densidad (Linares et al. 2010). En el caso de muchos montes bajos de especies de *Quercus*, antiguamente sometidos a cortas periódicas y ahora abandonados y mostrando un crecimiento radial escaso, es frecuente observar fenómenos de defoliación e incluso de mortalidad en respuesta a sequías (Corcuera et al. 2006). Sin embargo, no está claro que la reducción puntual de competencia y la posterior liberación del crecimiento mediante talas, aclareos o resalveos eviten fenómenos posteriores de decaimiento (Camarero et al. 2011). En segundo lugar, no sabemos bien cuáles son las tasas naturales de mortalidad de la mayoría de especies de árboles. Estas tasas deberían representar un umbral de

sostenibilidad del bosque y si son superadas, por ejemplo en respuesta a eventos extremos de sequía combinados con ataques posteriores de factores secundarios (hongos, insectos perforadores), podrían permitir establecer sistemas de alerta que indiquen cuándo el decaimiento impacta esa sostenibilidad del bosque haciéndolo más vulnerable de lo normal (Manion 2003). De este modo podríamos reconciliar la definición antigua de decaimiento, próxima a un proceso natural enmarcado en la dinámica sucesional del bosque, con la concepción actual de fenómeno global y extremo relacionado con picos de mortalidad sin precedentes recientes. También podríamos distinguir situaciones de mortalidad elevada en bosques nativos, de aquellas situaciones de tasas de mortalidad muy elevadas en bosques naturalizados, a menudo situados en sitios marginales y resultantes de procesos de repoblación (Sánchez-Salguero et al. 2013). Finalmente, aún no entendemos qué especies o qué individuos son más proclives al decaimiento. Es frecuente observar que árboles que crecían más en el pasado son más propensos a morir en respuesta a las sequías, lo que podría sugerir que disponen de un aparato radicular menos eficiente que árboles de menor crecimiento. Por tanto, las especies o los árboles más tolerantes al estrés podrían ser los ganadores en algunos procesos de decaimiento siempre y cuando el ser humano no haya eliminado a esos individuos previamente mediante talas selectivas u otras perturbaciones.

En este texto intentaremos discutir algunas de las cuestiones planteadas usando como caso paradigmático el decaimiento reciente de los abetares del Pirineo central y occidental, que han mostrado caídas bruscas de crecimiento radial y tasas elevadas de defoliación y mortalidad al

**Tabla 1.** Características de los abetares estudiados. Los sitios con decaimiento se indican con códigos subrayados y los códigos son iguales a los mostrados en la Fig. 1b. Se muestran valores medios  $\pm$  error estándar. La eficiencia de uso del agua se estimó en los dos sitios con códigos en negrita.

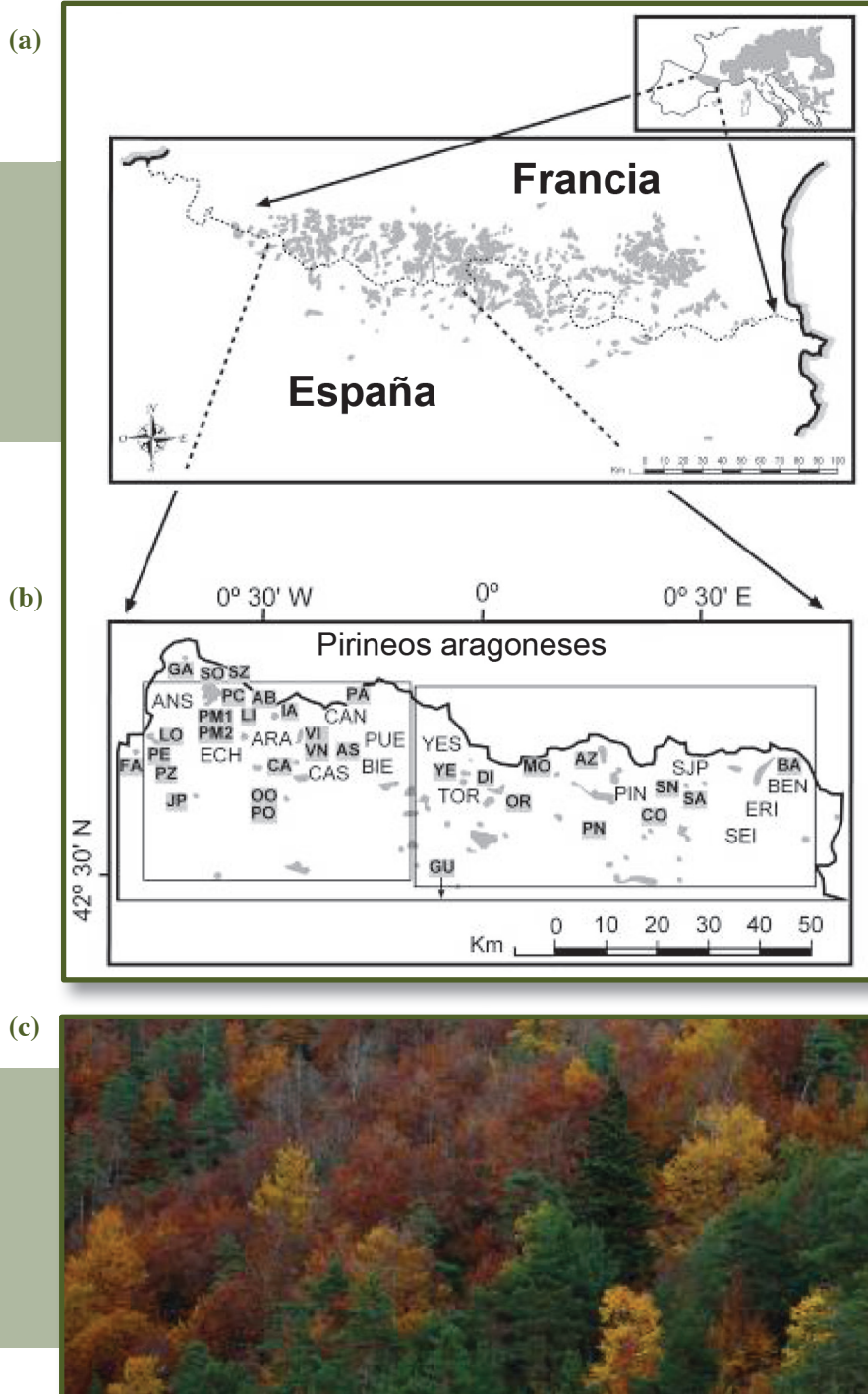
Sitio	Código	Orientación	Altitud (m)	Pendiente (°)	dap (cm)	Altura (m)	Área basimétrica (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Edad a 1,3m (años)	Anchura del anillo de crecimiento, periodo 1950-1999 (mm)	Especies de árboles‡
Fago	FA	NW	918 $\pm$ 3	30 $\pm$ 4	61,3 $\pm$ 1,6	27,5 $\pm$ 0,8	45,9	96 $\pm$ 3	2,90 $\pm$ 0,12	Fs, Ps
Paco Ezpela-arriba	<u>PE</u>	N-NE	1232 $\pm$ 5	27 $\pm$ 3	35,0 $\pm$ 2,3	18,2 $\pm$ 0,9	10,1	88 $\pm$ 5	1,70 $\pm$ 0,09	Fs
Paco Ezpela-abajo	<u>PZ</u>	N-NE	1073 $\pm$ 3	26 $\pm$ 1	43,0 $\pm$ 1,2	21,4 $\pm$ 0,6	24,7	114 $\pm$ 7	1,67 $\pm$ 0,10	Fs
Lopetón	<u>LO</u>	N-NW	1009 $\pm$ 3	32 $\pm$ 1	38,1 $\pm$ 2,7	20,8 $\pm$ 0,8	24,8	104 $\pm$ 6	1,48 $\pm$ 0,11	Fs, Ps
Gamueta	GA	N-NW	1400 $\pm$ 10	23 $\pm$ 1	64,2 $\pm$ 2,2	30,1 $\pm$ 1,1	55,8	129 $\pm$ 8	2,19 $\pm$ 0,20	Fs
Selva de Oza-arriba	SZ	N-NW	1272 $\pm$ 5	22 $\pm$ 2	58,2 $\pm$ 3,1	22,1 $\pm$ 0,7	38,3	115 $\pm$ 9	2,57 $\pm$ 0,25	Fs, Ps
Selva de Oza-abajo	SO	N-NE	1195 $\pm$ 6	34 $\pm$ 3	66,6 $\pm$ 3,0	27,2 $\pm$ 0,9	51,7	152 $\pm$ 14	2,31 $\pm$ 0,20	Fs, Ps
S. Juan de la Peña	JP	N-NE	1393 $\pm$ 33	22 $\pm$ 2	46,0 $\pm$ 2,3	16,4 $\pm$ 1,3	17,9	95 $\pm$ 9	2,37 $\pm$ 0,19	Ps, Fs
Paco Mayor-high	<u>PM1</u>	N	1353 $\pm$ 2	22 $\pm$ 0	45,8 $\pm$ 2,3	24,0 $\pm$ 0,5	31,7	97 $\pm$ 3	2,01 $\pm$ 0,13	Ps, Fs
Paco Mayor-abajo	<u>PM2</u>	N	1313 $\pm$ 13	39 $\pm$ 4	54,8 $\pm$ 4,1	24,1 $\pm$ 0,6	34,2	104 $\pm$ 8	2,50 $\pm$ 0,22	Fs, Ps
Puente Corralones	<u>PC</u>	NW	1248 $\pm$ 3	32 $\pm$ 5	47,5 $\pm$ 3,0	21,6 $\pm$ 1,1	43,3	64 $\pm$ 5	3,67 $\pm$ 0,24	Fs, Ps
Lierde	LI	N-NE	1222 $\pm$ 3	21 $\pm$ 3	74,1 $\pm$ 4,1	27,5 $\pm$ 0,6	87,1	96 $\pm$ 6	3,08 $\pm$ 0,23	Fs, Ps
Peña Oroel-arriba	OO	N-NW	1604 $\pm$ 15	25 $\pm$ 10	59,1 $\pm$ 2,8	22,1 $\pm$ 0,6	43,8	95 $\pm$ 4	2,88 $\pm$ 0,18	Ps
Peña Oroel-abajo	PO	N	1587 $\pm$ 17	36 $\pm$ 3	46,5 $\pm$ 3,9	19,6 $\pm$ 0,9	34,6	77 $\pm$ 6	2,62 $\pm$ 0,11	Ps
Los Abetazos	AB	N-NE	1403 $\pm$ 9	20 $\pm$ 4	75,0 $\pm$ 4,4	22,2 $\pm$ 0,9	63,8	65 $\pm$ 6	4,70 $\pm$ 0,20	Ps, Fs
Castiello de Jaca	CA	N-NW	1175 $\pm$ 15	25 $\pm$ 2	41,2 $\pm$ 2,0	19,1 $\pm$ 0,7	30,5	131 $\pm$ 9	1,31 $\pm$ 0,11	Ps
Izquierda del Aragón	IA	W-SW	1478 $\pm$ 5	27 $\pm$ 2	69,0 $\pm$ 5,6	24,9 $\pm$ 0,9	56,0	103 $\pm$ 15	3,23 $\pm$ 0,25	Ps, Fs
Paco de Villanúa-arriba	VN	N	1270 $\pm$ 2	24 $\pm$ 1	37,4 $\pm$ 3,0	25,5 $\pm$ 1,4	20,2	100 $\pm$ 7	1,88 $\pm$ 0,16	Ps
Paco de Villanúa-abajo	VI	N-NW	1234 $\pm$ 4	22 $\pm$ 2	42,7 $\pm$ 2,5	24,1 $\pm$ 1,2	41,6	96 $\pm$ 4	2,08 $\pm$ 0,13	Ps, Fs
Paco Asieso	AS	N-NW	1327 $\pm$ 3	33 $\pm$ 2	60,6 $\pm$ 3,6	25,3 $\pm$ 0,7	37,2	87 $\pm$ 7	3,26 $\pm$ 0,22	Ps, Fs
Panticosa	PA	N-NW	1280 $\pm$ 4	27 $\pm$ 3	71,0 $\pm$ 2,7	24,7 $\pm$ 1,0	56,3	117 $\pm$ 9	2,50 $\pm$ 0,13	Ps, Fs
Yésero	YE	NW	1399 $\pm$ 4	30 $\pm$ 2	48,1 $\pm$ 3,1	20,0 $\pm$ 0,5	31,7	64 $\pm$ 4	3,52 $\pm$ 0,15	Ps
Guara	GU	N-NW	1428 $\pm$ 9	26 $\pm$ 1	52,5 $\pm$ 2,6	20,0 $\pm$ 0,7	13,5	80 $\pm$ 9	3,11 $\pm$ 0,16	Ps, Fs
Diazas	DI	N-NW	1528 $\pm$ 4	22 $\pm$ 2	56,5 $\pm$ 2,2	25,9 $\pm$ 0,6	45,4	98 $\pm$ 6	2,75 $\pm$ 0,13	Ps, Fs
Orús	OR	N-NW	1370 $\pm$ 5	25 $\pm$ 2	42,3 $\pm$ 1,5	24,6 $\pm$ 0,6	39,5	108 $\pm$ 4	1,73 $\pm$ 0,03	Ps, Fs
Montinier	MO	N	1400 $\pm$ 30	30 $\pm$ 2	46,1 $\pm$ 1,6	25,5 $\pm$ 0,8	29,6	117 $\pm$ 9	1,61 $\pm$ 0,09	Ps
Azirón	AZ	N-NW	1613 $\pm$ 17	25 $\pm$ 2	68,0 $\pm$ 3,6	25,2 $\pm$ 0,5	33,3	90 $\pm$ 5	3,41 $\pm$ 0,17	Ps, Pu
Peña Montañesa	PN	N-NE	1519 $\pm$ 22	21 $\pm$ 3	45,1 $\pm$ 2,2	18,7 $\pm$ 0,7	28,5	78 $\pm$ 5	2,77 $\pm$ 0,18	Ps
Collubert	CO	N-NE	1474 $\pm$ 10	22 $\pm$ 12	56,0 $\pm$ 4,4	21,7 $\pm$ 0,4	29,9	83 $\pm$ 10	3,01 $\pm$ 0,21	Fs, Ps
Selva Negra	SN	N-NE	1431 $\pm$ 7	24 $\pm$ 4	49,5 $\pm$ 3,5	23,2 $\pm$ 0,6	29,1	74 $\pm$ 3	2,90 $\pm$ 0,14	Ps, Fs
Collado de Sahún	SA	N-NW	1789 $\pm$ 5	15 $\pm$ 9	60,1 $\pm$ 2,8	22,7 $\pm$ 0,8	36,5	117 $\pm$ 24	2,38 $\pm$ 0,25	Pu, Ps
Ballibierna	BA	W-NW	1600 $\pm$ 4	30 $\pm$ 6	49,6 $\pm$ 2,3	21,3 $\pm$ 0,9	48,6	107 $\pm$ 5	2,12 $\pm$ 0,09	Fs

‡Abreviaturas de las especies de árboles acompañantes: Fs, *Fagus sylvatica* L.; Ps = *Pinus sylvestris* L.; Pu = *Pinus uncinata* Ram.

menos desde mediados de la pasada década de los años 80 (Camarero et al. 2003, 2004, 2011). Este descenso de crecimiento no corresponde a fenómenos debidos a perturbaciones locales (p. ej. insectos defoliadores) o a la presencia selectiva de hongos patógenos de raíz (Oliva & Colinas 2007). Nuestra aproximación al problema se ha basado en el establecimiento de redes de seguimiento en el Pirineo aragonés (Figura 1) en las que se ha descrito tamaño, edad, defoliación (considerada un indicador de vigor, Dobbertin 2005), abundancia de muérdago, y mortalidad en 28 bosques con distintos niveles de

decaimiento (Tabla 1). Esta caracterización puntual se ha complementado con un análisis retrospectivo basado en la dendrocronología, ciencia que estudia los anillos anuales de crecimiento. Se ha reconstruido así la historia de crecimiento radial y formación de madera de árboles con diferentes grados de defoliación, incluyendo árboles muertos cuya fecha de muerte puede ser datada reconociendo sus anillos característicos. A continuación resumimos nuestros principales resultados atribuibles al cambio climático y sus implicaciones así como las estrategias propuestas para mitigar esos efectos.

■ **Figura 1.**



▲ **Figura 1.** Los abetares ibéricos están muy fragmentados y suelen formar bosques mixtos (a, distribución europea y pirenaica). Además, constituyen uno de los límites meridionales de la distribución mundial de la especie (c, imagen otoñal del abetar de la Sierra de Guara con pinos –*Pinus sylvestris*– y hayas –*Fagus sylvatica*; fotografía de Miguel Ortega Martínez). En el caso de Aragón (b) además de fragmentación (bosques = manchas grises y códigos de letras en negrita) se observa una transición climática y biogeográfica entre los abetares más occidentales (montanos, p.ej. hayedo-abetares) y los más orientales (subalpinos, abetares con *Pinus uncinata*). En la figura (b) los cuadrados grises separan los abetares sometidos a mayor proporción de lluvias de invierno-primavera o de verano-otoño situados al oeste o al este, respectivamente (las estaciones climáticas utilizadas se muestran con códigos de tres letras).

Fuente: Elaborado a partir de Camarero et al. (2011).

## Resultados y discusión

### El aumento de temperaturas y la aparición de sequías extremas desencadenan el decaimiento

Durante la segunda mitad del siglo XX, en el Pirineo aragonés se produjo un aumento significativo de la temperatura mientras que la precipitación no mostró ninguna tendencia (Figura 2), en consonancia con lo observado en gran parte de Europa occidental (IPCC, 2007). A comienzos de los años 60 se observaron valores elevados de déficit hídrico pero fue a finales del verano de 1985 cuando se produjo un máximo en el déficit hídrico (Figura 2) y que se correlaciona con la producción de un anillo de crecimiento muy estrecho en 1986 (Camarero et al. 2011). Esta sequía afectó a gran parte del Pirineo central, incluso a zonas muy húmedas (precipitación anual entre 1500 y 2000 mm) como el valle de Arán, pero sus efectos sobre los abetares fueron muy dispares geográficamente. Por un lado, existe un claro gradiente estacional en las precipitaciones siendo proporcionalmente mayores en invierno-primavera hacia el oeste y en verano-otoño hacia el este (Figura 1), tal y como ya habían observado climatólogos y botánicos (Vigo & Ninot 1987). Este gradiente longitudinal se solapa con el latitudinal caracterizado por mayor mediterraneidad hacia el sur y más continentalidad y precipitación hacia el norte a medida que ascendemos. Por otro lado, el abeto (*Abies alba*) es una especie muy sensible al déficit hídrico y particularmente a la sequía atmosférica medida como déficit de presión de vapor (Aussenac 2002). Por ejemplo, la apertura de claros del bosque muy grandes puede aumentar ese déficit y perjudicar al funcionamiento fotosintético del abeto (Peguero-Pina et al. 2007). Esta sensibilidad se manifiesta con respuestas negativas del crecimiento frente al aumento del déficit hídrico acumulado a finales del verano. Este efecto, previo a la formación del anillo, posiblemente conlleva

el consumo de carbohidratos que no pueden destinarse a formar la madera temprana durante la primavera siguiente (Rolland et al. 1999, Tardif et al. 2003, Camarero et al. 2011). Además, los abetares pirenaicos forman uno de los límites meridionales de distribución de la especie en Europa, y son estas poblaciones las que han mostrado una mayor sensibilidad del crecimiento radial de la especie al aumento de aridez (Jump et al. 2006, Macias et al. 2006, Carrer et al. 2010).

Todos los elementos citados permiten explicar que la sequía del verano de 1985 desencadenara una brusca caída de crecimiento y formación de madera observables en el anillo de 1986 cuando la defoliación y la mortalidad comenzaron a aumentar. Ese decaimiento fue más intenso en los pirineos navarro y aragonés que en el catalán pese a que los primeros se sitúan en zonas que reciben a menudo mayores precipitaciones anuales que el segundo (Figura 3). ¿Por qué? La mayor parte de la precipitación anual se recoge en invierno y primavera hacia el oeste mientras que la precipitación estival y otoñal es mayor proporcionalmente hacia el este gracias a fenómenos de ciclogénesis (tormentas estivales) originados en el Mar Mediterráneo. Este patrón geográfico de distribución estacional de las precipitaciones condiciona la respuesta de los abetares al aumento de temperatura y de aridez generando focos de decaimiento en el pirineo occidental. Esas poblaciones de abetares montanos mixtos con mayor incidencia de defoliación y mortalidad y situados en zonas sub-óptimas están siendo desde entonces reemplazadas por haya o pinos silvestres (Figura 3b). Por contra, los fenómenos de decaimiento son muy escasos en abetares montanos de zonas húmedas o en abetares subalpinos situados a mayor altitud y recibiendo suficiente lluvia en verano. Sin embargo, ¿este papel inductor de la sequía pudo estar condicionado (predispuesto según la terminología de Manion, 1981) por factores previos, históricos?

Figura 2.

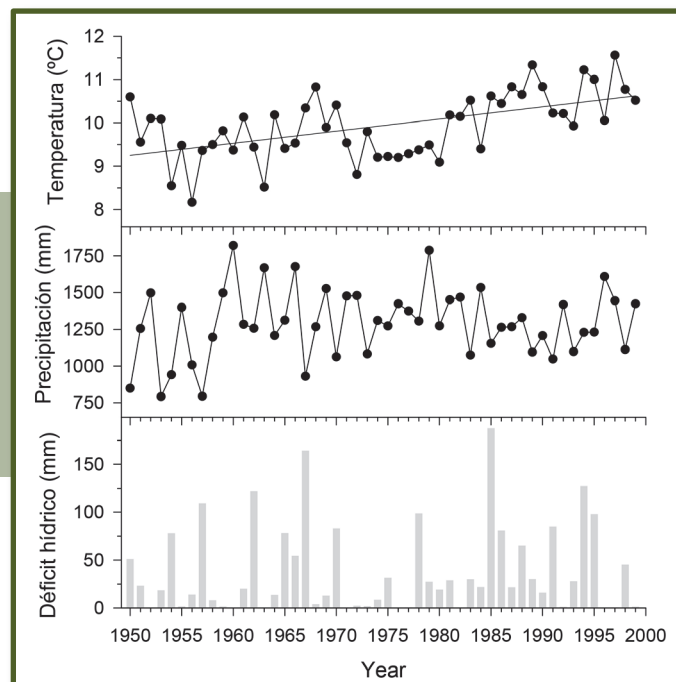


Figura 2. Tendencias climáticas recientes en el Pirineo aragonés basadas en datos anuales caracterizadas por un aumento significativo y lineal de la temperatura media en la segunda mitad del s. XX ( $r = 0,54$ ;  $P < 0,001$ ). El pico de déficit hídrico observado a finales del verano de 1985 precedió a episodios importantes de decaimiento y pérdida de crecimiento observados a partir de 1986.

Fuente: Elaborado a partir de Camarero et al. (2011).

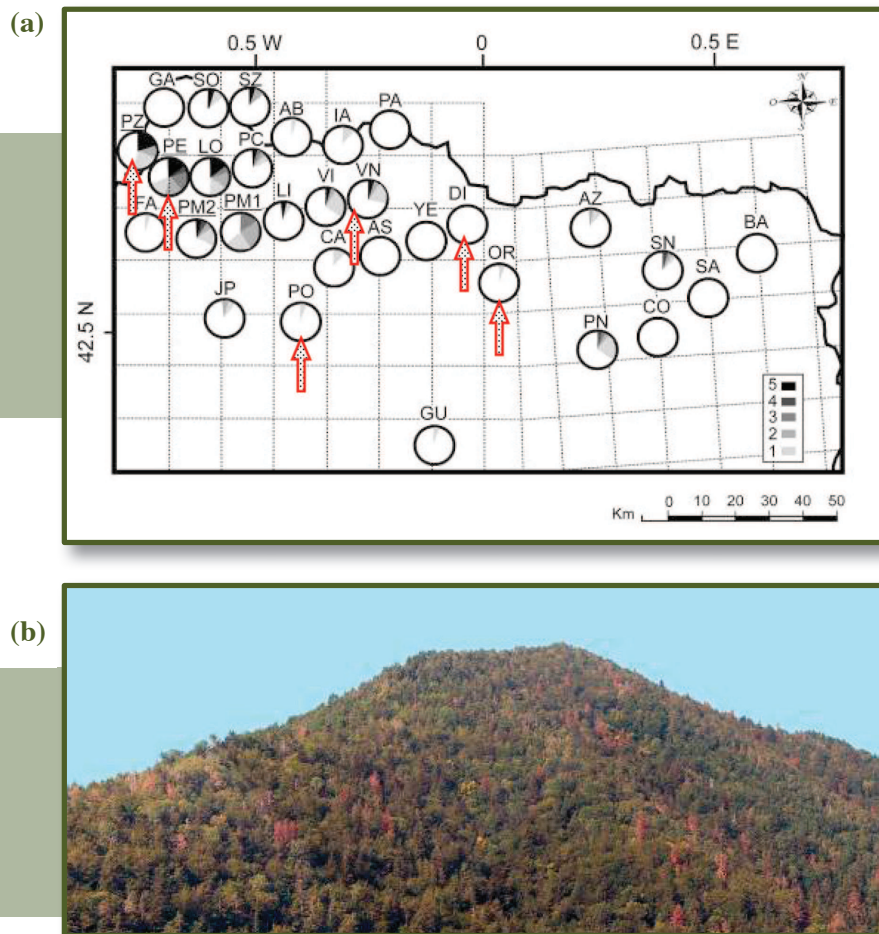
### ¿Cómo crecen y funcionan los abetares con decaimiento?

Existe una enorme variabilidad en el crecimiento radial a lo largo del siglo XX cuando se comparan abetares con o sin síntomas de decaimiento e incluso cuando se comparan abetos sintomáticos o no sintomáticos dentro de bosques con decaimiento (Figura 4). En general los bosques con mayor tasa de crecimiento no presentaron decaimiento y se situaban en las zonas más húmedas y de suelos profundos. Dentro de los bosques con decaimiento es habitual que los árboles con mayor tasa de crecimiento a lo largo del tiempo no muestren decaimiento pero, como se ha comentado antes, también existen abetos moribundos o muertos que crecían más en el pasado. Por lo tanto, las jerarquías de crecimiento entre individuos vecinos pueden cambiar en función de factores climáticos (sequía-decaimiento).

Regionalmente los abetos estudiados tardan unos 60 años en alcanzar valores máximos de incremento de área basimétrica y dado que la mayoría están incluidos en un rango estrecho de edad (Tabla 1) esperamos que hubiesen alcanzado un máximo de producción de madera entre 1960 y 1990 aproximadamente, tal y como se observa en casi todos los bosques estudiados y también en Europa Central (Büntgen et al. 2014). Sin embargo

las sequías de los años 80 y 90 revirtieron este aumento de productividad en los bosques con decaimiento actual conduciendo a muchos de los árboles afectados a su defoliación y muerte (Figuras 4 y 5). Es decir, convirtieron grandes sumideros de carbono en emisores ya que el abeto es posiblemente la especie de árbol que más altura alcanza y biomasa acumula en el Pirineo. Además, los abetares con decaimiento situados en zonas más secas presentaban una mayor eficiencia de uso del agua (estimada a partir de la composición de isótopos de carbono de la celulosa de la madera de los anillos de crecimiento) que los abetares sin decaimiento localizados en zonas más húmedas (Figura 5). Sin embargo, esta respuesta, en parte debida a la mayor disponibilidad de CO<sub>2</sub> en la atmósfera, se revirtió o estabilizó a partir de la década de los 80 cuando comenzó el decaimiento y se inició el declive de crecimiento. Puede decirse que la mayor disponibilidad de carbono gaseoso no revirtió ni afectó a la pérdida de crecimiento causada por las sequías de los años 80. De alguna manera, los árboles cruzaron algún umbral fisiológico que les condujo de manera irreversible a tasas elevadas de defoliación y al declive de crecimiento a menudo asociado con la muerte del árbol.

■ **Figura 3.**



▲ **Figura 3.** Cartografía del nivel de defoliación (síntoma de decaimiento) de los abetares aragoneses a finales del s. XX (a) e imagen de un abetar con decaimiento acentuado recientemente (monte de Orús, código OR en la Figura 1b). En la figura superior cada círculo muestra el porcentaje de árboles en distintos niveles de defoliación (%) de copa considerando cinco clases de defoliación y vigor: 1 (11–25% defoliación), 2 (26–50%), 3, (51–75%), 4 (76–90%) y 5 (>91% o árbol muerto con acículas rojas). Las flechas señalan abetares en los que se ha constatado que el fenómeno de decaimiento ha persistido o se ha acentuado en la pasada década.

Fuente: Elaborado a partir de Camarero et al. (2011).

Figura 4.

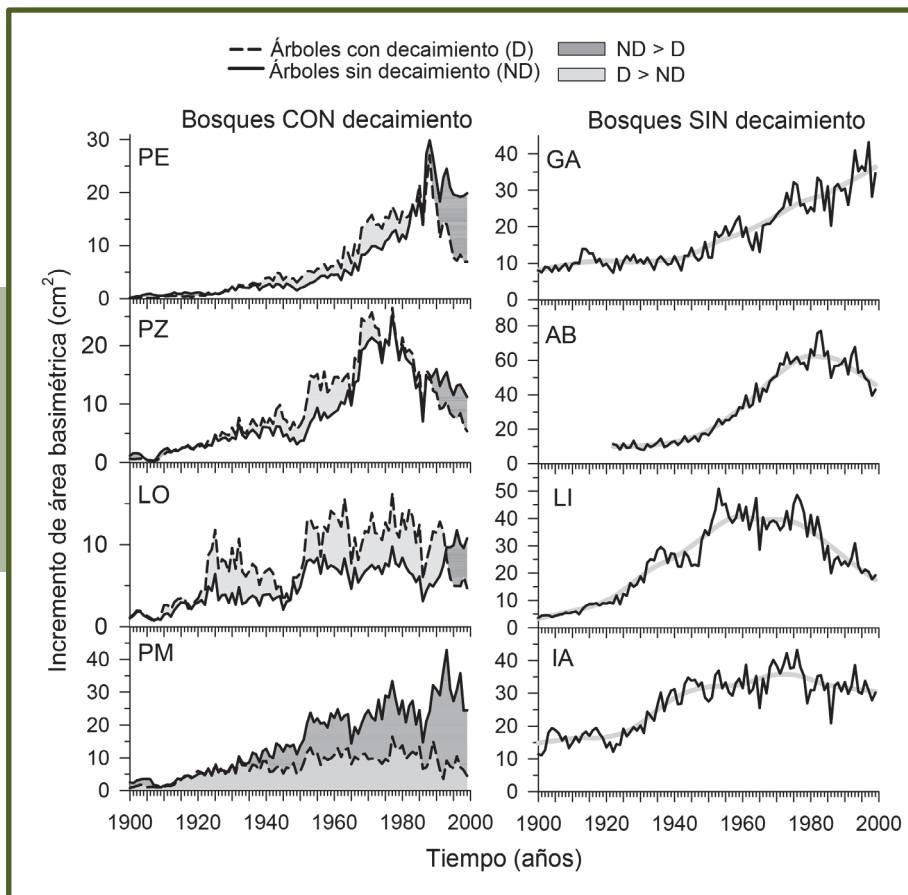


Figura 4. Existe una gran variabilidad en el crecimiento (aquí expresado como incremento de área basimétrica) a lo largo del siglo XX de abetares con (columna izquierda) o sin (columna derecha) síntomas de decaimiento. En los bosques con decaimiento existen además árboles con (D) o sin (ND) síntomas de decaimiento que muestran diferentes jerarquías en cuanto a su crecimiento pasado o actual. Hay bosques en los que árboles sin síntomas recientes de decaimiento crecían más en el pasado que aquellos ahora sintomáticos (ND>D, áreas en gris oscuro) o viceversa (D>ND, áreas en gris claro). En los bosques sin decaimiento se muestra la tendencia a largo plazo con máximos de crecimiento entre 1960 y 1990 (líneas suavizadas grises). La situación y los códigos de los sitios aparecen en la Figura 1b.

Fuente: Elaborado a partir de Camarero et al. (2011).

### El papel de la historia del bosque como condicionante previo del decaimiento inducido por sequía

Existe en la actualidad una gran atención acerca del papel de la estructura del bosque como regulador de la respuesta de los árboles al clima. Por ejemplo, la intensidad actual de competencia podría condicionar la respuesta de los árboles a la sequía (Linares et al. 2010). No obstante, la competencia actual es sólo un reflejo del uso y gestión históricos del bosque. La dendrocronología permite reconstruir la historia del bosque analizando las secuencias de crecimiento y reconociendo que cada tipo de perturbación está asociada a un distinto tipo de “firma” en la serie de crecimiento radial del árbol (Camarero et al. 2004). Por ejemplo, hay abetos con decaimiento que muestran patrones de declive de crecimiento de tipo gradual o brusco. Estos declives son diferentes de los observados en procesos aún más progresivos de pérdida de crecimiento por infección debida a chancro (hongo *Melampsorella caryophyllacearum*) (Solla et al. 2006), o bien en procesos reversibles de pérdida y recuperación de crecimiento tras una defoliación intensa por insectos como el lepidóptero *Epinotia subsequana* (Camarero et al. 2003). Finalmente, la tala de árboles vecinos, como las llevadas a cabo en muchos abetares con decaimiento, genera una liberación brusca del crecimiento de los árboles supervivientes próximos que sirve para reconstruir talas históricas.

La mayoría de los abetares que muestran decaimiento experimentaron frecuentes liberaciones bruscas de crecimiento manifestadas como la formación de anillos muy anchos (Figura 6). Muchas de estas liberaciones están asociadas a talas de los años 50, una década de autarquía e intensa explotación de los recursos patrios (Cabrera 2001). Esta explotación histórica y su papel como moduladora de la estructura actual de los abetares pirenaicos concuerdan con el estrecho rango de edades encontrado (80-150 años) dado que esta especie puede alcanzar 500 años de edad. También observamos liberaciones tras las talas post-decaimiento realizadas en los años 80 para eliminar árboles muertos. Sin embargo, a menudo se observa tras ese periodo de liberación la muerte posterior del árbol superviviente (Camarero et al. 2011). Por tanto, es posible que las talas intensas e históricas realizadas en algunos abetares produjeran una selección negativa de individuos más vulnerables a las sequías posteriores de los años 80 o bien alteraran el microclima del bosque de tal manera que predispusieron al decaimiento posterior (Camarero et al. 2011). Este razonamiento se ha empleado antes para explicar otros decaimientos observados en Estados Unidos (Reams & Huso 1990).

En resumen, en el decaimiento de los abetares pirenaicos no sólo intervienen factores climáticos (aumento de temperaturas, sequía) sino que existen

Figura 5.

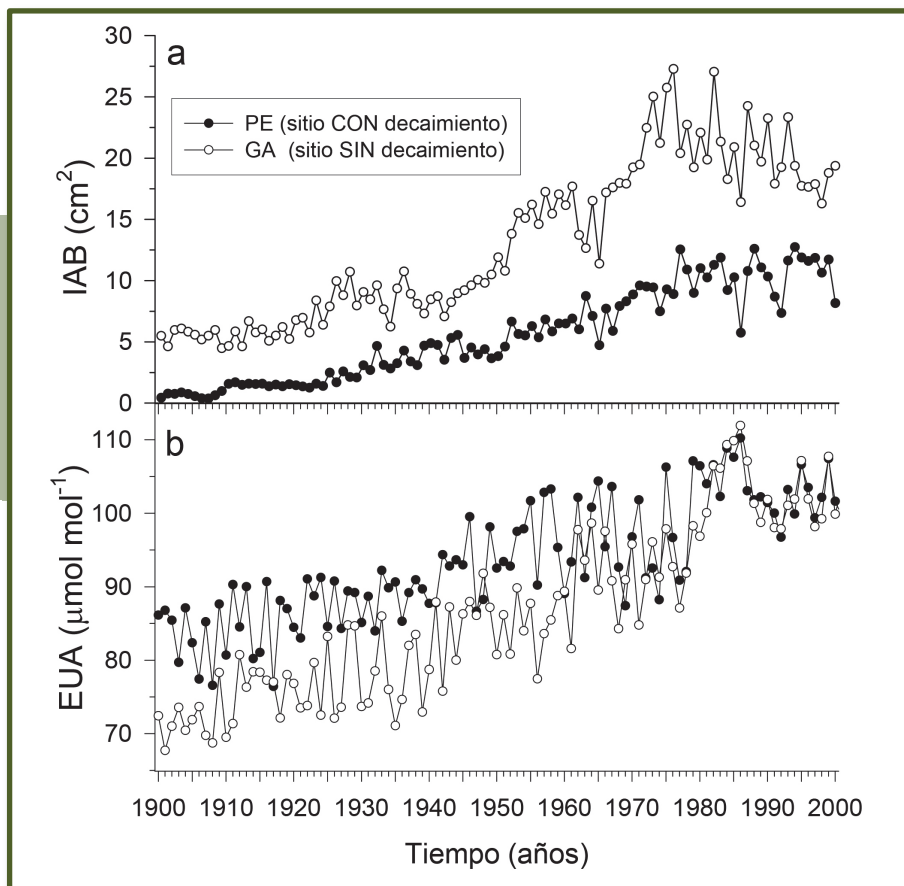


Figura 5. Cambios a lo largo del siglo XX en el crecimiento radial (a, IAB, incremento de área basimétrica) y en la eficiencia de uso del agua (b, EUA) en un abetar con síntomas de decaimiento (PE, Paco Ezpela) y otro próximo sin síntomas de decaimiento (GA, Gamueta). Las curvas de crecimiento de estos dos bosques son representativas de los promedios para los abetares con y sin decaimiento. La situación y los códigos de los sitios aparecen en la figura 1b.

Fuente: Elaborado a partir de Linares & Camarero (2012).

otros motores de cambio relacionados con la estructura actual del bosque y, sobre todo, con la historia de su uso y explotación (Figura 7). El modelo conceptual de decaimiento propuesto integra muchas variables de distintos tipos (clima, topografía, biogeografía, estructura del bosque, historia y uso pasados), pero estudios de campo basados en aproximaciones dendroecológicas e integrando otras disciplinas (patología, ecofisiología, genética) pueden permitir determinar los principales factores desencadenantes del decaimiento. Los resultados actuales indican que el clima, la longitud y la altitud en relación al régimen de lluvias y la historia de uso son los principales factores causantes del decaimiento, mientras que otros factores (p. ej. características del suelo como la disponibilidad de nitrógeno) que han resultado relevantes para explicar el decaimiento del abeto en los Vosgos de Francia (Thomas et al. 2002, Pinto et al. 2007), juegan en los Pirineos un papel secundario. En los Vosgos el sustrato dominante son las areniscas, que generan suelos con menos nutrientes y más drenados que la mayoría de los suelos básicos y profundos de los abetares aragoneses.

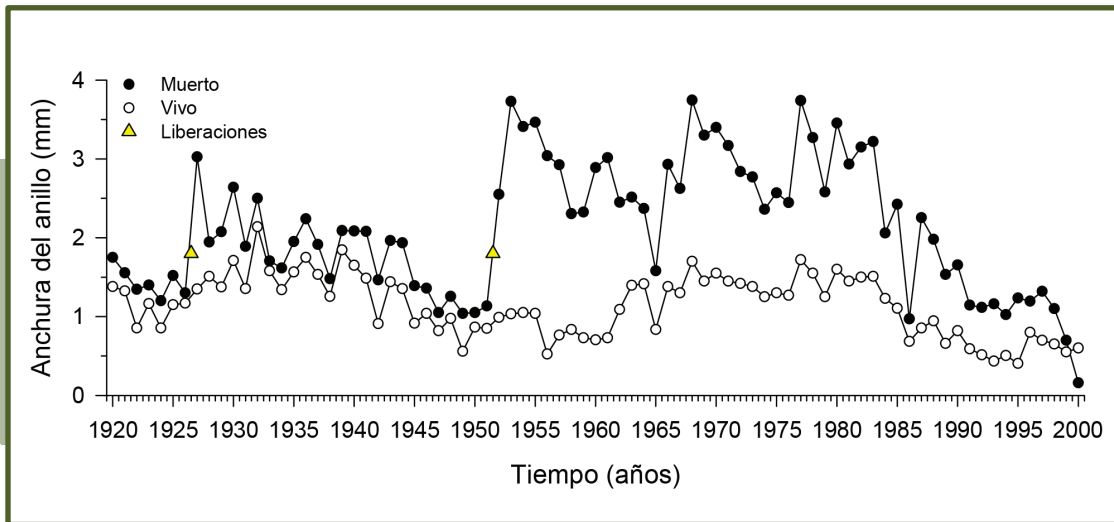
Según reconstrucciones paleoecológicas el abeto persistió a mediados del Holoceno bajo temperaturas estivales mucho más altas que las actuales formando bosques sub-mediterráneos (Tinner et al. 2013). Estas reconstrucciones del nicho de la especie implicarían que los límites meridionales de la especie, como el pirenaico, podrían no mostrar retracciones en respuesta al calentamiento climático. Sin embargo, otros estudios pronostican contracciones en el límite “xérico”

de distribución (Maiorano et al. 2013). En cualquier caso, análisis preliminares simulando el efecto de un aumento de temperatura y de aridez sobre el crecimiento de abetares pirenaicos indican que el calentamiento climático conduciría a un descenso en la productividad neta. Estas simulaciones concuerdan con la práctica desaparición local de algunos abetares pirenaicos y pronostican un aumento de su vulnerabilidad al aumento de temperaturas y de la sequía atmosférica.

### Recomendaciones para la adaptación

¿Cómo gestionar bosques en zonas de montaña dominados por árboles que pueden superar los 30m. de altura para adaptarlos a las nuevas condiciones climáticas y socio-económicas (escasa explotación)? En primer lugar, sería fundamental catalogar y hacer un seguimiento de los bosques más afectados para describir su evolución y caracterizar sus rasgos particulares (microclima, crecimiento, fotosíntesis, uso del carbono y del agua, genética, mortalidad, regeneración, sucesión, presencia y tipo de hongos patógenos, abundancia de madera muerta). En segundo lugar, se pueden aplicar medidas silvícolas respetuosas con este tipo de bosques que favorezcan su diversidad estructural y de edades, y favorezcan la regeneración y persistencia del abeto en aquellas zonas en las que se ve desplazado por especies competidoras (haya, pino). A diferencia de bosques de zonas más secas, en el caso de los abetares pirenaicos una reducción

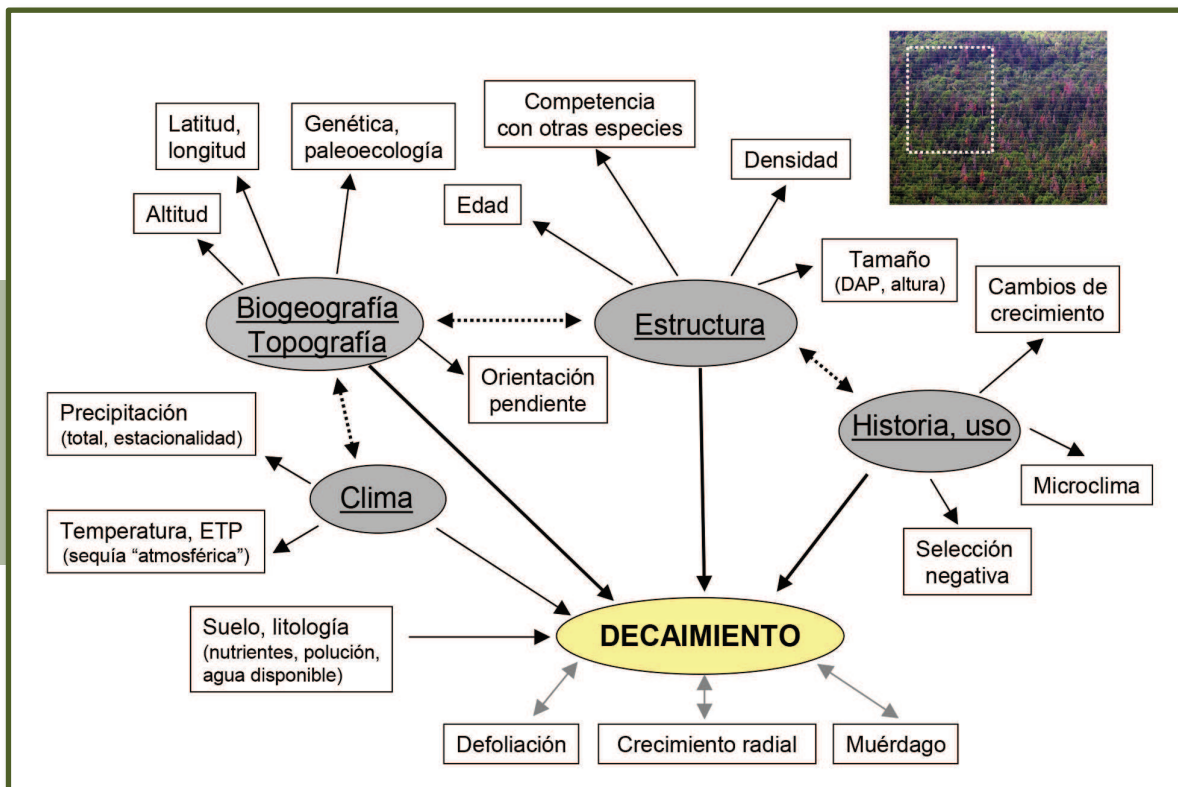
■ **Figura 6.**



▲ **Figura 6.** Tendencias de crecimiento radial de un árbol muerto y otro vivo del mismo abetar caracterizado con síntomas de decaimiento (sitio PZ, Tabla 1 y Figura 1b). Ambos árboles respondieron con pérdidas de crecimiento en 1965 y 1986 a sequías acentuadas pero el árbol muerto ha experimentado liberaciones previas (triángulos) en las décadas de los años 20 y 50 del siglo pasado. En esta última década antes mencionada se detectaron liberaciones en muchos abetares aragoneses indicando talas frecuentes.

Fuente: Elaborado a partir de Camarero et al. (2002).

■ **Figura 7.**



▲ **Figura 7.** Modelo conceptual de decaimiento en el caso del abeto. En gris se muestran los tipos de variables que pueden conducir al decaimiento (clima, biogeografía y topografía, estructura del bosque, historia de uso y manejo del bosque) y las flechas indican variables relacionadas dentro de cada grupo. Estos grupos de variables pueden interactuar como indican las flechas punteadas de doble cabeza. El decaimiento puede manifestarse como mayor defoliación, menor crecimiento (en este ejemplo se indica radial por ser el sujeto de la dendrocronología), mayor afección de hemiparásitos (p. ej. el muérdago) o patógenos y, en suma, mayor mortalidad. Nótese que este modelo conceptual es susceptible de validación estadística si se transforma en un modelo de ecuaciones estructurales. Abreviaturas: DAP, diámetro a la altura del pecho, normalmente medido a 1,3 m; ETP, evapotranspiración potencial. La imagen superior muestra zonas de elevado decaimiento en el monte Paco Ezpela (código PE en la Figura 2a), próximo a Ansó, Huesca (los abetos muertos se ven como copas rojas sobre un fondo verde de hayas o pinos).

Fuente: Elaborado a partir de Camarero et al. (2002, 2011) Fuente: Hampe (2005)



intensa de densidad podría favorecer su decaimiento en vez de aliviar los síntomas del decaimiento. Urge ejercer mayores esfuerzos de conservación y gestión de estos bosques, a menudo situados en espacios protegidos, que albergan grandes valores de biodiversidad o constituyen refugios para otras especies de flora (p. ej. especies de árboles caducifolios, musgos, hongos) y fauna (p. ej. pájaros carpinteros, oso).

## ■ Material suplementario

### *Datos climáticos*

Para caracterizar los patrones espaciales y temporal del clima se recogieron y analizaron (evaluando la homogeneidad y completando los huecos) datos climáticos mensuales (temperatura media, precipitación total) de 14 estaciones localizadas en el área de estudio (Figura 1b). Después se estudió la evolución del clima a lo largo de la segunda mitad del siglo XX en todo el Pirineo aragonés así como en sus mitades occidental y oriental (Figura 2). Se constató la mayor relevancia proporcional de la precipitación estacional de verano-otoño hacia el este calculando valores absolutos y relativos (%) de precipitación anual y estacional para cada estación y cartografiando esa variación. Finalmente, se relacionó el crecimiento medio de cada abetar con los datos climáticos mensuales de la estación más próxima en términos geográficos y topográficos (altitud).

### *Datos de estructura de los bosques*

La mayoría de los resultados expuestos se basan en trabajos liderados por el primer autor y que comenzaron a desarrollarse en 1999 cuando llegó a Aragón para estudiar el decaimiento del abeto apoyado por el Departamento de Medio Ambiente y el Centro de Investigación y Tecnología Agroalimentaria, ambos pertenecientes al Gobierno de Aragón, y por el Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agroalimentaria. Por tanto, casi todos los estudios se han centrado en abetares del Pirineo aragonés (Figura 1b, Tabla 1) que abarcan un amplio gradiente climático (la precipitación anual es de 900 a 2000 mm aproximadamente) y topográfico (p. ej. la altitud se sitúa entre 920 y 1790 m), y comprenden uno de los límites meridionales del abeto en la península ibérica (Guara) e incluyen abetares, a menudo próximos, con diferentes grados de decaimiento (Figura 3a).

Se realizó un muestreo extensivo para describir la estructura (diámetro a 1,3 m, altura, edad, competencia con árboles vecinos) y el vigor (grado de defoliación, forma del ápice, abundancia de muérdago) de 28 abetares situados en el Pirineo aragonés (Tabla 1). Se muestreó un abetar en cada cuadrado de una malla de 10 km<sup>2</sup> que cubría todo el Pirineo y Pre-Pirineo aragonés. En cada bosque se seleccionaron aleatoriamente de 10 a 15 árboles maduros. La defoliación de copa se estimó usando una escala semi-cuantitativa de 5 niveles (Müller & Stierlin 1990) para determinar el porcentaje de individuos muy defoliados o muertos de cada bosque (Figura 3). La intensidad de competencia de un subgrupo de los árboles muestreados se estimó midiendo el diámetro y determinando la especie de todos los árboles vecinos situados a un radio de 7,6 m del árbol focal (ver más detalles en Camarero et al. 2011).

### *Datos de crecimiento radial de los árboles*

Los 10-15 árboles de cada bosque caracterizados fueron muestreados para reconstruir su historia de crecimiento radial. Para ello se siguió un procedimiento dendrocronológico estándar y se extrajeron dos testigos de madera a 1,3 metros usando una barrena Pressler. Las muestras fueran montadas, lijadas, datadas visualmente y las dataciones fueron posteriormente evaluadas mediante métodos estadísticos. Los anillos de crecimiento fueron medidos con una precisión de 0,01 mm usando una lupa y un medidor semi-automático LINTAB (Rinntech, Alemania). La edad de los árboles a 1,3 metros fue estimada mediante el conteo de los anillos en los testigos de madera de la muestra más vieja de cada árbol y ajustando un localizador geométrico desde los anillos más exteriores para estimar la distancia perdida hasta la médula teórica. Se calculó el incremento de área basimétrica por considerarse un descriptor con un significado más biológico de las tendencias de crecimiento que la anchura del anillo. Las liberaciones de crecimiento se establecieron usando un filtro matemático que detectaba cambios bruscos relativos de la anchura del anillo en comparación con periodos previos (se pueden consultar más detalles en Camarero et al. 2011). Para relacionar clima y crecimiento mediante correlaciones usando el coeficiente de Pearson primero se eliminaron las tendencias de crecimiento de cada serie y se obtuvieron índices adimensionales de crecimiento a los que también se les eliminó parte de su autorrelación temporal (ver más detalles en Camarero et al. 2011).

### *Datos de funcionamiento de los árboles*

La eficiencia de uso del agua se estimó calculando la discriminación isotópica del carbono comparando la composición de isótopos de carbono (<sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C) de la atmósfera y aquella del material vegetal, en nuestro caso este material es celulosa extraída de la madera de anillos de crecimiento anuales previamente datados. Se seleccionaron dos bosques con niveles de decaimiento contrastados (sitios GA y PE en Figura 1b) y se muestrearon 8-12 abetos por sitio cuyos anillos fueron mezclados año a año. Finalmente, se ajustaron y compararon distintos modelos teóricos de eficiencia de uso del agua en función de diferentes escenarios de intercambio gaseoso (ver más detalles en Linares & Camarero 2012).

## ■ Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias al apoyo de múltiples entidades, proyectos y personas: Gobierno de Aragón, INIA (proyecto RTA-071-C3-1), ARAID, AEMET, CRU, ETH, red Globimed, J.L. Vázquez, E. Martín, E. Gil-Pelegrín, N. Ibarra, C. Lastanao, J. Peguero-Pina, C. Bigler. Gracias a A. Herrero y M.A. Zavala por invitarnos a contribuir a este informe.

## Referencias bibliográficas

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H et al (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
- Aussenac G (2002) Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science* 59: 823-832
- Breshears DD, Cobb NS, Rich PM et al. (2005) Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 102: 15144-15148
- Büntgen U, Tegel M, Kaplan JO, Schaub M, Hagedorn F, Bürgi M, Brázdil R, Helle G, Carrer M, Heussner KU, Hofmann J, Kontic R, Kyncl T, Kyncl J, Camarero JJ, Tinner W, Esper J, Liebhold A (2014) Placing unprecedented modern European fir growth in a Holocene-long context. *Frontiers in Ecology and the Environment* (en prensa)
- Cabrera M (2001) Evolución de abetares del Pirineo aragonés. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 11: 43-52
- Camarero JJ, Padró A, Martín-Bernal E, Gil-Pelegrín E (2002) Aproximación dendroecológica al decaimiento del abeto (*Abies alba* Mill.) en el Pirineo aragonés. *Montes* 70: 26-33
- Camarero JJ, Martín-Bernal E, Gil-Pelegrín E (2003) The impact of a needleminer (*Epinotia subsequana*) outbreak on radial growth of silver fir (*Abies alba*) in the Aragón Pyrenees: A dendrochronological assessment. *Dendrochronologia* 21: 1-10
- Camarero JJ, Lloret F, Corcuera L, Peñuelas J, Gil-Pelegrín E (2004) Cambio global y decaimiento del bosque. En: Valladares F, editor. *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Ed. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid, pp. 397-423
- Camarero JJ, Bigler CJ, Linares JC, Gil-Pelegrín E (2011) Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management* 262: 759-769
- Carrer M, Nola P, Motta R, Urbinati C (2010) Contrasting tree-ring growth to climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. *Oikos* 119: 1515-1525
- Corcuera L, Camarero JJ, Sisó S, Gil-Pelegrín E (2006) Radial-growth and wood-anatomical changes in overaged *Quercus pyrenaica* coppice stands: functional responses in a new Mediterranean landscape. *Trees: Structure and Function* 20: 91-98
- Dobbertin M (2005) Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research* 124: 319-333
- IPCC (2007) *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge Univ. Press, New York
- Jump A, Hunt JM, Peñuelas J (2006) Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology* 12: 2163-2174
- Linares JC, Camarero JJ (2012) From pattern to process: linking intrinsic water-use efficiency to drought-induced forest decline. *Global Change Biology* 18: 1000-1015
- Linares JC, Camarero JJ, Carreira JA (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*. *Journal of Ecology* 98: 592-603
- Macias M, Andreu L, Bosch O, Camarero JJ, Gutiérrez E (2006) Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* Mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Climatic Change* 79: 289-313
- Maiorano L, Cheddadi R, Zimmermann NE, Pellissier L, Petitpierre B, Pottier J, Laborde H, Hurdu BI, Pearman PB, Psomas A, Singarayer JS, Broennimann O, Vittoz P, Dubuis A, Edwards ME, Binney HA, Guisan A (2013) Building the niche through time: using 13,000 years of data to predict the effects of climate change on three tree species in Europe. *Global Ecology and Biogeography* 22: 302-317
- Manion PD (1981) *Tree Disease Concepts*. Prentice Hall, Englewood Cliffs
- Manion PD (2003) Evolution of concepts in forest pathology. *Phytopathology* 93: 1052-1055
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., et al., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178: 719-739
- Müller, E.H.R., Stierlin, H.R., 1990. *Sanasilva Tree Crown Photos with Percentages of Foliage Loss*. WSL, Birmensdorf, Suiza
- Oliva J, Colinas C (2007) Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: role of management, historic dynamics and pathogens. *Forest Ecology and Management* 252: 84-97
- Peguero-Pina JJ, Camarero JJ, Abadía A, Martín E, González-Cascón R, Morales F, Gil-Pelegrín E (2007) Physiological performance of silver-fir (*Abies alba* Mill.) populations under contrasting climates near the south-western distribution limit of the species. *Flora* 202: 226-236
- Pinto PE, Gegout JC, Herve JC, Dhote JF (2007) Changes in environmental controls on the growth of *Abies alba* Mill. in the Vosges Mountains, northeastern

France, during the 20th century. *Global Ecology and Biogeography* 16: 472-484

Reams GA, Huso MMP (1990) Stand history: an alternative explanation of red spruce radial growth reduction. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 250-253

Rolland C., Michalet R, Desplanque C, Petetin A, Aime S (1999) Ecological requirements of *Abies alba* in the French Alps derived from dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science* 10: 297-306

Sánchez-Salguero R., Camarero JJ., Dobbertin M., Fernández-Cancio A., Vilà-Cabrera A., Manzanedo RD., Zavala MA., Navarro-Cerillo RM (2013) Contrasting vulnerability and resilience to drought-induced decline of densely planted vs. natural rear-edge *Pinus nigra* forests. *Forest Ecology and Management* 310: 956-967

Skelly JM, Innes JL (1994) Waldsterben in the forests of Central Europe and Eastern North America: fantasy or reality? *Plant Disease* 78: 1021-1032

Solla A, Sánchez-Miranda A, Camarero JJ (2006) Radial-growth and wood anatomical changes in *Abies alba* infected by *Melampsorella caryophyllacearum*: a dendroecological assessment of fungal damage. *Annals of Forest Science* 63: 1-8

Tardif J, Camarero JJ, Ribas M, Gutiérrez E (2003) Spatiotemporal variability in tree ring growth in the Central Pyrenees: climatic and site influences. *Ecological Monographs* 73: 241-257

Thomas AL, Gegout JC, Landmann G, Dambrine E, King D (2002) Relation between ecological conditions and fir decline in a sandstone region of the Vosges mountains (northeastern France). *Annals of Forest Science* 59: 265-273

Tinner W, Colombaroli D, Heiri O, Henne P, Steinacher M, Untenecker J, Vescovi E, Allen J, Carraro G, Conedera M, Joos F, Lotter AF, Luterbacher J, Samartin S, Valsecchi V (2013) The past ecology of *Abies alba* provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. *Ecological Monographs* <http://dx.doi.org/10.1890/12-2231.1>

Vigo J, Ninot JM (1987) Los Pirineos. En: Peinado Lorca M, Rivas-Martínez S, editores. *La Vegetación de España*. Publicaciones Univ. Alcalá de Henares, Alcalá de Henares, pp. 351-38