

Evaluando los efectos del cambio global sobre el funcionamiento de los abetos ibéricos mediante análisis de isótopos de carbono en los anillos de crecimiento

J.C. Linares ¹, J.J. Camarero ²

(1) Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales. Universidad Pablo de Olavide. Ctra. Utrera km. 1, 41002 Sevilla, Spain

(2) ARAID, Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). Apdo. 202, 50080 Zaragoza, Spain

➤ Recibido el 2 de junio de 2010, aceptado el 12 de julio de 2010.

Linares, J.C., Camarero, J.J. (2010). Evaluando los efectos del cambio global sobre el funcionamiento de los abetos ibéricos mediante análisis de isótopos de carbono en los anillos de crecimiento. *Ecosistemas* 19(3):24-40.

Evaluando los efectos del cambio global sobre el funcionamiento de los abetos ibéricos mediante análisis de isótopos de carbono en los anillos de crecimiento. La sequía es el principal factor limitante del crecimiento en las especies forestales de la cuenca mediterránea. Se ha propuesto que en ecosistemas limitados por el agua, el incremento global de CO₂ atmosférico puede compensar el mayor cierre estomático inducido por la sequía sin reducirse notablemente las tasas de producción. En este trabajo se muestran las tasas de crecimiento secundario y la eficiencia intrínseca de uso de agua (WUEi) de poblaciones de *Abies alba* y *A. pinsapo*. Se han comparado poblaciones con y sin síntomas externos de decaimiento. Desde comienzos de los años ochenta del pasado siglo la tasa de incremento de la WUEi en los sitios que presentan síntomas de decaimiento ha descendido hasta colocarse por debajo de la tasa de incremento de CO₂. Nuestros datos muestran una buena correlación entre el momento en que el incremento de WUEi cae por debajo del incremento del CO₂, el incremento regional de la temperatura media, la ocurrencia de varias sequías extremas, y la reducción de crecimiento radial.

Palabras clave: Cambio climático, dendrocronología, eficiencia en el uso del agua, estrés, sequía

Linares, J.C., Camarero, J.J. (2010). Assessing the effects of global change on the performance of Iberian firs using carbon isotopes analyses in tree rings. *Ecosistemas* 19(3):24-40.

Assessing the effects of global change on the performance of Iberian firs using carbon isotopes analyses in tree rings. Drought is the main tree-growth limiting factor in the Mediterranean basin. It has been suggested that, in water-limited ecosystems, the global atmospheric CO₂ rise might to compensate an increasing drought-induced stomatal closure, without a significant drop in the production rates. In this paper we show data of secondary growth and intrinsic water use efficiency (WUEi) for *Abies alba* and *A. pinsapo* trees. We compared populations with and without external decline symptoms. Since the early eighties of the 20th century, the rate of WUEi increase has declined in the sites with decline symptoms, being currently below the rate of CO₂ increase. Our data show a good relationship between the time the rate of WUEi increase falls below the CO₂ increase, the regional mean temperature increase, the occurrence of several extreme droughts, and generalised radial growth decline.

Keywords: Climatic change, dendrochronology, drought, stress, water-use efficiency.

Introducción

La sequía es el principal factor limitante del crecimiento en las especies forestales de la cuenca mediterránea (ver p.ej. Sarris et al. 2007), de manera que cualquier variación ambiental que afecte a la disponibilidad hídrica previsiblemente tendrá en esta región un efecto mucho más acentuado que sobre otros biomas más húmedos. Para esta región los modelos climáticos

predicen mayores temperaturas y un incremento en la variabilidad de las precipitaciones (IPCC, 2007). Estas predicciones, que ya han podido verificarse en la Península Ibérica y en gran parte de la cuenca mediterránea (IPCC, 2007; Luterbacher et al. 2006), permiten prever un incremento en la frecuencia e intensidad de las sequías y probablemente conlleven cambios en el crecimiento, el funcionamiento y la distribución de algunas especies forestales (Linares et al., 2010; Linares y Tíscar, 2010; Sarris et al., 2007; Peñuelas y Boada, 2003; Camarero et al., 2002).

Por otra parte, además del aumento de la temperatura y de la mayor variabilidad de las precipitaciones, el incremento del CO₂ atmosférico es uno de los componentes del cambio global menos cuestionados, tal vez porque no tiene restricciones espaciales y alcanza a todo el planeta y además porque afecta directamente a uno de los procesos más elementales de la biosfera: la fotosíntesis. La actual concentración de CO₂ atmosférico (392 ppm; datos del observatorio de Mauna Loa en Hawai según <http://co2now.org/>) es un 30% superior a la de la época preindustrial y el doble de los valores presentes hace 18000 años, durante la última glaciación (McCarroll y Loader, 2004; Neftel et al., 1988). En todo caso, en los últimos 400000 años nunca se registraron valores superiores a 290 ppm (Petit et al., 1999). Partiendo de que la capacidad de la maquinaria fotosintética de las plantas C3 no está saturada con las condiciones actuales de concentración de CO₂ atmosférico cabría la posibilidad de que su incremento esté estimulando, y continúe haciéndolo en el futuro, la fijación de carbono y en consecuencia el crecimiento de la plantas. En ecosistemas limitados por el agua como los mediterráneos, tal vez pueda compensar el mayor cierre estomático inducido por la sequía sin reducirse notablemente las tasas de producción (Ceulemans et al., 1999).

Sin embargo existen serias dudas acerca de que el continuo incremento de CO₂ pueda estimular la producción y el crecimiento (Bazzaz, 1990) o con respecto a si los bosques podrían funcionar como sumideros de carbono (Norby et al., 1992; Wullschlegel et al., 1997). La falta de correlación entre los valores de producción y los de fotosíntesis muestran que la mayor disponibilidad de CO₂ no es un buen predictor de las respuestas en el crecimiento (Tognetti et al., 2000). En este sentido, varios investigadores han planteado posibles mecanismos a través de los cuales esa mayor producción de fotosintatos se introduciría en canales metabólicos diferentes de la síntesis de nueva biomasa estructural, por ejemplo mediante un aumento del gasto respiratorio (Körner, 2003; Stan et al., 1994). Además de las variables antes señaladas, relativas a procesos de alcance global o regional, variables relativas a la estructura del bosque, tales como la edad de los individuos, la densidad, la estructura de tamaños, o el patrón espacial de distribución pueden ser también de gran trascendencia para el esclarecimiento de estos procesos (Linares et al., 2009b; Martín-Benito et al., 2010; Camarero et al., 2002).

Dendrocronología y Análisis de Isótopos Estables

La dendrocronología (estudio de los anillos de crecimiento en árboles y plantas leñosas) ha sido ampliamente usada para investigar el efecto del estrés climático sobre el crecimiento de los árboles (ver p.ej. Macias et al., 2006). La medida de los anillos de crecimiento proporciona información referente a la *solvencia* del crecimiento de los individuos. Puesto que la distribución de carbono a la madera del tronco tiene baja prioridad dentro de la jerarquía general del árbol (por detrás de la formación de brotes y biomasa fotosintética, producción de raíces y acumulación de sustancias de reserva, ver Waring y Pitman, 1985) su cuantía puede dar una idea de la cantidad de carbono que la planta puede acumular una vez satisfechos los sumideros más prioritarios. Así, valores bajos de crecimiento secundario denotan una capacidad limitada de producción de sustancias de reserva y de compuestos químicos de defensa (Waring y Schlesinger, 1985) de manera que individuos de menor crecimiento radial y baja producción de madera pueden resultar más vulnerables a periodos de estrés.

En este sentido, la composición isotópica de la madera proporciona un índice integrado a través del tiempo de la relación existente entre la presión parcial de CO₂ interna y externa a la planta, e indirectamente constituye una estima de la eficiencia en el uso del agua durante la fotosíntesis. La difusión y los procesos bioquímicos que tienen lugar durante la asimilación fotosintética del CO₂ ejercen una discriminación contra el isótopo pesado ¹³C (Farquhar et al., 1989). El fraccionamiento resultante queda reflejado en la composición isotópica de los isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) de los compuestos orgánicos tales como azúcares, almidón o celulosa y del resto de estructuras de la planta. La luz, la humedad del aire, la precipitación y la temperatura son variables ambientales que afectan al proceso fotosintético a través de su influencia sobre la conductividad estomática (*g*) y la fijación del CO₂ (*A*).

Las variaciones anuales en la discriminación del carbono en anillos de árboles fueron inicialmente relacionadas con la temperatura y la precipitación (Francey y Farquhar, 1982; Leavitt y Long, 1982). Sin embargo, los modelos de discriminación de carbono durante su fijación muestran que las plantas no son simples registradores de datos meteorológicos: las variaciones de $\delta^{13}\text{C}$ están sujetas a importantes controles ecofisiológicos a través de la regulación del intercambio gaseoso a escala estomática y de las posteriores discriminaciones bioquímicas que tienen lugar desde los carbohidratos asimilados hasta la madera que forma los anillos (Kodama et al., 2008; Ferrio et al., 2005; Jäggi et al., 2002). Por lo tanto, la datación de

anillos de crecimiento mediante dendrocronología combinada con el análisis de la discriminación isotópica de C puede reflejar variaciones ambientales (precipitación y temperatura) y estructurales (competencia) y ayudar a comprender los mecanismos ecofisiológicos de los árboles en respuesta a ellos.

Los bosques ibéricos de abetos como modelo experimental

Síntomas de estrés y mortalidad debidos a un aumento del déficit hídrico aparecerán de forma temprana en especies poco resistentes a la sequía y de manera más acentuada en aquellos límites de distribución (altitudinales o latitudinales) que vengan determinados por la disponibilidad hídrica (Macias et al., 2006; Linares et al., 2009a; Linares et al., 2010; Linares y Tíscar, 2010; Camarero et al., 2002). Por otra parte, la interacción de estos procesos con el incremento de CO₂ atmosférico, los cambios de uso del territorio y atributos estructurales indicadores del grado de competencia al que están sometidos los individuos no han sido aún muy estudiados en poblaciones naturales (Linares et al. 2009b).

La incidencia diferencial de los episodios de sequía en comunidades relictas poco resistentes al estrés hídrico puede tener efectos drásticos de sustitución de estos ecosistemas singulares por comunidades más ampliamente distribuidas, mejor adaptadas a las condiciones actuales, y previsibles, de mayor estrés climático. En algunos casos estos ecosistemas relictos encuentran en la cuenca mediterránea su límite meridional de distribución (*Taxus baccata*, *Pinus sylvestris*, *Abies alba*, **Fig. 1**) y en otros en la Región Mediterránea sus únicas poblaciones (*Pinus nigra* s.l., *Cedrus atlantica*, *Abies pinsapo*, *A. numidica*, *A. cilíctica*, etc., **Fig. 1**) resultando por tanto especialmente sensibles a cambios ambientales y especialmente adecuados para predecir los efectos del cambio global sobre ecosistemas similares a los templados. Estos ecosistemas están menos adaptados a la sequía que otros de zonas más xéricas y podrían ver comprometido en un futuro su balance hídrico debido al incremento global de temperatura, la incidencia de cambios en el patrón de las precipitaciones, o debido a transformaciones del hábitat a causa de cambios rápidos de uso del territorio (**Fig. 1**).

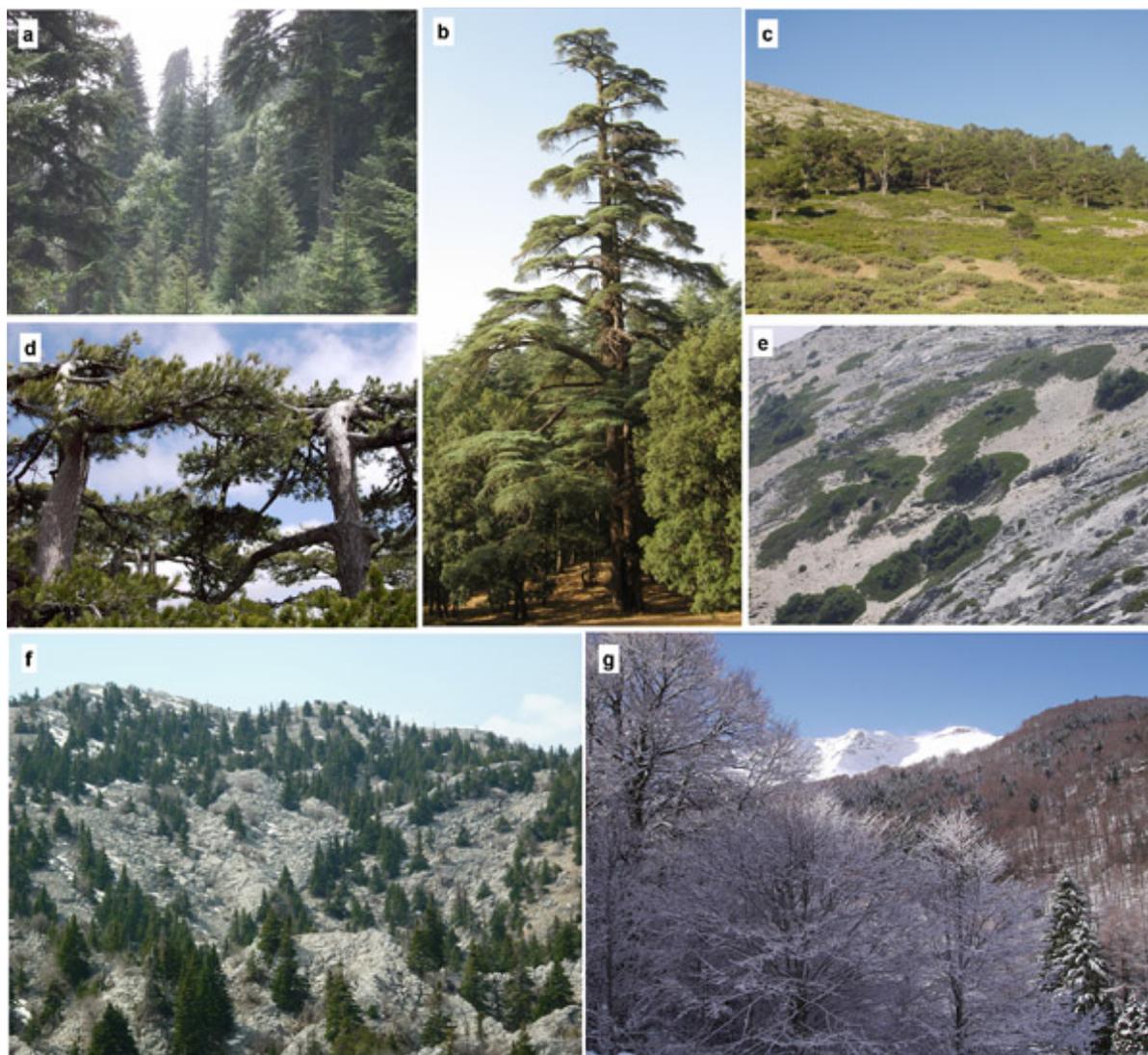


Figura 1. Algunos ejemplos representativos de Ecosistemas relictos presentes en la cuenca mediterránea. Bosques mixtos de *Abies pinsapo* y *Cedrus atlantica* en el Parque Nacional de Talassemtane, Marruecos (a); cedrales (*Cedrus atlantica*) del Medio atlas, Parque Nacional de Ifrane, Marruecos (b); límite meridional de distribución de *Pinus sylvestris*, Parque Natural Sierra de Baza, España (c); poblaciones de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* en el Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas, España (d); sabinares (*Juniperus sabina*) con individuos aislados de *Taxus baccata*, *Abies pinsapo*, *Quercus alpestris*, *Sorbus aria* y *Acer granatense* en el Parque Natural Sierra de las Nieves, España (e); poblaciones de *Abies cilicica* en la cordillera de los Tauros, Turquía (f); Bosques mixtos de *Abies alba* y *Fagus sylvatica* en el Pirineo oscense, España (g). Fotos J. C. Linares.

En el presente trabajo se estudia la evolución temporal de la eficiencia intrínseca del uso del agua (WUEi) mediante el análisis del $\delta^{13}\text{C}$ en los anillos de crecimiento en árboles de bosques de vigor contrastado de *Abies alba* en el Pirineo Aragonés y de *Abies pinsapo* en la Sierra de las Nieves (Málaga). Nuestros objetivos fueron: 1) Mostrar tendencias medias a escala regional en la temperatura media y la precipitación anual y relacionarlas con el incremento global de CO_2 atmosférico. 2) Mostrar tendencias medias en el crecimiento secundario y la eficiencia de uso de agua en poblaciones con y sin decaimiento de *A. alba* y *A. pinsapo* y 3) Relacionar las tendencias en la eficiencia de uso de agua con modelos teóricos propuestos en respuesta al incremento global de CO_2 atmosférico.

Tendencias en el crecimiento secundario y la eficiencia intrínseca del uso del agua

En este trabajo se muestran las tasas de crecimiento secundario (expresado como incremento del área basimétrica; BAI) y la eficiencia intrínseca de uso de agua (WUEi) de poblaciones de *Abies alba* y *A. pinsapo* (Fig. 2) estudiadas en el Pirineo Aragonés (Valle de Ansó, Huesca) y la Sierra de las Nieves (Málaga). Se han comparado en ambas áreas de estudio poblaciones con y sin síntomas externos de decaimiento, como amarilleamiento de las acículas, defoliación pronunciada y

crecimiento reducido (ver **tabla 1** y **figura 3**), con el fin de comprobar si sus tasas de BAI y WUEi difieren significativamente. En cada población se muestrearon entre 10 y 20 individuos mediante una barrena de Pressler; de cada árbol se sacaron testigos independientes para la estimación del crecimiento (dos-tres testigos) y para los análisis isotópicos (dos testigos). Los cores usados para el análisis dendrocronológico se secaron en estufa (70 °C 48 h), fueron montados en listones de madera, lijados y datados visualmente con ayuda de una lupa binocular utilizando el método denominado de datación cruzada (cross-dating). La anchura de los anillos fue medida con una exactitud de 0.01 mm en un medidor semiautomático ANIOL y las series resultantes fueron chequeadas estadísticamente con el programa COFECHA (Holmes 1983).

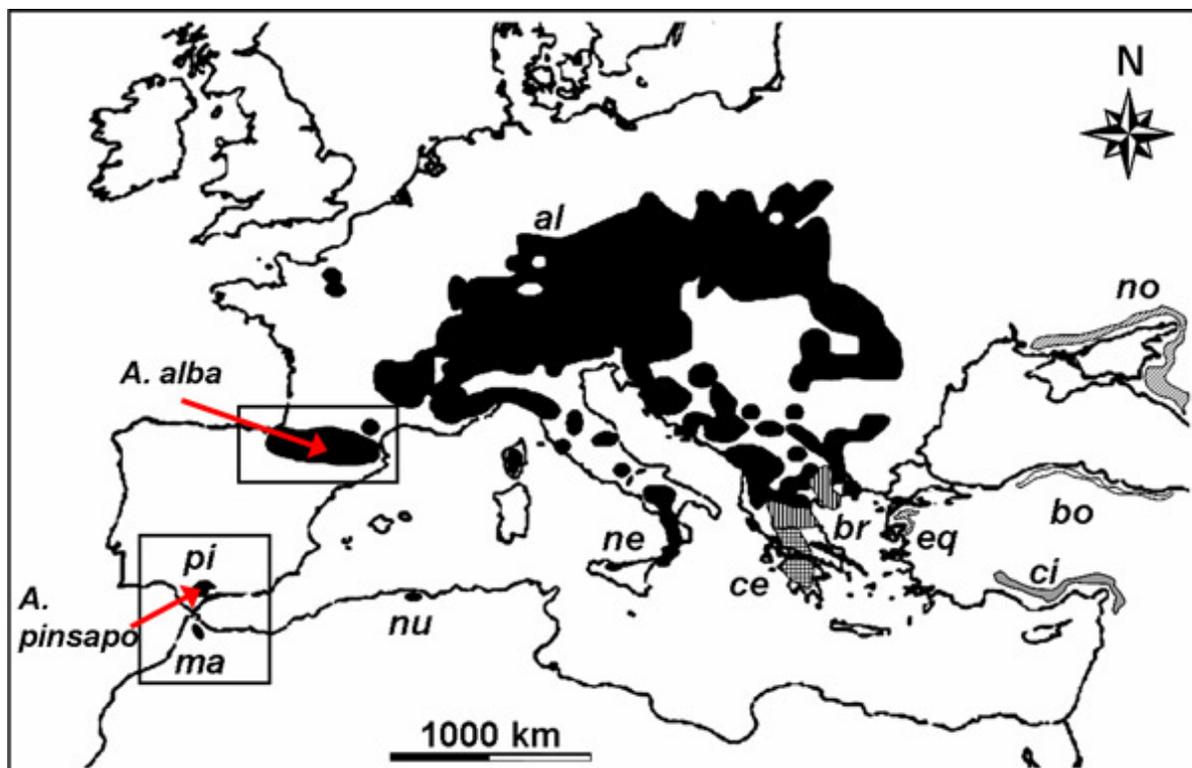


Figura 2. Localización de las poblaciones estudiadas (flechas) y distribución del conjunto de abetos circunmediterráneos: *A. pinsapo* en España (*pi*), *A. pinsapo* var. *marocana* y *A. pinsapo* var. *tazaotana* en Marruecos (*ma*), *A. numidica* en Argelia (*nu*), *A. nebrodensis* en Sicilia (*ne*), *A. nordmanniana* (*no*), *A. bornmuelleriana* (*bo*) y *A. equi-trojani* (*eq*) alrededor del Mar Negro, *A. cilicica* en Turquía (*ci*), *A. cephalonica* (*ce*) y el híbrido natural *A. borisii-regis* (*A. alba* x *A. cephalonica*) (*br*) en Grecia y *A. alba* (*al*) en el centro y sur de Europa.

Población	Paco Ezpela *	Gamueta	Yunquera *	Ronda
Especie	<i>Abies alba</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Abies pins apo</i>	<i>Abies pins apo</i>
Localidad	Huesca	Huesca	Málaga	Málaga
Latitud (N)	42° 45'	42° 53'	36° 43'	36° 42'
Longitud (W)	0° 52'	0° 48'	4° 58'	5° 01'
Orientación	N-NE	N-NW	N-NE	N-NW
Altitud (m s.n.m.)	1230	1400	1226	1749
Temperatura media anual (°C)	9,1	8,9	11,6	8,3
Precipitación anual (mm)	1000	2350	1100	1600
Pendiente (%)	27	23	30	15
Diámetro a 1,3 m (cm)	35	64	18	23
Área basal (m ² ha ⁻¹)	10	56	39	9
Edad media estimada a 1,3 m (años)	89	130	60	40
Otras especies arbóreas	<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Ilex aquifolium</i>	<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Sorbus aria</i>	<i>Pinus halepensis</i>	<i>Quercus alpestris</i> , <i>Sorbus aria</i> , <i>Acer granatense</i> , <i>Taxus baccata</i>

Tabla 1. Características generales de las poblaciones de abetos estudiadas. *, poblaciones con síntomas de decaimiento.

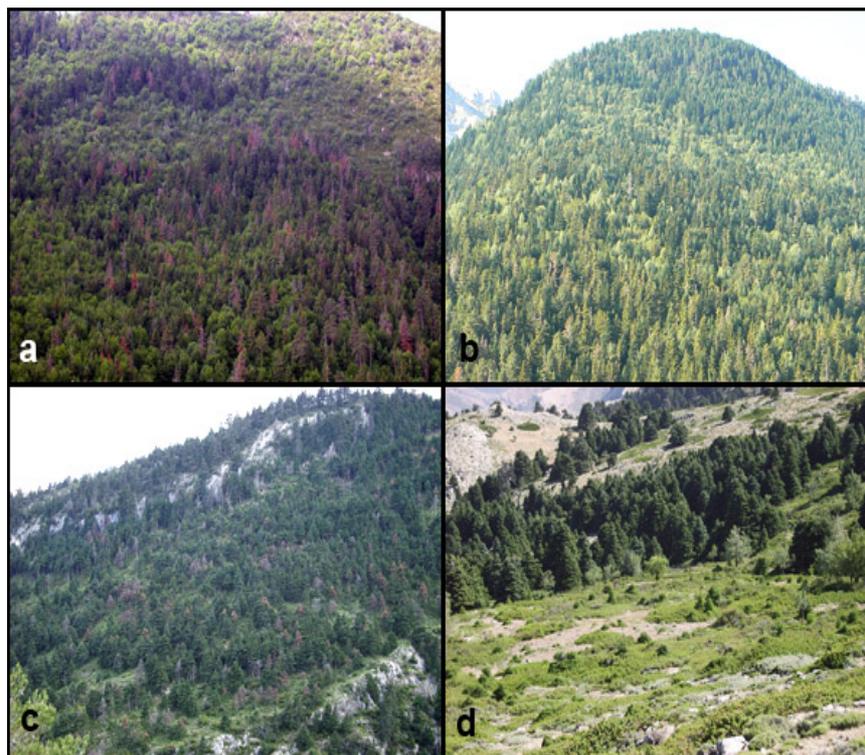


Figura 3. a. Decaimiento de *Abies alba* en el Paco Ezpela (Ansó, Huesca). Foto tomada en junio del 2007. Los individuos de color marrón y los troncos defoliados abundantes en la zona inferior de la imagen corresponden a abetos moribundos y muertos. Dichos síntomas se observan en este monte desde 1986. Foto J. J. Camarero. **b.** Decaimiento de *Abies alba* en el abetar de Montinier (valle de Pineta, Huesca, 1350-1450 m s.n.m). Los individuos más afectados aparecen en la zona más baja del monte. Nótese que en esta localidad el decaimiento no era patente en el año 2000. Foto de agosto del 2009. Foto J. J. Camarero. **c.** Poblaciones de *Abies pinsapo* con síntomas de decaimiento cerca del límite altitudinal inferior de distribución de la especie (Ladera de Caucón, Yunquera, Málaga) Foto J. C. Linares. **d.** Poblaciones de *Abies pinsapo* cerca del límite altitudinal superior de distribución de la especie (Cañada de Enmedio, Ronda, Málaga) Foto J. C. Linares.

Breve marco teórico y modelos

Los cores usados para el análisis isotópico fueron secados en estufa (70 °C 48 h), lijados y datados visualmente con ayuda de las muestras anteriores. Los anillos, tras ser datados, fueron separados con un bisturí con ayuda de una lupa binocular. La ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ fue determinada en un espectrómetro de masas modelo Termo Finnigan Delta plus XP, en la Estación Experimental del Zaidín, CSIC (Granada, España). Se incluyeron dos estándares analíticos cada diez muestras analizadas: celulosa ($\delta^{13}\text{C} = -24.72 \text{ ‰}$) y ácido ftálico ($\delta^{13}\text{C} = -30.63 \text{ ‰}$). El análisis repetido de ambos estándares presentó una desviación estándar de menos de 0.1‰.

La composición isotópica de un compuesto de carbono se expresa como $\delta^{13}\text{C}$, que es la desviación proporcional del cociente $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ con respecto a la del carbonato del estándar *PeeDee Belemnite* (PDB) (Craig, 1957)

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{muestra}}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{PDB}}} - 1 \right) \times 1000 \text{ (‰)} \quad (1)$$

El $\delta^{13}\text{C}$ del CO_2 atmosférico ($\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$) tiene actualmente un valor en torno a -8‰ . Durante la fijación del carbono distintos fraccionamientos asociados con procesos físicos y enzimáticos determinan que la materia orgánica esté empobrecida en ^{13}C con respecto al aire. Así, la biomasa de las plantas C3 presenta unos valores de entre -22‰ y -34‰ . Esta discriminación isotópica de la planta se expresa como Δ :

$$\Delta = \frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{plant}}}{1 + \delta^{13}\text{C}_{\text{plant}}} \quad (2)$$

Este empobrecimiento de ^{13}C está regulado por la tasa a la que el CO_2 difunde dentro de la hoja y es fijado por la enzima ribulosa-1.5-bi-fosfato carboxilasa/oxigenasa (RuBisCO). Modelos de discriminación (Farquhar et al., 1989; Farquhar et al., 1982) muestran que Δ está relacionado con el cociente entre la concentración de CO_2 ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) en el espacio intercelular (c_i) y la concentración de CO_2 en la atmósfera (c_a) mediante la siguiente relación:

$$\Delta = a + (b-a)c_i/c_a \quad (3)$$

siendo b el fraccionamiento por difusión en el aire (4.4‰) y a el fraccionamiento neto durante la carboxilación, el cual está determinado por la discriminación de la enzima RuBisCO (27 ‰).

Por otra parte, la fotosíntesis neta (A) medida como incorporación de CO_2 y la conductancia estomática al CO_2 (g_{CO_2}) están relacionadas mediante la Ley de Fick:

$$A = g_{\text{CO}_2}(c_i - c_a) \quad (4)$$

La conductancia estomática al vapor de agua, $g_{\text{H}_2\text{O}}$, es mayor que g_{CO_2} en una relación de 1.6, correspondiente al mayor peso molecular del CO_2 comparado con la molécula de H_2O :

$$g_{\text{H}_2\text{O}} = 1.605 g_{\text{CO}_2} \quad (5)$$

Usando esta relación y despejando en las ecuaciones anteriores, podemos expresar Δ como:

$$\Delta = a + (b-a) \left[1 - \frac{1.6}{ca} \left(\frac{A}{g_{\text{H}_2\text{O}}} \right) \right] \quad (6)$$

El cociente $A/g_{\text{H}_2\text{O}}$, se denomina *eficiencia intrínseca de uso de agua* (Ehleringer et al., 1993) y se suele abreviar WUEi siguiendo las correspondientes siglas en inglés. Este cociente cuantifica la cantidad de carbono asimilado por unidad de área foliar por unidad de tiempo y por unidad de coste de agua, permitiendo comparar directamente las características fisiológicas de distintos individuos o especies.

Los valores de concentración (c_a) y $\delta^{13}\text{C}$ del CO_2 atmosférico ($\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$) han sido estimados a partir de datos publicados (McCarroll y Loader, 2004). Los valores de CO_2 atmosférico han sido medidos en muestras de aire y en burbujas de hielo. Para el periodo 1740-1988 se usaron datos de concentración atmosférica recopilados por (Keeling et al., 1989); para el periodo 1989-1992 se emplearon los valores medios del observatorio de Mauna Loa en Hawai (Keeling et al., 1996) y del Polo Sur (Keeling y Whorf, 1994). Las variaciones de $\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$ han sido también medidas directamente en muestras atmosféricas (Keeling et al., 1989) u obtenidas a partir de CO_2 separado de burbujas de aire contenidas en testigos cilíndricos ("cores") de hielo (Friedli et al., 1986).

Para cuantificar el efecto del incremento global de CO_2 testamos si los valores de c_i (ver ecuaciones 3 y 4) han permanecido constantes a lo largo del siglo XX, lo cual implica un incremento del $\delta^{13}\text{C}$ en los anillos de crecimiento, valores constantes de c_i/c_a y Δ y un fuerte incremento en los valores de WUEi (Saurer et al., 2004).

El primer valor de Δ de cada serie temporal (el anillo de crecimiento más antiguo medido en cada individuo) fue calculado mediante la ecuación 2 y a partir de ese valor calculamos los valores iniciales de c_i . A partir de ese punto inicial, la tendencia temporal de Δ y WUEi fue calculada bajo tres escenarios teóricos (ver Saurer et al., 2004) basados en diferentes supuestos

de regulación del intercambio gaseoso por parte de la planta en respuesta al incremento de CO_2 : (1) escenario en el que C_i permanece constante, (2) escenario en el que el cociente C_i/C_a permanece constante, y (3) escenario en el que la diferencia $C_i - C_a$ permanece constante. El escenario 1 donde asumimos valores constantes de C_i , el valor de $\delta^{13}\text{C}$ de los anillos de crecimiento debería incrementarse, mientras que el cociente C_i/C_a y los valores de Δ descenderían, y los valores de WUEi presentarían un fuerte incremento. En el caso del escenario 2, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los anillos de crecimiento deberían descender en paralelo con los de $\delta^{13}\text{C}$ de la atmósfera, puesto que Δ y C_i/C_a permanecen constantes; de acuerdo con esto, WUEi aún mostraría una tendencia positiva, pero en este caso con un incremento menor que en el escenario 1. En el escenario 3, C_i varía como C_a , luego los valores de WUEi no se incrementan.

Resultados y Discusión

Durante los últimos 100 años la fracción molar de CO_2 en la atmósfera se ha incrementado desde 300 hasta más de 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Fig. 4). Si los niveles crecientes de CO_2 en la atmósfera inducen un incremento de la tasa de fotosíntesis pero las tasas de transpiración permanecen constantes o incluso se reducen, la relación entre carbono asimilado y agua transpirada se incrementará, lo que en teoría permitiría compensar un aumento de la aridez. Sin embargo, la mayor parte de los impactos relacionados con el calentamiento global en ecosistemas mediterráneos parecen ser negativos para el balance hídrico y el crecimiento de las especies forestales (Macías et al., 2006; Linares et al., 2009b; Linares y Tíscar, 2010; Ogaya et al., 2003; Martínez-Vilalta et al., 2008).

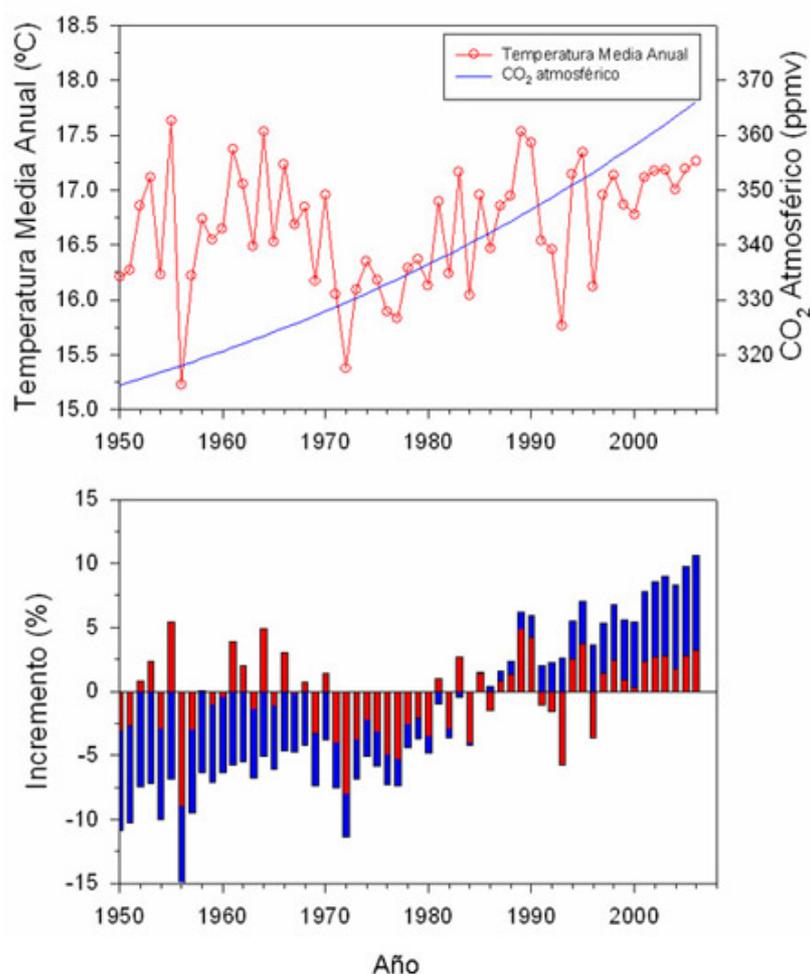


Figura 4. Valores regionales de temperatura media anual (media de las áreas de estudio, línea roja) y evolución de la concentración anual de CO_2 en la atmósfera (línea azul) (gráfica superior) e incremento relativo (%) de ambas variables (gráfica inferior) tomando como referencia el valor medio de la década de 1980 (temperatura, barras rojas; CO_2 , barras azules).

La **figura 5** muestra la precipitación anual para las dos áreas de estudio (Pirineos y Sierra de las Nieves). En la región Pirenaica se han producido periodos relativamente secos en las décadas de 1940 y 1950 y a comienzos de los ochenta (**Fig. 5A**). En la Sierra de las Nieves (**Fig. 5B**) se ha observado un descenso significativo de las precipitaciones desde comienzos de la década de 1970, con episodios recurrentes de sequía desde mediados de la década de 1990 (1995, 1999, 2002 y 2005).

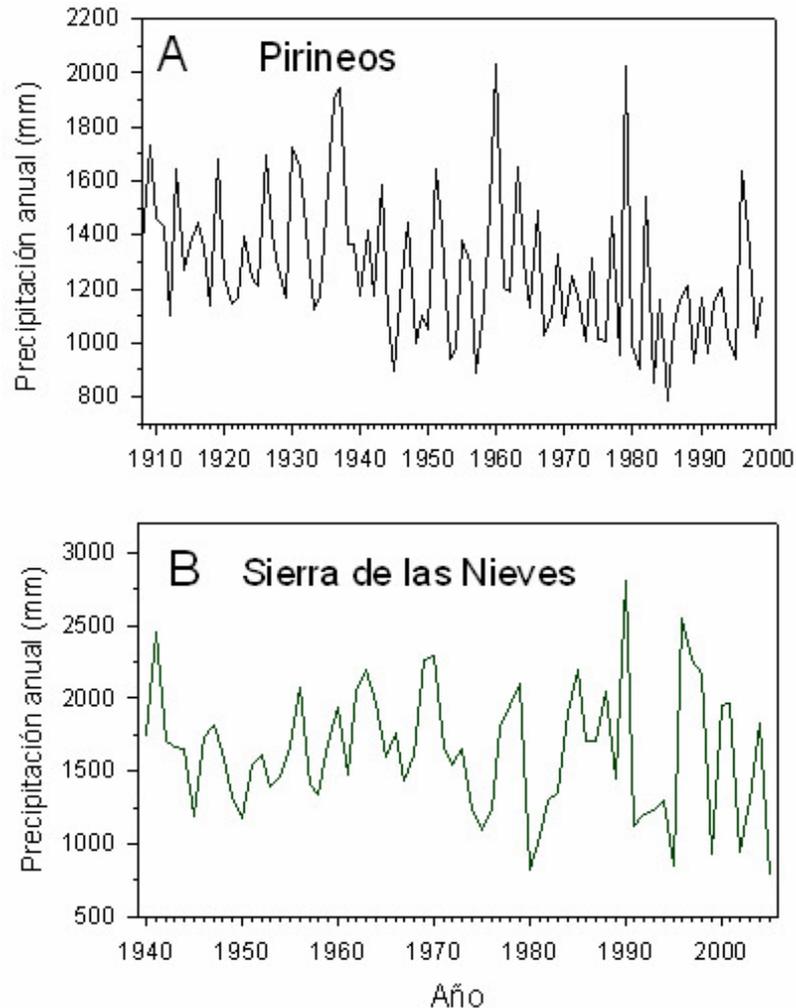


Figura 5. Valores regionales de precipitación anual para el área de estudio pirenaica (A) y para la Sierra de las Nieves (B).

Los valores de crecimiento secundario de la población de abeto con decaimiento de Paco Ezpela fueron siempre inferiores a los de la población sin síntomas de decaimiento estudiada en Gamueta (**Fig. 6A**). Por otra parte, los valores de crecimiento secundario de la población de pinsapo con decaimiento de Yunquera (**Fig. 6B**) se incrementaron hasta comienzos de los ochenta y comenzaron a decrecer coincidiendo con el incremento regional de temperatura. Sin embargo en la población de pinsapo estudiada en Ronda, los valores medios de incremento de área basimétrica presentaron una tendencia positiva desde aproximadamente 1970 (**Fig. 6B**). Es necesario tener en cuenta que los individuos más viejos muestreados en Ronda son más jóvenes que los más viejos muestreados en Yunquera. Sin embargo, las tendencias observadas en cada localidad fueron independientes de la edad (ver Linares et al. 2009b), es decir, los árboles jóvenes de Yunquera presentan la misma tendencia de incremento del área basimétrica hasta comienzos de los ochenta y comenzaron a decrecer coincidiendo con el incremento regional de temperatura.

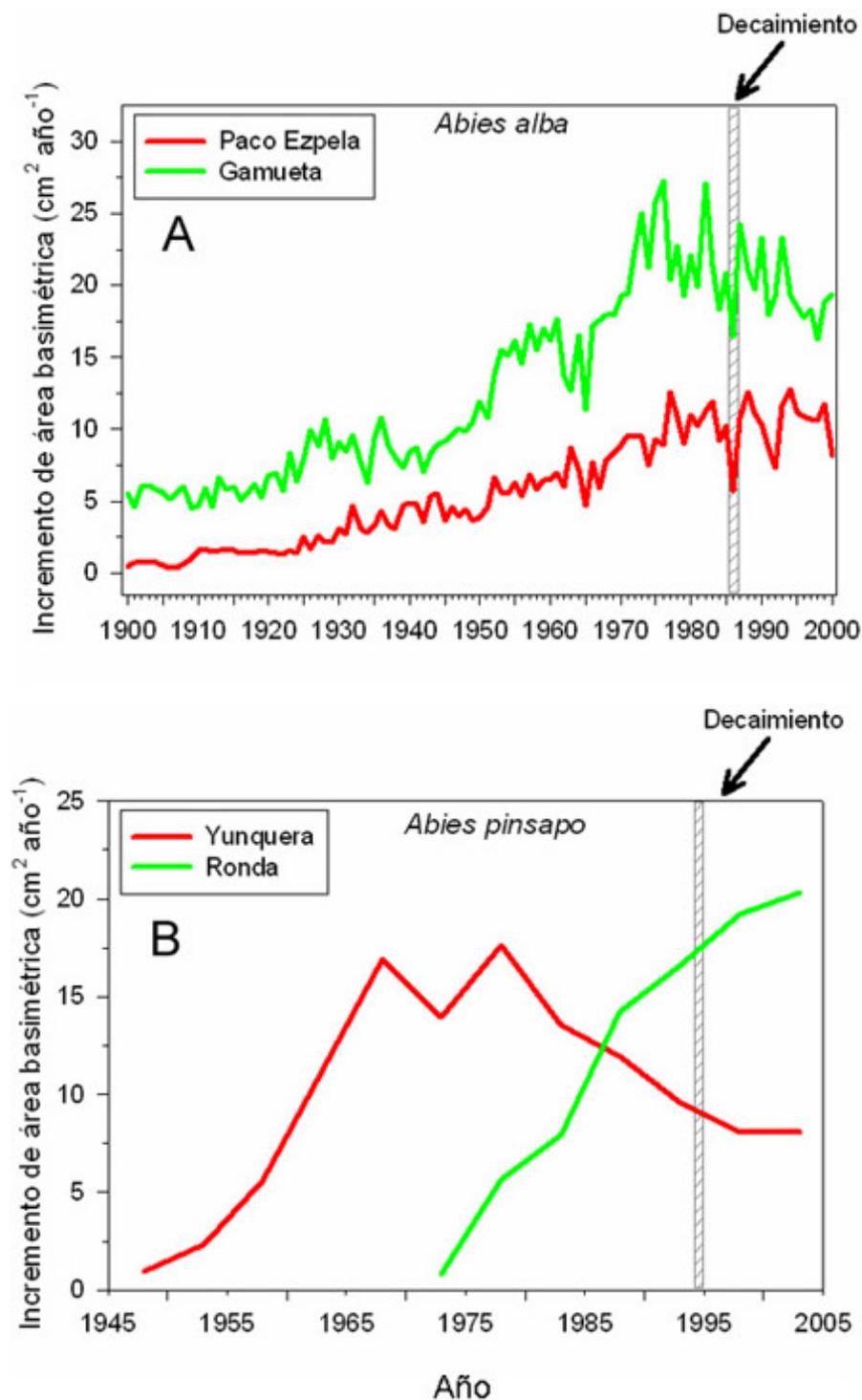


Figura 6. Crecimiento secundario (incremento del área basimétrica) del conjunto de individuos seleccionados para el análisis isotópico. **A:** Poblaciones de *Abies alba* estudiadas en Gamueta, línea verde y Paco Ezpela, línea roja, ambas en el Pirineo Aragonés. **B:** Poblaciones de *Abies pinsapo* estudiadas en Ronda, línea verde y Yunquera, línea roja, ambas en la Sierra de las Nieves. En ambos casos se indica la fecha de inicio del decaimiento en las dos zonas de estudio.

A pesar de que el incremento en la concentración de CO_2 atmosférico ha sido probablemente similar en todas las poblaciones estudiadas, resulta evidente la falta de correlación entre el incremento de CO_2 y el crecimiento secundario en las poblaciones con síntomas de decaimiento de *A. pinsapo* y *A. alba* (Figs. 4 y 6). Estos resultados avalan la hipótesis de que otros factores, como por ejemplo la incidencia de periodos de sequía o el incremento de temperatura, pueden interactuar limitando la respuesta de los árboles al incremento de CO_2 . Los valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ fueron significativamente más negativos (empobrecidos en ^{13}C) en las poblaciones de *A. pinsapo* y de *A. alba* que reciben mayor precipitación media anual (Tabla 1).

Contrariamente a lo esperado, las poblaciones de pinsapo y de abeto más limitadas por agua fueron las que menos correlación mostraron entre la composición isotópica de los anillos y el clima (Linares et al., 2009b; Camarero et al., 2002).

En la transición a la década de los 80 el incremento del CO₂ atmosférico pudo compensar la mayor aridez climática, forzándose un incremento en la eficiencia intrínseca del uso de agua (Figs. 7 y 8). Sin embargo, el progresivo aumento de la competencia entre individuos (por la elevada densidad) en el caso de *A. pinsapo* (Tabla 1), y otros factores relacionados con la historia de talas y la eliminación selectiva de los individuos de mayor crecimiento en el caso de *A. alba*, sumado a la recurrencia de periodos de sequía, finalizó en un proceso de declive del crecimiento y en la aparición de síntomas de decaimiento. Esto sugiere un balance hídrico cada vez más comprometido en las poblaciones sometidas a mayor estrés hídrico, que culmina en el mínimo de crecimiento de 1986 y 1995 en *A. alba* y *A. pinsapo*, respectivamente, y la aparición de elevadas tasas de mortalidad, que en el caso de *A. pinsapo* alcanzaban en 2003 en torno al 16 % del área basal para poblaciones por debajo de 1200 m de altitud (Linares et al., 2009a).

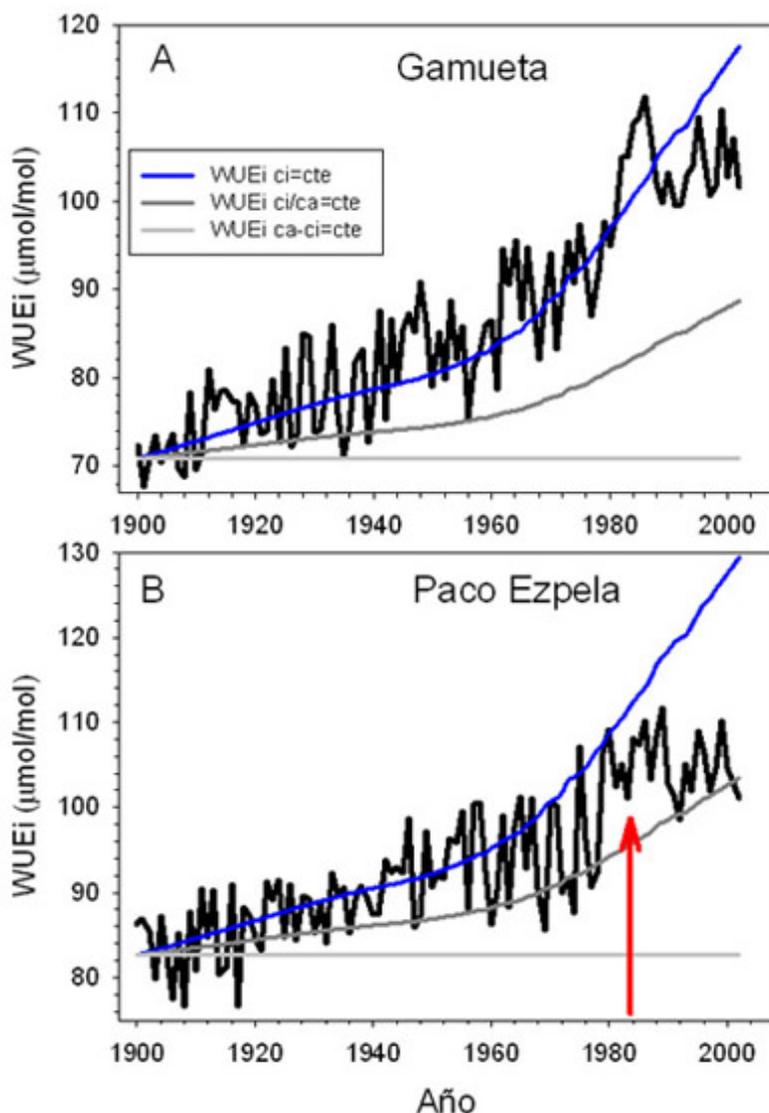


Figura 7. Valores de eficiencia de uso de agua (WUE_i) obtenidos mediante el análisis isotópico de los anillos de crecimiento en poblaciones de *Abies alba* en el Pirineo aragonés de vigor contrastado: poblaciones sin decaimiento en Gamqueta (A) línea verde y poblaciones con decaimiento en Paco Ezpela (B). La flecha indica el momento de aparición de síntomas de declive. La línea azul indica los valores de WUE_i predichos por el modelo teórico en el cual los valores de concentración intracelular de CO₂ (c_i) permanecen constantes, lo cual implica un incremento del $\delta^{13}C$ en los anillos de crecimiento, valores constantes de c_i/c_a y Δ , y un fuerte incremento en los valores de WUE_i .

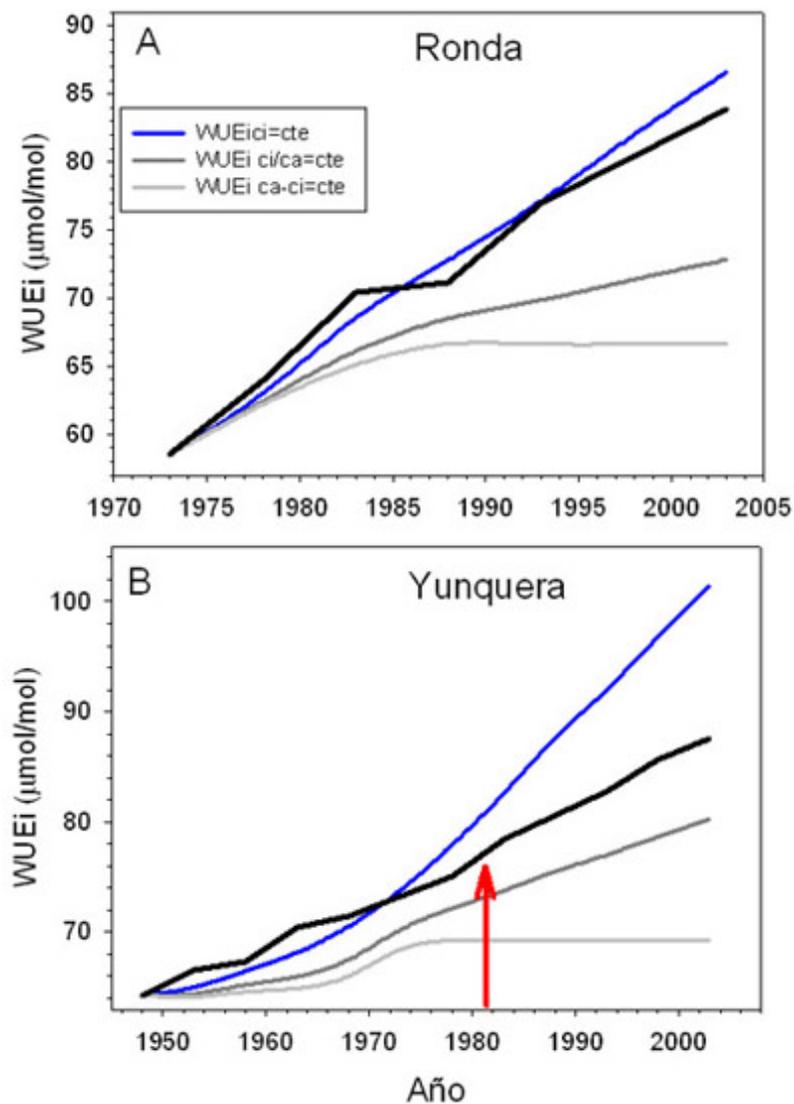


Figura 8. Valores de eficiencia de uso de agua (WUE_i) obtenidos mediante el análisis isotópico de los anillos de crecimiento en poblaciones de *Abies pinsapo* de vigor contrastado en la Sierra de las Nieves: poblaciones sin decaimiento en Ronda (A) y poblaciones con decaimiento en Yunquera (B). La flecha indica el momento de aparición de síntomas de declive. Los valores observados aparecen comparados con tres modelos teóricos (ver Saurer et al. 2004).

Nuestros resultados muestran que el incremento de CO_2 no es un buen predictor de las respuestas en el crecimiento. El aumento de las temperaturas posiblemente provoca un incremento de las tasas de respiración y un mayor gasto de agua por transpiración. Si las precipitaciones no aumentan, y las tendencias muestran en general justo lo contrario (Fig. 5; IPCC, 2007), se producirá una reducción del agua disponible en el suelo con consecuencias locales y regionales sobre los bosques estudiados. Si consideramos que en muchas zonas, los bosques de pinsapo y abeto se encuentran creciendo en condiciones climática sub-óptimas, esta disminución de las reservas hídricas del suelo podría provocar la sustitución de estos bosques por especies mejor adaptadas a la sequía o más plásticas, como *Pinus halepensis*, *Quercus rotundifolia* y *Q. faginea* en los pinsapares, o *Pinus sylvestris* y *Fagus sylvatica* en los abetales pirenaicos (Linares et al., 2010; Camarero et al., 2002).

Estas localidades sometidas a mayor estrés hídrico (Yunquera y Paco Ezpela) presentan una creciente correlación entre sus tasas de crecimiento y las precipitaciones de primavera, en muchos casos con tendencias negativas en ambas variables (Linares et al., 2010; Camarero et al., 2002). El incremento de temperatura puede afectar al balance hídrico del suelo, a pesar de no existir tendencias significativas en la precipitación anual o estacional. Una reducción más temprana de la reserva hídrica del suelo puede inducir un acortamiento del periodo de crecimiento o una disminución de las tasas de formación de xilema en las poblaciones con mayor déficit hídrico.

Todas las poblaciones estudiadas aumentaron su eficiencia intrínseca de uso de agua en respuesta al incremento global de CO₂ aunque la pendiente de las poblaciones sin síntomas de decaimiento de *A. pinsapo* y *A. alba* fueron significativamente superiores a la de las poblaciones con decaimiento (**Figs. 3, 7 y 8**). Los valores más altos de WUEi a comienzos de la década de 1980 fueron los de esta última población, que muestra un proceso aparentemente irreversible de decaimiento (Paco Ezpela alrededor de 100 µmol/mol), aunque las diferencias entre las poblaciones tienden a reducirse en tiempos recientes (en torno a 110 µmol/mol en ambas poblaciones pirenaicas y en torno a 85 µmol/mol en las poblaciones de pinsapo).

Si la mayor proporción del crecimiento secundario ocurre en primavera en ambas especies del género *Abies*, cuando la limitación hídrica no es muy acusada, y se reduce fuertemente entre comienzos de verano y otoño, a consecuencia de un aumento del estrés hídrico, es probable que la composición isotópica de los anillos no registre una composición de sequía (lo que supondría un aumento de la proporción ¹³C/¹²C y un incremento de la WUEi). Por el contrario, las poblaciones de pinsapo de Ronda y de abeto de Gamueta muestran tendencias de WUEi muy similares a las predichas por el escenario teórico de valores constantes de *c_i* (**Figs. 7 y 8**), lo cual no ha sido previamente observado en bosques naturales e implica un incremento particularmente acusado en la eficiencia de uso de agua (ver Saurer et al. 2004 y las referencias incluidas).

El estrés hídrico es probablemente menor en las poblaciones de *A. pinsapo* situadas a mayor altitud y en las localidades pirenaicas de *A. alba* situadas a mayor altitud o latitud donde la precipitación estival es mayor. En estas localidades, donde el crecimiento no parece estar tan limitado por la disponibilidad de agua, un alargamiento del periodo vegetativo ligado al incremento de temperatura podría explicar que las tasas de crecimiento sean en muchos casos estables o incluso positivas, lo cual ha sido observado también en algunas poblaciones de otras especies como *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* (Linares y Tiscar, 2010) o *P. sylvestris* (Martínez-Vilalta et al., 2008). Sin embargo, estas poblaciones también han experimentado drásticos cambios de uso del territorio durante las últimas décadas, fundamentalmente mediante un abandono de los usos tradicionales (pastoreo, talas, etc.), que sin duda también están condicionando sus tendencias actuales de crecimiento y regeneración, dificultando la distinción entre efectos climáticos y el efecto de cambios en el manejo del bosque (Linares et al. 2009a).

Los datos presentados indican que el incremento global de CO₂ es el principal factor relacionado con las tendencias a largo plazo de la WUEi en las poblaciones de abeto estudiadas. Las tendencias positivas de WUEi a lo largo de la segunda mitad del siglo XX, que muestran un aumento entre un 20% y un 34 %, coinciden con otros estudios realizados en otras regiones que reflejan un incremento en la WUEi como tendencia general durante el pasado siglo (Bert et al., 1997; Duquesnay et al., 1998; Feng, 1998; Saurer et al., 2004). Sin embargo resulta interesante que estos mismos estudios a menudo muestran un descenso en la respuesta (tasa de incremento de WUEi) en relación al incremento de CO₂ (Waterhouse et al., 2004; Peñuelas et al., 2008), tal y como encontramos en las poblaciones de *A. pinsapo* y *A. alba* más limitadas por la disponibilidad hídrica (**Figs. 7 y 8**).

Desde comienzos de los años ochenta del pasado siglo la tasa de incremento de la WUEi en los sitios que presentan síntomas de decaimiento ha descendido hasta colocarse por debajo de la tasa de incremento de CO₂. Aunque las razones para explicar ese desacople pueden ser varias, nuestros datos muestran una buena correlación entre el momento en que el incremento de WUEi cae por debajo del incremento del CO₂ (comienzos de los ochenta; **Figs. 7 y 8**), el incremento regional de la temperatura media (**Fig. 4**), la ocurrencia de varias sequías extremas a mediados de los ochenta y los noventa (**Fig. 5**), y la reducción de crecimiento radial (Linares et al., 2009b; Linares et al., 2010; Camarero et al., 2002). Estas evidencias sugieren que existe un umbral de disponibilidad hídrica por debajo del cual no es posible continuar incrementando la WUEi, tal y como ha sido previamente mostrado en *Fagus sylvatica* (Peñuelas et al., 2008). El incremento en la WUEi en respuesta a un aumento del estrés hídrico puede conseguirse mediante una reducción de la conductancia estomática. Sin embargo, si el cierre estomático inducido por la baja disponibilidad hídrica es muy acusado, también puede comprometer la tasa de fotosíntesis y el crecimiento (Wullschlegel et al., 1997).

Si las especies de abetos circunmediterráneos más sensibles a la sequía como *A. alba* responden con una fuerte reducción de la conductancia estomática, la reducción de la transpiración y la reducción en la tasa de fijación de carbono pueden ser proporcionales, a pesar del incremento de CO₂. Este resultado parece confirmar que especies poco adaptadas al estrés hídrico, como *A. alba* y *A. pinsapo*, no pueden mitigar el efecto negativo de una menor disponibilidad hídrica reduciendo las tasas de conductancia estomática, sin que esto no implique también un descenso del crecimiento radial. Dicho declive en la capacidad de crecimiento puede ir ligado a fenómenos de decaimiento caracterizados por defoliación acusada y mortalidad masiva. Queda pendiente determinar los mecanismos que relacionen estos procesos y si el análisis de isótopos de carbono permitirá diagnosticar o pronosticar el decaimiento forestal de los individuos, poblaciones o especies más vulnerables.

Agradecimientos

Los autores agradecen a V. Resco y a dos revisores anónimos sus comentarios y sugerencias, mejorando considerablemente una versión previa de este trabajo.

Referencias

- Bazzaz, F. A. 1990. The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:167-196.
- Bert, D., Leavitt, S.W., Dupouey, J. L. 1997. Variations of wood $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of Abies alba during the last century. *Ecology* 78:1588-1596.
- Camarero, J., Padró, A., Martín, E., Gil-Pelegrín, E. 2002. Aproximación dendroecológica al decaimiento del Abeto (Abies alba Mill.) en el Pirineo Aragonés. *Montes*. 70:26-33.
- Ceulemans, R., Janssens I.A., Jach, M.E. 1999. Effects of CO₂ enrichment on trees and forests: lessons to be learned in view of future ecosystem studies. *Annals of Botany* 84:577-590.
- Craig, H. 1957. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 12:133-149.
- Duquesnay, A., Breda, N., Stievenard, M., Dupouey, J.L. 1998. Changes of tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of beech (Fagus sylvatica L.) in north-eastern France during the past century. *Plant, Cell and Environment* 21:565-572.
- Ehleringer J. R., Hall, A.E., Farquhar, G.D. 1993. *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. Academic Press, New York, USA.
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 40:503-537.
- Farquhar, G.D., O'Leary, H.M., Berry, J.A. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9:121-137.
- Feng, X. 1998. Long-term c_i/c_a responses of trees in western North America to Atmospheric CO₂ concentration derived from carbon isotope chronologies. *Oecologia* 117:19-25.
- Ferrio, J. P., Resco, V., Williams, D.G., Serrano, L., Voltas, J. 2005. Stable isotopes in arid and semiarid forest ecosystems. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 14:371-382.
- Francey, R.J., Farquhar, G.D. 1982. An explanation of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ in tree ring. *Nature* 297:28-31.
- Friedli, H., Löttscher, H., Siegenthaler, U., Stauffer, B. 1986. Ice core record of the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio of atmospheric CO₂ in the past two centuries. *Nature* 324:237-238.
- Holmes, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43:68-78.
- IPCC. 2007. *Climate change, fourth assessment report*. Cambridge University Press, London, UK.
- Jäggi, M., Saurer, M., Fuhrer, J., Siegwolf, R. 2002. The relationship between the stable carbon isotope composition of needle bulk material, starch, and tree rings in Picea abies. *Oecologia* 131:325-332.
- Keeling, C.D., Bacastow, R.B., Carter, A.F., Piper, S.C., Whorf, T.P., Heimann, M., Mook, W.G. y Roeloffzen, H. 1989. A three-dimensional model of atmospheric CO₂ transport based on observed winds: 1. Analysis of observational data. En: Peterson, D.H. (ed.), *Aspects of Climate Variability in the Pacific and the Western Americas*, pp. 165-236, Geophysical

Monograph 55, American Geophysical Union, Washington, DC. USA.

Keeling, C.D., Chin, J.F.S., Whorf T.P. 1996. Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. *Nature* 382:146-149.

Keeling, C.D. y Whorf, T.P. 2004. Atmospheric CO₂ concentrations derived from flask air samples at sites in the SIO network. En: *Trends: A Compendium of Data on Global Change*. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A. Online Resource: <http://cdiac.esd.ornl.gov/trends/co2/sio-keel-flask/sio-keel-flask.html>

Kodama, N., Barnard, R.L., Salmon, Y., Weston, C., Ferrio, J.P., Holst, J., Werner, R.A, Saurer, M., Rennenberg, H., Buchmann, N., Gessler, A. 2008. Temporal dynamics of the carbon isotope composition in a *Pinus sylvestris* stand: from newly assimilated organic carbon to respired carbon dioxide. *Oecologia* 156:737-750.

Körner, C. 2003. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology* 91:4-17.

Leavitt, S.W., Long, A. 1982. Evidence for ¹³C/¹²C fractionation between tree leaves and wood. *Nature* 298:742-744.

Linares, J.C., Camarero, J.J., Carreira, J.A. 2009a. Interacting effects of climate and forest-cover changes on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography* 18:485-497.

Linares, J.C., Delgado-Huertas, A., Camarero, J.J., Merino, J., Carreira, J.A. 2009b. Competition and drought limit the water-use efficiency response to rising atmospheric CO₂ in the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Oecologia* 161:611-624.

Linares, J.C., Camarero, J.J., Delgado-Huertas, A., Carreira, J.A. 2010. Climatic trends and different drought adaptive capacity and vulnerability in a mixed *Abies pinsapo* - *Pinus halepensis* forest. *Climatic Change* doi.: 10.1007/s10584-010-9878-6.

Linares, J.C., Tíscar, P.A. 2010. Climate change impacts and vulnerability of the southern populations of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *Tree Physiology* 30:795-806.

Luterbacher, J., Xoplaki, E., Casty, C., et al. 2006. Mediterranean climate variability over the last centuries: a review. En: Lionello, P., Malanotte-Rizzoli, P., Boscolo, R. (eds.). *The Mediterranean climate: an overview of the main characteristics and issues*, pp. 27-148. Elsevier, Amsterdam. The Netherlands.

Macias, M., Andreu, L., Bosch, O., Camarero, J.J., Gutiérrez, E. 2006. Increasing aridity is enhancing silver fir *Abies alba* (Mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Climatic Change* 79:289-313.

Martín-Benito, D., Heinrich, I., Helle, G., del Río, M., Cañellas, I. 2010. Response of climate-growth relationships and water use efficiency to thinning in a *Pinus nigra* afforestation. *Forest Ecology and Management* 259:967-975.

Martínez-Vilalta, J., López, B.C., Adell, N., Badiella, L., Ninyerola M. 2008. Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. *Global Change Biology* 14:2868-2881.

McCarroll, D., Loader, N.J. 2004. Stable isotopes in tree-rings. *Quaternary Science Review* 23:771-801.

Neftel, A., Oeschger, H., Staffelbach, T., Stauffer, B. 1988. CO₂ record in the Byrd ice core 50000-5000 years BP. *Nature* 331:609-611.

Norby, R.J., Gunderson, C.A., Wullschleger, S.D., O'Neill, E.G., McCracken, M.K. 1992. Productivity and compensatory responses of yellowpoplar trees in elevated CO₂. *Nature* 357:322-324.

Ogaya, R., Peñuelas, J., Martínez-Vilalta, J., Mangirón, M. 2003. Effect of drought on diameter increment of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*, and *Arbutus unedo* in a holm oak forest of NE Spain. *Forest Ecology and Management* 180:175-184.

Peñuelas, J., Boada, M. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change and Biology* 9:131-140.

- Peñuelas, J., Hunt, J.M., Ogaya, R., Jump, A.S. 2008. Twentieth century changes of tree-ring $d^{13}C$ at the southern range-edge of *Fagus sylvatica*: increasing water-use efficiency does not avoid the growth decline induced by warming at low altitudes. *Global Change and Biology* 14:1-13.
- Petit, J.R., Raynaud, D., Barkov, N.I., Barnola, J.M., Basile, I., Bender, M. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420 000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 399:429-436.
- Sarris, D., Christodoulakis, D., Körner, C. 2007. Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Global Change and Biology* 13:1-14.
- Saurer, M., Siegwolf, R., Schweingruber, F. 2004. Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern Eurasia over the last 100 years. *Global Change and Biology* 10:2109-2120.
- Stan D. Wullschleger, S.D., Ziska, L.H. Bunce, J.A. 1994. Respiratory responses of higher plants to atmospheric CO_2 enrichment. *Physiologia Plantarum* 90:221-229
- Tognetti, R., Cherubini, P., Innes, J.L. 2000. Comparative stem-growth rates of Mediterranean trees under background and naturally enhanced ambient CO_2 concentrations. *New Phytologist* 146:59-74.
- Waring, R.H., Pitman, G.B. 1985. Modifying lodgepole pine stands to change susceptibility to mountain pine beetle attack. *Ecology* 66:889-897.
- Waring R.H., Schlesinger, W.H. 1985. *Forest ecosystems. Concepts and management*. Academic press, INC, San Diego, California, USA.
- Waterhouse, J.S., Switsur, V.R., Barker, A.C., Carter, A.H.C., Hemming, D.L., Loader, N.J., Robertson, I. 2004. Northern European trees show a progressively diminishing response to increasing atmospheric carbon dioxide concentrations. *Quaternary Science Review* 23:803-810.
- Wullschleger, S.D., Norby, R.J., Gunderson, C.A. 1997. Forest trees and their response to atmospheric CO_2 enrichment: a compilation of results. En: Allen, L.H.J., Kirkham, M.B., Olszyck, D.M., Williams, C.E. (eds.). *Advances in carbon dioxide effects research*, pp. 79-100. American Society of Agronomy Special Publication, Madison, WI, USA.