



P. Ruiz-Benito<sup>1,2\*</sup>, L. Gómez-Aparicio<sup>3</sup>, E.R. Lines<sup>4,5</sup>, D.A. Coomes<sup>4</sup>, M.A. Zavala<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Grupo de Ecología y Restauración Forestal, Departamento de Ciencias de la Vida, Universidad de Alcalá, Madrid, España.

<sup>2</sup>Biological and Environmental Sciences, School of Natural Sciences. University of Stirling, FK9 4LA, Stirling, Reino Unido.

<sup>3</sup>Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (IRNAS), CSIC, Sevilla, España.

<sup>4</sup>Department of Plant Sciences, University of Cambridge, Cambridge, Reino Unido.

<sup>5</sup>Department of Geography, University College London, London, Reino Unido.

\*Correo electrónico: [palomaruibenito@gmail.com](mailto:palomaruibenito@gmail.com)

16

## Efectos del clima y la estructura del rodal sobre procesos de mortalidad en los bosques ibéricos

### Resultados clave

- La mortalidad arbórea en los bosques ibéricos está condicionada por múltiples factores, especialmente el tamaño del árbol y la competencia asimétrica; y en menor medida por el clima.
- A mayores temperaturas la mortalidad se ve incrementada para la mayor parte de las especies, especialmente a niveles altos de competencia en especies planifolias.
- La estructura forestal debe ser considerada para evaluar los efectos del cambio climático sobre la mortalidad, ya que dos sistemas de composición similar pero con diferentes características estructurales pueden diferir en su respuesta al clima.
- Los bosques ibéricos de elevada densidad son particularmente vulnerables en términos de mortalidad a los efectos negativos del cambio climático, independientemente de la especie dominante.

### Contexto

La mortalidad arbórea es un proceso fundamental en la estructura y la dinámica forestal (Kobe 1996), ya que pequeños cambios en las tasas de mortalidad pueden traducirse en importantes alteraciones en la composición de especies (Franklin et al. 1987, Pacala et al. 1996). A pesar de que la mortalidad arbórea en ocasiones puede ser abrupta, generalmente es un proceso complejo y gradual dentro de la dinámica forestal donde diferentes factores interactúan dando lugar a procesos de mortalidad que tienen importantes consecuencias en la estructura forestal (Figura 1, Waring 1987). En general, la naturaleza interactiva de los factores subyacentes a los

procesos de mortalidad arbórea hace que este proceso responda difícilmente a clasificaciones dicotómicas de sus causas (p. ej. abiótica vs. biótica, extrínseca vs. intrínseca; Martínez-Vilalta et al. 2012). De hecho, la mortalidad ha sido descrita en forma de una espiral de causalidad: la estructura del bosque o la polución pueden predisponer, eventos extremos como la sequías incitar, y agentes bióticos como los patógenos contribuir a los eventos mortalidad (Manion 1991).

Entre todos los factores que pueden afectar a procesos de mortalidad arbórea denso-dependiente la competencia, el tamaño del árbol y el clima se han mostrado particularmente importantes (p. ej. Lines et al. 2010, Vayreda et al. 2012). La competencia es la interacción entre individuos que se debe a compartir recursos necesarios pero disponibles de una manera limitada, de forma que produce una reducción en la supervivencia, el crecimiento o la reproducción de al menos uno de los individuos implicados (Begon et al. 1996). La estructura forestal es un factor clave determinando los niveles de competencia, y ha sido identificado como uno de los principales factores subyacentes a las tasas demográficas de las principales especies Ibéricas (p. ej. Carnicer et al. 2011, Gómez-Aparicio et al. 2011, Vilá-Cabrera et al. 2011, Ruiz-Benito et al. 2012). En bosques, la competencia arbórea por recursos limitantes básicos y escasos como la luz o el agua subyace a procesos de mortalidad, pudiendo dar lugar a procesos de autoclareo en bosques densos (Peet & Christensen 1987). El tamaño del árbol es un factor fundamental determinando el nivel de competencia por luz (i.e. competencia asimétrica), ya que arboles pequeños pueden verse particularmente suprimidos y presentar tasas de mortalidad elevadas (p. ej. Coomes & Allen 2007). En estos casos los patrones de mortalidad serían en “L” y suelen ocurrir en bosques que se encuentran en etapas de exclusión competitiva (p. ej. Olano et al. 2009, Lines et al. 2010).

Figura 1

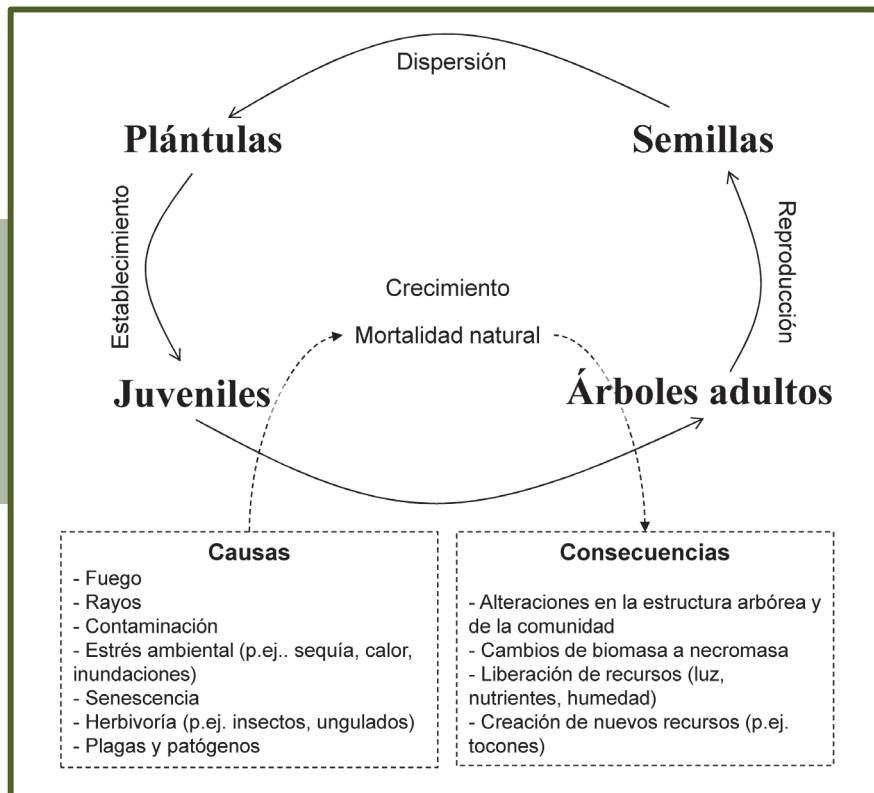


Figura 1. Fases ontogenéticas que explican la dinámica del bosque, incluyendo las principales causas y consecuencias de la mortalidad natural.

Fuente: Adaptado de Franklin et al. (1987) y Zavala (2004).

El clima es otro factor fundamental determinando procesos de mortalidad en bosques mediterráneos ibéricos, debido tanto al estrés hídrico como a los efectos derivados de elevadas temperaturas (Allen et al. 2010, Carnicer et al. 2011). El estrés inducido por las condiciones climáticas puede causar daños fisiológicos, de manera que las principales hipótesis de cómo los individuos pueden responder frente al estrés inducido por sequía son (McDowell et al. 2008): (i) fallos hidráulicos debidos a la cavitación de las columnas de agua en el xilema; y (ii) privación del carbono causado por el cierre estomático que conduce a déficits de carbono y limitaciones metabólicas. En general, las plantas tienen diferentes mecanismos de regulación frente a la sequía de manera que pueden ser anisohídricas (i.e. mantienen los estomas relativamente abiertos pero son más propensas a procesos de cavitación) o isohídricas (i.e. cierran estomas evitando la pérdida de agua y son más propensas a déficits de carbono); aunque ambos procesos pueden estar interrelacionados y las especies pueden no clasificarse fácilmente en éstos extremos (McDowell 2011, McDowell et al. 2011).

Los bosques ibéricos han sido identificados como particularmente vulnerables a los efectos del cambio climático (Schröter et al. 2005, Lindner et al. 2010), donde los efectos relacionados con una reducción de la disponibilidad hídrica pueden ser especialmente intensos en bosques de elevada densidad (p. ej. Serrada et al. 2011). Durante las últimas décadas, se está produciendo un aumento en la superficie forestal de ciertas zonas y un incremento medio en la densidad de

las masas en la península ibérica, en parte debido a las políticas de reforestación, el abandono agrícola, y la protección estricta de determinadas áreas (p. ej. Barberó et al. 1998, Madrigal 1998, Valbuena-Carabaña et al. 2010, Ruiz-Benito et al. 2012). Además, los escenarios de cambio climático en la península ibérica prevén un aumento de la temperatura ligada a un descenso en las precipitaciones, aunque el patrón de precipitaciones bajo escenarios de cambio climático es menos claro (Christensen et al. 2007). En bosques limitados por la disponibilidad de agua, como los mediterráneos, ya se están observando incrementos en las tasas de mortalidad arbórea durante las últimas décadas, en parte ligados a los efectos del clima (p. ej. van Mantgem & Stephenson 2007, Allen et al. 2010, Carnicer et al. 2011). Dichos cambios en las tasas demográficas básicas de las especies podrían afectar a sus patrones de distribución a largo plazo (Purves 2009, Benito-Garzón et al. 2013), si bien el conocimiento de la relación demografía-distribución en un escenario de cambio climático es aún muy escaso (Doak & Morris 2010, Lloret et al. 2012).

En la presente contribución presentamos los patrones de mortalidad para las 11 especies arbóreas más abundantes de la península ibérica usando información de c. 400.000 árboles del Inventario Forestal Nacional. Además, mostramos la importancia relativa del tamaño del árbol, la competencia, el clima y las condiciones edáficas en la mortalidad, y analizamos los efectos combinados de la interacción entre la competencia y el clima sobre la mortalidad arbórea (ver Ruiz-Benito et al. 2013).

Figura 2

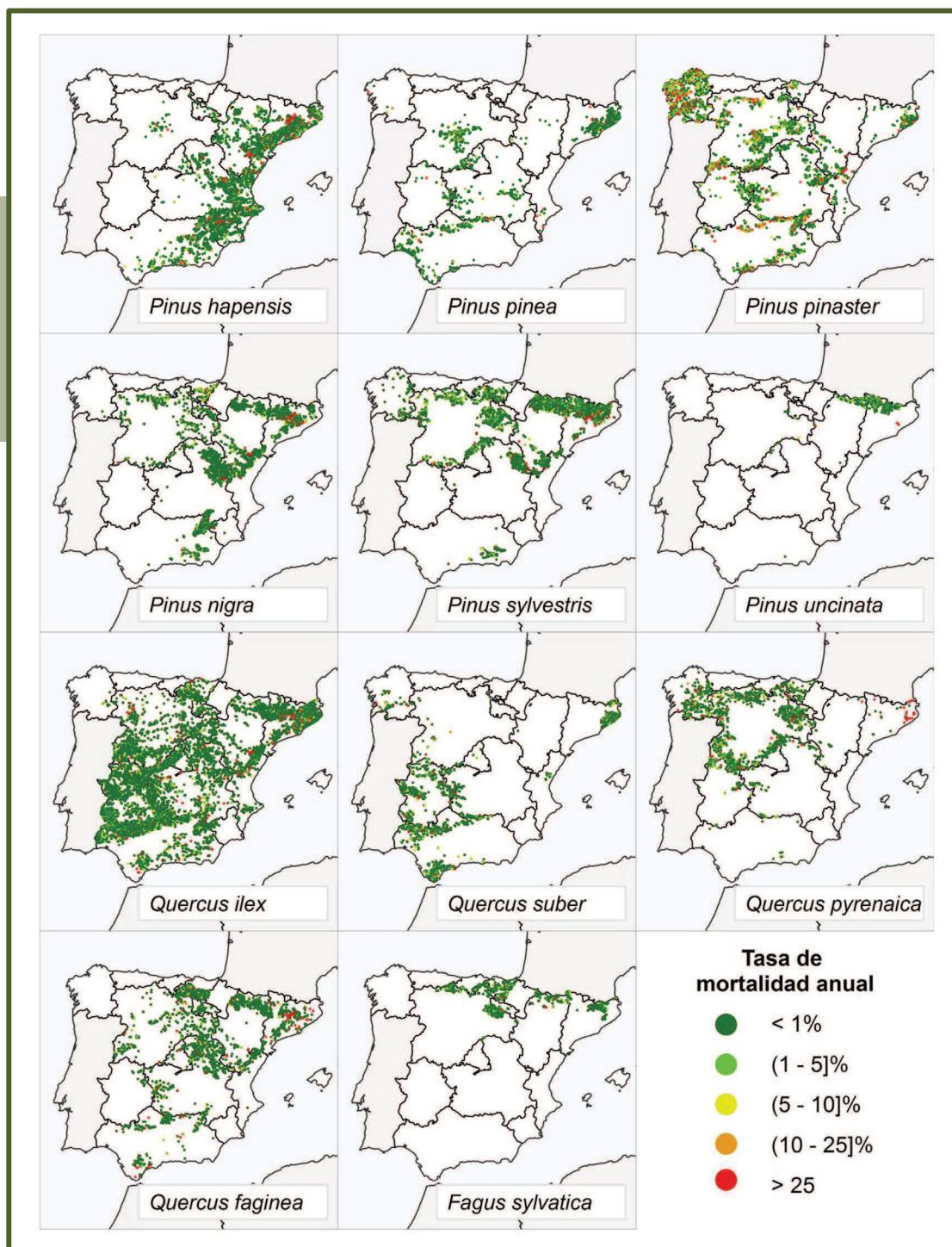


Figura 2. Mapa de la tasa anual de mortalidad para las 11 especies arbóreas más abundantes de la península ibérica: *P. halepensis*, *P. pinea*, *P. pinaster*, *P. nigra*, *P. sylvestris*, *P. uncinata*, *Q. ilex*, *Q. suber*, *Q. pyrenaica*, *Q. faginea*, *F. sylvatica*.

Fuente: Elaborado a partir de información del segundo y tercer Inventario Forestal Español (Villaescusa & Díaz 1998, Villanueva 2004).

## Resultados y discusión

Las especies de pino tienden a presentar unas tasas anuales de mortalidad superiores a las especies planifolias (Tabla 1). Las tasas medias de mortalidad son particularmente elevadas en especies de pino mediterráneas como *Pinus halepensis*, *P. pinea* y *P. pinaster* (Figura 2), que generalmente se localizan en zonas con mayores temperaturas medias y menores precipitaciones anuales (Figura 3).

Observamos que la mortalidad se vio afectada por factores de estructura del bosque y factores climáticos (ver Figura 4). Sin embargo, el tamaño del árbol y la competencia asimétrica tuvieron mayores efectos en la mortalidad que la temperatura media anual y la precipitación. Todas las especies mostraron patrones de mortalidad en forma de “L”, es decir, mostraron descensos en mortalidad al aumentar el tamaño del árbol (ver también Olano et al. 2009). Sin embargo, los pinos se vieron más afectados por la competencia asimétrica que las especies de planifolias (Figura 4a,

**Tabla 1.** Número de árboles vivos en el segundo Inventario Forestal Nacional ( $N_0$ , IFN2) y tercer Inventario Forestal Nacional ( $N_1$ , IFN3), número de árboles muertos entre ambos Inventarios, porcentaje de árboles muertos ( $P_m$ ) y tasa anual de mortalidad en porcentaje ( $m(x)$ ), calculada usando el intervalo de tiempo medio de 11.3 años.

Especie	Árboles vivos ( $N_0$ , IFN2)	Árboles supervivientes ( $N_1$ , IFN3)	Árboles muertos	$P_m$	$m(x)$
<i>Pinus halepensis</i>	49.297	43.619	5.678	11,52	1,08
<i>Pinus pinea</i>	15.538	13.935	1.603	10,32	0,96
<i>Pinus pinaster</i>	75.785	60.548	15.237	20,11	1,97
<i>Pinus nigra</i>	45.847	41.408	44.39	9,68	0,90
<i>Pinus sylvestris</i>	87.320	79.161	8.159	9,34	0,86
<i>Pinus uncinata</i>	10.750	9.787	963	8,96	0,83
<i>Quercus ilex</i>	56.850	53.543	3.307	5,82	0,53
<i>Quercus suber</i>	16.593	15.486	1.107	6,67	0,61
<i>Quercus pyrenaica</i>	23.789	21.347	2.442	10,27	0,95
<i>Quercus faginea</i>	12.008	11.350	658	5,48	0,50
<i>Fagus sylvatica</i>	21.064	19.935	1.129	5,36	0,49
Total	414.841	370.119	44.722	10,78	1,00

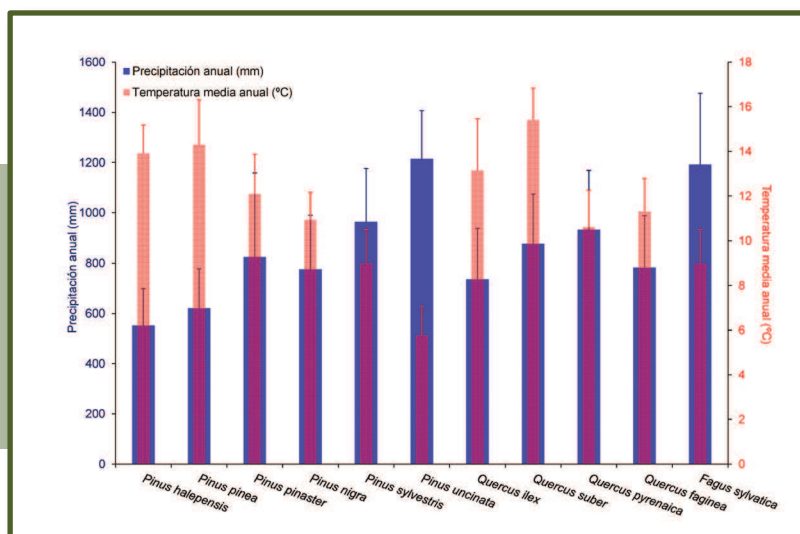
▲ Fuente: Datos obtenidos a partir del segundo y tercer Inventario Forestal Nacional (Villaescusa & Díaz 1998, Villanueva 2004).

Ruiz-Benito et al. 2013). Los resultados observados son típicos de bosques relativamente jóvenes en etapas de exclusión competitiva (p. ej. Coomes & Allen 2007, Vayreda et al. 2012), donde tanto el crecimiento como la mortalidad es máxima (Gómez-Aparicio et al. 2011, Ruiz-Benito et al. 2013). Grandes extensiones de bosques ibéricos podrían encontrarse en este periodo de exclusión competitiva, ya sea por la falta de tratamientos silvícolas en masas plantadas (Madrigal 1998) o como resultado de procesos de sucesión secundaria en masas naturales (p. ej. en campos abandonados). La competencia tuvo mayores efectos sobre la mortalidad de coníferas que de fagáceas (Figura 4b, Ruiz-Benito et al. 2013). Este

resultado concuerda con el hecho de que las coníferas son consideradas más sensibles a la competencia debido a su relativa intolerancia a la sombra (Zavala & Zea 2004, Sánchez-Gómez et al. 2006). Por el contrario, las especies fagáceas presentan de forma general una mayor habilidad para crecer y sobrevivir a niveles bajos de luz, siendo por tanto menos sensibles a la competencia asimétrica (Gómez-Aparicio et al. 2011, Zavala et al. 2011).

Entre las variables climáticas, el efecto de la temperatura sobre la mortalidad arbórea fue muy superior al de la precipitación (Figura 4c-d). Generalmente encontramos una respuesta positiva de la mortalidad

**Figura 3**



▲ **Figura 3.** Promedio y desviación típica en los 414.841 individuos pertenecientes a 35.678 parcelas del segundo y tercer Inventario Forestal Nacional consideradas en el presente estudio para las 11 especies arbóreas más abundantes de la península ibérica.

Fuente: Elaborado a partir de información obtenida del segundo y tercer Inventario Forestal Español (Villaescusa & Díaz 1998, Villanueva 2004) e información climática de Gonzalo (2008).

Figura 4

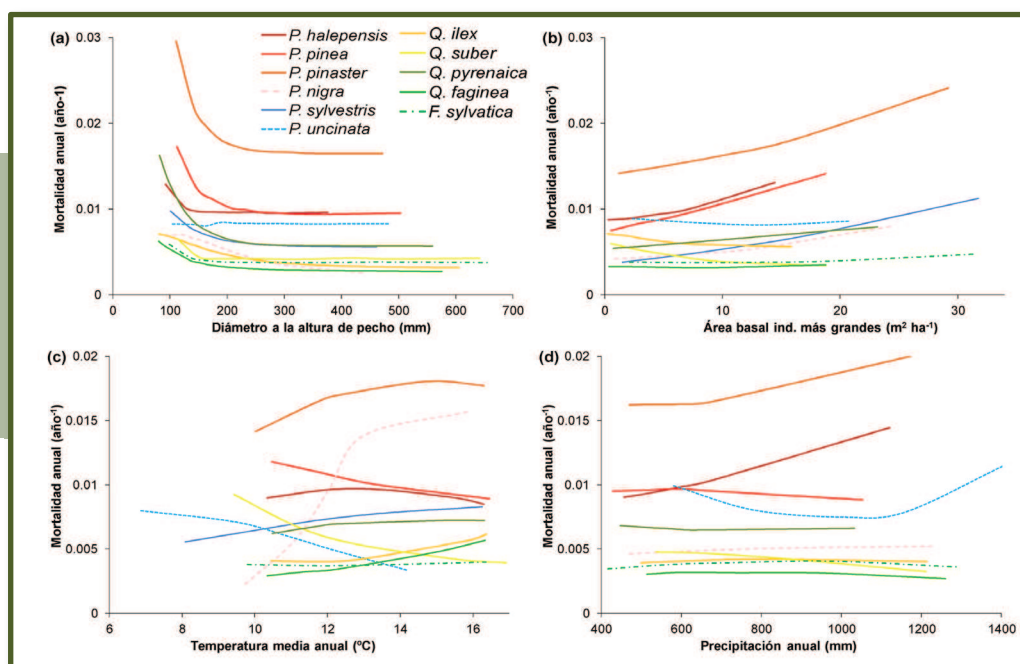


Figura 4. Tasa de mortalidad anual en función del (a) diámetro a la altura de pecho (d.b.h., mm), (b) área basal de individuos más grandes ( $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ ), (c) temperatura media anual ( $^{\circ}\text{C}$ ), y (d) precipitación anual (mm); para las 11 especies arbóreas más abundantes de la península ibérica.

Fuente: Adaptado de Ruiz-Benito et al. (2013).

a incrementos en la temperatura para la mayor parte de las especies, independientemente de su género (ver también Carnicer et al. 2011). Además, cabe destacar que este incremento en la mortalidad no estuvo restringido a la parte más cálida del gradiente de temperatura, observándose para algunas especies aumentos en las tasas de mortalidad en partes relativamente frías del mismo (Figura 4c, Vilá-Cabrera et al. 2011). Un aumento en la temperatura puede incrementar la mortalidad a través de un aumento en el estrés hídrico por evapotranspiración, ya que las plantas para mantener la hidratación los tejidos y la fotosíntesis deben reemplazar el agua perdida mediante evapotranspiración (p. ej. van Mantgem & Stephenson 2007; McDowell et al. 2008). A elevadas temperaturas y baja disponibilidad hídrica las especies de coníferas tienden a cerrar estomas, lo que podría limitar su fijación de carbono, mientras que las especies planifolias presentarían una mayor tendencia a sufrir fallos hidráulicos, aunque ambos procesos pueden estar interrelacionados (McDowell 2011, McDowell et al. 2011).

Es importante destacar que los efectos del clima (temperatura media anual y precipitación anual) sobre la mortalidad se agravaron a niveles altos de competencia (Figura 5). Para siete de las nueve especies se observó un aumento en las tasas de mortalidad a elevadas temperaturas, que fue superior en zonas de alta competencia. Además, para *P. halepensis* y *F. sylvatica* a baja competencia hubo una mayor mortalidad en zonas frías que cálidas, pero se invirtió a niveles de competencia elevada (i.e. observando mayor mortalidad en zonas cálidas que frías, ver Figura 5). Los efectos combinados del clima y de la competencia pueden deberse a aumentos en las demandas de agua, debido a un aumento en las tasas de evapotranspiración y un descenso en el suministro de agua por elevada competencia entre vecinos (Valladares

& Percy 2002, Linares et al. 2009). En un estudio paralelo sobre el efecto de la competencia y el clima en el crecimiento de las especies más abundantes de la península ibérica, Gómez-Aparicio et al. (2011) observó que ante elevada competencia el crecimiento se ve limitado, así como su variación a lo largo de gradientes climáticos. De esta forma, un resultado clave de este estudio es que un aumento de la aridez bajo cambio climático podría causar elevadas mortalidades y crecimientos reducidos en los bosques de alta densidad (Gómez-Aparicio et al. 2011, Ruiz-Benito et al. 2013).

En general no había grandes diferencias inter-específicas respecto a la respuesta de la mortalidad al clima, ya que la mayor parte de las especies experimentaron mayores tasas de mortalidad a elevadas temperaturas (Carnicer et al. 2011, Ruiz-Benito et al. 2013). A lo largo de gradientes de competencia las especies de coníferas presentaron mayores mortalidades que las fagáceas, lo que sugiere que son especies relativamente más intolerantes a la sombra (p. ej. Zavala & Zea 2004). Estos resultados, junto con la existencia de interacciones significativas entre los efectos del clima y la competencia en la mortalidad para las 11 especies estudiadas (particularmente intensos para las fagáceas), sugieren que los bosques de alta densidad serían particularmente susceptibles a sufrir colapsos demográficos. Estos colapsos demográficos podrían ocurrir independientemente de su composición, pues todas las especies estuvieron profundamente afectadas por la competencia bien directamente (como las coníferas) o indirectamente a través de su interacción con el clima (en el caso de las planifolias). Por otra parte, en bosques de densidad intermedia donde las tasas demográficas no estuvieran tan constreñidas por la competencia, las diferencias inter-específicas en la respuesta al clima serían más patentes.

Figura 5

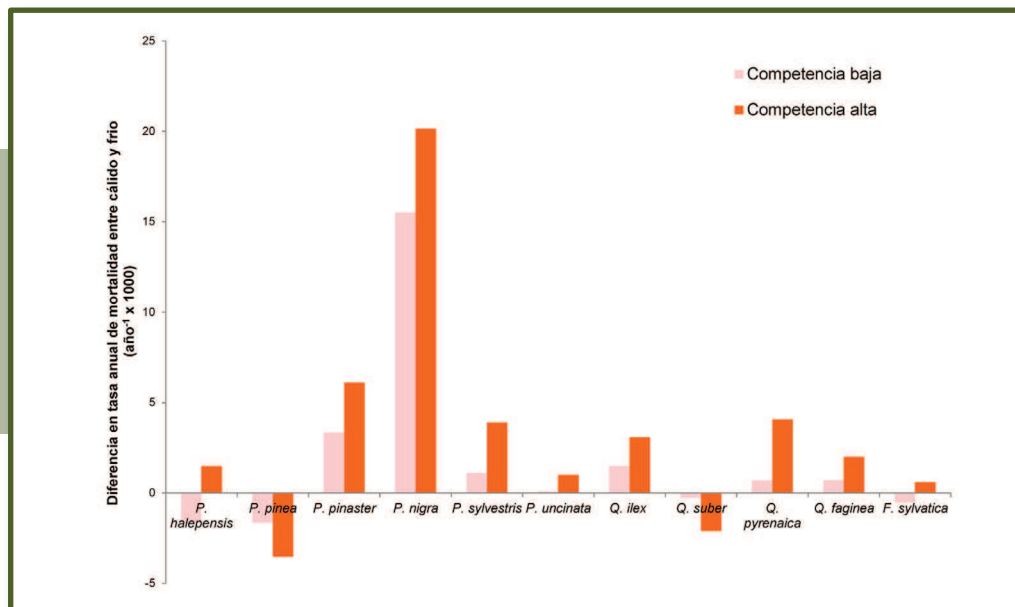


Figura 5. Diferencia en la tasa de mortalidad anual para las 11 especies arbóreas más abundantes de la península ibérica entre zonas cálidas y frías (i.e. cuartiles superiores e inferiores de temperatura media anual) en zonas de competencia baja y alta (i.e. primer y último grupo dentro de los cinco grupos realizados con el mismo número de pies para una cada de las especies). Valores positivos indican que las tasas de mortalidad fueron más elevadas en zonas cálidas que frías, mientras que valores negativos indican lo contrario.

Fuente: Modificado de Ruiz-Benito et al. (2013).

### Recomendaciones para la adaptación

En masas de elevada densidad, una selvicultura orientada a reducir los niveles de competencia promoviendo una mayor heterogeneidad estructural y reduciendo el estrés podría ser muy beneficiosa para disminuir la vulnerabilidad de algunas especies principalmente durante la fase de monte bravo y latizal. En masas monoespecíficas de elevada densidad se ha sugerido que reducciones en la densidad podrían aumentar la disponibilidad de luz y facilitar la entrada de semillas y dispersores, dando lugar a mayores niveles de diversidad (p. ej. Gómez-Aparicio et al. 2009, Zamora et al. 2010, Ruiz-Benito et al. 2012). Además, una mayor heterogeneidad y diversidad podría mejorar la resiliencia frente a eventos como fuego y sequías, al existir especies con diferentes estrategias de respuesta frente a perturbaciones (p. ej. Pausas et al. 2004), y favorecer funciones ecosistémicas como la productividad o el almacenamiento de carbono (p. ej. Vayreda et al. 2012, Ruiz-Benito et al. 2014).

### Material suplementario

Hemos usado información del segundo y tercer Inventario Forestal Nacional (1986-1996 y 1997-2007, respectivamente) que establece un muestreo sistemático sobre una rejilla de 1 km<sup>2</sup> en zonas forestales (Villaescusa & Díaz 1998, Villanueva 2004). Sobre el total de individuos seleccionamos 11 especies distribuidas en 35.678 parcelas (con un total de 414.841 árboles, de los cuales murieron el 11%, Tabla 1), que tenían al menos 10.000 individuos con medidas repetidas en los Inventarios Forestales Nacionales. No se consideraron las parcelas del tercer Inventario Forestal Nacional donde existían indicios de actividades de gestión (p. ej. cortas o clareos). Las especies incluidas fueron (ver Figura 2

y 3): tres pinos mediterráneos (*Pinus halepensis* Miller, *P. pinaster* Ait. y *P. pinea* L.), tres pinos de montaña (*P. nigra* Arnold, *P. sylvestris* L. y *P. uncinata* Mill.), dos quercíneas mediterráneas perennifolias (*Quercus suber* L. y *Q. ilex* L.) y tres especies caducifolias (*Q. faginea* Lam., *Q. pyrenaica* Willd y *Fagus sylvatica* L.).

Usamos seis posibles factores bióticos y abióticos subyacentes a los procesos de mortalidad: el d.b.h. (diámetro a la altura de pecho), la competencia asimétrica (medida como la suma del área basal de los árboles con mayor d.b.h. y usado como un indicador de la competencia asimétrica por luz), el porcentaje de monoespecificidad (calculada como el área basal de una determinada especie en la parcela dividida por el área basal total, usada como un índice de abundancia de conoespecíficos y competencia interespecífica), la precipitación anual (mm), la temperatura media anual (°C), y el contenido en materia orgánica del suelo.

Hemos calculado la tasa anual de mortalidad en porcentaje ( $m(x)$ , %) siguiendo la siguiente fórmula (Sheil et al. 1995):

$$m(x) = (1 - [1 - (N_0 - N_t) / N_0]^{1/t}) \cdot 100$$

siendo  $N_0$  y  $N_t$  el número de individuos en el segundo y tercer Inventario Forestal Nacional, respectivamente, y  $t$  el número de años entre ambos inventarios.

Para calcular la probabilidad de mortalidad de cada árbol se usaron modelos de regresión logística (p. ej. Monserud & Sterba 1999):

$$P(\text{mortality}, i) = 1 / (1 + \exp(-k_i))$$

Donde  $k_i$  es función de las variables explicativas ( $k_i = \alpha + f_1 + f_2 + \dots + f_n$ ),  $\alpha$  es una constante del modelo,

siendo las funciones  $f_1 \dots f_n$  dependientes de las variables explicativas. Para el tamaño del árbol se usó una forma exponencial en la función, usando para el resto de variables abióticas y bióticas formas lineales y cuadráticas. Los parámetros e intervalos de credibilidad de los modelos logísticos se calcularon usando un algoritmo adaptativo Metropolis-Hastings MCMC implementado usando un software escrito específicamente para este estudio usando C (para detalles metodológicos ver Lines et al. 2010, Ruiz-Benito et al. 2013).

La comparación y selección de modelos se basó en el Criterio de Información Bayesiano (i. e. BIC, Burnham & Anderson 2002). Con ello se comparó: (i) si se ajustaban mejor formas cuadráticas o lineales; y (ii) si los modelos eran mejores cuando los parámetros eran especificados a nivel de especie o sin considerar la identidad de la especie. Los modelos se ajustaron mejor con formas no lineales (i.e. cuadráticas) y con los parámetros ajustados a nivel de especie. Finalmente, para la selección del modelo, se realizaron todas las posibles combinaciones de efectos principales, y se incluyeron interacciones entre el clima y la competencia. El mejor modelo incluyó los efectos directos de las seis variables explicativas potenciales (diámetro a la altura de pecho, competencia asimétrica, porcentaje de monoespecificidad, temperatura media anual, precipitación anual y contenido en materia orgánica), y la interacción entre clima y competencia (tanto con temperatura media anual como precipitación anual).

Los cambios en la probabilidad de mortalidad a lo largo de gradientes ambientales se calcularon usando el mejor modelo para las 11 especies más abundantes de la península ibérica. Se crearon bases de datos, donde las variables explicativas se mantenían constantes (excepto la variable explicativa de interés) y se calculaba la probabilidad de mortalidad predicha usando la distribución posterior de los parámetros. Estas predicciones se dibujaron agrupando los datos en grupos de igual tamaño a lo largo del gradiente ambiental de interés. Además, para analizar la interacción entre la competencia y el clima, y evaluar cómo el efecto del clima en la mortalidad varía a lo largo de gradientes de competencia, se predijo cómo la probabilidad de mortalidad a lo largo de gradientes de competencia varió entre zonas “cálidas” y “frías” (i.e. usando los cuartiles superiores e inferiores de temperatura media anual para cada una de las 11 especies), y zonas “húmedas” y “secas” (i.e. usando los cuartiles superiores e inferiores de precipitación anual para cada una de las 11 especies).

## ■ Referencias bibliográficas

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Venetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim J-H, Allard G, Running SW, Semerci A, Cobb N (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259:660-684
- Barberó M, Loisel R, Quézel P, Richardson DM, Romane F (1998) Pines of the Mediterranean basin. En: Richardson DM, editor. *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 153-170
- Begon M, Harper JL, Townsend CR. (1996) *Ecology: individuals, populations and communities*. Backwell Science
- Benito-Garzón M, Ruiz-Benito P, Zavala MA (2013) Inter-specific differences in tree growth and mortality responses to climate determine potential species distribution limits in Iberian forests. *Global Ecology and Biogeography* 22:1141-1151
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York
- 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* 108:1474-1478
- Christensen JH, Hewitson B, Busuioc A, Chen A, Gao X, Held I, Jones R, Kolli RK, Kwon WT, Laprise R, Magaña Rueda V, Mearns L, Menéndez CG, Räisänen J, Rinke A, Sarr A, Whetton P (2007) Regional climate projections. En: Solomon, S, Qin, D, Manning, M, Chen, Z, Marquis, M, Averyt, KB, Tignor, M & Miller, HL, editores. *Climate change 2007: The physical science bases*. Cambridge University Press. pp. 847-943
- Coomes DA, Allen RB (2007) Mortality and tree-size distributions in natural mixed-age forests. *Journal of Ecology* 95:27-40
- Doak DF, Morris WF (2010) Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature* 467:959-962
- Franklin JF, Shugart HH, Harmon ME (1987) Tree death as an ecological process. *Bioscience* 37:550-556
- Gómez-Aparicio L, García-Valdés R, Ruiz-Benito P, Zavala MA (2011) Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for management under global change. *Global Change Biology* 17:2400-2414
- Gómez-Aparicio L, Zavala MA, Bonet FJ, Zamora R (2009) Are pine plantations valid tools for restoring

- Mediterranean forests? An assessment along abiotic and biotic gradients. *Ecological Applications* 19:2124-2141
- Kobe RK (1996). Intraspecific variation in sapling mortality and growth predicts geographic variation in forest composition. *Ecological Monographs* 66:181-201
- Linares JC, Camarero JJ, Carreira JA (2009) Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography* 18:485-497
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolstrom M, Lexer MJ, Marchetti M (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259:698-709
- Lines ER, Coomes DA, Purves DW (2010) Influences of forest structure, climate and species composition on tree mortality across the Eastern US. *PLoS ONE* 5:e13212
- Lloret F, Escudero A, Iriondo JM, Martínez-Vilalta J, Valladares F (2012) Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes. *Global Change Biology* 18:797-805
- Madrigal A (1998). Problemática de la ordenación de masas artificiales en España. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 6:13-20
- Manion PD (1991) *Tree disease concepts*. Upper Saddle River, New Jersey
- Martínez-Vilalta J, Lloret F, Breshears DD (2012) Drought-induced forest decline: causes, scope and implications. *Biology Letters* 8:689-691
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yezzer EA (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178:719-739
- McDowell NG (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology* 155:1051-1059
- McDowell NG, Beerling DJ, Breshears DD, Fisher RA, Raffa KF, Stitt M (2011) The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology & Evolution* 26:523-532
- Monserud RA, Sterba H (1999). Modeling individual tree mortality for Austrian forest species. *Forest Ecology and Management* 113:109-123
- Olano JM, Laskurain NA, Escudero A, De La Cruz M (2009) Why and where do adult trees die in a young secondary temperate forest? The role of neighbourhood. *Annals of Forest Science* 66:105
- Pacala SW, Canham CD, Saponara J, Silander JA, Kobe RK, Ribbens E (1996) Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66:1-43
- Pausas JG, Blade C, Valdecantos A, Seva JP, Fuentes D, Alloza JA, Vilagrosa A, Bautista S, Cortina J, Vallejo R (2004) Pines and oaks in the restoration of Mediterranean landscapes of Spain: New perspectives for an old practice - a review. *Plant Ecology* 171:209-220
- Peet RK, Christensen NL (1987) Competition and tree death. *Bioscience* 37: 586-595.
- Purves DW (2009) The demography of range boundaries versus range cores in eastern US tree species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:1477-1484
- Ruiz-Benito P, Gómez-Aparicio L, Paquette A, Messier C, Kattge J, Zavala MA (2014) Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. *Global Ecology and Biogeography* 23:311-322
- Ruiz-Benito P, Gómez-Aparicio L, Zavala MA (2012) Large scale assessment of regeneration and diversity in Mediterranean planted pine forests along ecological gradients. *Diversity and Distributions* 18:1092-1106
- Ruiz-Benito P, Lines ER, Gómez-Aparicio L, Zavala MA, Coomes DA (2013) Patterns and drivers of tree mortality in Iberian forests: climatic effects are modified by competition. *PLoS ONE* 8:e56843
- Sánchez-Gómez D, Zavala MA, Valladares F (2006) Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate-Mediterranean ecotone. *Acta Oecologica* 30:322-332
- Schröter D, Cramer W, Leemans R, Prentice IC, Araujo MB, Arnell NW, Bondeau A, Bugmann H (2005) Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science* 310:1333-1337
- Serrada R, Aroca MJ, Roig S, Bravo A, Gómez V. 2011. *Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático del sector forestal. Notas sobre gestión adaptativa de las masas forestales ante el cambio climático*. V.A. Impresores S.A., Madrid
- Sheil D, Burslem DFRP, Alder D (1995) The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83:331-333
- Valladares F, Pearcy RW (2002) Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell & Environment* 25:749-759
- Valbuena-Carabaña M, de Heredia UL, Fuentes-Utrilla P, González-Doncel I, Gil L (2010) Historical and recent changes in the Spanish forests: A socio-economic process. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162:492-506



- van Mantgem PJ, Stephenson NL (2007) Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest. *Ecology Letters* 10:909-916
- Vayreda J, Martínez-Vilalta J, Gracia M, 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
- Vilá-Cabrera A, Martínez-Vilalta J, Vayreda J, Retana J (2011) Structural and climatic determinants of demographic rates of Scots pine forests across the Iberian Peninsula. *Ecological Applications* 31:1162-1172
- Villaescusa R, Díaz R (1998) *Segundo Inventario Forestal Nacional (1986-1996)*. Ministerio de Medio Ambiente, España
- Villanueva JA (2004) *Tercer Inventario Forestal Nacional (1997-2007)*. Comunidad de Madrid. Ministerio de Medio Ambiente, España
- Waring RH (1987) Characteristics of trees predisposed to die. *Bioscience* 37:569-574
- Zamora R, Hódar JA, Matías L, Mendoza I (2010) Positive adjacency effects mediated by seed disperser birds in pine plantations. *Ecological Applications* 20:1053-1060
- Zavala MA (2004) Estructura, dinámica y modelos de ensamblaje del bosque Mediterráneo: entre la necesidad y la contingencia. En: Valladares F, editor. *Ecología del bosque Mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. pp. 249-277
- Zavala MA, Espelta JM, Caspersen JP, Retana J (2011) Interspecific differences in sapling performance with respect to light and aridity gradients in Mediterranean pine-oak forests: implications for species coexistence. *Canadian Journal of Forest Research* 41:1432-1444
- Zavala MA, Zea E (2004) Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Plant Ecology* 171:197-207