



S. Sabaté^{1,2*}, D. Nadal-Sala¹, C. Gracia^{1,2}

¹Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universitat de Barcelona, 08028 Barcelona, España

²CREAF (Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals), 08193 Cerdanyola del Vallès, España

* Correo electrónico: santi.sabate@ub.edu

27

Proyecciones sobre la evolución de los balances de carbono y agua para los bosques españoles en el contexto del cambio climático

Resultados clave

- Durante la primera mitad de siglo, se proyecta un incremento de la producción forestal. El efecto fertilizante del aumento de CO₂ atmosférico compensaría los efectos negativos de la reducción de precipitación y del aumento de temperatura.
- Bajo los escenarios climáticos más adversos se proyecta una disminución de la producción forestal durante la segunda mitad de siglo. El aumento de aridez en este periodo, no podría compensarse por el aumento de CO₂.
- El actual cambio climático incrementará la evapotranspiración de las masas forestales españolas al mismo tiempo que reducirá su disponibilidad hídrica.
- Una gestión forestal adaptativa puede ayudar a mitigar los efectos negativos del cambio climático sobre las masas forestales mediterráneas.

Contexto

Las proyecciones climáticas para la Península Ibérica para este siglo muestran tanto una reducción moderada de la precipitación como un incremento de la temperatura (IPCC 2007, Martín-Vide et al. 2010, IPCC 2013). Este hecho supondrá un cambio en las condiciones de crecimiento de los bosques mediterráneos que puede alterar su composición y distribución (Peñuelas & Boada 2003, Palahí et al. 2008, Keenan et al. 2011). Los ecosistemas no siempre reaccionan de forma lineal a las presiones ambientales (Carpenter & Brock 2011), y por lo tanto, cambios drásticos en las condiciones climáticas como las actuales pueden dar lugar a saltos abruptos en

la conformación de los ecosistemas (Catalán et al. 2013). De hecho, se han documentado impactos negativos del incremento de temperatura y aridez en distintos ecosistemas forestales, ya sea en forma de mortalidad arbórea (Bigler et al. 2006, Allen et al. 2010) como en forma de defoliaciones masivas (Carnicer et al. 2011).

Un rasgo característico de los ecosistemas forestales mediterráneos es la presencia de un período con un mayor o menor grado de estrés hídrico (Vicente-Serrano 2006, Sabaté & Gracia 2010, García-Ruiz et al. 2011) durante el verano. Es decir, en la disyuntiva existente entre una transpiración limitada por el agua disponible o limitada por la demanda evaporativa (Piñol et al. 1999, Sabaté & Gracia 2010), la mayor parte de los bosques mediterráneos tienden a sufrir una limitación en su transpiración por déficit hídrico (Piñol et al. 1999). Existen, no obstante, algunas excepciones a esta afirmación: bosques de planifolios de origen boreal o bosques de ribera de aguas permanentes, cuya transpiración está fundamentalmente limitada por la energía disponible (Nadal-Sala et al. 2013a). Se espera un incremento de los impactos negativos del estrés hídrico estival sobre los bosques mediterráneos durante este siglo, sobre todo en su segunda mitad (Schröter et al. 2005). En este contexto los bienes y servicios ofrecidos por los bosques mediterráneos (Palahí et al. 2008) se verán comprometidos (Schröter et al. 2005, Allen et al. 2010, Otero et al. 2011). El incremento de la evapotranspiración por parte del estrato arbóreo (Gracia et al. 2010) supondrá una disminución del agua drenada y de escorrentía (Bosch & Hewlett 1982). Esta disminución del agua de escorrentía puede llegar incluso a provocar que cursos fluviales actualmente de aguas permanentes puedan secarse durante los períodos particularmente secos que se proyectan (Farley et al. 2005). Este hecho impondría severas constricciones a los ecosistemas fluviales y ribereños (Otero et al. 2011).

El conjunto de los bosques del mundo son capaces de fijar el 30% de las emisiones de CO₂ de origen antropogénico (Pan et al. 2011). Por lo tanto, su papel como regulador del ciclo biogeoquímico del carbono a corto-medio plazo resulta fundamental. Vayreda et al. (2012) calcularon que la fijación de carbono por parte de los bosques españoles fue de 1.40 MgC·ha⁻¹·año⁻¹ durante el período 1996-2006. Existe una estrecha relación entre la fijación de carbono y la evapotranspiración de la masa forestal (Gracia et al. 2010), es decir, para fijar carbono es necesario disponer de agua y energía: cerca del 40% de los bosques del mundo tienen una producción limitada por la disponibilidad hídrica (Nemani et al. 2003). Explicado de forma breve, el CO₂ atmosférico difunde al interior de la hoja a través de unas estructuras celulares con forma de poro llamadas estomas. A la capacidad de difusión del CO₂ desde la atmósfera hasta el interior de la hoja es a lo que llamamos conductancia estomática. Esta conductancia estomática varía en función del grado de apertura de los estomas. El árbol abre o cierra estomas dependiendo del potencial hídrico de la hoja y la demanda evaporativa de la atmósfera. Es decir, la permeabilidad al CO₂ de la hoja depende tanto del grado de hidratación de la misma como de la energía disponible en la atmósfera. Por lo tanto, se deduce que disponer de CO₂ para realizar la fotosíntesis significa perder agua por transpiración.

Para las plantas C3 se puede considerar que la pérdida de vapor de agua en la fijación de carbono es aproximadamente una relación de 1000:1. Un árbol promedio precisa transpirar 1000 g de agua para fijar 1 g de carbono (Sabaté & Gracia 2010). El coste en agua de fijación de carbono es, por lo tanto, tres órdenes de magnitud superior al carbono fijado por fotosíntesis. El balance entre agua perdida por transpiración y el carbono fijado se define como la eficiencia en el uso del agua. Un incremento en la concentración del CO₂ atmosférico permitiría, teóricamente, un aumento de la eficiencia en el uso del agua (Sabaté et al. 2002, Keenan et al. 2011). Sin embargo, existen múltiples interacciones fisiológicas no lineales entre la eficiencia de la fotosíntesis y la concentración de carbono ambiental (Caemmerer & Farquhar 1981, Evans 1989). En este sentido una mayor

aridez podría repercutir en reducciones tanto de la conductancia estomática (Cramer et al. 2001) como de la conductancia del mesófilo – capacidad de difusión del CO₂ desde la cámara estomática hacia el interior del cloroplasto, dependiente de la temperatura y del grado de hidratación de la hoja - (Keenan et al. 2010a, Keenan et al. 2010b). Otros factores que podrían limitar el efecto fertilizante del CO₂ son la saturación del aparato fotosintético (Stitt 1986) o la limitación por parte del N disponible (Norby et al. 2010).

En esta contribución tratamos de explicar los efectos de distintos escenarios de cambio climático para este siglo sobre los balances de agua y carbono de los bosques españoles. Asimismo, damos a conocer los distintos trabajos de modelización realizados con el modelo mecanicista de simulación forestal GOTILWA+ (Growth Of Trees Is Limited by Water, <http://www.creaf.uab.cat/gotilwa+/>). Morales et al. 2005, Keenan et al. 2008, Nadal-Sala et al. 2013b). También se muestran nuestros trabajos respecto a la evaluación de distintas propuestas de gestión forestal enfocadas a la mitigación del impacto del cambio climático sobre la población forestal.

Resultados y discusión

Efectos del cambio climático en la fijación de carbono de los bosques españoles

Aunque hay un amplio consenso en la comunidad científica de que el cambio climático tendrá grandes repercusiones en los ecosistemas forestales, las opiniones respecto a su dirección y escala temporal son dispares. Si bien hay evidencias de que un incremento de CO₂ atmosférico provocará una mayor producción de los bosques a escala global debido a un fenómeno de fertilización durante la primera mitad de este siglo, (Figura 1, Cramer et al. 2001, Sabaté et al. 2002, Keenan et al. 2011), los patrones para la segunda mitad de siglo no están tan claros, ya que parte de los efectos fertilizantes del incremento de la concentración de CO₂

Figura 1

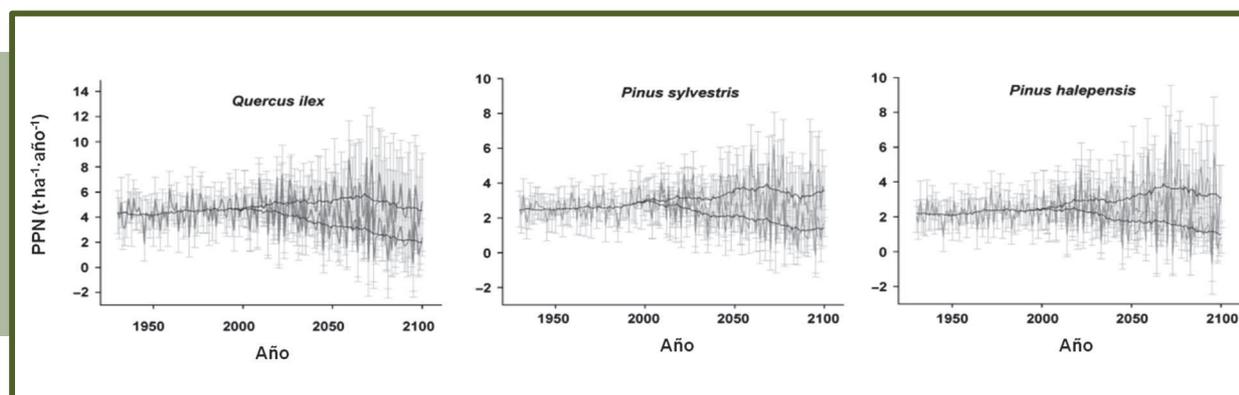


Figura 1. Proyección de la evolución de la producción primaria neta para los bosques españoles de encina (*Quercus ilex*), de pino silvestre (*Pinus sylvestris*) y pino carrasco (*Pinus halepensis*) para el período 1930-2100. Se han simulado dos escenarios climáticos a partir de las proyecciones de cambio climático para la península Ibérica del modelo general de circulación HadCM3. En uno de ellos (la línea inferior) se asume una concentración constante del CO₂ durante todo el período considerado, mientras que en el otro (la línea superior) se asume un escenario socioeconómico A1 (IPCC 2007), con una concentración de 810 ppm para el año 2080. En los gráficos se muestra el promedio anual de la producción primaria neta (NPP, en Mg·ha⁻¹·año⁻¹) (línea gris claro), la desviación estándar anual (cajetilla gris claro) y la media móvil de los últimos 15 años (gris oscuro) para tres especies distintas: la encina (*Q. ilex*), el pino silvestre (*P. sylvestris*) y el pino carrasco (*P. halepensis*).

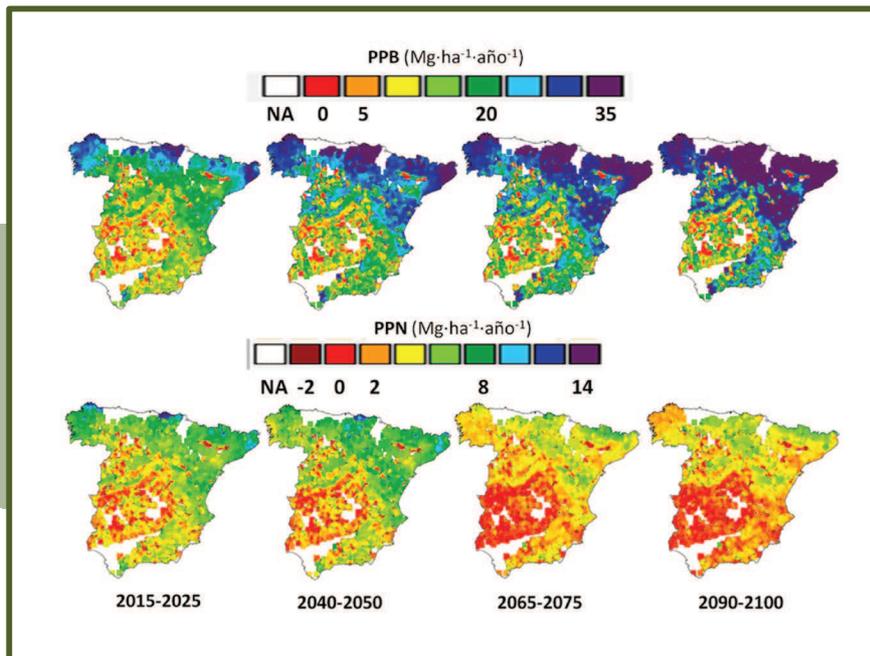
Fuente: Modificado a partir de Keenan et al. (2011).

pueden verse contrarrestados por el incremento de la aridez, sobre todo en las zonas que actualmente ya se encuentran sujetas a un estrés hídrico elevado (Figura 2a, Cramer et al. 2001, Keenan et al. 2010a, Nadal-Sala et al. 2013b). Distintos escenarios climáticos proyectan diferentes evoluciones para los balances de carbono de los bosques españoles, desde un ligero efecto fertilizador (Keenan et al. 2011) hasta una significativa limitación de la producción primaria neta (Nadal-Sala et al. 2013b). Paralelamente, el cambio climático y el incremento de la concentración de carbono atmosférico afectarán de forma distinta a las distintas especies arbóreas (Figura 1, Sabaté et al. 2002, Keenan et al. 2011), debido a que la fisiología resulta determinante en cuanto a la respuesta de cada especie frente al estrés hídrico (Brendel & Cochar 2010). Nuestros resultados indican que a corto – medio

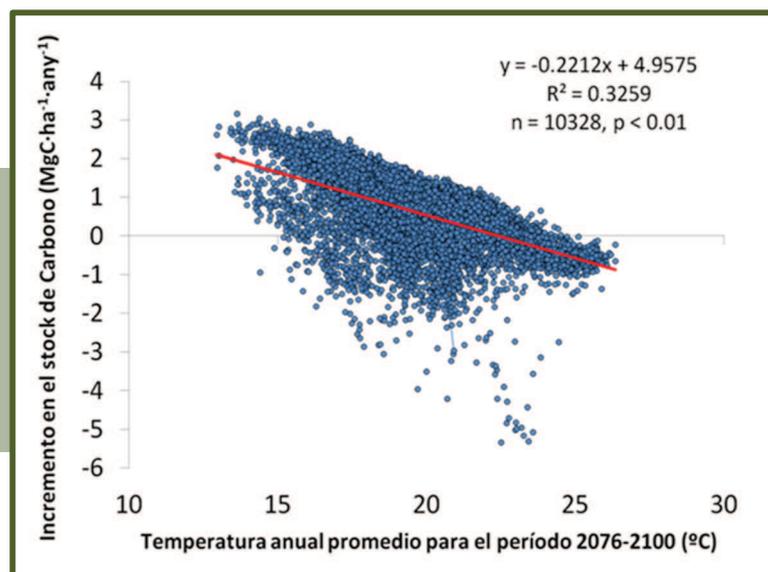
plazo se puede apreciar un incremento de la producción por parte de los bosques españoles (Figuras 1 y 2a). No obstante, a partir de mediados de siglo, las proyecciones indican que aquellos bosques ubicados en las latitudes más cálidas pueden volverse emisores netos de carbono (Figura 2 b). Esto se debe principalmente a un incremento de los episodios de mortalidad y decaimiento arbóreos asociados a un aumento de la aridez (Allen et al., 2010, Carnicer et al. 2011), además de un incremento de la respiración de mantenimiento por parte de los tejidos vivos del árbol –fundamentalmente hojas y raíces finas– debido al aumento de la temperatura.

Está ampliamente aceptada y modelizada la disminución observada de la conductancia estomática frente a períodos de estrés hídrico (Chaves 1991, Wilson

■ **Figura 2A**



■ **Figura 2B**



▲ **Figura 2.** Resultados de producción de los bosques monoespecíficos españoles para un escenario socio-económico A2, un GCM ECHAM4, y una profundidad del suelo fija a 0.5 m. La figura a) muestra la producción primaria bruta (PPB) y la producción primaria neta (PPN) para el mismo escenario y para cuatro períodos distintos del siglo XXI. Los espacios donde no hay datos disponibles (NA) se han dejado en blanco. En la figura b) se ilustra la variación del C acumulado durante el período 2076-2100, en relación a la temperatura anual promedio para este mismo período.

Fuente: Modificado de Nadal-Sala et al. (2013b).

et al. 2000). No obstante, ha sido imposible modelizar con éxito la respuesta de la conductancia del mesófilo a las condiciones ambientales. En este sentido profundizan los experimentos de Keenan et al. (2010 a, 2010 b), en los que se demuestra que el estrés hídrico también afecta a la conductancia del mesófilo; es decir, una reducción de la disponibilidad hídrica puede implicar una reducción de la capacidad de difusión del CO_2 no únicamente desde la atmósfera hacia el interior del estoma, sino también de la cámara estomática hacia el interior del cloroplasto. Esta limitación de difusión intra-tisular, que se ha interpretado como una pérdida de turgencia (Cornic et al. 1989) y/o una disminución de la actividad de las acuaporinas (Terashima & Ono 2002), debe añadirse a la limitación por cierre estomático y a la limitación por saturación del aparato fotosintético. La conductancia del mesófilo se ha observado más limitante que la conductancia estomática en condiciones de severo déficit hídrico (Figura 3, Keenan et al. 2010b). Esta restricción de la capacidad de difusión del CO_2 a través del mesófilo se debe de tener en cuenta a la hora de modelizar las posibles respuestas de los ecosistemas forestales al cambio climático, ya que puede suavizar en gran medida el efecto fertilizante debido a una mayor concentración de CO_2 atmosférico.

Proyecciones de los impactos sobre los flujos hídricos de los bosques españoles

De la misma forma que los bosques fijan CO_2 atmosférico en forma de compuestos de carbono resistentes a la degradación (p. ej.: lignina, celulosa, etc...), se ha mencionado anteriormente que dicha fijación requiere de una cantidad de agua evapotranspirada tres órdenes de magnitud superior al peso seco de carbono fijado. Es decir, para los bosques, la fijación de carbono resulta muy costosa en términos de balance hídrico. De

hecho, la disponibilidad hídrica es la mayor restricción en el crecimiento arbóreo (Boyer 1982). Esta limitación se acentúa en ambientes áridos o semiáridos como los mediterráneos (Gracia et al. 2010), en los que la producción forestal se puede ver muy afectada por la sequía estival. Además, esta evapotranspiración elevada provoca una competencia directa por los recursos hídricos entre el bosque y la sociedad (Andréassian 2004, Falkenmark & Rockström 2005, Gracia et al. 2010) ya que gran parte del agua precipitada vuelve a la atmósfera en forma de agua evapotranspirada por los árboles. En la zona mediterránea, donde el agua es un recurso limitante y la evapotranspiración potencial es muy superior a la precipitación – la proporción P/ETP es muy inferior a 1– encontramos, por ejemplo, que cerca del 84% del agua precipitada en un encinar ubicado en Prades (NE península ibérica) sale del bosque en forma de evapotranspiración (Gracia et al. 1999). En el actual contexto de cambio climático, las proyecciones indican que la fracción de agua evapotranspirada por los bosques españoles se verá incrementada (Figura 4). Esto se deberá tanto a una reducción de la precipitación como a un incremento de la evapotranspiración potencial (o demanda evaporativa de la atmósfera) debido a un aumento de la temperatura. Consecuentemente, el agua de escorrentía y de drenaje, que sale de las zonas forestales, se verá reducida. Esta reducción del agua azul de salida de la parcela forestal puede traducirse en impactos severos sobre los ecosistemas acuáticos (Farley et al. 2005, Otero et al. 2010). Como podemos observar en la figura 5, la tendencia se mantiene para las cinco especies estudiadas. Resulta interesante constatar que, si bien existe una reducción de la precipitación en todos los casos, la evapotranspiración por parte del bosque no disminuye. Al contrario: al incrementar la temperatura la demanda evaporativa atmosférica aumenta, suponiendo

Figura 3

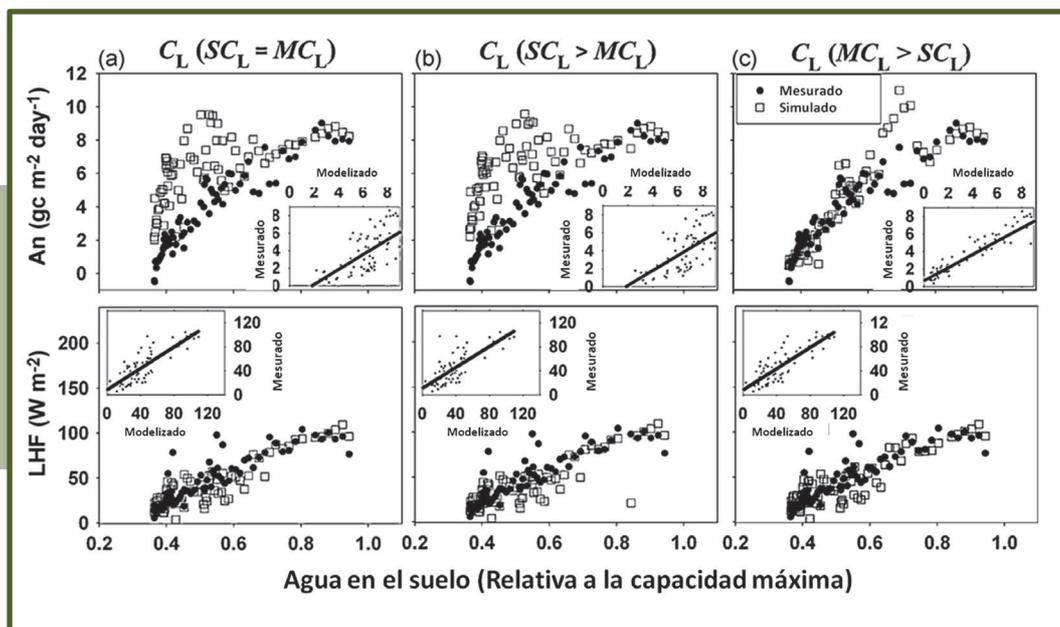


Figura 3. Comparación entre la asimilación neta de carbono (An , en $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$) y el flujo de calor de la hoja (LHF , $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$) en relación a la fracción de agua extraíble del suelo (RSW) para tres hipótesis distintas sobre la limitación en la conductancia (C_L): a) $C_L (SC_L = MC_L)$ significa que la conductancia estomática (SC_L) y la conductancia del mesófilo (MC_L) tienen la misma afectación durante el estrés hídrico; b) $C_L (SC_L > MC_L)$, que la conductancia estomática tiene más importancia que la conductancia del mesófilo y c) $C_L (MC_L > SC_L)$, que la conductancia del mesófilo tiene más importancia que la conductancia estomática en condiciones de sequía. Los círculos rellenos representan los puntos observados y los cuadrados vacíos representan los valores simulados. En el gráfico interno de cada figura se muestra la relación lineal entre los valores observados y los esperados: (a) $An r^2 = 0.47$, $LHF r^2 = 0.73$; (b) $An r^2 = 0.43$, $LHF r^2 = 0.65$; (c) $An r^2 = 0.81$, $LHF r^2 = 0.73$ ($n = 77$).

Fuente: Modificado a partir de Keenan et al. (2010 b).

una mayor pérdida de agua por transpiración al captar carbono. Reconocer esta tendencia – en un medio limitado por el agua y saturado de energía los árboles transpiran una enorme proporción del agua disponible - implica reconocer que, con una disminución de la disponibilidad hídrica y un incremento de la demanda evaporativa, los impactos del cambio climático sobre los recursos hídricos serán de una disminución del agua disponible tanto para los ecosistemas como para la sociedad.

Una gestión adecuada de los bosques puede mitigar los impactos negativos del cambio climático

Los bosques mediterráneos presentan una elevada resiliencia a las perturbaciones derivadas de la aridez, como son los incendios forestales y el antes mencionado estrés hídrico estival (Malansen & Trabaud 1987). Sin embargo, un incremento en la frecuencia e intensidad de estas perturbaciones puede amenazar la persistencia de los ecosistemas mediterráneos actuales (Díaz-Delgado et al. 2002). Una forma de afrontar las perturbaciones y las limitaciones ambientales de los bosques es mediante la gestión forestal. La gestión forestal consiste en provocar cambios en la estructura del bosque – generalmente mediante de talas de aclareo - de forma previamente planificada, orientados a reducir o limitar la competencia por los nutrientes, la luz o el agua; así como el impacto de las distintas perturbaciones que pueden afectar al bosque (incendios, plagas, etc...) A partir de distintos itinerarios de gestión forestal se pueden abordar distintos objetivos, p. ej. maximizar la producción de madera, minimizar el riesgo de incendios, optimizar el diámetro de la madera extraída, etc. Como puede ocurrir que distintos objetivos entren en conflicto, se requiere un esfuerzo importante de priorización, optimización y adaptación de los regímenes de gestión.

En el caso del uso del agua por los bosques, una gestión dirigida a reducir la evapotranspiración puede incrementar entre un 11 y un 29 % el ahorro de agua usada por el bosque, comparada con la que usaría un bosque no gestionado, en un rodal de pino carrasco (Figura 5). Además, una gestión adaptada a dichos objetivos permite casi doblar la disponibilidad hídrica por individuo, al suprimir parte de la competencia tanto por el agua como por la energía. De este modo, un árbol puede llegar a tener una mayor capacidad de evapotranspiración en un rodal si la gestión es la adecuada. A pesar de que el dato de reducción de la transpiración no es extrapolable a otras especies, Gracia et al. (1998) no encontraron diferencias en la evapotranspiración total de un rodal de encinar gestionado, comparado con el no gestionado. Sin embargo, sí que encontraron un incremento del agua disponible por unidad de superficie de hoja y por pie en el bosque gestionado. Esta situación, al reducir la competencia entre ellos por el agua, debería permitir disminuir la vulnerabilidad de los individuos frente a los períodos de sequía. Por otro lado, una gestión demasiado intensa puede reducir inicialmente la disponibilidad de carbohidratos de reserva ya que los árboles destinan su producción fundamentalmente al crecimiento al verse libres de competidores, y este hecho limita la capacidad del bosque para responder a nuevas perturbaciones (López et al. 2009). Encontrar la gestión óptima del rodal para enfrentarse a los distintos impactos negativos del cambio climático resultará fundamental para maximizar la eficiencia de la gestión de nuestros bosques en las próximas décadas.

Figura 4

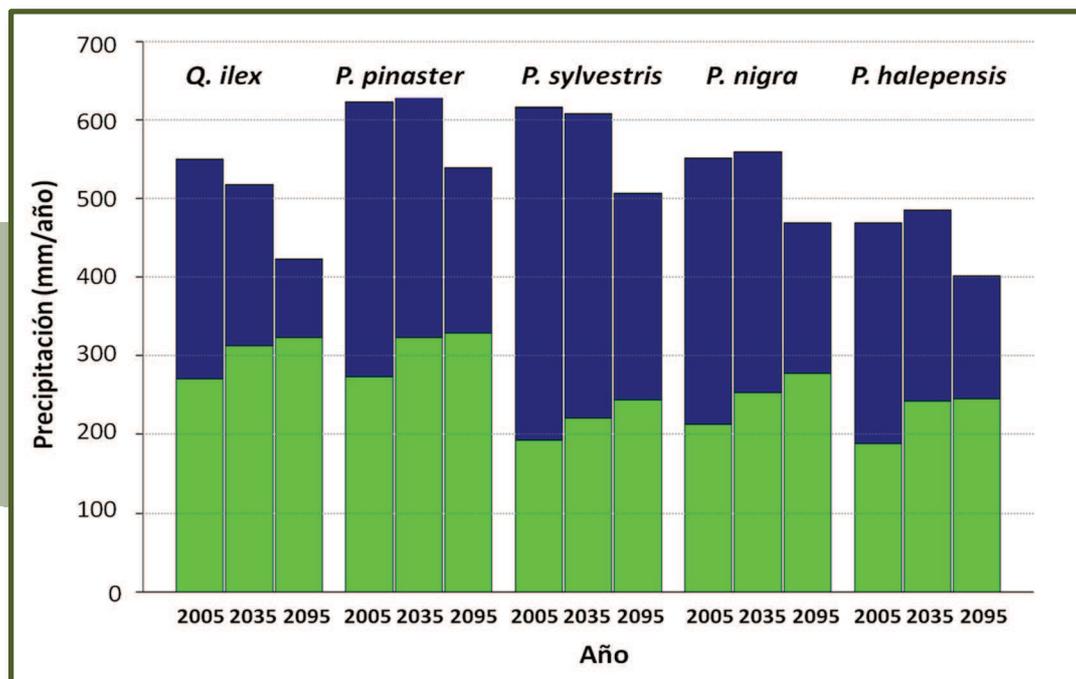


Figura 4. En esta figura se muestra el balance hídrico simulado para un conjunto de 500 parcelas escogidas aleatoriamente por todo el territorio español peninsular. Se presentan los valores promedios de evapotranspiración (verde y abajo) y flujo de agua de drenaje + escorrentía (azul y arriba) en relación a la precipitación para las cinco especies consideradas. Se presentan valores simulados para el 2005, y la proyección de esta relación para el 2035 y el 2095 en un escenario de cambio climático A2 y un GCM ECHAM4-A2.

Fuente: Modificado de Nadal-Sala et al. (2013b).

Figura 5

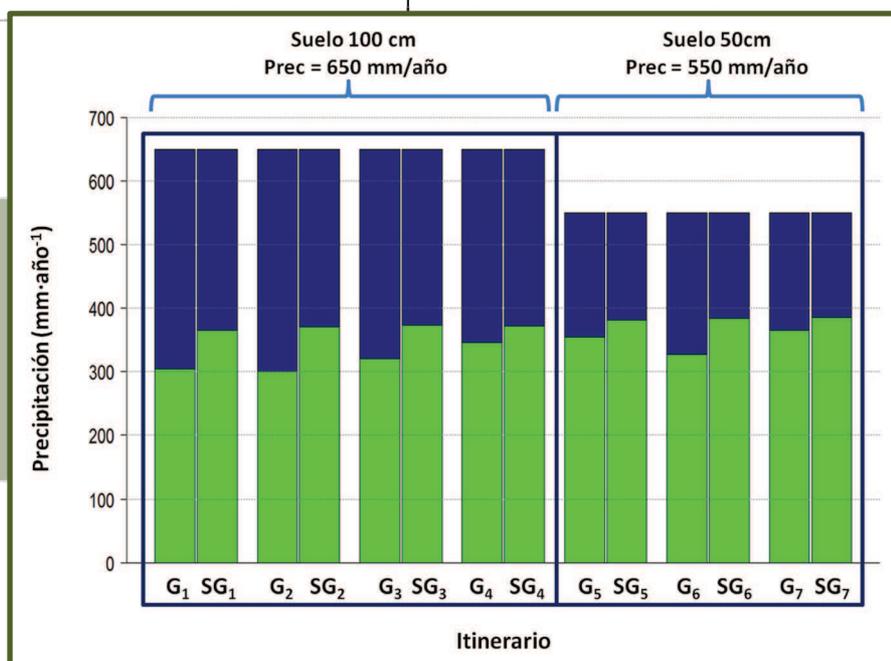


Figura 5. Simulación en GOTILWA+ de distintos itinerarios de gestión forestal para *P. halepensis*. Cantidad de agua evapotranspirada (verde y abajo) y agua que sale del sistema en forma de escorrentía y drenaje (azul y arriba) en relación a la precipitación (prec) para cada uno de los itinerarios explorados, todos en $\text{mm}\cdot\text{año}^{-1}$. A modo de ejemplo se comparan los valores obtenidos por siete itinerarios distintos de gestión (G_1, G_2, \dots, G_7) respecto a un bosque no gestionado (SG_1, SG_2, \dots, SG_7) durante el mismo período.

Fuente: Modificado a partir de Nadal-Sala et al. (2013b).

Conclusiones

El aumento de concentración de CO_2 atmosférico puede propiciar un incremento de la producción forestal debido a su efecto fertilizante. De acuerdo con las proyecciones simuladas, esta situación puede darse durante la primera mitad de este siglo. A partir de su segunda mitad, el incremento de aridez proyectado (disminución de pluviometría y aumento de temperatura), puede ser más importante que el efecto de fertilización mencionado. Consecuentemente la producción forestal puede verse disminuida.

Los bosques mediterráneos se encuentran actualmente limitados por el agua disponible. El cambio climático está provocando que la fracción de agua evapotranspirada por los bosques aumente, ya sea por la disminución del agua disponible y/o por el incremento de la evapotranspiración realizada. Por lo tanto, la limitación por déficit hídrico se está viendo acentuada. Una adecuada gestión forestal puede disminuir la competencia por el agua entre los árboles del bosque, aumentando así su resiliencia al cambio climático.

Recomendaciones para la adaptación

- El agua es un recurso limitante para la mayor parte de los bosques españoles. El cambio climático acentuará y extenderá esta limitación.
- Se recomienda integrar en la gestión de nuestros sistemas forestales la evaluación de sus efectos sobre los balances hídricos, además de los de carbono.
- Las actuaciones de aforestación o reforestación en territorios áridos o semiáridos deberán considerar el consumo hídrico que representan los cambios de cubierta vegetal en general y de especies forestales en particular.
- Herramientas como GOTILWA+ permiten facilitar el trabajo de modelización y simulación a largo plazo en cuanto a la exploración de futuras gestiones adaptativas al cambio climático, y su desarrollo y aplicación deben ser prioritarios.

■ Referencias bibliográficas

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H (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
- Andréassian V (2004) Waters and forests: from historical controversy to scientific debate. *Journal of Hydrology* 291:1-27
- 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
- Brendel O, Cochard H (2010) Cómo combaten el estrés hídrico las plantas. En: Birot Y, Gracia C, Palahí M, editores. *Agua para los bosques y la sociedad en el mediterráneo*. European Forest Institute. 79-84 pp.
- Bosch JM, Hewlett JD (1982). A review of catchment experiments to determine the effect of vegetation changes on water yield and evapotranspiration. *Journal of Hydrology* 55:3-23
- Boyer JS (1982) Plant productivity and environment. *Science* 218:443-448.
- von Caemmerer S, Farquhar GD (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153:376-387
- Carnicer J, Coll M, Ninyerola M, Pons X, Sánchez G, Peñuelas J (2011) Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:1474-1478
- Carpenter SR, Brock WA (2011) Early warnings of unknown nonlinear shifts: a nonparametric approach. *Ecology* 92:2196-2201
- Catalán J, Pla-Rabés S, Wolfe AP, Smol JP, Ruhland KM, Anderson NJ, Kopacek J, Stuchlik E, Schmidt R, Koinig K, Camarero L, Flower R, Heiri O, Kamenik C, Korhola A, Leavitt P, Psenner R, Renberg I (2013) Global change revealed by palaeolimnological records from remote lakes: a review. *Journal of Paleolimnology* 1:23
- Chaves MM (1991) Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* 42:1-16
- Cornic G, Le Gouallec JL, Briantais JM, Hodges M (1989) Effects of dehydration and high light on photosynthesis of two C3 plants. *Phaseolus vulgaris* L. and *Elastostema repens* (hour.) *Hall f. Planta* 177:84-90
- Cramer W, Bondeau A, Woodward F, Prentice IC, Betts RA, Brovkin V, Cox PM, Fisher V, Foley JA, Friend AD, Kucharik C, Lomas MR, Ramankutty N, Sitch S, Smith B, White A, Young-Mollin C (2001) Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO2 and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology* 7:357-373
- Díaz-Delgado R, Lloret F, Pons X, Terradas J (2002) Satellite evidence of decreasing resilience in Mediterranean plant communities after recurrent wildfires. *Ecology* 83:2293-2303
- Evans JR (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78:9-19
- Falkenmark M, Rockstrom J (2004). Balancing water for humans and nature: the new approach in ecohydrology. Earthscan, Londres
- Farley K, Jobbágy E, Jackson RB (2005) Effects of afforestation on water yield: a global synthesis with implications for policy. *Global Change Biology* 11:1565-1576
- García-Ruiz J, López-Moreno, JI, Vicente-Serrano S, Lasanta-Martínez T, Beguería S (2011) Mediterranean water resources in a global change scenario. *Earth-Science Reviews* 105:121-139
- Gasith A, Resh V (1999) Streams in Mediterranean Climate Regions: Abiotic Influences and Biotic Responses to Predictable Seasonal Events. *Annual Review of ecology and systematics* 30:51-81
- Gracia C, Sabaté S, Tello E (1997) Modelling the responses to Climate Change of a Mediterranean Forest Managed a different thinning intensities. Effects on growth and water fluxes. En: Mohren GMJ, Kramer K, Sabaté S, editores. *Impacts of Global Change on tree Physiology and Forest Ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, Springer-Verlag
- Gracia C, Sabate S, Martinez JM, Albeza E (1999) Functional responses to thinning. En: Roda F, Retana J, Gracia C, Bellot J, editores. *Ecology of the Mediterranean Evergreen Oak Forests. Ecological Studies, vol. 137*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp. 329-337
- Gracia C, Vanclay J, Daly H, Sabaté S, Gyengé J (2010) Garantizar el agua para los árboles y para las personas: posibles escenarios. En: Birot Y, Gracia C, Palahí M, editores. *Agua para los bosques y la sociedad en el mediterráneo*. European Forest Institute. pp. 87-96
- 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
- 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*. Cambridge University Press, Cambridge
- Keenan T, Sabate S, Gracia C (2008) Forest eco-physiological models and carbon sequestration. En: *Managing Forest Ecosystems: The challenge of Climate Change*. Springer Science. pp. 83-102
- Keenan T, Sabaté S, Gracia C (2010a) Soil water stress and coupled photosynthesis-conductance models: Bridging the gap between conflicting reports on the relative roles of stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology* 150:443-453

- Keenan T, Sabaté S, Gracia C (2010b) The importance of mesophyll conductance in regulating forest ecosystem productivity during drought periods. *Global Change Biology* 16:1019-1034
- Keenan T, Serra JM, Lloret F, Ninyerola M, Sabaté S (2011) Predicting the future of forests in the Mediterranean under climate change, with niche and process models: CO₂ matters! *Global Change Biology* 17:565:579
- López B, Gracia C, Sabaté S, Keenan T (2009) Assessing the resilience of Mediterranean holm oaks to disturbances using selective thinning. *Acta Oecologica* 35:849-854
- Malansen GP, Traubad L (1987) Ordination analysis of the components of resilience of *Quercus coccifera* garrigue. *Ecology* 68:463-472
- Martín-Vide J, Gallart F, López-Bustins JA (2010) Implicaciones del cambio climático sobre los bosques y la hidrología: una visión general. En: Birot Y, Gracia C, Palahí M, editores. *Agua para los bosques y la sociedad en el mediterráneo*. European Forest Institute. pp.137-142
- Morales P, Sykes MT, Prentice IC, Smith P, Smith B, Bugmann H, Zierl B, Friedlingstein P, Viovy N, Sabate S, Sanchez A, Pla E, Gracia CA, Sitch S, Arneeth A, Ogee J (2005) Comparing and evaluating process-based ecosystem model predictions of carbon and water fluxes in major European forest biomes. *Global Change Biology* 11:1-23
- Nadal-Sala D, Sabaté S, Sánchez-Costa E, Boumghar A, Gracia C (2013a) Different responses to water availability and evaporative demand of four co-occurring riparian tree species in NE Iberian Peninsula: temporal and spatial sap flow patterns. *Acta Horticulturae* 991:215-222
- Nadal-Sala D, Sabaté S, Gracia C (2013b) GOTILWA+: un modelo de procesos que evalúa efectos del cambio climático en los bosques y explora alternativas de gestión para su mitigación. *Ecosistemas* 22:29-36
- Nemani RR, Keeling C, Hashimoto H, Jolly W, et al. (2003) Climate-Driven Increases in Global Terrestrial Net Primary Production from 1982 to 1999. *Science* 300:1560-1563
- Norby R, Warren J, Iversen C, et al. (2010) CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:19368-19373
- Otero I, Boada M, Badia A, et al. (2011) Loss of water availability and stream diodiversity under land abandonment and climate change in a Mediterranean catchment (Olzinelles, NE Spain). *Land Use Policy* 28:207-218
- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao S, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D (2011) A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 33:988-993
- Palahí M, Mavsar R, Gracia C, Birot Y (2008) Mediterranean forests under focus. *International Forestry Review* 10:676-688
- Peñuelas J, Boada M (2003) A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9:131-140
- Piñol J, Avila A, Escarré A (1999) Water balance in catchments. En: Rodà F., Retana J., Gracia C, Bellot J, editors. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer, Berlin. pp. 273-282
- Rodà F, Retana, J, Gracia C, Bellot J (1999) *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests. Ecological Studies, 137*. Springer Verlag, Heidelberg
- Sabaté S, Gracia C, Sánchez A (2002) Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest Ecology and Management* 5906:1-15
- Sabaté S, Gracia C (2010) Los procesos del agua en los árboles: transpiración y fotosíntesis. En: Birot Y, Gracia C, Palahí M, editores. *Agua para los bosques y la sociedad en el mediterráneo*. European Forest Institute. 74-77 pp.
- Schröter D, Cramer W, Leemans R, Prentice IC, Araujo MB, Arnell NW, Bondeau A, Bugmann H, Carter Tr, Gracia CA, de la Vega-Leinert AC, Erhad M, Ewert F, Glendining M, House JÁ, Kankaanpaa S, Klein RJT, Lavorel S, Lindner M, Metzger MJ, Meyer J, Mitchell TD, Reginster I, Rounsevell M, Sabate S, Sitch S, Smith B, Smith J, Smith P, Sykes MT, Thonicke K, Thuiller W, Tuck G, Zaehle S, Zierl B (2005) Ecosystem Service Supply and Vulnerability to Global Change in Europe. *Science* 5752:1333-1337
- Stitt M (1986) Limitation of photosynthesis by carbon metabolism. *Plant Physiology* 81:1115-1122
- Terashima I, Ono K (2002) Effects of HgCl₂ on CO₂ dependence of leaf photosynthesis: evidence indicating involvement of aquaporins in CO₂ diffusion across the plasma membrane. *Plant and Cell Physiology* 43:70-78
- Vayreda J, Martínez-Vilalta J, Gracia N, Retana J (2012) Recent climate changes interact with stand structure and management to determine changes in tree carbon stocks in Spanish forests. *Global Change Biology* 18:1028-1041
- Vicente-Serrano S (2006) Differences in spatial patterns of drought on different time scales: an analysis of the Iberian Peninsula. *Hydrological Sciences Journal* 51:83-97
- Warren C, Adams M (2004) Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *TRENDS in Plant Science* 9:270-274
- Wilson KB, Baldocchi DD, Hanson PJ (2000) Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. *Tree Physiology* 20:565-578