

¿Condicionan el crecimiento previo y el tamaño del árbol el decaimiento inducido por sequía en dos especies de *Quercus*?

J.J. Camarero^{1*}, M. Vergarechea¹, G. Sangüesa-Barreda¹, R. Corrià Ainslie¹

(1) Instituto Pirenaico de Ecología, Consejo Superior de Investigaciones Científicas (IPE-CSIC), Avda. Montañana 1005, 50080 Zaragoza. España.

* Autor de correspondencia: J.J. Camarero [jjcamarero@ipe.csic.es]

> Recibido el 24 de febrero de 2014, aceptado el 10 de junio de 2014.

Camarero, J.J., Vergarechea, M., Sangüesa-Barreda, G., Corrià Ainslie, R. 2014. ¿Condicionan el crecimiento previo y el tamaño del árbol el decaimiento inducido por sequía en dos especies de *Quercus*? *Ecosistemas* 23(2): 73-81. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.10

Eventos extremos como las sequías severas modifican la dinámica de los bosques reduciendo su crecimiento y su capacidad de recuperación. En la cuenca Mediterránea los efectos de las sequías sobre los bosques pueden estar amplificados por el aumento de temperaturas. Además, ambos estreses actúan sobre bosques muy modificados por el hombre en los que el tamaño del árbol también depende del uso histórico. ¿Pueden entonces el crecimiento previo y el tamaño de los árboles condicionar la respuesta a una sequía en dos especies de *Quercus* que coexisten (*Q. ilex* - encina, *Q. faginea* - quejigo)? Para responder esta cuestión: (i) cuantificamos el número de pies y el tamaño de cada individuo en un monte bajo afectado por la sequía de 2011-2012 en el NE de España, (ii) reconstruimos el crecimiento radial de individuos poco o muy defoliados tras la sequía, y (iii) comparamos la anatomía del xilema (área transversal de los vasos) entre ambos grupos de defoliación en el caso de la encina. Los individuos más defoliados presentaron menor altura, y, en el caso de la encina, crecían menos y formaban vasos con áreas menores. Nuestros resultados indican que los individuos de encina que formaron vasos de área mayor y con mayor tasa de crecimiento fueron los menos vulnerables a la sequía. En el quejigo, los individuos más defoliados fueron los que mostraron una mayor pérdida de crecimiento en respuesta a temperaturas elevadas en primavera y verano.

Palabras clave: crecimiento radial; dendroecología; encina; estrés; quejigo; xilema

Camarero, J.J., Vergarechea, M., Sangüesa-Barreda, G., Corrià Ainslie, R. 2014. Do previous growth and tree size determine how two *Quercus* species respond to drought-induced decline? *Ecosistemas* 23(2): 73-81. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.10

Extreme events such as severe droughts modify forest dynamics by decreasing growth and the recovery ability. In the Mediterranean Basin, the effects of recent droughts on forests could be also amplified by rising temperatures. In addition, both stresses act on forests modified by humans, where tree size also depends on the historical use. Can the previous growth and tree size determine how trees respond to drought in two coexisting *Quercus* species (*Q. ilex* - holm oak, *Q. faginea* - Portuguese oak)? To answer this question we: (i) quantified the number of stems and size of each individual in a coppice affected by the 2011-2012 drought in NE Spain, (ii) reconstructed radial growth of individuals with low or high defoliation levels after the drought, and (iii) compared xylem anatomy (transversal size of vessels) between both defoliation classes in the case of holm oak. The most defoliated individuals were less tall than the less defoliated trees. In the case of holm oak, the most defoliated trees grew less in the past and formed vessels with smaller lumens. Our findings indicate that those holm oaks forming vessels of larger area and showing higher growth rates were the least vulnerable against drought. In the case of Portuguese oak, the most defoliated individuals were those showing the most negative growth responses to warm conditions in spring and summer.

Key words: radial growth; dendroecology; Holm oak; stress; Portuguese oak; xylem

Introducción

Las perturbaciones climáticas intensas como las sequías extremas constituyen parte esencial de la dinámica forestal generando eventos de decaimiento (Breshears et al. 2005; Allen et al. 2010). Estos fenómenos de decaimiento están siendo descritos en numerosos tipos de biomas y bosques, sobre todo en aquellos sometidos a cierto déficit hídrico como son los bosques mediterráneos (Camarero et al. 2004, ver una revisión reciente en Carnicer et al. 2013). Los fenómenos de decaimiento están caracterizados por declives o alteraciones del crecimiento primario y secundario, defoliación y a menudo mortalidad elevada (Manion 1981). En la mayor parte de los casos se trata de especies isohídricas, es decir aquellas que responden a sequías extremas o recurrentes mediante el

cierre rápido de sus estomas resultando en tasas elevadas de defoliación y a menudo mortalidad (McDowell et al. 2008; Rigling et al. 2013). Sin embargo, también las especies anisohídricas, aquellas que muestran un xilema más resistente a los potenciales hídricos negativos lo que les permite mantener una mayor conductancia estomática en condiciones secas, pueden mostrar decaimiento en respuesta a la sequía pese a que tienden a ocupar zonas más secas que las especies isohídricas (McDowell et al. 2008). Parece ser que una mayor resistencia a la cavitación del xilema ofrece una ventaja adaptativa como mecanismo de tolerancia a la sequía en especies perennifolias, mientras que una mayor conductividad del xilema en condiciones más secas, vinculada a vasos de área transversal mayor, podría ser una adaptación ventajosa para angiospermas caducifolias (Maherali et al. 2004). Finalmente, no está claro

hasta que punto el efecto negativo del déficit hídrico sobre el vigor de los árboles está amplificado por temperaturas elevadas que incrementan la "sequía atmosférica" generando un déficit de presión de vapor elevado (Breshears et al. 2013; Williams et al. 2013). Este último escenario es crítico ya que el aumento de temperaturas a medio y largo plazo podría coincidir con una mayor variabilidad climática caracterizada por una mayor frecuencia de eventos extremos como sequías u olas de calor (IPCC 2007).

Las especies de angiospermas son más plásticas en términos de crecimiento que las coníferas (Brodribb et al. 2012). Las angiospermas tienen por tanto muchos más mecanismos de resiliencia (Lloret 2012), es decir tienen mayor capacidad de retornar al estado previo a una perturbación extrema como una sequía, que las coníferas. Por ejemplo, la defoliación de las encinas y otras especies del género *Quercus* es reversible dada su elevada capacidad de rebrote de cepa o de formación de brotes epicórmicos (Lloret et al. 2004; Galiano et al. 2012). A modo ilustrativo, en un encinar próximo a Huesca, la sequía intensa de los años 2011-2012 causó la muerte de sólo el 1.3 % de los individuos muestreados en otoño del año 2013 (2 muertos de un total de 150 encinas muestreadas), aunque desconocemos si esta mortalidad aumentará en años sucesivos (J.J. Camarero, observación personal). Sin embargo, sequías recurrentes pueden alterar la fisiología del árbol y conducir al decaimiento crónico y a la muerte incluso en el caso de las encinas o de angiospermas similares (Peñuelas et al. 2000; Carnicer et al. 2011).

Algunos autores han vinculado los procesos de decaimiento y mortalidad con la disponibilidad de carbono de los árboles asumiendo que los registros anuales de crecimiento radial o de formación de madera en el tronco (anchura de los anillos de crecimiento) reflejan la variabilidad temporal de esta disponibilidad (ver la revisión de McDowell et al. 2008). Esas aproximaciones retrospectivas asumen que aquellos árboles con menores tasas de crecimiento o mayor sensibilidad en su respuesta a sequías (p. ej. mostrando mayores tasas de cavitación del xilema) serán aquellos con mayor probabilidad de muerte (ver entre otros Pedersen 1998; Ogle et al. 2000; Suarez et al. 2004; Bigler et al. 2006). Según la revisión de McDowell et al. (2008) el crecimiento radial suele ser muy bajo en los años previos a la muerte del árbol, lo cual sería compatible con un agotamiento de sus reservas de carbono y con un deterioro progresivo de la disponibilidad hídrica e incluso una mayor vulnerabilidad frente a patógenos. Sin embargo, existen diversos argumentos que contradicen estas asunciones. En primer lugar, la formación de madera tiene una prioridad baja entre los sumideros de carbono del árbol y además se considera que los árboles no están limitados por la disponibilidad de carbono (Körner 2003). En segundo lugar, el patrón "bajo crecimiento-muerte" no es ni generalizado ni universal ya que también se ha observado que árboles que en el pasado mostraban tasas elevadas de crecimiento muestran mayor probabilidad de morir ya sea en el caso de coníferas (Camarero et al. 2011) o en el de especies del género *Quercus* (Jenkins y Pallardy 1995; Levanič et al. 2011). Si árboles que crecían más en el pasado son más propensos a morir en respuesta a las sequías, esto podría sugerir que disponen de rasgos más adecuados para crecer más pero son menos eficientes para tolerar ese déficit hídrico que árboles de menor crecimiento. Por ejemplo, árboles susceptibles a sucumbir ante sequías podrían mostrar un xilema con elevada capacidad hidráulica y de crecimiento caracterizado por vasos de áreas transversales amplias pero con mayor vulnerabilidad a la cavitación por sequía. Además, en bosques muy utilizados por el hombre como los mediterráneos, el uso humano podría haber eliminado parte de esos individuos de mayor crecimiento mediante talas selectivas de los más grandes.

Antes hemos descrito rasgos o tasas de crecimiento que pueden predisponer al decaimiento inducido por sequía. Estos rasgos que pueden actuar como estresores a largo plazo corresponden a factores de "predisposición" según el modelo conceptual de decaimiento propuesto por Manion (1981; 2003) y aluden a aquellos factores que hacen al árbol más vulnerable frente a estresores que actúan a corto plazo o factores de "incitación" (p. ej., las sequías),

cuya actuación precede y desencadena el decaimiento. No obstante, periodos secos recurrentes pueden ser un factor de "predisposición". Por tanto, los rasgos funcionales relacionados con el funcionamiento del xilema (área transversal de los vasos, tasa de crecimiento) o bien periodos climáticos adversos y prolongados podrían ser considerados factores de predisposición.

En este trabajo investigamos si estos factores están relacionados y predisponen el decaimiento inducido por sequía de dos especies del género *Quercus* que coexisten y muestran distinta fenología foliar (encina -*Q. ilex*-, especie perennifolia; quejigo -*Q. faginea*-, especie caducifolia). Para ello cuantificamos el tamaño y la estructura de los árboles y analizamos retrospectivamente el crecimiento radial de ambas especies y la anatomía del xilema (sólo en el caso de la encina). Dado que nuestro sistema de estudio es un monte bajo que fue muy afectado por la sequía de los años 2011-2012, los análisis se realizan teniendo en cuenta el contexto histórico de uso de este tipo de montes en la Península Ibérica. Los montes bajos ibéricos suelen encontrarse en zonas poco productivas (clima continental y seco, suelos pedregosos) y la mayoría de los individuos muestran en general un estancamiento de crecimiento, debido al abandono de las cortas tradicionales periódicas para obtener leña y carbón vegetal, lo que ha generado mayor densidad de individuos que podrían conducir a una mayor propensión al decaimiento inducido por sequías (Corcuera et al. 2006).

Material y métodos

Muestreo de campo

En agosto y noviembre del año 2013 establecimos un transecto de 500 m de longitud en un monte bajo siguiendo la máxima pendiente y atravesando un monte bajo dominado por encina (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp., en adelante *Q. ilex*) y con presencia de quejigo (*Quercus faginea* Lam.). Este monte está situado en la localidad de Formiche Bajo (provincia de Teruel, latitud 40° 18' 02" N, longitud 0° 52' 14" O, altitud 1120-1150 m s.n.m.) y en él también aparecen individuos de sabina albar (*Juniperus thurifera* L.) además de escasos individuos de pino albar (*Pinus sylvestris* L.) y oxicedro (*Juniperus oxycedrus* L.). El sitio de estudio es una ladera con orientación SO, pendiente suave (12-20°) y con suelos pedregosos y superficiales. La densidad media de encina en el área de estudio es de 1850 pies ha⁻¹. Según el guarda forestal de la zona en este monte se hacían cortas cada 20-25 años y el monte no se ha cortado desde al menos 1980. Tampoco hay evidencias de incendios en el sitio de estudio durante los últimos 50 años.

El sitio de estudio había sido muy afectado por la sequía de los años 2011-2012 lo que produjo daños evidentes (defoliación y caída rápida de hojas, abundantes brotes epicórmicos) en unas 100 ha de superficie (Fig. 1). Cada 10 m a lo largo del transecto localizamos el individuo de encina o quejigo más próximo al transecto y lo marcamos y seleccionamos para su posterior muestreo. El muestreo consistió en una caracterización del tamaño y estructura de cada individuo (diámetro a 1.3 m de todos los pies de cada individuo, altura total del pie más alto, número de pies) así como en una estimación visual de su nivel de defoliación. Se agruparon los individuos en función de su defoliación de copa considerando las clases de defoliación superior o inferior al 50 %, ya que este umbral permitía separarlos bien según su vigor y tasa de crecimiento de acuerdo con análisis previos (Dobbertin 2005). La defoliación se consideró un indicador de la pérdida de vigor del árbol en respuesta a la sequía previa, aunque otros estresantes pueden causar la pérdida masiva de follaje (temperaturas elevadas, insectos, hongos patógenos, etc.). Dado que la estimación de la defoliación puede depender del observador o del lugar, las estimas las realizó siempre la misma persona tomando como referencias individuos frondosos de ambas especies en el sitio de estudio. Se muestrearon un total de 50 encinas y 25 quejigos que se clasificaron en las dos clases de defoliación de copa antes mencionadas. Se compararon el tamaño (diámetro, altura) y el número medio de pies por individuo entre las dos clases de defoliación usando el test no paramétrico de Mann-Whitney.



Figura 1. Aspecto que mostraban los individuos defoliados de *Q. ilex* (encina) afectados por la sequía (en color marrón) que se prolongó desde el invierno del año 2011 hasta la primavera del año 2012 en una zona próxima a la localidad de Formiche Bajo (Teruel). En la matriz de copas marrones de la fotografía derecha destacan los individuos verdes de sabina (*Juniperus thurifera*).

Figure 1. Views of defoliated *Q. ilex* (holm oak) trees affected by the drought (brown crowns) that lasted from winter 2011 until spring 2012 in an area located near the Formiche Bajo village (Teruel). In the right photograph the green crowns located within the brown matrix of affected oaks correspond to juniper individuals (*Juniperus thurifera*).

Los datos climáticos para caracterizar la zona de estudio y las tendencias climáticas (periodo 1950-2012) se obtuvieron de la estación de Teruel (40° 21' 2" N, 1° 7' 27" O, 900 m) situada a unos 25 km de la zona de estudio. También se describió la intensidad de la sequía usando el índice de precipitación-evapotranspiración estandarizado (SPEI de sus siglas en inglés "Standardised Precipitation-Evapotranspiration Index"; Vicente-Serrano et al. 2010) disponible a una resolución espacial de 0.5° (<http://sac.csic.es/spei/>). El SPEI muestra valores negativos (condiciones secas) y positivos (condiciones húmedas) y es un índice estandarizado y multi-escalar que recoge la influencia del aumento de temperaturas sobre la evapotranspiración así como sus efectos sobre los bosques (Vicente-Serrano et al. 2012).

Dendrocronología: crecimiento y relaciones con el clima

Para el estudio dendrocronológico basado en la datación y medida de los anillos de crecimiento (Fritts 2001) se procesaron (secado y lijado hasta distinguir claramente los anillos) un total de 30 encinas y 12 quejigos repartidos de manera equitativa entre las dos clases de defoliación. Se tomaron rodajas basales de los pies más altos de estos individuos siempre buscando árboles multicauales para permitir su rebrote y recuperación. En cada rodaja se dataron visualmente (Yamaguchi 1991) y se midieron bajo la lupa los anillos de crecimiento, con precisión de 0.01 mm y a lo largo de dos radios opuestos que alcanzaran la médula, usando un medidor semiautomático Lintab (F. Rinn, Heidelberg, Alemania). La datación visual se evaluó mediante técnicas estadísticas (correlaciones de Pearson calculadas para segmentos de 20 años) usando las medidas de los anillos de crecimiento y el programa Cofecha (Holmes 1983).

Para analizar las tendencias de crecimiento, la anchura del anillo (mm) se convirtió en incremento de área basimétrica (IAB) asumiendo la circularidad de los anillos. IAB representa mejor la tendencia biológica de crecimiento radial al eliminar en parte el efecto debido a añadir más volumen de madera a un radio creciente del tronco que está relacionado con la formación de anillos cada vez más estrechos al alejarnos de la médula del tronco (Johnson y Abrams 2009). Los valores de IAB se compararon entre clases de defoliación usando ANOVAs de medidas repetidas.

Se consideraron las siguientes variables climáticas mensuales: temperaturas medias de las máximas (TMax) y mínimas (TMin), precipitación (P) y balance hídrico (P-PET siendo PET la evapotranspiración potencial). La evapotranspiración potencial se estimó usando el método de Hargreaves basado en variables térmicas y en datos de radiación solar estimada (Hargreaves y Samani 1982). Estos datos climáticos no pueden correlacionarse con los datos brutos de crecimiento, ya sean en forma de anchura del anillo o de

IAB, ya que presentan tendencias a medio y largo plazo y autocorrelación temporal (Fritts 2001). Por ello, los valores brutos de anchura del anillo se convirtieron en índices de crecimiento adimensionales usando el programa Arstan (Cook y Krusic 2005). Se ajustaron funciones exponenciales negativas a los valores de crecimiento medidos en cada radio, se obtuvieron los residuos de estos ajustes mediante división. Después, se eliminó gran parte de su autocorrelación de primer orden. Finalmente, mediante una media robusta, se promediaron estos índices residuales para obtener series de índices de crecimiento a nivel de árbol agrupadas según especie y nivel de defoliación (ver más detalles del proceso de eliminación de la tendencia y estandarización en Fritts 2001). Estos índices residuales de crecimiento se correlacionaron con las variables climáticas mensuales usando el coeficiente de correlación de Pearson. También calculamos una serie de estadísticos usados en dendrocronología para comparar las series medias de ambas especies y de las dos clases de defoliación para el periodo común de todas las series (1970-2013): En el caso de las series brutas de anchura del anillo se calcularon la media y su desviación estándar así como la autocorrelación de primer orden (AC1) que estima la persistencia entre años del crecimiento. En el caso de las series de índices residuales de crecimiento se calcularon: la correlación entre árboles (r_{bt}), la sensibilidad media que mide la variación relativa entre índices de crecimiento de años consecutivos (MSx), la "expressed population signal" (EPS) que estima la calidad estadística de la serie media en relación a una cronología media infinitamente replicada (Wigley et al. 1984) y la varianza de los índices de crecimientos recogidos por el primer componente de un análisis de componentes principales (PC1). Estos dos últimos estadísticos dependen de la coherencia o similitud en el crecimiento entre los árboles de una población.

Anatomía del xilema

El quejigo es una especie caducifolia que forma madera de anillo poroso e inicia el desarrollo de sus hojas y del xilema del tronco casi un mes antes que la encina, que es una especie perennifolia y forma madera de poro difuso o semi-difuso (Montserrat-Martí et al. 2009). Para el análisis de la anatomía del xilema en la encina, seleccionamos cinco individuos de encina por cada clase de defoliación que mostraran una correlación de sus índices de crecimiento suficientemente elevada con la serie media de la especie ($r > 0.40$). Medimos el área de todos los vasos a lo largo de una sección radial para los anillos formados en el periodo 1980-2013 (Campelo et al. 2010). Las muestras lijadas y seleccionadas para el análisis anatómico fueron sometidas a distintos procesos previos a la toma de medidas. Primero se eliminaron las tilosas (protuberancias de ori-

gen parenquimático que ocupan y obstruyen el lumen de los vasos del xilema) y el polvo mediante la inyección de aire a presión. Después, para incrementar el contraste entre vasos y el resto de tejidos (fibras, etc.) se aplicó polvo de tiza que penetró en los vasos y se oscureció el resto de tejidos utilizando tinta negra. Se tomaron imágenes digitales de las muestras (resolución 2048 x 1536, aumentos 16-20x) siguiendo un radio, cuyos anillos habían sido previamente medidos y datados, usando una lupa binocular (MZ12.5 Leica) y una cámara digital (Leica DFC 290) (ver [Alla y Camarero 2012](#)). Se seleccionó una ventana tangencial de 10 mm para realizar las medidas y dicha ventana estaba siempre delimitada radial y tangencialmente por parénquima radial o por los límites de los anillos, respectivamente. Las imágenes se procesaron y convirtieron en imágenes binarias usando el programa Adobe Photoshop CS2 (Adobe Systems) mediante la aplicación de distintos filtros y contrastes. Los límites de los vasos identificados se evaluaron visualmente y finalmente se analizaron con el sistema de análisis ImageJ ([Rasband 2011](#)) considerando sólo aquellos vasos con áreas transversales comprendidas entre 150 y 16 000 μm^2 , límites que consideramos engloban casi todos los vasos de la encina relevantes en términos hidráulicos.

Resultados

Características climáticas de la sequía de los años 2011 y 2012

La sequía de los años 2011 y 2012 se caracterizó por temperaturas mínimas elevadas en noviembre del 2011 pero bajas en febrero del 2012 y por temperaturas máximas elevadas en mayo, junio y agosto del 2012 ([Fig. 2](#)). La precipitación fue muy baja en diciembre del 2011 y en febrero, mayo, julio y agosto del 2012, aunque fue elevada en noviembre del 2011. El balance hídrico fue muy negativo tanto en meses previos al inicio de la estación del crecimiento (octubre y diciembre del 2011) como en meses del año posterior (marzo, mayo y agosto del 2012). De hecho, en mayo del año 2012 se registró el mínimo balance hídrico desde 1950 (-163 mm) muy por debajo del valor medio de la serie menos una vez su desviación estándar (-128 mm) ([Fig. 3](#)). Además, en años previos (2005, 2006 y 2009) el balance hídrico en este mes fue inferior a ese umbral estadístico. El balance hídrico en mayo mostró una tendencia temporal negativa y casi significativa con el tiempo durante el periodo 1950-2012 (pendiente = -0.52; $P = 0.099$). En cuanto al patrón geográfico de la sequía en mayo del 2012, el índice SPEI muestra un elevado déficit hídrico en el este y sur de la Península Ibérica así como en áreas de Italia y los Balcanes ([Fig. 3](#)).

Estructura y crecimiento según las clases de defoliación

En cuanto a variables estructurales observamos que los individuos de ambas especies que mostraban mayor defoliación reciente eran de menor altura ([Tabla 1](#)). La divergencia del incremento de área basimétrica entre individuos de distinto nivel de defoliación fue

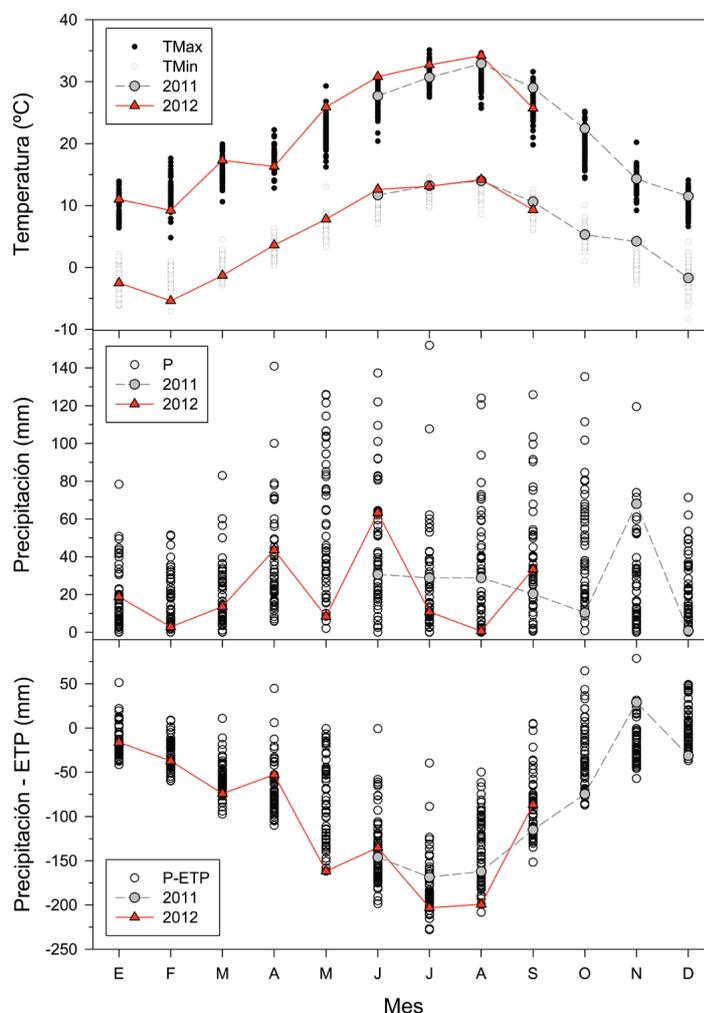


Figura 2. Condiciones climáticas mensuales (temperaturas medias máximas –TMax– y mínimas –TMin–, precipitación) de la estación de Teruel (periodo 1950-2012) en relación a las observadas entre junio del año 2011 y septiembre del año 2012, un periodo que incluye la sequía estudiada. Los meses de los años 2011 y 2012 se muestran como círculos grises y triángulos rojos, respectivamente. La figura inferior muestra el balance hídrico mensual calculado como la diferencia entre la precipitación (P) y la evapotranspiración potencial (ETP).

Figure 2. Monthly climatic conditions (mean maximum –TMax– and minimum –TMin– temperatures, precipitation) recorded in the Teruel meteorological station (period 1950-2012) as related to those recorded from June 2011 until September 2012, a period including the studied drought. Those months corresponding to the years 2011 and 2012 are shown as grey circles and red triangles, respectively. The lower figure shows the monthly water balance calculated as the difference between precipitation (P) and potential evapotranspiration (PET).

Tabla 1. Características estructurales y de vigor (defoliación de la copa) de los individuos muestreados. Se muestran las medias \pm errores estándar (*Q. ilex*, $n = 50$; *Q. faginea*, $n = 25$). Letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre grupos de defoliación dentro de cada especie (test de Mann-Whitney).

Table 1. Structural and vigour (crown defoliation) characteristics measured in the sampled individuals. Mean \pm standard errors are shown (*Q. ilex*, $n = 50$; *Q. faginea*, $n = 25$). Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$) between defoliation classes within each tree species (Mann-Whitney test).

Variables	<i>Quercus ilex</i>		<i>Quercus faginea</i>	
	Defoliación > 50%	Defoliación < 50%	Defoliación > 50%	Defoliación < 50%
Número de individuos	20	30	10	15
Diámetro a 1.3 m (cm)	8.7 \pm 0.5	8.7 \pm 0.4	11.3 \pm 0.6	11.7 \pm 1.7
Altura (m)	3.6 \pm 0.2a	4.4 \pm 0.2b	4.2 \pm 0.4a	5.1 \pm 0.1b
Número medio de pies por individuo	9 \pm 1	9 \pm 1	4 \pm 1	3 \pm 1
Defoliación (%)	75.2 \pm 4.5b	13.7 \pm 2.2a	80.6 \pm 4.6b	15.0 \pm 2.8a

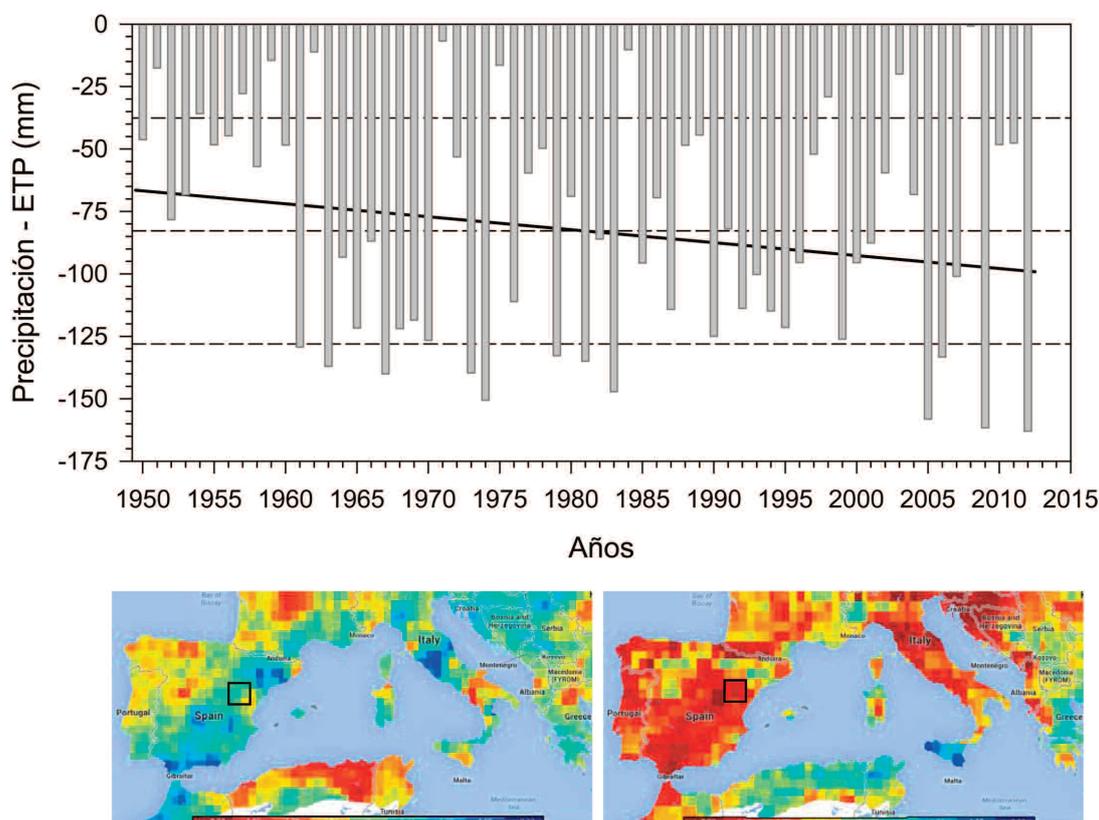


Figura 3. Evolución del balance hídrico (barras, diferencia entre la precipitación y la evapotranspiración potencial, ETP) de mayo en la estación meteorológica de Teruel desde 1950 hasta 2012 y contexto espacial de la sequía en el año 2012 (mapas inferiores). El gráfico del balance hídrico muestra la media \pm desviación estándar (líneas horizontales discontinuas) así como la tendencia lineal negativa (línea continua, $r = -0.52$; $P = 0.099$). Los mapas muestran en colores el índice de sequía SPEI (rojo oscuro, mayor intensidad de sequía; azul oscuro, menor intensidad de sequía) sobre la cuenca mediterránea (datos obtenidos de la SPEIbase disponible en <http://sac.csic.es/spei/>). Se muestra el índice SPEI calculado para mayo y considerando una escala de 12 meses para los años 1997 (izquierda, un caso de año muy húmedo) y 2012 (derecha). El cuadrado hueco indica el área donde se sitúa el sitio de muestreo.

Figure 3. Evolution of the May water balance (bars, difference between precipitation and potential evapotranspiration, PET) recorded in the Teruel meteorological station from 1950 until 2012 and spatial context of the 2012 drought (lower maps). The water balance graph shows the mean \pm standard deviation (broken horizontal lines) and the negative linear trend (solid line, $r = -0.52$; $P = 0.099$). The maps show in different colors the SPEI drought index (dark red, more intense drought, dry conditions; dark blue, less intense drought, wet conditions) over the Mediterranean Basin (data obtained from the SPEIbase available at <http://sac.csic.es/spei/>). The SPEI May index is shown and calculated considering a 12-month-long scale for years 1997 (left map, wet year) and 2012 (right map). The empty box shows the study area.

mucho más marcada en el caso de *Q. ilex* que en el de *Q. faginea* y la caída de crecimiento se acentuó en 2012 y 2013 en ambas especies, especialmente en el caso de los individuos más defoliados (Fig. 4). Considerando el periodo con mayor número de árboles muestreados (1970-2013), en el caso de la encina los individuos actualmente menos defoliados crecieron más en el pasado (ANOVA de medidas repetidas, $F = 10.82$; $P < 0.001$; ver Fig. 4), particularmente en periodos húmedos (finales de los años 70, 1997, 2003), mientras que en el quejigo no observamos diferencias significativas en el crecimiento entre clases de defoliación (ANOVA de medidas repetidas, $F = 0.40$; $P = 0.67$). Aún así, en el quejigo observamos un mayor crecimiento en individuos actualmente defoliados respecto a los menos defoliados en periodos húmedos como comienzos de los años 70 del siglo pasado.

Respuesta del crecimiento al clima en función de la defoliación

Respecto a los estadísticos dendrocronológicos basados en los índices residuales de crecimiento, el quejigo mostró una mayor coherencia entre árboles (r_{bt}) que la encina así como valores más altos de autocorrelación temporal (persistencia en el crecimiento) y de sensibilidad media (variación interanual) (Tabla 2). Estos parámetros indican una mayor capacidad de respuesta del quejigo (en cuanto al crecimiento secundario) a la variabilidad climática y una mayor capacidad de amortiguar esa variabilidad (menor respuesta) en el caso de la encina.

Tal y como sugerían los estadísticos dendrocronológicos, el quejigo respondió más a la variabilidad de la precipitación y del

balance hídrico durante la estación de crecimiento (marzo a junio) que la encina (Fig. 5). El crecimiento radial de la encina fue favorecido por temperaturas mínimas elevadas en febrero. Las temperaturas máximas elevadas en primavera (marzo, mayo, junio) o verano (julio, agosto) estaban negativamente asociadas con el crecimiento de ambas especies, particularmente en el caso de los individuos más defoliados. Sin embargo, esta relación negativa entre temperaturas diurnas elevadas y crecimiento sólo fue significativa en el caso de los individuos más defoliados de quejigo considerando meses de primavera (marzo) o verano (julio, agosto). Estas asociaciones sugieren un papel relevante de las temperaturas más elevadas como desencadenantes del decaimiento.

Anatomía del xilema de la encina en función de la defoliación

En general, los individuos de encina con menor defoliación actual tendían a formar vasos de áreas transversales mayores que los más defoliados (Fig. 6). De hecho, la distribución absoluta de los vasos según su área transversal difirió de forma significativa entre las dos clases de defoliación ($\chi^2 = 87.77$, $P < 0.001$). Los valores medios (\pm error estándar) del área transversal de los vasos medidos en individuos poco o muy defoliados fueron de $4147 (\pm 58) \mu\text{m}^2$ y $3373 (\pm 57) \mu\text{m}^2$, respectivamente. En términos relativos, los vasos de área más pequeña ($150\text{-}4000 \mu\text{m}^2$) fueron más abundantes en el caso de los individuos más defoliados mientras que vasos de áreas intermedias y grandes ($4000\text{-}16\,000 \mu\text{m}^2$) fueron más abundantes en individuos menos defoliados.

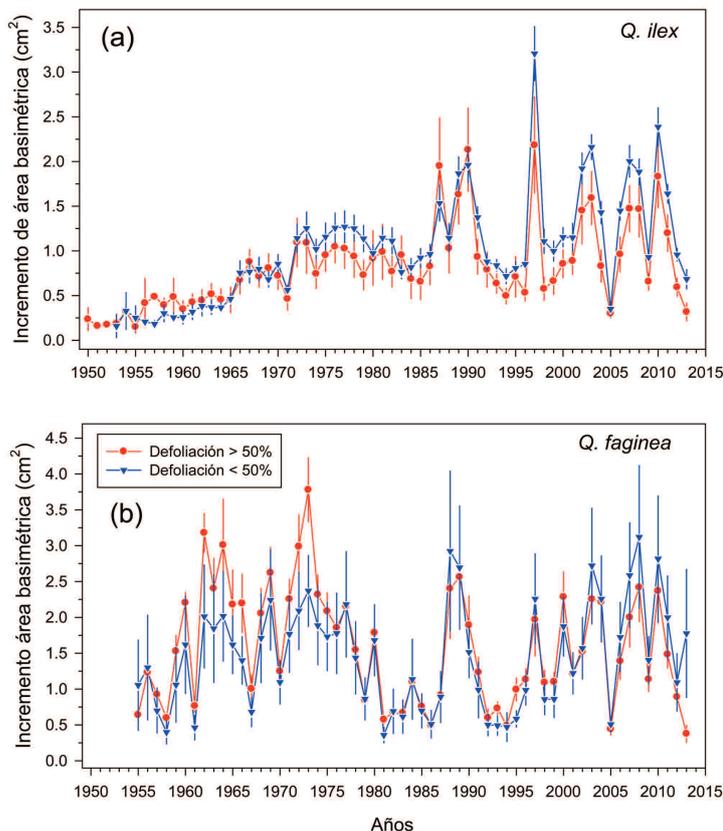


Figura 4. Tendencias recientes del incremento de área basimétrica de individuos con niveles diferentes de defoliación de encina (a) y quejigo (b).
Figure 4. Recent trends observed in basal area increment of trees with different defoliation levels in holm oak (a) and Portuguese oak (b).

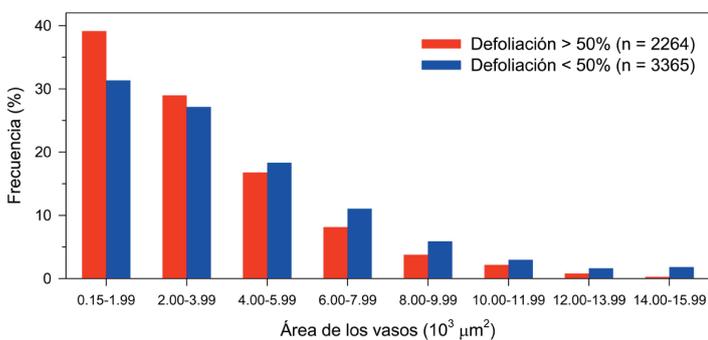


Figura 6. Histogramas mostrando la frecuencia relativa (porcentajes) de vasos del xilema según su área transversal para cinco individuos de encina (*Q. ilex*, datos del periodo 1980-2013) con niveles contrastados de defoliación. En general, los individuos con menor (mayor) defoliación tendían a formar vasos de áreas mayores (menores). Se muestra el número de vasos (*n*) medido por cada grupo de defoliación.
Figure 6. Histograms show the relative frequency (percentages) of xylem vessels according to their transversal areas for five holm oak trees (*Q. ilex*, data for the period 1980-2013) with different defoliation levels. Those trees showing less (more) defoliation intensity form vessels of larger (smaller) lumens. The number of analyzed vessels (*n*) measured for each defoliation group is also shown.

Tabla 2. Estadísticos dendrocronológicos calculados para las series medias de encina (*Q. ilex*) y quejigo (*Q. faginea*). En el caso de la anchura del anillo se muestra la media \pm desviación estándar.

Table 2. Dendrochronological statistics calculated for the mean growth series of holm oak (*Q. ilex*) and Portuguese oak (*Q. faginea*). The mean \pm standard deviation is shown in the case of tree-ring width.

Especie	Datos brutos		Cronologías residuales			
	Anchura del anillo (mm)	AC	r _{bt}	MS _x	EPS	PC1 (%)
<i>Quercus ilex</i>	1.19 \pm 0.75	0.42	0.37	0.26	0.93	40.3
<i>Quercus faginea</i>	0.88 \pm 0.78	0.61	0.63	0.50	0.95	65.7

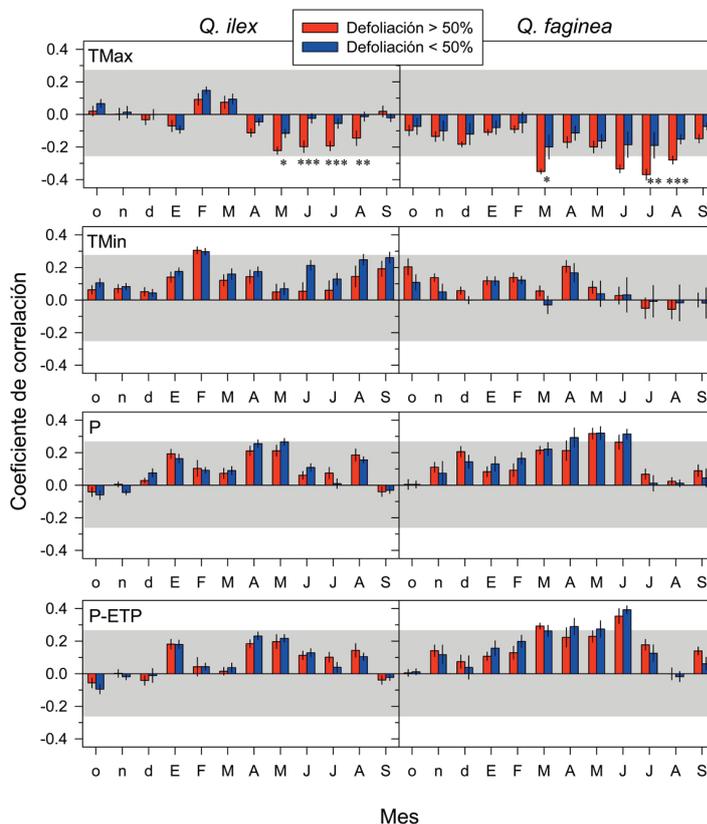


Figura 5. Correlaciones obtenidas entre crecimiento radial (incremento de área basimétrica) y variables climáticas mensuales (Tmax, media de las temperaturas máximas; Tmin, media de las temperaturas mínimas; P, precipitación; P-ETP, balance hídrico o diferencia entre la precipitación y la evapotranspiración potencial -ETP). Se muestran los coeficientes de correlación (medias) calculadas para las dos especies de *Quercus* estudiadas (*Q. ilex*, *Q. faginea*) y considerando individuos agrupados en dos niveles de defoliación contrastada (mayor o menor del 50 % de la copa). Los meses abreviados por letras minúsculas (o, n, d) o mayúsculas (E, F, ...A, S) corresponden a los años previo y actual, respectivamente, siendo el año actual el de formación del anillo de crecimiento. Los valores de correlación situados fuera del área gris son significativos ($P < 0.05$). Los asteriscos señalan aquellos meses en los que se encontraron relaciones significativamente diferentes entre los individuos de las dos clases de defoliación para la variable climática indicada (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$).

Figure 5. Correlations obtained by relating radial growth (basal area increment) and monthly climatic variables (Tmax, mean maximum temperatures; Tmin, mean minimum temperatures; P, precipitation; P-ETP, water balance or difference between precipitation and potential evapotranspiration -PET). The correlation coefficients are shown (bars, mean values) as calculated for the two study *Quercus* species (*Q. ilex*, *Q. faginea*) and grouping trees in two classes of different defoliation (higher and lower than 50 % of the crown). The months abbreviated by either lowercase letters (o, n, d) or uppercase letters (E, F, ...A, S) correspond to the prior or concurrent years, respectively. The concurrent year is the year of tree-ring formation. The correlation values located outside the grey box are significant ($P < 0.05$). The asterisks indicate those months in which the climate-growth correlations significantly differed between tree of the two defoliation classes for the corresponding climatic variable (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$).

Discusión

En nuestro planteamiento inicial, consideramos que los rasgos funcionales relacionados con el funcionamiento del xilema (tasa de crecimiento, área transversal de los vasos) podrían ser factores de predisposición al decaimiento inducido por sequía en dos especies del género *Quercus*. Encontramos apoyo a ambas ideas en el caso de la encina ya que los individuos menos afectados por la sequía, aquí considerados como los menos defoliados, crecieron más en el pasado (mostraron mayor incremento de área basimétrica) y formaron vasos de área transversal mayor. En el caso del quejigo, los datos de crecimiento previo no fueron diferentes entre individuos con distinta defoliación. Sin embargo, los individuos de quejigo más defoliados mostraron una mayor sensibilidad al déficit hídrico relacionado con temperaturas elevadas en primavera y verano.

La diferenciación en crecimiento previo y anatomía de la madera entre encinas de distinto grado de defoliación sugiere que los árboles más defoliados eran los peor preparados para soportar déficits hídricos acentuados en primavera y serían los que mostraban una menor capacidad hidráulica y de crecimiento, quizás también produciendo un sistema radicular menos desarrollado para afrontar condiciones climáticas desfavorables (sequías). Esto explicaría su respuesta a la sequía en forma de defoliación masiva para equilibrar la capacidad hidráulica (captación-transpiración) de sus sistemas aéreo y subterráneo. Además, esta diferenciación intra-específica previa al decaimiento ya se ha descrito en otras especies de *Quercus*, aunque en general eran especies caducifolias que forman madera de anillo poroso (Amorini et al. 1996; Drobyshev et al. 2007; Di Filippo et al. 2010; Levanič et al. 2011). Es poco probable que las encinas de menor crecimiento estén previamente más estresadas que las de mayor crecimiento dado que individuos mostrando distintos grados de defoliación son vecinos y coexisten bajo condiciones ambientales similares (orientación, topografía suelo, etc.).

Las relaciones aquí descritas entre crecimiento secundario y clima no son nuevas y ya han sido observadas en otros tipos de bosques. En el caso de robles caducifolios de ambientes templados o mediterráneos la formación de la madera temprana, que constituye gran parte del área conductora del anillo, depende del balance hídrico del otoño previo y de las temperaturas del invierno mientras que la madera tardía, que permite el engrosamiento del tronco y ofrece densidad a la madera, depende del balance hídrico en primavera y verano (Lebourgeois et al. 2004; Weber et al. 2007; Friedrichs et al. 2009). Estas relaciones ya se han descrito en el caso del quejigo (Corcuera et al. 2004a; Alla y Camarero 2012) y de la encina (Corcuera et al. 2004b; Gutiérrez et al. 2011). El efecto positivo de las temperaturas mínimas de febrero sobre el crecimiento de la encina parece propio de sitios continentales como el estudiado y puede estar relacionado con la movilización o síntesis de carbohidratos o bien con una menor cavitación del xilema por heladas (Granda et al. 2013). En zonas frías es posible que los árboles con decaimiento fueran más sensibles a las temperaturas invernales por ser más vulnerables sus raíces a daños por heladas lo que amplificaría los daños por sequía como la defoliación o la necrosis de la corteza (Helama et al. 2009). No obstante, nuestros resultados no permiten detectar esa diferencia de forma estadísticamente significativa en el caso de la encina.

En nuestro estudio, la defoliación parece una respuesta rápida a la sequía del año previo y no observamos desfases entre el estresor y la pérdida de vigor como en otros estudios (Drobyshev et al. 2007). Sin embargo, es posible que exista un desfase temporal de varios años e incluso décadas entre el inicio de la caída brusca del crecimiento y la muerte del árbol (Tainter et al. 1984; Pedersen 1998). También los árboles pueden morir o mostrar decaimiento en respuesta al efecto acumulativo de sequías sucesivas separadas en el tiempo sin que se observaran reducciones apreciables en el crecimiento (Tainter et al. 1990; Thomas et al. 2002), aunque en el caso de este estudio asumimos que ambas especies superaron varias sequías previas (2005; 2009) a la estudiada.

En cuanto al tamaño de los árboles, el aspecto más destacable es que los árboles con mayor probabilidad de mostrar defoliación tenían menos altura lo que sugiere condicionantes hidráulicos como motores últimos de la defoliación (McDowell et al. 2008). También es coherente con menores tasas de crecimiento en años desfavorables. En el caso de la encina, no podemos descartar tampoco que los árboles más altos y con mayor crecimiento fueran genéticamente diferentes, tuvieran mayores áreas foliares, produjeran más raíces o crecieran en micrositos con mayor acceso al agua o a nutrientes, todos ellos factores que pueden predisponer a los árboles en su respuesta y vulnerabilidad frente a la sequía (Standová y Somogyi 1998; Thomas et al. 2002).

La encina tolera mejor la sequía estival, siendo capaz de mantener tasas moderadas de fotosíntesis y crecer durante esa estación (Quero et al. 2011), que el quejigo o robles caducifolios similares (Damesin y Rambal 1995) lo que explicaría la escasa respuesta en términos de crecimiento de la encina a sequías estivales inducidas mediante experimentos de exclusión de lluvia (Ogaya et al. 2003; Ogaya y Peñuelas 2004; Rodríguez-Calcerrada et al. 2011). Exclusiones severas de precipitación primaveral sí inhiben el crecimiento primario y la fructificación de la encina (Misson et al. 2011) aunque apenas afectan al xilema en términos anatómicos (Limousin et al. 2010). Estas diferencias fenológicas (caducifolia vs. perennifolia, comienzo del crecimiento más temprano en el quejigo, finalización del crecimiento secundario más tardía en la encina) y funcionales (mayor tolerancia de la sequía estival de la encina) pueden explicar la mayor sensibilidad del crecimiento de los quejigos más defoliados frente al déficit hídrico y las temperaturas elevadas de primavera y verano lo que sugeriría que ambos estresores climáticos pudieron conducir a la cavitación de los relativamente grandes vasos de su madera temprana. Esta pérdida brusca de conductividad hidráulica sería la causante de la defoliación. Por el contrario, las encinas que crecían menos fueron las más susceptibles a la sequía pese a su menor sensibilidad climática respecto al quejigo. El carácter perennifolio de la encina podría permitirle en teoría amortiguar mejor los efectos de las sequías puntuales sobre el crecimiento, pero nuestros resultados indican una respuesta tipo umbral a un déficit hídrico negativo acumulado durante varios meses ya que individuos que crecen menos y forman vasos cuya área transversal tiende a ser menor son los más susceptibles a experimentar decaimiento.

Los resultados presentados de la anatomía del xilema de la encina contrastan con la reducción temprana de crecimiento radial (Rosas et al. 2013) o la escasa respuesta en términos hidráulicos y anatómicos del xilema (Limousin et al. 2010) a condiciones de exclusión de lluvia severas o prolongadas, respectivamente. Por otro lado, la plasticidad del xilema detectada a lo largo de gradientes ambientales en las dos especies de *Quercus* (Villar-Salvador et al. 1997) sí concuerda con la observada aquí. Una sequía natural indujo además una reducción en las concentraciones de carbohidratos no estructurales y de almidón, posiblemente convertido y movilizado en forma de azúcares solubles, en individuos defoliados (Rosas et al. 2013). Estas observaciones serían consistentes con la reducción de concentraciones de carbohidratos no estructurales en respuesta a defoliaciones severas inducidas por sequía observadas por algunos autores (Bréda et al. 2006; Galiano et al. 2012; Adams et al. 2013; Mitchell et al. 2013), aunque existen también estudios que no las han detectado (Anderegg et al. 2012; Gruber et al. 2012). Estudios en marcha tratarán de evaluar si este mecanismo corresponde a la pérdida brusca de conductividad hidráulica y crecimiento tras la sequía.

Es importante determinar hasta qué punto ecosistemas como el estudiado mantienen su capacidad de resiliencia para retornar a un estado similar al previo a la sequía. Si tenemos en cuenta que el área de estudio también experimentó defoliaciones severas durante sequías previas como las de los años 1994-1995 (Peñuelas et al. 2001), podemos especular que una mayor frecuencia de sequías extremas disminuiría esa capacidad de resiliencia. También es posible que las comunidades afectadas cambien hacia aquellas

con mayor abundancia de especies más tolerantes a las sequías extremas como podrían ser las especies del género *Juniperus* en la zona afectada. La explotación silvícola de los montes bajos de *Quercus* podría disminuir en parte su vulnerabilidad frente a la sequía estimulando su crecimiento pero este efecto parece ser transitorio y requeriría una gestión eficiente y sostenida en el tiempo.

Conclusiones

En ambas especies de *Quercus*, independientemente de su fenología foliar o tipo de madera, los individuos más defoliados en respuesta a la sequía extrema de 2011-2012 eran los de menor altura. Los individuos de encina menos defoliados, considerando los menos afectados por la sequía, crecieron más en el pasado y formaron un xilema caracterizado por vasos de área transversal mayor. En el quejigo no observamos dicho patrón sino que los individuos más defoliados mostraron una mayor sensibilidad al déficit hídrico relacionado con temperaturas elevadas en la estación de crecimiento. Nuestros resultados destacan no sólo cómo las respuestas a eventos climáticos extremos como las sequías difieren entre especies que coexisten en función de sus rasgos funcionales y vulnerabilidad al estrés, sino cómo existe una gran variabilidad intraespecífica en estas respuestas. Las características tales como el crecimiento previo o el tamaño de los árboles pueden por tanto condicionar su respuesta a sequías severas y determinar su capacidad de recuperación.

Agradecimientos

Agradecemos sinceramente a R. Hernández (Laboratorio de Sanidad Forestal de Mora de Rubielos, Gobierno de Aragón) por habernos alertado sobre los daños producidos por la sequía en diversos bosques de la provincia de Teruel. Este trabajo fue posible gracias a la financiación de los proyectos CGL2011-26654 (MINECO) y 387/2011 (Organismo Autónomo de Parques Nacionales) así como al apoyo de ARAID en el caso del primer autor.

Referencias

- Adams, H.D., Germino, M.J., Breshears, D.D., Barron-Gafford, G.A., Guardiola-Claramonte, M., Zou, C.B. et al. 2013. Nonstructural leaf carbohydrate dynamics of *Pinus edulis* during drought-induced tree mortality reveal role for carbon metabolism in mortality mechanism. *New Phytologist* 197: 1142-1151.
- Alla, A.Q., Camarero, J.J. 2012. Contrasting responses of radial growth and wood anatomy to climate in a Mediterranean ring-porous oak: implications for its future persistence or why the variance matters more than the mean. *European Journal of Forest Research* 131: 1537-1550.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., et al. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660-684.
- Amorini, E., Biocca, M., Manetti, M.C., Motta, E. 1996. A dendroecological study in a declining oak coppice stand. *Annals of Forest Science* 53: 731-742.
- Anderegg, W.R.L., Berry, J.A., Smith, D.D., Sperry, J.S., Anderegg, L.D.L., Field, C.B. 2012. The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 109: 233-237.
- Bigler, C., Bräker, O.U., Bugmann, H., Dobbertin, M., Rigling, A. 2006. Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9: 330-343.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63: 625-644.
- Breshears, D.D., Cobb, N.S., Rich, P.M., Price, K.P., Allen, C.D., Balice, R. G., Romme, W.H., Kastens, J.H., Floyd, M.L., Belnap, J., et al. 2005. Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 102: 15144-15148.
- Breshears, D.D., Adams, H.D., Eamus, D., McDowell, N.G., Law, D.J., Will, R.E., Williams, A.P., Zou C.B. 2013. The critical amplifying role of increasing atmospheric moisture demand on tree mortality and associated regional die-off. *Frontiers in Plant Science* 4: 266.
- Brodribb, T.J., Pittermann, J., Coomes, D.A. 2012. Elegance versus speed: examining the competition between conifer and angiosperm trees. *International Journal of Plant Sciences* 173: 673-694.
- Camarero, J.J., Lloret, F., Corcuera, L., Peñuelas, J., Gil-Pelegrín, E. 2004. Cambio global y decaimiento del bosque. En: Valladares, F. (ed.). *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. pp. 397-423. Ed. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid, España.
- Camarero, J.J., Bigler, C., Linares, J.C., Gil-Pelegrín, E. 2011. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management* 262: 659-669.
- Campelo, F., Nabais, C., Gutiérrez, E., Freitas, H., García-González, I. 2010. Vessel features of *Quercus ilex* L. growing under Mediterranean climate have a better climatic signal than tree-ring width. *Trees: Structure and Function* 24: 463-470.
- 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 Science of the United States of America* 108: 1474-1478.
- Carnicer, J., Barbeta, A., Sperlach, D., Coll, M., Peñuelas, J. 2013. Contrasting trait syndromes in angiosperms and conifers are associated with different responses of tree growth to temperature on a large scale. *Frontiers in Plant Science* 4: 00409.
- Cook, E.R., Krusic, P.J. 2005. *Program Arstan, a tree-ring standardization program based on detrending and autoregressive time series modeling, with interactive graphics*. Tree-ring Laboratory Lamont Doherty Earth Observatory of Columbia University, Palisades, NY. Estados Unidos.
- Corcuera, L., Camarero, J.J., Gil-Pelegrín, E. 2004a. Effects of a severe drought on growth and wood-anatomical properties of *Quercus faginea*. *IWA Journal* 25: 185-204.
- Corcuera, L., Camarero, J.J., Gil-Pelegrín, E. 2004b. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees: Structure and Function* 18: 83-92.
- Corcuera, L., Camarero, J.J., Sisó, S., Gil-Pelegrín, E. 2006. Radial-growth and wood-anatomical changes in overaged *Quercus pyrenaica* coppice stands: functional responses in a new Mediterranean landscape. *Trees: Structure and Function* 20: 91-98.
- Damesin, C., Rambal, S. 1995. Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. *New Phytologist* 131: 159-167.
- Di Filippo, A., Alessandrini, A., Biondi, F., Blasi, S., Portoghesi, L., Piovesan, G. 2010. Climate change and oak growth decline: Dendroecology and stand productivity of a Turkey oak (*Quercus cerris* L.) old stored coppice in Central Italy. *Annals of Forest Science* 67: 706.
- Dobbertin, M. 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research* 124: 319-333.
- Drobyshev, I., Linderson, H., Sonesson, K. 2007. Temporal mortality pattern of pedunculate oaks in southern Sweden. *Dendrochronologia* 24: 97-108.
- Friedrichs, D.A., Büntgen, U., Frank, D.C., Esper, J., Neuwirth, B., Löffler, J. 2009. Complex climate controls on 20th century oak growth in Central-West Germany. *Tree Physiology* 29: 39-51.
- Fritts, H.C. 2001. *Tree Rings and Climate*. Blackburn Press, Caldwell, NEW JERSEY, Estados Unidos. (Initially published 1976, London, Academic Press).
- Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., Sabaté, S., Lloret, F. 2012. Determinants of drought effects on crown condition and their relationship with depletion of carbon reserves in a Mediterranean holm oak forest. *Tree Physiology* 32: 478-489.
- Granda, E., Camarero, J.J., Jimeno, T.E., Martínez-Fernández, J., Valladares, F. 2013. Intensity and timing of warming and drought differentially affect growth patterns of co-occurring Mediterranean tree species. *European Journal of Forest Research* 132: 469-480.
- Gruber, A., Pirkebner, D., Florian, C., Oberhuber, W. 2012. No evidence for depletion of carbohydrate pools in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under drought stress. *Plant Biology* 14: 142-148.
- Gutiérrez, E., Campelo, F., Camarero, J.J., Ribas, M., Muntán, E., Nabais, C. and Freitas, H. 2011. Climate controls act at different scales on the seasonal pattern of *Quercus ilex* L. stem radial increments in NE Spain. *Trees: Structure and Function* 25: 637-646.

- Hargreaves, G.H., Samani, Z.A. 1982. Estimating potential evapotranspiration. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering* 108: 225-230.
- Helama, S., Läänelaid, A., Raisio, J., Tuomenvirta, H. 2009. Oak decline in Helsinki portrayed by tree-rings, climate and soil data. *Plant and Soil* 319: 163-174.
- Holmes, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43: 69-78.
- IPCC 2007. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge Univ. Press, New York.
- Jenkins, M.A., Pallardy, S.G. 1995. The influence of drought on red oak group species growth and mortality in the Missouri Ozarks. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 1119-1127.
- Johnson, S., Abrams, M.D. 2009. Age class, longevity and growth rate relationships: protracted growth increases in old trees in the eastern United States. *Tree Physiology* 29: 1317-1328.
- Lebourgeois, F., Cousseau, G., Ducos Y. 2004. Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Bercé ("Futaie des Clos", Sarthe, France). *Annals of Forest Science* 61: 1-12.
- Limousin, J.-M., Longepierre, D., Huc, R., Rambal, S. 2010. Change in hydraulic traits of Mediterranean *Quercus ilex* subjected to long-term throughfall exclusion. *Tree Physiology* 30: 1026-1036.
- Körner, C. 2003. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology* 91: 4-17.
- Levanič, T., Čater, M., McDowell, N.G. 2011. Associations between growth, wood anatomy, carbon isotope discrimination and mortality in a *Quercus robur* forest. *Tree Physiology* 31: 298-308.
- Lloret, F. 2012. Vulnerabilidad y resiliencia de ecosistemas forestales frente a episodios extremos de sequía. *Ecosistemas* 21: 85-90.
- Lloret, F., Siscart, D., Dalmases, C. 2004. Canopy recovery after drought dieback in holm-oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). *Global Change Biology* 10: 2092-2099.
- Maherali, H., Pockman, W.T., Jackson, R.B. 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85: 2184-2199.
- Manion, P.D. 1981. *Tree Disease Concepts*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. Estados Unidos.
- Manion, P.D. 2003. Evolution of concepts in forest pathology. *Phytopathology* 93: 1052-1055.
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., Yezzer, E. A. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178: 719-739.
- Misson, L., Degueldre, D., Collin, C., Rodríguez, R., Rocheteau, A., Ourcival, J.-M., Rambal, S. 2011. Phenological responses to extreme droughts in a Mediterranean forest. *Global Change Biology* 17: 1036-1048.
- Mitchell, P.J., O'Grady, A.P., Tissue, D.T., White, D.A., Ottenschlaeger, M.L., Pinkard, E.A. 2013. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist* 197: 862-872.
- Montserrat-Martí, G., Camarero, J.J., Palacio, S., Pérez-Rantomé, C., Milla, R., Albuixech, J., Maestro, M. 2009. Summer-drought constrains the phenology and growth of two coexisting Mediterranean oaks with contrasting leaf habit: implications for their persistence and reproduction. *Trees-Structure and Function* 23: 787-799.
- Ogaya, R., Peñuelas, J. 2004. Phenological patterns of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*, and *Arbutus unedo* growing under a field experimental drought. *Ecoscience* 11: 263-270.
- 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.
- Ogle, K., Whitham, T.G., Cobb, N.S. 2000. Tree-ring variation in pinyon predicts likelihood of death following severe drought. *Ecology* 81: 3237-3243.
- Pedersen, B.S. 1998. The role of stress in the mortality of midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology* 79: 79-93.
- Peñuelas, J., Filella, I., Lloret, F., Piñol, J., Rodà, F., Siscart, D. 2000. Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biologia Plantarum* 43: 47-53.
- Peñuelas, J., Lloret, F., Montoya, R. 2001. Severe drought effects on Mediterranean woody flora in Spain. *Forest Science* 47: 214-218.
- Quero, J.L., Sterck, F.J., Villar, R., Martínez-Vilalta, J. 2011. Water use strategies of six co-existing Mediterranean woody species during a summer drought. *Oecologia* 166: 45-57.
- Rasband, W.S. ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, Estados Unidos.
- Rigling, A., Bigler, C., Eilmann, B., Feldmeyer-Christe, E., Gimmi, U., Ginzler, C., et al. 2013. Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests. *Global Change Biology* 19: 229-240.
- Rodríguez-Calcerrada, J., Pérez-Ramos, I.M., Ourcival, J.-M., Limousin, J.-M., Joffre, R., Rambal, S. 2011. Is selective thinning an adequate practice for adapting *Quercus ilex* coppices to climate change? *Annals of Forest Science* 68: 575-585.
- 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: 400.
- Standová, T., Somogyi, Z. 1998. Corresponding patterns of site quality, decline and tree growth in a sessile oak stand. *European Journal of Forest Pathology* 28: 133-144.
- Suarez, M.L., Ghermandi, L., Kitzberger, T. 2004. Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus* -site, climatic sensitivity, and growth trends. *Journal of Ecology* 92: 954-966.
- Tainter, F.H., Fraedrich, D., Benson, D.M., 1984. The effect of climate on growth, decline, and death of northern red oaks in the western North Carolina Nantahala mountains. *Castanea* 49: 127-137.
- Tainter, F.H., Retzlaff, W.A., Starkey, D.A., Oak, S.W. 1990. Decline of radial growth in red oaks is associated with short-term changes in climate. *European Journal of Forest Pathology* 20: 95-105.
- Thomas, F.M., Blank, R., Hartmann, G. 2002. Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *Forest Pathology* 32: 277-307.
- Vicente-Serrano, S.M., Beguería, S., López-Moreno, J.I. 2010. A multiscalar drought index sensitive to global warming: The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index. *Journal of Climate* 23: 1696-1718.
- Vicente-Serrano, S.M., Gouveia, C., Camarero, J.J., Beguería, S., Trigo, R., López-Moreno, J.I., Azorín-Molina, C., Pasho, E., Lorenzo-Lacruz, J., Revuelto, J., Morán-Tejada, E., Sanchez-Lorenzo, A. 2012. Response of vegetation to drought time-scales across global land biomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. Doi: 10.1073/pnas.1207068110.
- Villar-Salvador, P., Castro-Diez, P., Pérez-Rantomé, C., Montserrat-Martí, G. 1997. Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees* 12: 90-96.
- Weber, P., Bugmann, H., Rigling, A. 2007. Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner-Alpine dry valley. *Journal of Vegetation Science* 18: 777-792.
- Wigley, T.M.L., Briffa, K.R., Jones, P.D. 1984. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climatology and Applied Meteorology* 23: 201-213.
- Williams, A.P., Allen, C.D., Macalady, A.K., Griffin, D., Woodhouse, C.A., Meko, D.M., et al. 2013. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change* 3: 292-297.
- Yamaguchi, D.K. 1991. A simple method for crossdating increment cores from living trees. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 414-416.