

Importancia relativa de la profundidad del suelo para la resiliencia de los bosques de pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.) frente al incremento de aridez debido al cambio climático

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

(1) Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Biología, Universitat de Barcelona, 08028 Barcelona, España.

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

* Autor de correspondencia: D. Nadal-Sala [d_nadal@ub.edu]

> Recibido el 08 de septiembre de 2016 - Aceptado el 10 de febrero de 2017

Nadal-Sala, D., Sabaté, S., Gracia, C. 2017. Importancia relativa de la profundidad del suelo para la resiliencia de los bosques de pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.) frente al incremento de aridez debido al cambio climático. *Ecosistemas* 26(2): 18-26. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-2.03

La mayor parte de los bosques españoles crecen actualmente en condiciones de déficit hídrico. Las proyecciones indican que el cambio climático acentuará las condiciones de aridez a las que ya se ven sometidos los bosques, y en particular los de pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.). La capacidad del suelo para contener agua y tenerla accesible para el uso de los árboles es un elemento clave para evaluar las respuestas de los bosques a este incremento de aridez. El volumen efectivo de suelo con el que los árboles interactúan está ligado a su profundidad de enraizamiento máxima. En este estudio se evalúa, mediante la modelización de las parcelas del Inventario Forestal Nacional español (IFN2), la respuesta de los bosques de pino carrasco peninsulares al cambio climático a lo largo del siglo XXI, comparando dos profundidades de enraizamiento máximo. Se concluye que, para condiciones de cambio climático moderado, el efecto fertilizante del aumento de la concentración de CO₂ atmosférico redundará en una mayor productividad, capacidad de sumidero de carbono y resiliencia de los pinares de *P. halepensis*. Por el contrario, en un escenario de cambio climático severo, el efecto fertilizante del CO₂ se verá contrarrestado por el incremento de las limitaciones hídricas. Se observa que la ventaja de una mayor profundidad del suelo disminuye en condiciones climáticas limitantes (altas temperaturas y/o bajas precipitaciones), pero también en condiciones favorables (temperaturas moderadas 15°C > T > 19°C, y precipitaciones superiores a 520 mm año⁻¹). Esto se debe a que, en condiciones menos limitantes, la capacidad de almacenaje de agua del suelo no condiciona tanto la fotosíntesis.

Palabras clave: pino carrasco; déficit hídrico; profundidad del suelo; cambio climático; GOTILWA+

Nadal-Sala, D., Sabaté, S., Gracia, C. 2017. The relative importance of soil depth for Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) resilience in face of the increasing aridity induced by climate change. *Ecosistemas* 26(2): 18-26. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-2.03

Most of Spanish forests are currently growing under water deficit conditions. Climate change projections indicate an increase of water deficit stress upon Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) forests. Thus, soil water holding capacity and its availability for trees are important traits to consider when modeling forest responses to climate change and the effective soil volume for trees is closely related to their maximum rooting depth. In this work we evaluate the evolution over the 21th century of *P. halepensis* spanish plots under climate change conditions and at two maximum rooting depths. We conclude that, under moderate climate change conditions, the fertilizing effect of an increasing atmospheric CO₂ concentration would result on higher productivity, increased carbon sink capacity and higher resilience of *P. halepensis* forests. Conversely, under severe climate change scenario conditions, the CO₂ fertilizing effect would be counterbalanced by the negative effects of increasing aridity. We show that the positive effect of an increased soil depth decreases under major climatic constraints (high temperature and low precipitation). However, we also obtained that it decreases under favorable conditions (mild temperatures 15 °C > T > 19 °C, and precipitation > 520 mm·year⁻¹). We explain that fact because, as precipitation becomes less restrictive, photosynthesis is more linked to seasonal precipitation patterns than soil water storage capacity.

Key words: Aleppo pine; water deficit; soil depth; climate change; GOTILWA+

Introducción

La producción primaria bruta máxima de un bosque, dada una concentración de CO₂ atmosférico, es principalmente función de la interacción entre la disponibilidad hídrica y la energética (Nemani et al. 2003). En el caso de los bosques españoles de pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.), de carácter termófilo, distribución mediterránea y comportamiento marcadamente isohídrico (Klein et al. 2011), el recurso más limitante para su crecimiento es el agua disponible, modulado por la demanda hídrica atmosférica (Klein et al.

2011). Siguiendo el incremento de la concentración atmosférica de CO₂ proyectado para el siglo XXI (IPCC 2013), se prevé un aumento de aridez en la zona mediterránea, a partir de un aumento de la temperatura anual y un descenso de la precipitación durante el verano. Esta proyección se cumple para cualquiera de los escenarios de forzamiento climáticos considerados en la península ibérica (Vautard et al. 2014). Los bosques de pino carrasco españoles, ubicados actualmente en zonas donde el déficit hídrico es ya recurrente, empeorarán sus condiciones de vida debido al incremento de aridez promovido por el cambio climático.

Los árboles absorben el agua del suelo mediante diferencias de presiones hidrostáticas entre éste y la atmósfera (Denmead y Shaw 1962). Dicha absorción está condicionada por la apertura estomática y la capacidad de conducción de agua desde las raíces hasta las hojas a través de las traqueidas en coníferas y los vasos conductores en las angiospermas. En ambientes donde el agua es un recurso limitante, aquellas especies con un sistema radical más desarrollado y profundo en el suelo, tendrán ventaja frente a las especies con sistemas radicales más superficiales. No obstante, el aparato radical consume gran parte de la producción primaria (Klein et al. 2011), y por ello exige un compromiso entre desarrollar y mantener un mayor aparato radical y el agua adicional que éste pueda aportar (Guswa 2008, 2010).

Las características del suelo, especialmente su profundidad, pedregosidad y contenido de materia orgánica, son claves para la supervivencia de los bosques; dado que determinan su capacidad para almacenar agua y mantenerla disponible para los procesos biológicos (Milly 1996), desacoplando la disponibilidad hídrica del componente puramente climático del patrón de precipitaciones. La porosidad del suelo, el porcentaje de arena y arcilla (Ratcliff et al. 1983), la fracción de carbono orgánico presente y la pedregosidad del mismo (Schwinning 2010) - que incrementa la capacidad de infiltración del suelo (Poesen et al. 1990) pero reduce su volumen efectivo- son fundamentales para entender la capacidad de almacenar agua del suelo y mantenerla disponible para la vegetación.

En este estudio se evalúa la importancia de una característica fundamental del suelo como es su profundidad, para establecer los posibles impactos negativos del cambio climático sobre los bosques españoles de pino carrasco, así como las regiones en que dicha característica será más relevante. Nuestras hipótesis de partida son que: i) Una mayor aridez debida a una mayor severidad del cambio climático reducirá la productividad de pinares de pino carrasco, ii) De reducirse la productividad de los pinares, también se reducirá su capacidad para almacenar carbono en su biomasa; iii) el cambio climático tendrá un mayor impacto negativo en los bosques ubicados en la zona sur-sureste de la península, la zona más árida y que se proyecta que experimentará mayores incrementos en aridez en condiciones de cambio climático; y iv) el incremento de aridez afectará más negativamente a aquellos bosques ubicados en suelos menos profundos.

Material y métodos

La evaluación del impacto del cambio climático sobre la producción forestal, y la importancia del suelo frente a condiciones áridas crecientes, se llevó a cabo a partir de la simulación con el modelo GOTILWA+ (Gracia et al. 2004; Keenan et al. 2009a, b; Fontes et al. 2010; Nadal-Sala et al. 2014), de la evolución de un conjunto de masas forestales de pino carrasco peninsulares, a lo largo del siglo XXI bajo distintos escenarios de cambio climático. GOTILWA+ es un modelo basado en procesos que simula el crecimiento y desarrollo de parcelas forestales bajo distintas condiciones ambientales y de gestión (<http://www.creaf.uab.cat/gotilwa/>). Brevemente, GOTILWA+ simula una parcela forestal mono-específica a lo largo de un período definido. GOTILWA+ permite modificar las características de la población arbórea, la serie climática, y/o la parcela, en el caso presente, la profundidad del suelo.

GOTILWA+ ofrece múltiples variables de salida relacionadas con la ecofisiología del bosque. En el presente estudio, las variables utilizadas para comparar la evolución de los balances de carbono a lo largo del siglo XXI han sido la producción primaria bruta anual (PPB, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$), la producción primaria neta anual (PPN, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) y la respiración de mantenimiento anual (RM, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$). Además, el índice de área foliar (IAF, $\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$), los carbohidratos móviles (CM, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) y su concentración respecto a la biomasa total ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), se han utilizado como indicadores de resiliencia frente a la aridez de las parcelas forestales simuladas. La biomasa total (BT, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$), que incluye biomasa aérea y biomasa subterránea, y el carbono total acumulado en la biomasa (CT,

$\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) se han utilizado como indicadores de la capacidad de almacenamiento de carbono de los bosques. La diferencia del carbono total en forma de biomasa de los árboles en el año 2100 se ha utilizado para evaluar la distribución geográfica de la importancia relativa de las características del suelo, así como su relación con las variables ambientales.

Se han simulado un total de 500 parcelas de pino carrasco basadas en una sub-muestra de las parcelas de los inventarios nacionales forestales del IFN2 en las que el pino carrasco es la especie dominante. Se han considerado dos escenarios de cambio climático (Tabla 1), y se han considerado dos profundidades del suelo distintas (0.25 m y 1 m). Los criterios para la selección de las parcelas han sido: i) densidad de individuos durante el inventario IFN2 mayor que 200 $\text{pies}\cdot\text{ha}^{-1}$. ii) Porcentaje de área basal en el inventario IFN2 perteneciente al pino carrasco > 80%. Con este criterio se obtuvieron 3400 parcelas. De ellas, y a fin de reducir el tiempo de simulación, se ha seleccionado una sub-muestra de 500 parcelas, elegidas aleatoriamente, para su simulación desde el año del IFN2 hasta el año 2100. A fin de estandarizar los distintos años en los que se reportaron los inventarios del IFN2 de las distintas CCAA, se han analizado únicamente los valores de la simulación comprendidos entre el año 2000 y el año 2100 para cada parcela.

Las proyecciones climáticas utilizadas han sido ECHAM4-A2 y CGCM2-B2 (Global Circulation Model + escenario socioeconómico). Ambos elegidos como caso más extremo y caso más moderado de cambio climático, respectivamente. Dichos escenarios están basados en las proyecciones del IPCC (2007), y son análogos a los escenarios RCP4.5 y RCP6.0 del nuevo IPCC (2013). Las series climáticas se obtuvieron a partir de la base de datos generada a partir de los datos publicados por Ninyerola et al. (2007a, b), también utilizados en Nadal-Sala et al. (2014).

Todos los análisis estadísticos y el tratamiento de los datos se han realizado con el programa R (R Development Core Team, Version 3.5), utilizando los paquetes estadísticos "ggplot2" (Wickham 2009) y "ggmap" (Khale y Wickham 2013), para la cartografía de la biomasa total de las parcelas. La regresión por cuantiles para relacionar las variables ambientales - Temperatura y Precipitación- y la capacidad de sumidero de carbono de las parcelas forestales se ha calculado mediante la función "lprq", basada en un algoritmo de regresión polinomial local de cuantiles, del paquete estadístico "quantreg" (Koenker 2004). Dicha función se basa en la obtención de la regresión lineal por cuantiles para un corto intervalo de la variable descriptiva - en el presente caso, Precipitación ($100\text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$) y Temperatura (1°C) -, y su ensamblaje en una tendencia mediante una media móvil de la pendiente de la regresión con un período previamente definido.

Tabla 1. Resumen de los escenarios de cambio climático. Los valores se refieren al promedio para las parcelas muestreadas. En la tabla se indica la anomalía en temperatura (ΔT), el incremento en precipitación (ΔP), y el incremento de la concentración atmosférica de CO_2 (ΔCO_2). Los incrementos se basan en los valores del período 2091-2100 respecto a los valores observados en el período 1996-2005.

Table 1. Summary of the climate change scenarios. Values refers to the mean for all plots. There are shown the anomaly in temperature (ΔT), the increment in precipitation (ΔP), and the annual increase of CO_2 atmospheric concentration (ΔCO_2). Increments are calculated in the 2091-2100 period and they are referred to the 1996-2005 period.

	ΔT ($^\circ\text{C}\cdot\text{siglo}^{-1}$)	ΔP ($\Delta\%\cdot\text{siglo}^{-1}$)	ΔCO_2 ($\Delta\text{ppm}\cdot\text{año}^{-1}$)
CGCM2-B2	2.8	-1.6	2.4
ECHAM4-A2	5.7	-14.3	4.6

Resultados

Evolución de los balances de carbono a lo largo del siglo XXI

La producción primaria bruta (PPB, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) proyectada por el modelo GOTILWA+ aumenta en los bosques de pino carrasco durante el siglo XXI (Figs. 1a y b). El incremento depende del escenario de cambio climático y la profundidad de enraizamiento máxima. Se obtiene un aumento de entre el 47-86% respecto a la PPB de principios del siglo XXI. Los valores del incremento son mayores en el escenario de cambio climático más severo ($\Delta\text{PPB} = 62\text{-}86\%$) que en el más moderado ($\Delta\text{PPB} = 47\text{-}68\%$), esto se corresponde a un mayor incremento de la concentración de CO_2 atmosférico y una mayor temperatura promedio, que alarga el período vegetativo. Además, mientras que en el escenario moderado el incremento es gradual y progresivo a lo largo del siglo XXI, en el escenario de cambio más severo dicho incremento ocurre de forma súbita durante la primera mitad del siglo XXI, para luego estabilizarse para los bosques creciendo en un suelo profundo, e incluso descender a lo largo de los dos últimos decenios del siglo en el caso de los suelos de 0.25 m.

La respiración de mantenimiento (RM, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$), es decir, la respiración del bosque necesaria para sustentar sus tejidos autotróficos vivos, también aumenta durante este período en un 92-194% respecto a los valores de principios de siglo, dependiendo del escenario climático y la profundidad del suelo. De forma similar a la producción primaria bruta, el incremento de la respiración de mantenimiento alcanza valores mayores en un escenario de cambio climático extremo ($\Delta\text{RM} = 117\text{-}194\%$), que en un escenario más moderado ($\Delta\text{RM} = 117\text{-}153\%$). Además, en ambos escenarios

climáticos, la fracción de la PPB que se invierte en la respiración de mantenimiento aumenta a lo largo del siglo XXI (Fig. 1d). Este incremento a principios de siglo es más acusado en el caso del escenario moderado, mientras que en el escenario extremo depende de la profundidad del suelo. En un suelo de 0.25 m, la fracción se mantiene más o menos estable hasta el 2040, momento en el que empieza a aumentar la relación RM/PPB. En un suelo de 1 m, se observa que la tendencia al aumento del coeficiente se mantiene desde el principio de la simulación. A partir del 2040, no obstante, el aumento se hace más acusado. Finalmente, dicha proporción se estabiliza alrededor de valores distintos en los distintos escenarios, siendo el escenario climático extremo en un suelo de 1 m la condición en la cual la RM supondrá una mayor proporción de la PPB a partir del 2060, condiciones en las cuales la respiración de mantenimiento de los pinos supondría un 86% de su producción primaria bruta.

Para la producción primaria neta (PPN, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$), las proyecciones reflejan una tendencia creciente en un escenario moderado, con valores promedio durante los años 2005-2045 de 2.7 y 3.4 $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$, para unas profundidades del suelo de 0.25 m y de 1 m respectivamente (Fig. 1b). En éste escenario, el promedio de los valores de PPN para el período 2060-2100 incrementa ligeramente respecto a los valores de principio de siglo, y se sitúa en 2.9 y 3.5 $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$, respectivamente. Por otro lado, para el escenario climático más extremo la producción primaria neta llega a valores de 3.3 y 4.5 $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ para las profundidades de 0.25 m y 1 m durante la primera mitad de la simulación (Fig. 1a). No obstante, esta producción primaria neta desciende ligeramente hasta valores de 3.1 y 3.3 $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ a finales de siglo.

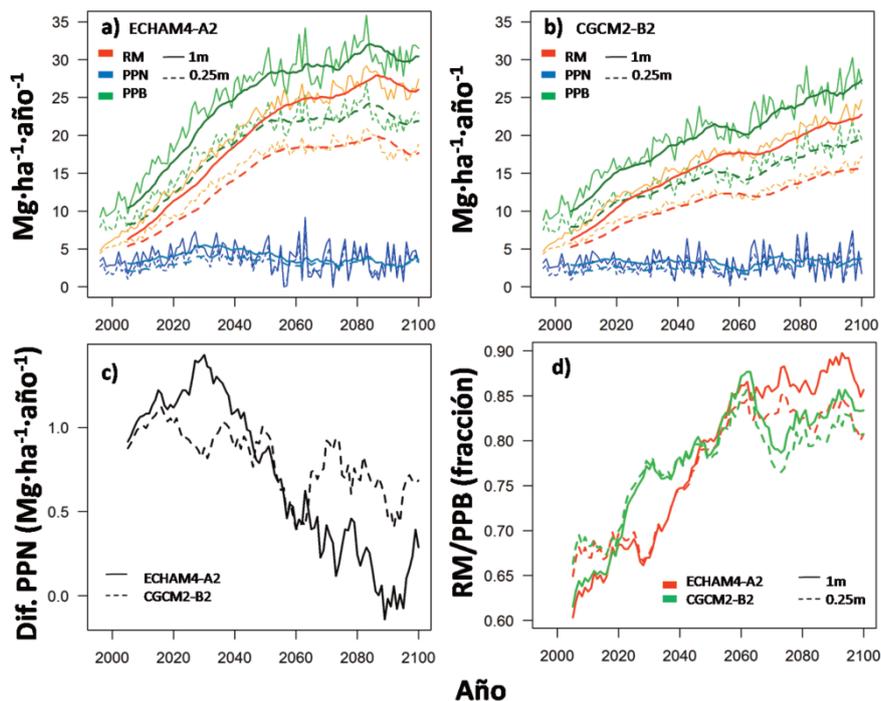


Figura 1. Proyecciones de la evolución de la producción primaria bruta (PPB, verde), la producción primaria neta (PPN, azul), y la respiración de mantenimiento (RM, rojo), simuladas para el conjunto de 500 parcelas de pino carrasco para un escenario ECHAM4-A2 (a), y CGCM2-B2 (b). Líneas continuas: resultados para un suelo de 1 m de profundidad; líneas discontinuas: para un suelo de 0.25 m de profundidad. Se ha representado el promedio de los 500 valores simulados además de una media móvil de 10 años para representar la tendencia a partir del año 2005. Por simplicidad, no se indica la variación entre parcelas, para no confundir al lector. c) Media móvil de la diferencia entre la PPN entre el suelo de profundidad de 1 m y el de 0.25 m, para ambos escenarios de cambio climático. d) Fracción de la PPB que representa la RM: se muestra la media móvil para los dos escenarios climáticos (color rojo para ECHAM4-A2, verde para CGCM2-B2), y para las dos profundidades del suelo (línea continua para 1 m de profundidad, línea discontinua 0.25 m).

Figure 1. Projections of the evolution in gross primary production (PPB, green), net primary production (PPN, blue), and maintenance respiration (RM, red), for the 500 Aleppo pine plots and for the climate change scenarios ECHAM4-A2 (a) and CGCM2-B2 (b). Continuous lines: results for 1 m soil depth. Broken lines: results for 0.25 m soil depth. There are represented both the mean of the 500 values along the simulation and the 10 year mobile mean to account for the tendency from year 2005. Variation is not noted to avoid noise. c) Mobile mean of the difference between PPN in 1 m and 0.25 m soil depth, for both climate change scenarios. d) Fraction of the PPB invested in RM: mobile mean is shown for both climate scenarios (ECHAM4-A2 in red, CGCM2-B2 in green), and for both soil depths (continuous line for 1 m, broken line for 0.25 m).

Las simulaciones muestran que al comparar la diferencia de PPN entre las dos profundidades del suelo (**Fig. 1c**), se observa que durante la primera mitad de siglo existen diferencias notables entre su producción primaria neta en ambos escenarios. Durante la segunda mitad del siglo XXI, no obstante, dichas diferencias sólo se mantienen en un contexto de cambio climático más moderado, mientras que se minimizan, hasta llegar a desaparecer, en un contexto de cambio más severo.

En cuanto a la biomasa total (BT, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) de las parcelas durante la primera mitad del siglo, ésta aumenta de forma más acusada en el escenario climático extremo comparada con la del escenario más moderado (**Fig. 2a, Tabla 2**), para terminar disminuyendo a finales de siglo. Por su parte, el escenario de cambio climático más moderado presenta valores positivos de ΔBT a finales de siglo. Un suelo más profundo, en ambos escenarios, permite un bosque con mayores valores de biomasa.

Los carbohidratos de reserva (CR) por unidad de biomasa en $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (**Fig. 2b**) se reducen a medida que avanza el siglo en un escenario de cambio climático extremo, pasando de valores durante los años 2010-2030 de 0.154-0.158 $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ a 0.152-0.153 $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ a finales de siglo (período 2090-2100). Los árboles que crecen en las condiciones climáticas más extremas, por lo tanto, disponen cada vez de menos reservas de carbohidratos móviles en relación a su biomasa. Por otro lado, en un escenario de cambio climático moderado se proyecta un ligero incremento de la concentración de carbohidratos de reserva, pasando de 0.151-0.154 $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ durante la década de los 2020-2030 a valores de 0.154-0.156 $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ a finales de siglo. Por lo tanto, según el escenario de cambio climático, la resiliencia del pino carrasco para aguantar períodos de sequía puede verse reducida.

En las **figuras 2c y 2d** se observa que el índice de área foliar (IAF, $\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$) de las parcelas aumenta ligeramente a finales de siglo para un escenario de cambio moderado, pasando de una mediana de 0.76 a 0.85 $\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$ en un suelo de profundidad 0.25 m y de 1.1 a 1.2 $\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$ en un suelo de 1 m de profundidad. En el escenario más extremo, por contra, se observa una mediana del índice de área foliar de 1.1 y 1.2 $\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$ (0.25 y 1 m de profundidad, respectivamente) en el año 2050. Dichos valores se reducen drásticamente a finales de siglo, momento en el que se observa una mediana de IAF de 0.7 y 1.1 $\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$, respectivamente, comportando una reducción del ~35% del IAF mediano en el suelo más superficial.

Tabla 2. Valores de incremento de biomasa total (ΔBT) para los dos escenarios climáticos y las dos profundidades del suelo considerados. Se presentan los valores para el periodo 1996-2050 y para el periodo 2051-2100.

Table 2. Mean increase in total biomass (ΔBT) for both the two climate change scenarios and soil depths considered. They are shown the values for the period 1996-2050 on one hand, and for the period 2051-2100 on the other.

Escenario	Profundidad suelo (m)	ΔBT 2050 ($\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)	ΔBT 2100 ($\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)
CGCM2-B2	0.25	1	0.6
	1	1.8	0.8
ECHAM4-A2	0.25	1.9	-0.7
	1	2.8	-0.7

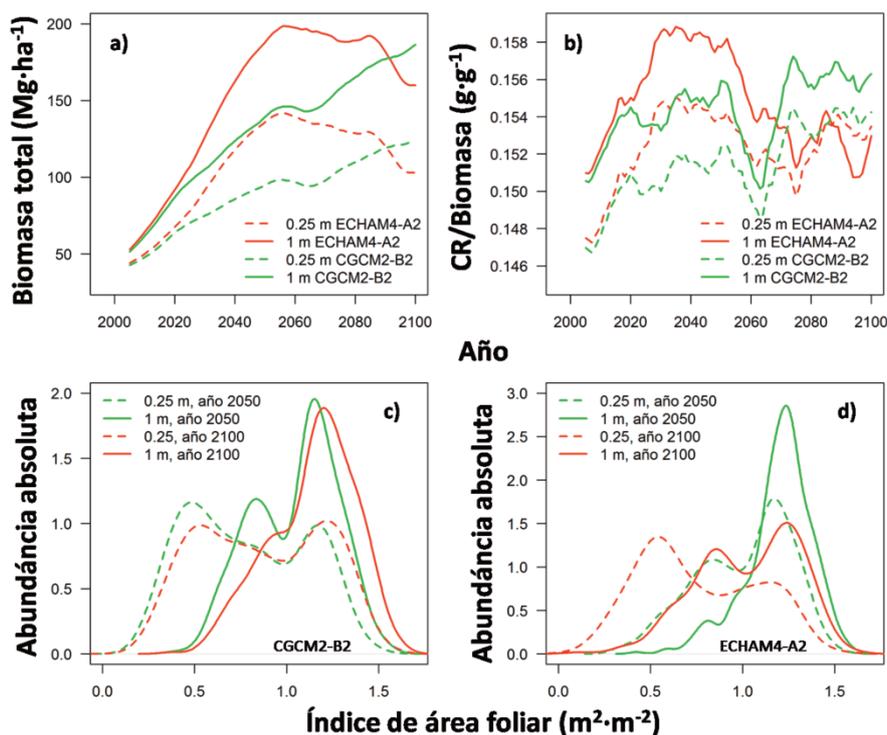


Figura 2. a) media móvil de 10 años de la biomasa total (BT, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) acumulada (biomasa aérea + biomasa subterránea) del promedio de las parcelas simuladas, para los dos escenarios climáticos (CGCM2-B2 en verde y ECHAM4-A2 en rojo), y para las dos profundidades del suelo (0.25 m en línea discontinua, 1 m en línea continua); b) proporción entre la media móvil de 10 años de Carbohidratos de Reserva (CR, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$), respecto a la media móvil de 10 años de la BT, ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), con la misma simbología. Paneles inferiores: frecuencias de índice de área foliar (IAF) en $\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$, del conjunto de las 500 parcelas, para el año 2050 (verde) y 2100 (rojo), y para las dos profundidades simuladas (0.25 m en línea discontinua y 1 m en línea continua). En (c) se representa el escenario CGCM2-B2, mientras que en (d) se representa el escenario ECHAM4-A2.

Figure 2. a) 10-year mobile mean of mean total biomass (BT, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) cumulated (aboveground + belowground biomass) along simulation for both climate scenarios (CGCM2-B2 in green, ECHAM4-A2 in red), and for the two soil depths considered (continuous line for 0.25 m and broken line for 1 m); b) fraction between the 10-years mobile mean of Mobile Carbohydrates (CR, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) respect to the 10-years mobile mean of BT, noted as ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), with the same codification than before. Lower plots indicated the frequency distribution of the leaf area index (IAF, $\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$) of the whole 500 plots in year 2050 (green), and 2050 (red), and for the two soil depths (0.25 m in continuous line, 1 m in broken line). c) is the CGCM2-B2 frequency distribution, while d) is the ECHAM4-A2 frequency distribution.

Distribución geográfica del carbono acumulado en la biomasa de los pinares y su relación con las variables ambientales

En todas las parcelas del IFN2 simuladas, se obtiene una mayor capacidad de almacenar carbono en la vegetación en la profundidad de 1 m comparado con la de 0.25 m. Las parcelas de pino carrasco con más carbono total acumulado en forma de biomasa (CT, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$), en cualesquiera de los escenarios de cambio climático y profundidad de suelo consideradas, son las parcelas del noreste peninsular (Navarra, Aragón, Catalunya y norte de la Comunidad Valenciana; Fig. 3). En cambio, en las parcelas del sur-sureste pe-

ninsular (Andalucía, Murcia, sur de la Comunidad Valenciana) se obtienen valores menores de CT. Este marcado componente geográfico responde al componente climático (Fig. 4), ya que las parcelas del sur presentan una mayor aridez, asociada a mayores temperaturas promedio y menor precipitación.

Se observa (Fig. 4, izquierda), un óptimo de temperatura a 18° de promedio anual para la capacidad de almacenamiento de carbono en forma de biomasa para el escenario más moderado. En cambio, este óptimo de temperatura aumenta hasta los 21.5 °C promedio anuales, en el escenario más extremo. Dicho óptimo se conserva

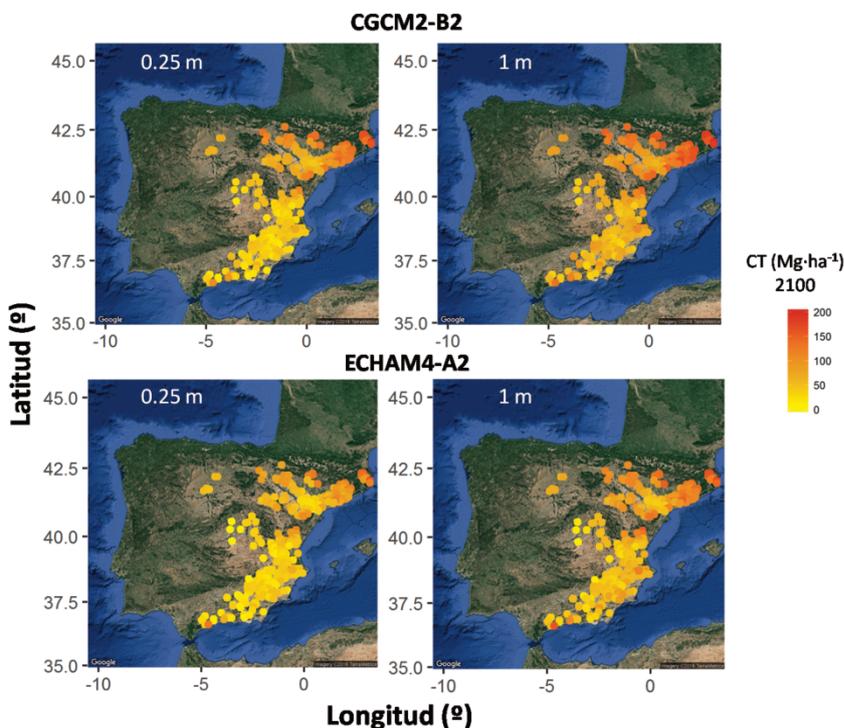


Figura 3. Carbono total en la vegetación, (CT, en $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) acumulado en las 500 parcelas simuladas en el año 2100. Paneles superiores: CT acumulado en un escenario climático CGCM2-B2 en las parcelas de profundidad 0.25 m (izquierda), y 1 m (derecha). Paneles inferiores: CT para las 500 parcelas en un escenario ECHAM4-A2, en una profundidad del suelo de 0.25 (izquierda), y 1 m (derecha). Cada punto representa una parcela, con los valores de CT al año 2100 indicados por el código de colores de la leyenda.

Figure 3. Total carbon in vegetation (CT, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) cumulated at year 2100 for the 500 plots simulated. Upper panels: CT cumulated in CGCM2-B2 climate change scenario in a 0.25 m soil (left), and 1 m soil (right). Lower panels: CT cumulated at year 2100 for the 500 plots simulated in an ECHAM4-A2 climate change scenario, for a 0.25 m soil depth (left), and 1 m (right). Each point represent a plot, its color representing the CT values at year 100 according to the legend.

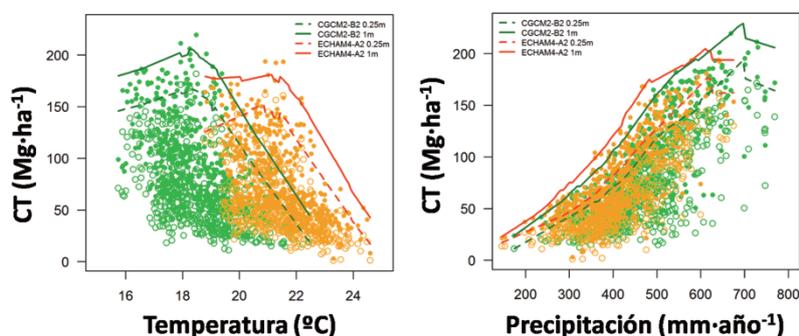


Figura 4. Relación del carbono total acumulado en la vegetación (CT, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) en el año 2100 con las variables ambientales para las 500 parcelas. Color verde: simulaciones para el escenario CGCM2-B2; color rojo: simulaciones para el escenario ECHAM4-A2. Los puntos y las líneas continuas representan los valores para la profundidad de 1 m y los círculos y las líneas discontinuas representan los valores para la profundidad de 0.25 m. Los puntos representan los valores para cada una de las parcelas y las líneas representan el 99% envolvente calculado mediante Regresión de Cuantiles No-Paramétrica. Izquierda: relación entre el CT y la temperatura; derecha: relación entre el CT y la precipitación. Temperatura y precipitación se han calculado en base a los valores promedio del período 2091-2100 para ambos escenarios.

Figure 4. Relationship with the total carbon cumulated in vegetation (CT, $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) at year 2100, with the climate variables, for the 500 plots. In green is noted the CGCM2-B2 climate change scenario. In red is noted the ECHAM4-A2 climate change scenario. Dots and continuous lines represent values for 1 m depth. Circles and broken lines represent values for 0.25 m depth. Points represent the values for each plot and lines represent the 99% envelope function calculated by Non-Parametric Quantiles Regression. Left: Relationship between CT and temperature. Right: Relationship between CT and precipitation. Temperature and precipitation are mean values from the 2091-2100 period for both climate scenarios.

para ambas profundidades máximas de enraizamiento. Además, para ambos escenarios climáticos y para cualquier temperatura promedio anual, un suelo de 0.25 m sustenta un bosque con menor carbono total acumulado que uno de 1 m. No obstante, en los valores más extremos de temperatura, las tendencias para ambas profundidades de suelo convergen. De forma similar, pero a la inversa, ocurre con la precipitación (Fig. 4, derecha). Una mayor precipitación anual se traduce en una mayor capacidad de almacenaje de carbono en la biomasa, aunque precipitaciones superiores a 600-650 mm·año⁻¹ no se traducen en un incremento de ésta. Asimismo, cuanto menor es la precipitación anual, menores son los valores de CT, y menores resultan también las diferencias entre ambas profundidades de suelo. Para una misma precipitación y una misma temperatura, siempre se observan valores de CT mayores para el escenario climático más extremo. No obstante, en dicho escenario, la mayor abundancia de parcelas se desplaza hacia valores más limitantes, tanto de precipitación como de temperatura, y por lo tanto el carbono acumulado en forma de biomasa en las parcelas es, en promedio, menor que en el escenario moderado.

Una mayor profundidad del suelo se traduce en un mayor CT acumulado en la vegetación para todos los escenarios considerados (Fig. 5). Sin embargo, el patrón geográfico indica que el incremento del CT acumulado asociado a una mayor profundidad del suelo resulta superior en las parcelas ubicadas en las zonas ya actualmente más productivas del noreste de la península ibérica. En cambio, en las comunidades autónomas más sureñas (Andalucía, Murcia, sur de la Comunidad Valenciana), cuyos pinares ya actualmente se ven sometidos a un severo estrés hídrico, el incremento

del CT acumulado en un suelo más profundo respecto a uno más superficial se reduce en ambas condiciones de cambio climático.

Respecto a las condiciones climáticas, se aprecia que, a mayores temperaturas y/o menores precipitaciones la diferencia máxima del CT acumulado entre ambas profundidades de suelo se reduce. Es decir, en condiciones climáticas más limitantes, la importancia del suelo como almacén hídrico se ve drásticamente reducida. Así, para el escenario climático más moderado, la mediana de la diferencia del CT acumulado entre ambas profundidades de suelo es de 32 Mg·ha⁻¹, mientras que en un escenario ECHAM4-A2 es de 28 Mg·ha⁻¹. Asimismo, las diferencias del CT acumulado entre las dos profundidades de suelo tienden a ser máximas en aquellas parcelas con una precipitación de 480-520 mm·año⁻¹, para ambos escenarios. Respecto a la temperatura, se observa una correlación negativa entre diferencia del CT máximo y la temperatura promedio anual para el escenario más extremo en todo el rango de considerado. Para el escenario más moderado, no obstante, se observa una relación negativa entre máximo CT acumulado y temperatura únicamente a partir de los 19 °C, con una meseta para valores inferiores a 19 °C. Este hecho indica que para temperaturas inferiores a 19 °C, en el rango considerado, en un escenario climático más moderado se tenderán a mantener las diferencias máximas de CT en la vegetación entre ambas profundidades de suelo, ya que la temperatura no resultaría limitante. Finalmente, para una misma temperatura, las diferencias del carbono total acumulado en la vegetación entre distintas profundidades de suelo serán más acusadas en un escenario de cambio climático más extremo que en uno más moderado.

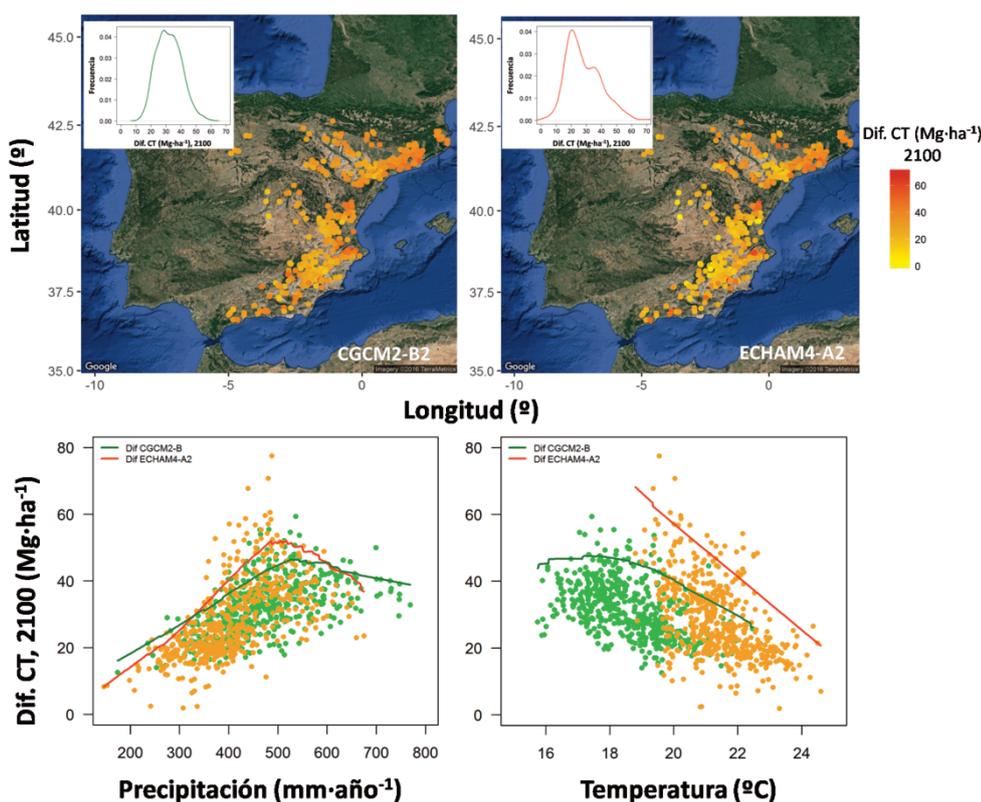


Figura 5. Diferencia del carbono total acumulado en la vegetación (CT, Mg·ha⁻¹) entre las dos profundidades de suelo simuladas, y para las 500 parcelas, en su distribución geográfica y su relación con las variables climáticas. Paneles superiores: distribución geográfica de esta diferencia. Los gráficos interiores representan la frecuencia de la diferencia del CT en el año 2100 para cada escenario. Panel superior izquierdo: resultados para el escenario CGCM2-B2; superior derecho: resultados para ECHAM4-A2. Paneles inferiores: relación entre la diferencia de CT en ambas profundidades de suelo con la precipitación (izquierda) y la temperatura (derecha). Los puntos indican los valores de CT en el año 2100 relacionados con las variables ambientales promedio del período 2091-2100: en color verde para el escenario CGCM2-B2, en color rojo para el escenario ECHAM4-A2. Las líneas indican la función envolvente del 95% de los valores, indicativa de la tendencia de los datos.

Figure 5. Differences in total carbon in vegetation (CT, Mg·ha⁻¹) between the two soil depths, and for the 500 plots, representing its geographical distribution and its relationship with climate variables. Upper panels: Geographical distribution of these differences. Inner plots represent the frequency distribution of the difference in CT at year 2100. CGCM2-B2 is represented in the upper-left panel. ECHAM4-A2 is represented in the upper-right panel. Lower panels: Relationship between the difference in CT between the two soil depths with precipitation (left), and temperature (right). Points indicate CT values at year 2100 related to 2091-2100 period mean climate variables. Green, CGCM2-B2; red, ECHAM4-A2. Lines indicate the 95% values envelope function, which indicates the tendency within the data.

Discusión

Balances de carbono y capacidad de sumidero de los bosques de pino carrasco en condiciones de cambio climático

La intensidad del cambio climático tendrá importantes efectos sobre la evolución de los bosques de pino carrasco españoles durante los próximos años. Un escenario de cambio climático moderado puede incluso favorecer una mayor PPB y PPN (Fig. 1). Lo cual se puede explicar tanto por el incremento del período vegetativo como por el efecto fertilizador del incremento de la concentración de CO₂ atmosférico. Este efecto fertilizador ya ha sido descrito por Peñuelas y Azcón-Bieto (1992); Picon et al. (1996); Ainsworth y Rogers (2007); Ballantyne et al. (2012); Keenan et al. (2013), a pesar de que pueda tener restricciones por la limitación de nutrientes, sobre todo por falta de nitrógeno en el suelo, como apuntan Luo et al. (2004); Kauwe et al. (2013). Sin limitaciones por falta de nitrógeno, y con una creciente concentración de CO₂ atmosférico, la eficiencia en el uso del agua de los pinares de pino carrasco incrementará, ya que permite más fijación de CO₂ por unidad de agua transpirada. No obstante, se tiende a asumir una relación lineal positiva entre la concentración de CO₂ atmosférico (C_a) y la concentración de CO₂ en la cámara sub-estomática (C_i) (Keenan et al. 2013). Dicha relación lineal puede no ser cierta, ya que otros factores, como el estrés hídrico, pueden ser más limitantes para la relación C_i:C_a (Medlyn y Kauwe 2013; Lévesque et al. 2014). En el escenario climático más extremo y durante la primera mitad del siglo XXI el efecto fertilizante del aumento de CO₂ atmosférico es muy acusado. Sin embargo este efecto positivo se contrarresta a finales de siglo por los efectos negativos de una mayor aridez, que supone una menor fotosíntesis, al presentarse condiciones de potenciales hídricos foliares cada vez más negativos y, consecuentemente, una reducción de la conductancia estomática promedio anual. Esta situación ya se apunta en otros trabajos como Beer et al. (2010); Lévesque et al. (2014); Allen et al. (2015), en los cuales se describe que el principal factor limitante de la fotosíntesis en condiciones de cambio climático será el creciente estrés hídrico. Además, a este efecto negativo del incremento del estrés hídrico se le debe añadir que la respiración de mantenimiento aumentará junto con la temperatura, reduciéndose la fracción de la fotosíntesis disponible para generar nuevas estructuras. A la vez, se reduce la vida promedio de las hojas (Sabaté et al. 2002) y la de las raíces finas (Yuan y Chen 2010) forzando una mayor inversión relativa de la PPN en la renovación de estos componentes vitales para el funcionamiento del árbol.

Vayreda et al. (2012) mostraron, mediante la comparación entre los inventarios forestales nacionales IFN2-IFN3, que la capacidad de sumidero de los bosques españoles es inversamente proporcional a la temperatura promedio. Nuestros resultados corroboran dicha tendencia. El máximo stock de carbono de las parcelas presenta una tendencia decreciente con el incremento de temperatura anual promedio, en ambos escenarios, y para ambas profundidades de suelo. Debido al efecto fertilizante del incremento de C_a, para una misma temperatura, una misma disponibilidad hídrica y una misma profundidad de suelo, un bosque hipotéticamente sería capaz de fijar más carbono en un escenario de cambio climático extremo. Sin embargo, un incremento de la concentración de CO₂ atmosférico implica un aumento en las temperaturas promedio. En el escenario de cambio más extremo la temperatura promedio es 2.9 °C más elevada que en el escenario de cambio más moderado, con lo que el efecto positivo del aumento de C_a se ve compensado por el efecto negativo del incremento de temperatura. Nuestros resultados, por lo tanto, muestran que la capacidad de almacenar carbono de los bosques de pino carrasco españoles disminuirá cuanto más severo sea el cambio climático.

Capacidad de los pinares para hacer frente a las perturbaciones

Siguiendo la hipótesis de la muerte de los árboles por déficit de carbono durante períodos de estrés hídrico - *Carbon Starvation hypothesis* -, en los que su fotosíntesis tiende a cero y sus tejidos

siguen requiriendo compuestos de carbono para la obtención de energía (McDowell et al. 2008), se ha observado que los carbohidratos móviles (CM) juegan un papel fundamental para entender la capacidad de superación de períodos de estrés hídrico (Sala et al. 2012). El pino carrasco no es una excepción a este hecho (Villar-Salvador et al. 1999). Nuestros resultados indican que, respecto a los valores de principio de siglo, en un escenario de cambio climático extremo, los bosques de pino carrasco se vuelven más vulnerables a los períodos de sequía (Fig. 2b) a finales de siglo; ya que su concentración de carbohidratos móviles por unidad de biomasa se verá reducida. En un experimento de sequía inducida durante 14 años, donde se evaluaron las respuestas a la escasez hídrica de tres especies leñosas mediterráneas, Rosas et al. (2013) ya observaron que los árboles en condiciones de limitación hídrica presentaban una concentración de CM y un área foliar menor que la de los árboles control. Nuestros resultados son coherentes en este sentido, ya que en el escenario de mayor estrés hídrico se proyecta una reducción tanto de la concentración de carbohidratos móviles como del índice de área foliar a finales del siglo XXI. En cambio, en el escenario de cambio más moderado, se observa una tendencia tanto a un aumento de la concentración de carbohidratos móviles, como a un ligero incremento del índice de área foliar. En este caso, el efecto fertilizante del CO₂ predomina sobre los efectos negativos del incremento de temperatura y de aridez, asumiendo la no limitación de la fotosíntesis por disponibilidad de nutrientes. En dichas condiciones, los pinares de pino carrasco pueden incluso verse favorecidos por el incremento de la concentración de CO₂ atmosférico.

Nuestros resultados ratifican la afirmación de Casper y Jackson (1997), en el sentido que un suelo más superficial amplifica las condiciones limitantes de la falta de precipitación para el bosque. Así, para un escenario de cambio extremo el índice de área foliar mediano a finales de siglo XXI sufre una reducción del 36% respecto a los valores de mediados de siglo en un suelo de 0.25 m. La reducción, en la misma tesitura climática, es de sólo el 8% en un suelo de 1 m. Por otro lado, aunque en el escenario de cambio moderado se observa un incremento del IAF a finales de siglo, las parcelas de suelo más superficial siguen presentando valores inferiores a los de las parcelas de suelo más profundo. Este hecho indica que, a pesar del efecto fertilizante del incremento de concentración de CO₂ atmosférico de dicho escenario, las parcelas forestales seguirán estando limitadas por la disponibilidad hídrica. Como es bien sabido, una mayor profundidad del suelo resulta en un menor estrés hídrico para los bosques.

Patrones geográficos y efectos climáticos en la relevancia de la profundidad del suelo

Los bosques ubicados en la zona sur de la península ibérica actualmente crecen en ambientes con un acusado estrés hídrico (Palahí et al. 2008). Estos bosques pueden ser los más afectados negativamente en un contexto de cambio climático, (Lidner et al. 2010; Sánchez-Salguero et al. 2012). Más aún, Sánchez-Salguero et al. (2012) encontraron que el crecimiento del pino carrasco está negativamente correlacionado con las temperaturas máximas anuales y positivamente con la precipitación anual. Las temperaturas más elevadas y las precipitaciones más reducidas en verano se observan en la zona sur-sureste de la Península. Los resultados expuestos en nuestro trabajo indican que las parcelas con menor capacidad para fijar carbono serán precisamente las parcelas ubicadas en esta zona, en las comunidades de Andalucía y Murcia, y la zona sur de la Comunidad Valenciana (Fig. 4), para ambos escenarios climáticos. En dichas parcelas (Figs. 5a y b), muy limitadas por la falta de precipitación, distintas profundidades del suelo implican pocos cambios en la producción del bosque. Por el contrario, un suelo más profundo a las parcelas ubicadas en el noreste peninsular permite una mayor capacidad para acumular carbono en forma de biomasa que un suelo más superficial. En dichas condiciones, con precipitaciones superiores a los 500 mm·año⁻¹, el período de estrés hídrico estival se ve mitigado por la capacidad del suelo para almacenar agua (Bonan 2008). A valores de precipita-

ción superiores, no obstante, se observa una reducción de las diferencias entre ambas profundidades del suelo. Esto se debe a que, para unos valores de precipitación superiores, el suelo se encuentra más saturado y un mayor volumen de agua se pierde en forma de escorrentía y drenaje. Por otro lado, a mayor precipitación anual, más se desvincula la fotosíntesis de la capacidad del suelo de almacenar agua, y más se vincula a los patrones climáticos de precipitación.

Conclusiones

i) Durante la primera mitad del siglo XXI, un escenario de cambio climático extremo resulta en un aumento de la producción de los bosques españoles debido al efecto fertilizante del incremento de concentración de CO₂ atmosférico. Dicho efecto sería contrarrestado a finales de siglo por el aumento de aridez y de la respiración de mantenimiento. En un escenario de cambio climático más moderado, tanto la PPB como la PPN aumentan de forma progresiva a lo largo del siglo XXI, llegando a valores superiores a los observados en condiciones de cambio climático más extremas a finales del siglo.

ii) Con el aumento de la proporción de la fotosíntesis que se respira para el mantenimiento de los tejidos del árbol, los bosques de pino carrasco españoles aumentan su vulnerabilidad frente a sequías y olas de calor en ambos escenarios climáticos, incrementándose el riesgo de producirse fenómenos de defoliación y mortalidad arbórea. Cuanto más severo sea el cambio climático, mayor será éste riesgo.

iii) Los bosques de pino carrasco ubicados en el sur peninsular (Andalucía, Murcia, sur de la Comunidad Valenciana) sufren un mayor impacto negativo en ambos escenarios de cambio climático, comparados con los de la zona noreste (Navarra, Aragón, Catalunya, norte de la Comunidad Valenciana) de la península ibérica.

iv) Una mayor profundidad del suelo implica una mayor la capacidad de almacenar carbono en la vegetación de pino carrasco. Sin embargo, esta capacidad se ve modulada por el clima: a mayor temperatura y menor precipitación, el incremento de CT en parcelas de suelo más profundo respecto a las parcelas de suelo más superficial se reduce. En condiciones en las que la precipitación no resulta tan limitante, el efecto tamponador de una mayor capacidad de almacenar agua en un suelo más profundo no resulta tan determinante para el bosque.

Agradecimientos

Este estudio se ha beneficiado del soporte económico de los proyectos MED-FORESTREAM (CGL2011-30590-C02-01) y MONTES-CONSOLIDER (CSD2008-00040). Los datos climáticos utilizados en las simulaciones de los bosques españoles presentadas en este trabajo se han obtenido a partir de la información cedida por la Agencia Estatal de Meteorología. DNS es beneficiario de una beca FPI del Ministerio de Economía y Competitividad en el marco del proyecto MEDSOUL (CGL2014-59977-C3-1-R). Además, los autores agradecen especialmente las críticas constructivas y las sugerencias de mejora aportadas por dos revisores anónimos.

Referencias

Ainsworth, E.A., Rogers, A. 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment* 30:258–270.

Allen, C.D., David, D.B., McDowell, N.G. 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6: 1-55.

Ballantyne, A.P., Alden, C.B., Miller, J.B., Tans, P.P., White, J.W.C. 2012. Increase in observed net carbon dioxide uptake by land and oceans during the past 50 years. *Nature* 488:70-72.

Beer, C., Reichstein, M., Tomelleri, E., Ciais, P., Jung, M., Carvalhais, N., et al. 2010. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. *Science* 329:834-838.

Bonan, G. 2008. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science* 320: 1444-1449.

Casper, B.B., Jackson, J.H. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:545-570.

Denmead, O.T., Shaw, R.H. 1962. Availability of soil water to plants as affected by soil moisture content and meteorological conditions. *Agronomy journal* 54.5: 385-390.

Fontes, L., Bontemps, J.D., Bugmann, H., Van Oijen, M., Gracia, C., Kramer, K., Skovsgaard, J.P. 2010. Models for supporting forest management in a changing environment. *Forest Systems* 19(Special), 8-29.

Gracia, C., Pla, E., Sánchez, A., Sabaté, S. 2004. GOTILWA+: Un modelo de crecimiento forestal basado en procesos ecofisiológicos. Cuadernos de la Sociedad Española de las Ciencias Forestales. 18:21-28.

Guswa, A.J. 2008. The influence of climate on root depth: A carbon cost-benefit analysis. *Water Resources Research* 44.2.W02427.

Guswa, A.J. 2010. Effect of plant uptake strategy on the water-optimal root depth. *Water Resources Research* 46.9.W09601.

IPCC 2007. *Forth Assessment Report of the Intergovernmental Panel in Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

IPCC 2013. *Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel in Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Kahle, D., Wickham, H. 2013. ggmap: Spatial Visualization with ggplot2. *The R Journal* 5:144-161.

Kauwe, M.G., Medlyn, B.E., Zaehle, S., Walker, A.P., Dietze, M.C. Hickler, T., et al. 2013. Forest water use and water use efficiency at elevated CO₂: a model data intercomparison at two contrasting temperate forest FACE sites. *Global Change Biology* 19:1759-1779.

Keenan, T., Niinemets, Ü., Sabaté, S., Gracia, C., Peñuelas, J. 2009a. Process based inventory of isoprenoid emissions: current knowledge, future prospects and uncertainties. *Atmospheric Chemistry and Physics* 9:4053–4076.

Keenan, T., Niinemets, Ü., Sabaté, S., Gracia, C., Peñuelas, J. 2009b. Seasonality of monoterpene emission potentials in *Quercus ilex* and *Pinus pinea*: implications for regional VOC emissions modeling. *Journal of Geophysical Research* 114: D22202, doi: 10.1029/2009JD011904.

Keenan, T.F., Hollinger, D.Y., Bohrer, G., Dragoni, D., Munger, J.W., Schmid, H.P., Richardson, A.D. 2013. Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature* 499: 324-327.

Klein, T., Cohen, S., Yakir, D. 2011. Hydraulic adjustments underlying drought resistance of *Pinus halepensis*. *Tree physiology* 31:637-648.

Koenker, R. 2004. Quantile Regression for longitudinal data. *Journal of Multivariate Analysis* 91(1):74-89.

Lévesque, M., Siegwolf, R., Saurer, M., Eilmann, B., Rigling, A. 2014. Increased water-use efficiency does not lead to enhanced tree growth under xeric and mesic conditions. *New Phytologist* 203: 94-109.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J. et al., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259:698-709.

Luo, Y., Su, B., Currie, W.S., Dukes, J.S., Finzi, A., Hartwig, U., et al. 2004. Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *BioScience* 54:731–739.

McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., et al. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought. *New Phytologist* 178:719–739.

Medlyn, B., de Kawke, M. 2013. Carbon dioxide and water use in forests. *Nature* 499:287-288.

Milly PCD. 1996. Climate, soil water storage, and the average annual water balance. *Water Resources Research* 30:2143-2156.

Nadal-Sala, D., Sabaté, S., Gracia, C. 2014. 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, R.R., Keeling, C.D., Hashimoto, H., Jolly, W.M., Piper, S.C., Tucker, C.J., et al. 2003. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science* 300:1560–1563.

Ninyerola, M., Pons, X., Roure, J.M. 2007a. Objective air temperature mapping for the Iberian Peninsula using spatial interpolation and GIS. *International Journal of Climatology* 27:1231–1242.

Ninyerola, M., Pons, X., Roure, J.M. 2007b. Monthly precipitation mapping of the Iberian Peninsula using spatial interpolation tools implemented in

- a Geographic Information System. *Theoretical and Applied Climatology* 89:195-209.
- Palahi, M., Mavsar, R., Gracia, C., Birot, Y. 2008. Mediterranean forests under focus. *International forestry review* 4:676-688.
- Peñuelas, J., Azcón-Bieto, J. 1992. Changes in leaf $\delta^{13}C$ of herbarium plant species during the last 3 centuries of CO_2 increase. *Plant, Cell and Environment* 5: 485-489.
- Picon, C., Guehl, J.M., Aussenac, G. 1996. Growth dynamics, transpiration and water-use efficiency in *Quercus robur* plants submitted to elevated CO_2 and drought. *Annals of Forest Science* 53, 431-446.
- Poesen, J., Ingelmo-Sánchez, F., Múcher, H. 1990. The Hydrological response of soil surfaces to rainfall as affected by cover and position of rock fragments in the top layer. *Earth surface processes and landforms* 15:653-671.
- Ratliff, L.F., Ritchie, J.T., Cassel, D.K. 1983. Field-measured limits of soil water availability as related to laboratory-measured properties. *Soil Science Society of America Journal* 47:770-775.
- Rosas, T., Galiano, L., Ogaya, R., Peñuelas, J., Martínez-Vilalta, J. 2013. Dynamics of non-structural carbohydrates in three Mediterranean woody species following long-term experimental drought. *Frontiers in Plant Science* 4:1-16
- 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* 16: 23-37.
- Sala, A., Woodruff, D.R., Meinzer, F.C. 2012. Carbon dynamics in trees: feast or famine. *Tree Physiology* 32:764-775.
- Sánchez-Salguero, R., Navarro-Cerrillo, R.M., Camarero, J.J., Fernández-Cancio, A. 2012. Selective drought-induced decline of pine species in southeastern Spain. *Climatic Change* 113:767-785.
- Schwinning, S. 2010. Ecohydrology Bearings - Invited Commentary. The ecohydrology of roots in rocks. *Ecohydrology* 3:238-245.
- Vautard, R., Gobiet, A., Sobolowski, S., Kjellström, E., Stegehuis, A., Watkiss, P., et al. 2014. The European climate under a 2 C global warming. *Environmental Research Letters* 9.3:034006.
- 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.
- Villar-Salvador, P., Ocana, L., Peñuelas, J., Carrasco, I. 1999. Effect of water stress conditioning on the water relations, root growth capacity, and the nitrogen and non-structural carbohydrate concentration of *Pinus halepensis* Mill. (Aleppo pine) seedlings. *Annales des Sciences Forestières* 56:459-465.
- Wickham, H. 2009. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, Estados Unidos.
- Yuan, Z.Y., Chen, H.Y.H. 2010. Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: literature review and meta-analyses. *Critical Reviews in Plant Sciences* 29: 204-22.