



LOS BOSQUES MADUROS EN LA MITIGACIÓN Y LA ADAPTACIÓN AL CAMBIO CLIMÁTICO



Borrador

Noviembre 2022



CONTENIDO

1.	CAMBIO CLIMÁTICO Y BOSQUES	1
1.1.	Evidencias del cambio climático	1
1.2.	Efectos del cambio climático en los bosques.....	1
2.	PAPEL DE LOS BOSQUES MADUROS EN LA MITIGACIÓN DEL CAMBIO CLIMÁTICO.....	5
3.	CAPACIDAD DE ADAPTACIÓN DE LOS BOSQUES MADUROS AL CAMBIO CLIMÁTICO.....	8
3.1.	Complejidad para la adaptación.....	9
3.2.	Diversidad de especies y resiliencia	11
3.2.1.	¿La diversidad per se mejora la resiliencia de los bosques?.....	11
3.3.	Tamaño de los árboles y vulnerabilidad al cambio climático.....	13
3.4.	Heterogeneidad espacial y vulnerabilidad a perturbaciones	14
4.	REFERENCIAS.....	17

FUNGOBE. 2022. *Los bosques maduros en la mitigación y la adaptación al cambio climático*. Fundación Fernando González Bernáldez, Madrid.

Este documento ha sido elaborado por:

Jordi Vayreda y Lluís Comas (CREAF), José Antonio Atauri, Francisco Rivero y Diego García (FUNGOBE), con aportaciones de Álvaro Hernández y Emilio Laguna.

LIFE RedBosques_Clima (LIFE20 CCA/ES/001624)

Financiado por la Unión Europea a través del programa LIFE20 Climate Action

Duración: Septiembre 2021 – Agosto 2025

Coordinador: Fundación Fernando González Bernáldez

Socios: Generalitat de Catalunya, CREAM, Generalitat Valenciana, VAERSA, Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, Gobierno Vasco

www.redbosquesclima.eu

Puede enviar sus comentarios a redbosques@fungobe.org

Este material refleja el punto de vista de los autores. La Comisión/CINEA no es responsable del uso que se pueda hacer de esa información o de su contenido.

1. CAMBIO CLIMÁTICO Y BOSQUES

1.1. Evidencias del cambio climático

El clima global se encuentra en un proceso de cambio acelerado debido a las emisiones de gases de efecto invernadero de origen antropogénico. Se estima que las actividades humanas han supuesto aproximadamente un incremento de 1°C de la temperatura media global sobre de los niveles preindustriales (con un rango probable entre 0,8 °C a 1,2 °C), aumentando a una tasa de 0,2 °C por década (con un rango entre 0,1 °C y 0,3 °C) debido a las emisiones pasadas y actuales, de forma que al ritmo actual se alcanzaría un incremento de 1,5 °C entre 2030 y 2052 (IPCC 2018).

Los modelos climáticos proyectan cambios importantes en las características climáticas regionales si se considera un escenario de calentamiento global de 1,5 °C para 2050. Estos cambios incluyen aumentos en la temperatura media en la mayoría de las regiones terrestres y oceánicas, más frecuencia e intensidad de episodios extremos cálidos, fuertes precipitaciones en varias regiones, y mayor probabilidad de sequía y déficit de precipitaciones especialmente en algunas regiones como la mediterránea. Si el escenario alcanza un incremento de 2°C, estas alteraciones serán mucho más acentuadas, superándose los umbrales críticos admisibles a partir de entonces (IPCC 2018).

Todas estas consecuencias del calentamiento de la atmósfera tienen efectos sobre el funcionamiento de los ecosistemas y por tanto sobre las sociedades humanas, que en última instancia dependen de ellos. De acuerdo con la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (2011), en los últimos 50 años la mayoría de los ecosistemas en España han sufrido una importante reducción en su capacidad de generar servicios. Uno de los tipos de ecosistema más relevantes, por su extensión y por los servicios que nos proporcionan, son los bosques.

1.2. Efectos del cambio climático en los bosques

Los bosques en muchas regiones del mundo se van a ver afectados de forma fundamental por el cambio climático. Además de los cambios "crónicos" o en las condiciones promedio, el cambio climático tendrá efectos sobre los bosques al alterar el régimen de perturbaciones. El resultado dependerá de la interacción de muchos factores: la intensidad de la perturbación, el clima local, los efectos sobre el crecimiento de los árboles, la extensión de los cambios en el rango de especies, la formación de conjuntos de especies nuevas y las

interacciones con otros factores de estrés (Ollinger et al. 2002; Beckage et al. 2008, Keeton et al. 2018).

Los impactos probables afectarán – afectan ya - a todos los niveles de organización: los procesos ecofisiológicos, la fenología, la demografía, la distribución de las especies vegetales y de las comunidades que forman, a la estructura de los bosques y a su funcionamiento, con cambios en su biodiversidad, la producción primaria, los ciclos de nutrientes y el ciclo hidrológico (Herrero y Zavala, 2015).

Confirmando las predicciones de los modelos teóricos, en las últimas décadas se han ido detectando episodios de decaimiento forestal a nivel mundial, que se atribuyen al cambio climático (Allen et al. 2010, 2015), y existen multitud de evidencias que muestran cambios en las especies y la vegetación inducidos por el cambio climático: cambios rápidos de distribución en altitud (p. ej., Kelly & Goulden, 2008; Heywood, 2011), en latitud (p. ej., Jump et al. 2009) o en ecotonos (Allen & Breshears, 1998), y estos cambios ocurren más rápidamente cuando los fenómenos climáticos son más bruscos o más duraderos (Lloret et al. 2012).

La mortalidad de los árboles inducida por la sequía y el calor se está acelerando en muchos hábitats forestales como consecuencia del cambio climático, lo que supone una amenaza para los bosques a escala global (McDowell & Allen 2015; Lefsky 2010; Mencuccini 2003, Liu et al. 2021).

Bajo las nuevas condiciones climáticas, en especial como respuesta al calentamiento y la sequía, los bosques pueden volverse más vulnerables, debido a las mayores tasas de mortalidad o debilitamiento de los árboles. Las sequías extremas, combinadas con eventos de altas temperaturas se consideran uno de los factores desencadenantes de la mortalidad de los árboles. En concreto, las sequías se vuelven más letales bajo condiciones de temperaturas elevadas, de forma que sequías cortas pero asociadas a olas de calor pueden desencadenar mortalidades súbitas. En estas condiciones el crecimiento y la regeneración es menor a la tasa de mortalidad, por lo que la recuperación se ve dificultada (Allen et al. 2015).

Esta mayor vulnerabilidad podrá estar acentuada también tanto de forma directa por la mayor incidencia de fenómenos climáticos extremos (inundaciones, vendavales), como indirectamente por unas condiciones más favorables a grandes perturbaciones debido al el progresivo debilitamiento de los árboles, en especial por la aparición de plagas y enfermedades (Kurz et al. 2008) o incendios, así como una mayor vulnerabilidad a las invasiones por especies exóticas (Heywood, 2011). En cualquiera de los dos casos el efecto es una drástica reducción de los servicios ecosistémicos que prestan los bosques, no solo la producción de madera, sino otros muy relevantes como el control microclimático, la retención de suelo, o la captura de carbono.

En España, como en el resto de Europa, el cambio climático se combina con una reducción significativa de la gestión forestal debida a la desaparición de usos y aprovechamientos seculares, que habían originado las estructuras forestales rejuvenecidas actuales, y que en un contexto de abandono se traducen en un aumento de la competencia por los recursos (especialmente el agua), que resulta en un aumento de la vulnerabilidad (Vayreda et al. 2012).

La respuesta de los bosques a los factores de estrés climático no es sencilla o lineal, ya que el principal proceso que impulsa el cambio - la mortalidad de los árboles - responde a diferentes factores y opera a diferentes escalas temporales, generando un patrón complejo de respuestas de la vegetación (Lloret et al. 2012). Así, la calidad del sitio (Lloret et al. 2004; Suarez et al. 2004), las variaciones entre especies, las respuestas individuales (p. Bréda et al. 2006; Koepke et al. 2010), la estructura del rodal (Greenwood & Weisberg 2008), la diversidad taxonómica (Lloret et al. 2007) o funcional (Kreyling et al. 2008) y las interacciones entre especies (Dobbertin et al. 2007) determinan la respuesta final de la vegetación a los factores de estrés climático.

Además con cierta frecuencia en la vegetación sometida a eventos extremos se observa cierta inercia, de forma que no se producen cambios repentinos. En estos casos se activan procesos estabilizadores que atenúan los efectos del cambio climático, y que según Lloret et al. (2012) se pueden agrupar en:

- procesos que mitigan directamente la mortalidad relacionada con el evento extremo. Aquí se incluyen los factores que predisponen a una mayor estabilidad, con particular atención a la calidad del sitio, tolerancia, variabilidad y plasticidad fenotípica e interacciones biológicas, como la facilitación.
- efectos compensatorios *que actúan a posteriori* que contrarrestan la mortalidad inducida por el evento climático. Por ejemplo, por la mejora de las condiciones ambientales para los individuos supervivientes debido a la reducción de la competencia, o bien el incremento del reclutamiento debido a una mejora de la capacidad reproductiva de los árboles adultos o una mejora de las condiciones para la regeneración, incluidos los cambios de microclima, liberación de competencia, o interacciones antagónicas, mutualistas y de facilitación.

Todos estos factores conforman una compleja red de relaciones que dificulta la definición precisa del estado futuro de un bosque concreto. Aunque es necesaria una evaluación caso por caso, en principio hay algunos tipos de bosque que serán más sensibles a los efectos del cambio en el clima. Por una parte, aquellos que hoy en día se encuentran ya en situaciones no óptimas o desfavorables, como aquellos que están en el límite de su área de distribución (por ejemplo, los hayedos situados en su límite meridional) o sometidos a

condiciones de estrés ambiental o de degradación. Además, los bosques jóvenes como los regenerados tras un incendio, los que han colonizado recientemente zonas de cultivo, los montes bajos para extracción de leñas, o muchas repoblaciones en las que no se han realizado tratamientos intermedios, pueden ser sensibles a sequías, plagas o incendios. A estos podemos añadir los bosques relictos, los muy fragmentados o de tamaño muy pequeño, y los bosques ligados a la presencia de agua (bosques de ribera), o los situados en cuencas afectadas por reducción drástica del recurso hídrico (EUROPARC España, 2018) o aquellos con especies raras o amenazadas (Laguna y Ferrer, 2016).

Otros tipos de bosque, más adaptados a condiciones más térmicas y xéricas - como los encinares o los bosques de pino carrasco - pueden verse favorecidos en algunas situaciones, a costa de los más vulnerables, aunque en las situaciones más extremas pueden llegar a ser sustituidos por formaciones de matorral. Mayores temperaturas, menor precipitación y una mayor frecuencia de perturbaciones pueden acelerar la desaparición de determinadas especies, especialmente aquellas que se encuentran al límite de su área de distribución, y la colonización por otras mejor adaptadas, que den lugar a nuevos ecosistemas (Thom et al. 2017, Batllori et al. 2020, Falk et al. 2022).

2. PAPEL DE LOS BOSQUES MADUROS EN LA MITIGACIÓN DEL CAMBIO CLIMÁTICO

Mitigación (del cambio climático): Intervención humana encaminada a reducir las emisiones de gases de efecto invernadero o reducir sus niveles en la atmósfera (IPCC, 2022)

Un **bosque maduro** es aquel que después de una persistencia muy alta en el tiempo debido a la ausencia de perturbaciones de alta intensidad, contiene un mosaico con todas las fases del ciclo silvogenético, desde las de inicio a las etapas finales de senescencia, producidas por la dinámica perturbaciones de baja intensidad. Debe tener una extensión grande, suficiente para contener un mosaico de rodales en diferentes fases de la sucesión. Un **rodal maduro** es un sector del bosque con baja huella humana en el que la sucesión ecológica ha avanzado hasta las etapas finales de madurez, caracterizada por estructuras como madera muerta en pie y en el suelo, alta heterogeneidad, y una elevada y característica biodiversidad (EUROPARC-España 2020).

Dentro de las estrategias de mitigación del cambio climático, se otorga a los bosques un papel esencial: se calcula que los bosques del mundo secuestran mediante la fotosíntesis un tercio de las emisiones de carbono a nivel global, por lo que muchas medidas de mitigación se dirigen a aumentar la superficie de bosque, o a optimizar su tasa de captura de carbono mediante la silvicultura.

Este interés por utilizar los bosques como herramienta de mitigación, ha despertado también el interés por asegurar la conservación de los demás valores y servicios de los ecosistemas forestales, y muy en especial los escasos y valiosos relictos de bosque maduro y la biodiversidad que albergan.

Los bosques maduros del mundo cumplen un importante papel como **almacenes** de carbono a largo plazo ya que acumulan una importante cantidad de biomasa (Burrascano et al. 2013, Gunn et al. 2014, McGarvey et al. 2015). Esto es debido, por una parte, al largo tiempo de permanencia del carbono en los árboles - muy longevos - y por otra, a la alta densidad de pies de gran tamaño, que almacenan gran cantidad de carbono (Lutz et al. 2012, 2018).

Aunque este papel como almacenes de carbono es ampliamente aceptado, el papel de los bosques maduros como **sumideros** (es decir la capacidad de mantener altas tasas de captura de carbono) es objeto de debate en el ámbito

científico. La teoría ecológica clásica (Odum, 1969, Whitaker et al. 1974, Bormann y Likens 1979) establece que a medida que un bosque envejece la tasa de producción primaria neta (diferencia entre la fotosíntesis y la respiración autótrófica) se incrementa hasta llegar a un máximo después de un tiempo, que varía desde algunas décadas hasta algo más de 100 años

Esta teoría, ampliamente aceptada durante décadas, sería de aplicación en bosques regulares: la limitación en la producción primaria neta se explica porque al envejecer el árbol aumenta la demanda metabólica (hay más tejidos no fotosintéticos que respiran), y porque a medida que se acerca a su altura máxima empieza a tener limitaciones hidráulicas. Por lo tanto, si todos los árboles son de la misma edad, al llegar a viejos la producción primaria neta a escala de rodal se reduce. Además, el mayor aporte de materia orgánica (muchos árboles muertos de forma simultánea) incrementaría la respiración heterotrófica, por la actividad de los organismos descomponedores.

Sin embargo, los bosques maduros distan mucho de ser regulares, lo que ha llevado a reconsiderar específicamente su papel como sumideros de carbono. En general se encuentra una tendencia a la acumulación de biomasa en el bosque durante al menos los primeros 200 años (Keeton et al. 2007, 2011; Gough et al. 2016), aunque la intensidad puede depender de diversos factores como el tipo de hábitat forestal, la productividad, o el historial de perturbaciones (Eisen y Plotkin 2015).

Evidencias recientes muestran que los bosques maduros (de más de 200 años) siguen manteniendo la capacidad de sumidero de carbono durante toda su vida (p.e., Harmon et al. 1990, Davis 1996, Keeton et al. 2007). Un metaanálisis con 517 parcelas de bosques templados (70%) y boreales (30%) de todo el mundo demostró que los bosques maduros mantienen su capacidad de captación de carbono (Luyssaert et al. 2008). La explicación puede encontrarse en la característica **estructura heterogénea** de los bosques maduros: la dinámica de pequeñas perturbaciones y la alternancia de claros que éstas generan, hace que estos bosques sean multiestratificados, tanto en la distribución de las raíces como de las hojas, de forma que el sistema es mucho más eficiente. La existencia de varios estratos, con regenerado y árboles codominantes que se mantienen a la espera durante décadas, permite colonizar los claros, recuperando sus funciones fisiológicas y su capacidad de crecimiento, de forma muy rápida (Stephenson et al. 2014).

La **madera muerta** de grandes dimensiones – otra característica de los bosques maduros - libera carbono al descomponerse, si bien de forma muy lenta en el caso de los bosques templados y boreales: la tasa de acumulación de madera muerta supera durante largos periodos de tiempo la pérdida por descomposición, manteniendo en su conjunto un balance positivo (Harmon, 2009). La tasa de descomposición juega un papel determinante en este balance entre entrada y salidas (Harmon 2009), que va a depender

fundamentalmente del tipo de hongos descomponedores, el tiempo de colonización (los descomponedores pueden tardar décadas en colonizar la madera dependiendo de su tamaño, tipo de madera o de si es duramen o albura), la temperatura (Yatskov et al. 2003) y la humedad (tasas bajas de descomposición cuando la humedad es baja, o muy alta y óptima en los niveles intermedios) (Griffin 1977).

Los **suelos** de los bosques maduros se han considerado neutrales desde el punto de vista de la acumulación de carbono, porque en teoría con el tiempo se llegaría una situación de equilibrio entre las entradas y las salidas por la respiración de los organismos descomponedores (Odum 1969). Hay pocos trabajos publicados en cuanto a la capacidad del suelo de bosques maduros para acumular carbono de forma sostenida a lo largo del tiempo, pero Zhou et al. (2006) demuestran en un estudio de seguimiento a largo plazo en bosques de más de 400 años, que la concentración de carbono en los 20 primeros centímetros de suelo aumenta después de 25 años.

En todo caso, la gran mayoría de estudios disponibles están basados en bosques boreales y templados europeos y norteamericanos, siendo necesario profundizar en las particularidades de los bosques del ámbito mediterráneo.

3. CAPACIDAD DE ADAPTACIÓN DE LOS BOSQUES MADUROS AL CAMBIO CLIMÁTICO

Adaptación: Proceso de ajuste al clima actual o esperado y a sus efectos. En sistemas humanos, la adaptación persigue moderar o evitar los daños derivados del cambio climático o aprovechar sus oportunidades (IPCC, 2014)

3.1. Madurez forestal y adaptación

El cambio en las condiciones climáticas hace inevitable que los bosques vayan a cambiar a medio plazo. Pero es vital que este proceso de cambio no se produzca de forma catastrófica (por ejemplo, mediante grandes incendios o avance de la desertización), sino que el cambio en la composición de especies del bosque ocurra manteniendo la mayor parte posible de los servicios que estos ecosistemas nos prestan. Para ello será imprescindible una gestión forestal orientada a mejorar la capacidad de respuesta de los bosques al nuevo clima, acompañando a los bosques en el proceso de cambio (Lloret, 2022).

En el proceso de mejora de la capacidad de adaptación de los bosques, los rodales maduros pueden ser muy relevantes, al mostrarnos las estructuras propias de etapas avanzadas de la sucesión ecológica, que han sobrevivido a diferentes condiciones climáticas y a perturbaciones diversas. Las etapas maduras y senescentes del bosque pueden caracterizarse por algunos atributos estructurales, que fueron explorados en el proyecto LIFE RedBosques (ver Cuadro 1).

Cuadro 1. Atributos de la madurez forestal (EUROPARC España, 2020)

Los principales atributos relacionados con el proceso sucesional de maduración y senescencia que pueden ser medidos en campo son:

- **Composición de especies del dosel:** la regeneración por pequeñas perturbaciones da lugar a una estructura de masa irregular, regeneración de especies tolerantes a la sombra, y presencia de varias especies en el dosel. Los rodales maduros típicamente presentan más de una especie arbórea en el dosel.
- **Presencia de árboles excepcionales:** existencia de pies de especies correspondientes a estados sucesionales avanzados, con una edad cercana al límite impuesto por su longevidad, y una edad media del rodal del orden de la mitad de dicha longevidad. Esta avanzada edad se manifiesta en la existencia de un elevado número de pies de grandes diámetros.
- **Complejidad horizontal:** son esperables rodales heterogéneos, con diversidad de diámetros y clases de edad en el dosel. La estima del diámetro normal y el cálculo del

área basimétrica permiten cuantificar y comparar con rodales manejados. Característicamente, en los rodales maduros la mayor parte del área basimétrica se concentrará en los pies gruesos.

- **Estratos verticales:** el proceso sucesional conduce a una ocupación total del espacio en la vertical, de modo que en los rodales maduros y senescentes hay estructuras fotosintéticas (follaje) desde el suelo hasta la parte superior del dosel. Se distinguen varios estratos verticales, o bien una estructura irregular pura, con pies de todas las alturas
- **Madera muerta:** los rodales maduros presentan grandes cantidades de madera muerta de grandes dimensiones, tanto en pie como en el suelo, en diversos estados de descomposición.
- **Aperturas en el dosel:** los bosques maduros no son homogéneos; muy al contrario, presentan frecuentes aperturas en el dosel debidas a la caída de árboles viejos. Un rodal maduro debería ser lo suficientemente extenso y variado como para contener «gaps» o aperturas (fracción de cabida libre). Además, debe verificarse en estos claros el proceso de regeneración de las especies del dosel, con la presencia no solo de plántulas, sino de regenerado en varios estados de desarrollo.
- **Microhábitats:** los árboles gruesos y viejos son más propensos a presentar irregularidades y cavidades debidas a ataques de hongos, heridas, etc. Estas irregularidades constituyen microhábitats de gran variedad (cavidades, descortezamientos, fendas) que alojan a una elevada biodiversidad muy especializada

3.2. ¿Qué es la resiliencia?

El principal mecanismo para la adaptación de los bosques es la resiliencia. La resiliencia de un ecosistema se refiere a su capacidad para mantener o recuperar las características esenciales de su composición específica, estructura y función en presencia de perturbaciones o cambios ambientales (Scheffer et al. 2001, Folke et al. 2004, Lloret et al. 2011; Halofsky et al. 2014; Waltz et al. 2014, Laughlin et al. 2017).

La resiliencia puede descomponerse en (Falk et al. 2022)

- ✓ La **persistencia:** la capacidad de los individuos para tolerar la exposición al estrés ambiental (perturbación) o biótico (interacciones competitivas). Como expresión directa de las especies y su adaptación a la variación y el estrés ambientales, la persistencia se manifiesta más directamente en la supervivencia, crecimiento y reproducción continuos de los individuos establecidos.
- ✓ La **recuperación:** el establecimiento de nuevos individuos tras una perturbación, a partir de semillas o rebrote. Cuando la recuperación no logra restablecer la comunidad anterior a la perturbación, el ecosistema se ensamblará en un nuevo estado.

La reorganización será más o menos profunda en función de la magnitud del efecto de la perturbación, puede ser desde cambios en la dominancia de determinadas especies en una comunidad (García-Valdés et al. 2021), reemplazos de especies individuales dentro de una comunidad, cambio de unas especies por otras hasta el cambio de la dominancia de plantas de diferentes tipos funcionales (Batllori et al. 2020) (p. ej., transición de bosque a matorrales o pastos).

Entre los atributos ligados a la madurez forestal, algunos pueden considerarse relacionados con una mayor capacidad de adaptación al cambio climático al mejorar su resiliencia, entre ellos:

- . una estructura compleja, tanto en estratos verticales como en horizontal, con alternancia de claros y zonas de vegetación densa, y de diferentes edades
- . la mayor diversidad de especies, con funciones diferentes y complementarias entre sí
- . mayor densidad de árboles viejos, con grandes troncos
- . la existencia de claros y discontinuidades en el dosel generadas por una dinámica de pequeñas perturbaciones

A continuación, se revisa la evidencia científica disponible al respecto.

3.3. Complejidad para la adaptación

La alta complejidad característica de los rodales maduros es uno de los atributos relacionados con una mayor capacidad de adaptación al cambio climático, por el hecho que se traduce en una mayor resiliencia frente a las perturbaciones (Pretzsch et al. 2018, Gustafsson et al. 2019).

La coexistencia de rodales de diferentes edades o estructuras, característica de los bosques maduros, junto con la mayor biodiversidad de especies arbóreas que alberga pueden ser factores decisivos en cuanto a capacidad de resiliencia y de adaptación al cambio climático (Messier et al. 2013; Seidl et al. 2016; Timpane-Padgham et al. 2017).

Más directamente en relación con los bosques maduros –cuya propiedad común es su complejidad debida a la heterogeneidad y diversidad de estructuras– es que son capaces de adaptarse a perturbaciones diversas e inesperadas porque pueden transitar entre una variedad de estados mucho mayor que los bosques gestionados (Puettmann et al. 2009, Jandl et al. 2019).

3.4. Diversidad de especies y resiliencia

La diversidad se relaciona en la teoría ecológica con una mayor estabilidad de los ecosistemas, a través de una mayor eficiencia en el uso de los recursos (Hector et al 1999; Tilman et al, 2001), una mayor diversidad de las relaciones interespecíficas y redes tróficas complejas (Fornoff et al. 2019), y redes simbióticas y mutualistas complejas (Simard et al., 1997).

La mayor diversidad de especies es una de las características de los bosques maduros que se relaciona con una mayor capacidad de adaptación a condiciones cambiantes: mayor diversidad de especies proporciona más oportunidades de estar preparado para nuevas condiciones (Loreau, 2003) y se ha demostrado que los bosques con más especies resisten mejor la sequía que los monoespecíficos (Lloret et al 2007, Sousa-Silva et al 2018). Así, si un bosque maduro alberga entre su alta diversidad de especies alguna especialmente adaptada a condiciones de mayor temperatura o sequía, se verá incrementada su capacidad de respuesta (Bauhus et al. 2017, Gustafsson et al. 2019) y consecuentemente la resistencia a los efectos derivados del debilitamiento que produce la sequía, como la expansión de plagas y patógenos (Gross et al. 2014).

Bauhus et al. (2017) revisan las evidencias de los efectos de la diversidad de árboles en la resiliencia de los bosques en relación con una serie de factores de estrés y perturbaciones abióticas (sequía, viento, fuego) y bióticas (insectos herbívoros, patógenos). Los resultados muestran que, en la mayoría de los casos, la diversidad de especies de árboles diluye el impacto de los factores mencionados; debido a la diferente susceptibilidad de cada especie a las diferentes perturbaciones se evita una pérdida total del sistema. De esta forma la estructura del bosque y el funcionamiento del ecosistema persisten hasta cierto punto y, por lo tanto, se facilita la recuperación posterior a la perturbación.

Además de la diversidad de especies, la **diversidad genética** dentro de las poblaciones de cada especie es determinante. Una elevada diversidad genética proporciona más oportunidades de que algunos individuos sobrevivan a condiciones climáticas modificadas, y por el contrario, las poblaciones muy endogámicas son más vulnerables, también a la expansión de perturbaciones como por ejemplo las plagas (Lloret, 2022; Lloret y García, 2016; Jump et al. 2008).

3.4.1. ¿La diversidad per se mejora la resiliencia de los bosques?

A pesar de la importancia que se concede a la diversidad como factor de adaptación, es preciso subrayar que la diversidad por sí misma no conduce necesariamente a un aumento de la resiliencia de la comunidad (Bauhus et al. 2017), que las mezclas no proporcionan universalmente una resiliencia a las perturbaciones mayor que los bosques monoespecíficos. No es simplemente

más diversidad lo que se requiere, sino que la identidad de las especies parece ser más importante que la diversidad de especies (Forrester et al. 2016; Metz et al. 2015; Bauhus et al. 2017) y además de los componentes del ecosistema (las especies), deben mantenerse los procesos y relaciones entre ellas, para que funcionalmente el ecosistema sea más resiliente (Messier et al. 2019).

La riqueza de especies no proporciona información sobre la diversidad de funciones biológicas y servicios ecológicos proporcionados por las especies presentes, ni sobre qué nichos ecológicos están ocupados y cuáles no. Un enfoque distinto defiende el uso de **rasgos funcionales** de las especies (Violle et al. 2007) para caracterizar mejor la diversidad de los ecosistemas. Los rasgos funcionales se pueden definir como cualquier característica biológica asociada a la especie que pueda medirse fácilmente y que influye en la capacidad de un árbol en términos de crecimiento, supervivencia o reproducción (Violle et al. 2007, Pretzsch et al. 2013). Para los árboles, los rasgos funcionales específicos para adaptarse al cambio climático y hacer frente a las perturbaciones (sequía, fuego, viento, etc.) incluyen: la altura del árbol, la estructura y densidad de la madera, el área foliar específica, la capacidad de rebrote, la profundidad de enraizamiento, la resistencia al embolismo, etc. (Aubin et al. 2016).

En relación con la resiliencia puede ser especialmente determinante que se combinen especies con rasgos funcionales distintos (Bauhus et al. 2017). Aquellas comunidades que mezclen la mayor diversidad de rasgos funcionales tendrán mayor capacidad para adaptarse a factores de estrés conocidos, lo que se conoce como diversidad funcional (o de respuesta). Si la comunidad además tiene una mayor **redundancia** de rasgos tendrá mayor capacidad para adaptarse a factores de estrés aún desconocidos, lo que se conoce como redundancia funcional (Messier et al. 2019). En este caso existe una mayor capacidad de adaptación en tanto que tiene mayor facilidad para transitar hacia otra comunidad mejor adaptada (Yachi y Loreau 1999; Laughlin et al. 2017, Messier et al. 2019).

En resumen, un bosque resiliente debe estar compuesto de especies arbóreas con diversos rasgos funcionales que puedan resistir o adaptarse al espectro de estrés más amplio posible, pero, además, para completar esta capacidad varias especies tienen que compartir los mismos rasgos funcionales para poder mantener la misma diversidad de rasgos en caso de que alguna de las especies se pierda (Messier et al 2019).

Por lo tanto, ante la necesidad de tener en el futuro ecosistemas forestales con mayor resiliencia a la sequía (Pretzsch et al. 2014), será crucial una composición de especies con un comportamiento complementario en relación a la sequía y al consumo de agua (p. ej. raíces a distintas profundidades) en lugar de simplemente aumentar la diversidad de especies (Forrester, 2014; Forrester et al., 2016).

3.5. Tamaño de los árboles y vulnerabilidad al cambio climático

Los bosques maduros generalmente se caracterizan por una mayor altura dominante y por una mayor densidad de árboles de gran tamaño. Sin embargo, la relación de estas características con la vulnerabilidad al cambio climático no es unívoca.

Por una parte, la presencia de grandes troncos se relaciona con una elevada biodiversidad. En especial en el caso de los invertebrados, esta a su vez puede redundar en una mayor estabilidad, al existir un mejor control de las poblaciones que pueden dar lugar a plagas (EUROPARC-España, 2020).

Por otra parte, la vulnerabilidad a la sequía y al calor está relacionada con el tamaño del árbol a través de la Ley de Darcy, un principio central de la fisiología de las plantas vasculares. Según dicha ley, los árboles más altos, con regulación estomática isohídrica (control del cierre estomático cuando el potencial hídrico del suelo baja o cuando la demanda evaporativa de la atmósfera aumenta) y área foliar alta tienen más probabilidades de morir a causa del estrés por sequía en el futuro. La aplicación de la ley de Darcy implica por tanto que los árboles más altos son los más vulnerables a la sequía, y en consecuencia cabría esperar que los bosques de hoy serán reemplazados por bosques con árboles más bajos, que soportarán mejor las condiciones más xéricas (McDowell y Allen, 2015).

La mayoría de las coníferas se ven especialmente afectadas durante las sequías extremas debido a su comportamiento isohídrico, su capacidad limitada para reducir rápidamente el área foliar y, en general, su mayor altura con respecto a las angiospermas.

Además, las especies de crecimiento mayoritariamente monopódico (como las coníferas), sin capacidad de rebrote o de recuperación de la dominancia apical son más sensibles a la sequía (García de la Serrana et al. 2015). En el caso de las angiospermas, la capacidad de rebrotar epicórmicamente permite que la mortalidad por sequía puede afectar solo a parte de la copa, rebrotando de nuevo desde partes más bajas, lo que resulta en una menor altura. Esta reducción de la altura se puede considerar una adaptación a la sequía (aunque en ocasiones la competencia con los vecinos puede reducir las probabilidades de supervivencia al impedir alcanzar el dosel superior).

Finalmente, los rodales de mayor altura dominante pueden ser vulnerables a algunos tipos de perturbaciones como los vendavales, por caída de los árboles más altos, que son menos estables (Gardiner et al. 2016).

Sin embargo, es importante resaltar que la altura del árbol no está necesariamente ligada a su edad sino más bien a las condiciones en las que se ha desarrollado. En un estudio reciente llevado a cabo por Piovesan et al. (2019) en hayedos maduros de los Apeninos concluyen que el crecimiento lento,

debido a condiciones de baja calidad del sitio, se traduce en alturas reducidas y vasos conductores más estrechos. Estas propiedades confieren a estos árboles viejos una mayor resistencia a la embolia, que los hace menos vulnerables tanto a las heladas como a la sequía.

3.6. Heterogeneidad espacial y vulnerabilidad a perturbaciones

La estructura espacialmente heterogénea, característica de los bosques maduros, es el resultado del régimen de perturbaciones - su escala temporal y espacial. Dependiendo de su severidad, frecuencia y distribución espacial, las perturbaciones pueden promover o impedir la madurez del bosque (Figura 1; Wirth et al. 2009).

Por lo tanto, el potencial para el desarrollo de bosques maduros depende básicamente de dos factores: el tiempo que tarda un bosque en llegar a las etapas maduras, y la frecuencia con la que las grandes perturbaciones (incendios, olas de calor, avalanchas...) interrumpen esta sucesión. Obviamente, cuanto mayor sea el tiempo que tarde en alcanzar las etapas maduras - lo cual a su vez depende de la tasa de crecimiento y de la longevidad de las especies - y mayor sea la frecuencia de perturbaciones, menor será la probabilidad de alcanzar la madurez.

Por supuesto, perturbaciones de gran intensidad o magnitud - como un gran incendio - pueden destruir completa o parcialmente el bosque, reiniciando la sucesión o incluso impidiendo que llegue a la madurez. Pero las perturbaciones de baja intensidad y frecuentes - como pequeños incendios, vientos o plagas - que se suceden a lo largo de la vida del bosque generan una alternancia de claros y zonas de diferente densidad, que incrementan mucho la heterogeneidad espacial.

Esta heterogeneidad espacial se relaciona con una menor vulnerabilidad a algunos riesgos derivados del clima al menos de dos maneras. Por una parte incrementan la diversidad de especies, que ya se ha visto que a su vez se relaciona con una mayor capacidad de adaptación. Por otra, a escala de paisaje da lugar a mosaicos discontinuos, heterogéneos, que son menos susceptibles a la propagación de las grandes perturbaciones que se esperan en los nuevos escenarios climáticos, en especial los grandes incendios o las plagas.

Si aumenta la frecuencia de las perturbaciones, reduciendo el intervalo de tiempo disponible para el desarrollo de las estructuras propias del bosque maduro, la vulnerabilidad de estos se verá incrementada (Seidl et al. 2014, Thom y Seidl 2016).

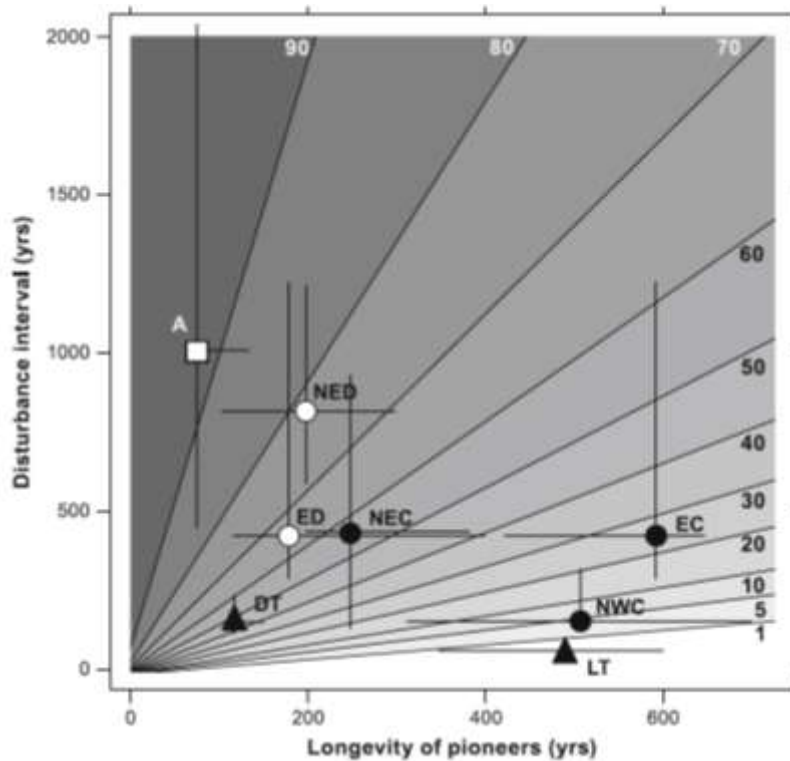


Figura 1. Porcentaje estimado de bosques primarios en condiciones casi naturales (contornos sombreados) para distintas regiones forestales en función de sus regímenes característicos de perturbación que reemplazan a los rodales (eje y) y la longevidad de las especies pioneras típicas (eje x) como una medida del tiempo requerido para alcanzar la madurez. Las regiones forestales son: A Amazonia, NWC bosques de coníferas del oeste de América del Norte, NED bosque caducifolio del este de América del Norte, NEC bosque de coníferas del este de América del Norte, ED bosque caducifolio europeo, EC bosque de coníferas europeo, DT bosques boreales de taiga oscura dominados por abetos, LT bosques de taiga ligera boreal dominados por *Pinus banksiana*. El color de los símbolos indica si las últimas etapas de sucesión están dominadas por especies de árboles de hoja ancha (blanco) o coníferas (negro). La forma de los símbolos indica el bioma: cuadrados tropicales, círculos templados, triángulos boreales. Barras de error percentiles 20% y 80% de los datos de la literatura.

3.7. Factores extrínsecos atenuantes de la vulnerabilidad

Algunas características del medio físico pueden modular la respuesta de los bosques al cambio climático, mejorando o reduciendo su capacidad de adaptación.

Si estas características son favorables, un determinado lugar puede comportarse como un **refugio climático**, es decir, con rasgos fisiográficos que contribuyen a desacoplar el clima local de las tendencias regionales, y a reducir el impacto del cambio climático.

La **topografía** puede ser un factor determinante para reducir a escala local la vulnerabilidad al cambio climático, o que puede facilitar una más rápida recuperación tras una perturbación.

Las características **edáficas** (profundidad, mayor retención de agua, cantidad de materia orgánica), tienen también gran importancia a escala local (Hampe & Jump 2011).

La presencia de **cuerpos de agua**, ríos o arroyos pueden ser importantes termoreguladores cuyo efecto puede alcanzar desde cientos de metros a unos pocos kilómetros.

Relieves pronunciados o fondos de valle, son lugares probables para la existencia de refugios de larga duración, en los que se pueden generar condiciones climáticas distintas al régimen climático general.

Finalmente, la vegetación con un elevado de grado de recubrimiento y su distribución vertical puede contribuir significativamente a reducir la temperatura la amplitud térmica y mantener humedades relativas superiores a zonas abiertas adyacentes (Mejías et al. 2007, Suggitt et al. 2010).

BORRADOR

4. REFERENCIAS

- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni 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.
- Allen, C. D., Breshears, D. D., & McDowell, N. G. 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6, art129– art155.
- Allen, C.D., Breshears, D.D., 1998. Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95, 14839– 14842.
- Angert, A.L., Crozier, L.G., Rissler, L.J., Gilman, S.E., Tewksbury, J.J., and Chunco, A.J. 2011. Do species' traits predict recent shifts at expanding range edges? *Ecol. Lett.* 14(7): 677–689. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01620.x. PMID: 21535340.
- Aubin I., Munson A.D., Cardou F., Burton PJ, Isabel N, Pedlar JH, Paquette A, Taylor AR, Delagrangé S, Kebli H, Messier C, Shipley B, Valladares F, Kattge J, Boisvert-Marsh L, McKenney D. 2016. Traits to stay, traits to move: a review of functional traits to assess sensitivity and adaptive capacity of temperate and boreal trees to climate change. *Environ Rev* 24(2):164–186.
- Batllori, E., Lloret, F., Aakala, T., Anderegg, W. R. L., Aynekulu, E., Bendixsen, D. P., Bentouati, A., Bigler, C., Burk, C. J., Camarero, J. J., Colangelo, M., Coop, J. D., Fensham, R., Floyd, M. L., Galiano, L., Ganey, J. L., Gonzalez, P., Jacobsen, A. L., Kane, J. M., ... Zeeman, B. 2020. Forest and woodland replacement patterns following drought-related mortality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(47), 29720–29729. <https://doi.org/10.1073/pnas.2002314117>
- Bauhus J, Forrester DI, Gardiner B, Jactel H, Vallejo R, Pretzsch H. 2017. Ecological stability of mixed-species forests. In: Pretzsch H, Forrester DI, Bauhus J (eds) *Mixed-species forests - ecology and management*. Springer Verlag Germany, Heidelberg, pp 337–382.
- Beckage, B., B. Osborne, D. G. Gavin, C. Pucko, T. Siccama, and T. Perkins. 2008. A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 4197–4202.
- Bennett AF. 1998. Linkages in the landscape: The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. UICN Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 254 pp.
- Bennett, A. C., McDowell, N. G., Allen, C. D., & Anderson-Teixeira, K. J. 2015. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nature Plants*, 1, 15139.
- Breda, N. et al. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. – *Ann. For. Sci.* 63: 625 – 644.
- Colangelo, M., Camarero, J. J., Gazol, A., Piovesan, G., Borghetti, M., Baliva, M., Gentilesca, T., Rita, A., Schettino, A., & Ripullone, F. 2021. Mediterranean old-growth forests exhibit resistance to climate warming. *Science of the Total Environment*, 801, 149684. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149684>.
- Danescu, A., U. Kohnle, J. Bauhus, J. Sohn, and A.T. Albrecht. 2018. Stability of tree increment in relation to episodic drought in uneven-structured, mixed stands in southwestern Germany. *Forest Ecology and Management* 415–416: 148–159. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.030>
- Di Filippo, A., F. Biondi, M. Maugeri, B. Schirone, and G. Piovesan. 2012. Bioclimate and growth history affect beech life-span in the Italian Alps and Apennines. *Global Change Biology* 18:960–972.
- Dobbertin M, Wermelinger B, Bigler C et al. 2007. Linking increasing drought stress to Scots Pine mortality and bark beetle infestations. *The Scientific World Journal*, 7 (S1), 231–239.
- EUROPARC-España. 2018. Manual 13. Las áreas protegidas en el contexto del cambio global: incorporación de la adaptación al cambio climático en la planificación y gestión. Segunda edición, revisada y ampliada Ed. Fundación Interuniversitaria Fernando González Bernáldez para los espacios naturales. Madrid. 168 pp.
- EUROPARC-España. 2020 Manual 14. Bosques maduros mediterráneos: características y criterios de gestión en áreas protegidas. Ed. Fundación Fernando González Bernáldez, Madrid
- Evaluación de los Ecosistemas del Milenio de España. 2011. La Evaluación de los Ecosistemas del Milenio de España. Síntesis de resultados. Fundación Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, Madrid.
- Fajardo, A., E. J. McIntire, and M. Olson. 2019. When short stature is an asset in trees. *Trends in Ecology and Evolution* 34:193–199.
- Falk, D. A., van Mantgem, P. J., Keeley, J. E., Gregg, R. M., Guiterman, C. H., Tepley, A. J., JN Young, D., & Marshall, L. A. 2022. Mechanisms of forest resilience. *Forest Ecology and Management*, 512(March). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120129>

- Foden, W.B., Butchart, S.H.M., Stuart, S.N., Vié, J.-C., Akçakaya, H.R., Angulo, A., DeVantier, L.M., Gutsche, A., Turak, E., Cao, L., et al. 2013. Identifying the world's most climate change vulnerable species: a systematic trait-based assessment of all birds, amphibians and corals. *PLoS ONE*, 8(6): e65427. doi: 10.1371/journal.pone.0065427. PMID:23950785.
- Folke, C. et al. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 35: 557 – 581.
- Fornoff F, Klein A, Blüthgen N and Staab M 2019. Tree diversity increases robustness of multi-trophic interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*; 286 (898). <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2399>
- Forrester DI, Bonal D, Dawud S et al. 2016. Drought responses by individual tree species are not often correlated with tree species diversity in European forests. *J Appl Ecol* 53:1725-1734 doi:10.1111/1365-2664.12745
- Forrester DI. 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: from pattern to process. *For Ecol Manage* 312:282–292
- García de la Serrana, R., Vilagrosa, A., Alloza, J.A. 2015. Pine mortality in southeast Spain after an extreme dry and warm year: interactions among drought stress, carbohydrates and bark beetle attack. *Trees* 29: 1791-1804. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1261-9>
- García-Valdés, R., Vayreda, J., Retana, J., & Martínez-Vilalta, J. 2021. Low forest productivity associated with increasing drought-tolerant species is compensated by an increase in drought-tolerance richness. *Global Change Biology*, 27(10), 2113–2127. <https://doi.org/10.1111/gcb.15529>
- Gardiner, B., P. Berry, and B. Moulia. 2016. Review: Wind impacts on plant growth, mechanics and damage. *Plant Science* 245: 94–118.
- Greenwood DL, Weisberg PJ. 2008. Density-dependent tree mortality in pinyon-juni- per woodlands. *Forest Ecology and Management*, 255, 2129–2137
- Gross, A., O. Holdenrieder, M. Pautasso, V. Queloz, and T.N. Sieber. 2014. *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, the causal agent of European ash dieback. *Molecular Plant Pathology* 15: 5–21.
- Gustafsson, L., Bauhus, J., Asbeck, T., Augustynczyk, A. L. D., Basile, M., Frey, J., Gutzat, F., Hanewinkel, M., Helbach, J., Jonker, M., Knuff, A., Messier, C., Penner, J., Pyttel, P., Reif, A., Storch, F., Winiger, N., Winkel, G., Yousefpour, R., & Storch, I. 2019. Retention as an integrated biodiversity conservation approach for continuous-cover forestry in Europe. *Ambio*. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01190-1>
- Halofsky J.S., Halofsky J.E., Burcsu T., Hemstrom M.A. 2014. Dry forest resilience varies under simulated climate-management scenarios in a central Oregon, U.S.A. landscape. *Ecological Applications* 24:1908–1925
- Halpin, R.C. & C. Lorimer. 2016. Long-term trends in biomass and tree demography in northern hardwoods: An integrated field and simulation study. *Ecological Monographs* 86: 78–93.
- Hampe A. & Jump A.S. 2011. Climate Relicts: past, present and future. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 42, 313-333.
- Harmon, M. E., W. K. Ferrell, and J. F. Franklin. 1990. Effects on carbon storage of conversion of old-growth forests to young forests. *Science* 247: 699–702.
- Harmon, M.E. 2009. Woody Detritus Mass and its Contribution to Carbon Dynamics of Old-Growth Forests: the Temporal Context. In: Wirth Christian et al, ed. *Old-Growth Forests*. Berlin Heidelberg: Springer Verlag; Berlin. doi:10.1007/978.
- Hector A et al., 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286:1123-127.<DOI: 10.1126/science.286.5442.1123
- Herrero A & Zavala MA, editores (2015) *Los Bosques y la Biodiversidad frente al Cambio Climático: Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación en España*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.
- Heywood, V.H. 2011. An outline on the impacts of climate change on endangered species in the Mediterranean Region. *Naturalista Sicil.* 35(1): 107-119.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2012. *Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2018. *Global warming of 1.5°C*. Geneva, Switzerland: IPCC. <https://www.ipcc.ch/sr15>. Viewed 5 Oct 2020.
- IPCC, 2022: Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2022: Mitigation of Climate Change*. Contribution of Working Group III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [P.R. Shukla, J. Skea, R. Slade, A. Al Khourdajie, R. van Diemen, D. McCollum, M. Pathak, S. Some, P. Vyas, R. Fradera, M. Belkacemi, A. Hasija, G. Lisboa, S. Luz, J. Malley, (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA. doi: 10.1017/9781009157926.001.

- IPCC. (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2014. Climate Change 2013. In: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds Stocker TF, Qin D, Plattner G-K, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Iverson, L.R., Prasad, A.M., Matthews, S.N., and Peters, M.P. 2011. Lessons Learned While Integrating Habitat, Dispersal, Disturbance, and Life-History Traits into Species Habitat Models Under Climate Change. *Ecosystems*, 14(6): 1005– 1020. doi:10.1007/s10021-011-9456-4.
- Jandl, R., Spathelf, P., Bolte, A., Prescott, C. E., & Prescott, C. E. 2019. Forest adaptation to climate change — is non-management an option? 1–13.
- Jump AS et al. 2008. Simulated climate change provokes rapid genetic change in the Mediterranean shrub *Fumana thymifolia*. *Global Change Biology*, 14: 637-643. <DOI 10.1111/j.1365-2486.2007.01521.x>
- Jump AS, Matyas C, Peñuelas J. 2009. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 694–701.
- Keeton W.S. 2018. Source or Sink? Carbon Dynamics in Eastern Old-Growth Forests and Their Role in Climate Change Mitigation. In: PIAndrew M. Barton and William S. Keeton (Eds.), *Ecology and Recovery of Eastern Old-Growth Forests*, DOI 10.5822/978-1-61091-891-6_14
- Kelly AE, Goulden ML. 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 11823–11826.
- Koepke DF, Kolb TE, Adams HD. 2010. Variation in woody plant mortality and die-back from severe drought among soils, plant groups, and species within a north- ern Arizona ecotone. *Oecologia*, 173, 1079–1090
- Kreyling J, Wenigmann M, Beierkuhnlein C, Jentsch A. 2008. Effects of extreme weather events on plant productivity and tissue die-back are modified by commu- nity composition. *Ecosystems*, 11, 752–763.
- Kurz WA, Dymond CC, Stinson G et al. 2008. Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*, 452, 987–990
- Laguna, E., Ferrer-Gallego, P.P. 2016. Global environmental changes in a unique flora: Endangered plant communities in the Valencia region. *Mètode Science Studies Journal* 6: 36-45. <https://doi.org/10.7203/metode.6.4127>
- Laughlin DC, Strahan RT, Huffman DW, Sánchez Meador AJ. 2017. Using trait-based ecology to restore resilient ecosystems: historical conditions and the future of montane forests in western North America. *Restor Ecol* 25(S12): S135–S146
- Lefsky, M. A. 2010. A global forest canopy height map from the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer and the Geoscience Laser Altimeter System. *Geophysical Research Letters*, 37, L15401. <https://doi.org/10.1029/2010GL043622>
- Liu, F., Liu, H., Xu, C., Shi, L., Zhu, X., & Qi, Y. 2021. Old-growth forests show low canopy resilience to droughts at the southern edge of the taiga. February, 2392–2402. <https://doi.org/10.1111/gcb.15605>
- Lloret F et al. 2007. Woody plant richness and NDVI response to drought events in Catalanian (Eastern Spain) forests. *Ecology*, 88:2270-2279. <DOI: 10.1890/06-1195.1>
- Lloret F, Garcia C. 2016. Inbreeding and neighbouring vegetation drive drought-induced die-off within juniper populations. *Functional Ecology*, 10:1696-1701. <DOI: 10.1111/1365-2435.12655>
- Lloret F, Lobo A, Estevan H et al. 2007. Woody plant richness and NDVI response to drought events in Catalanian (Notheastern Spain) forests. *Ecology*, 88, 2270– 2279.
- Lloret, F. 2022. *La muerte de los bosques*. Arpa & Alfíl editores. Barcelona.
- Lloret, F. et al. 2004. Canopy recovery after drought dieback in holm-oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). – *Global Change Biol.* 10: 2092 – 2099.
- Lloret, F., Escudero, A., Iriondo, J. M., Martínez-Vilalta, J., & Valladares, F. 2012. Extreme climatic events and vegetation: The role of stabilizing processes. *Global Change Biology*, 18(3), 797–805. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02624.x>
- Lloret, F., Keeling, E. G., & Sala, A. 2011. Components of tree resilience: Effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 120(12), 1909–1920. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x>
- Loreau M. 2003. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91:3-17. <DOI 10.1034/j.1600-0706.2000.910101.x>
- Lutz J.A., Furniss T.J., Johnson D.J., Davies S.J. et al. 2018. Global importance of large-diameter trees. *Global Ecol. Biogeogr.* 27: 849-864.
- Lutz, J. A., Larson, A. J., Swanson, M. E., & Freund, J. A. 2012. Ecological importance of large-diameter trees in a temperate mixed-conifer forest. *PLoS One*, 7, e36131.

- MAGRAMA. 2015. Bosques y la biodiversidad frente al cambio climático: Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación en España. Informe de Evaluación (Issue May).
- Matthews, S.N., Iverson, L., Prasad, A.M., Peters, M., and Rodewald, P.G. 2011. Modifying climate change habitat models using tree species-specific assessments of model uncertainty and life history factors. *For. Ecol. Manage.* 262(8): 1460–1472. doi:10.1016/j.foreco.2011.06.047
- McDowell, N. G., & Allen, C. D. 2015. Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nature Climate Change*, 5(7), 669–672. <https://doi.org/10.1038/nclimate2641>
- McGarvey, J. C., J. R. Thompson, H. E. Epstein, and H. H. Shugart. 2015. Carbon storage in old-growth forests of the Mid-Atlantic: toward better understanding of the Eastern forest carbon sink. *Ecology* 96: 311–317.
- McMahon, S.M., Harrison, S.P., Armbruster, W.S., Bartlein, P.J., Beale, C.M., Edwards, M.E., Kattge, J., Midgley, G., Morin, X., and Prentice, I.C. 2011. Improving assessment and modelling of climate change impacts on global terrestrial biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 26(5): 249–259. doi:10.1016/j.tree.2011.02.012. PMID:21474198.
- Mejías JA, Arroyo J, Marañón T. 2007. Ecology and biogeography of plant communities associated with the post Plio-Pleistocene relict *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum* in southern Spain. *Journal of Biogeography* 34:456-472.
- Mencuccini, M. 2003. The ecological significance of long-distance water transport: Short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant, Cell & Environment*, 26, 163–182. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00991.x>
- Messier C, Puettmann KJ, Coates KD. 2013. Managing forests as complex adaptive systems: building resilience to the challenge of global change. Routledge, New York.
- Messier, C., Bauhus, J., Doyon, F., Maure, F., Sousa-Silva, R., Nolet, P., Mina, M., Aquilué, N., Fortin, M. J., & Puettmann, K. 2019. The functional complex network approach to foster forest resilience to global changes. *Forest Ecosystems*, 6(1). <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0166-2>
- Metz J, Annighöfer P, Schall P et al. 2015. Site adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. *Glob Chang Biol* 22:903–920
- Ollinger, S. V., J. D. Aber, P. B. Reich, and R. J. Freuder. 2002. Interactive effects of nitrogen deposition, tropospheric ozone, elevated CO₂, and land use history on the carbon dynamics of northern hardwood forests. *Global Change Biology* 8: 545–562.
- Piovesan, G., F. Biondi, M. Baliva, G. De Vivo, V. Marchiano, A. Schettino, and A. Di Filippo. 2019. Lessons from the wild: slow but increasing long-term growth allows for maximum longevity in European beech. *Ecology* 100(9): e02737. 10.1002/ecy.2737
- Prasad, A.M., Gardiner, J.D., Iverson, L.R., Matthews, S.N., and Peters, M. 2013. Exploring tree species colonization potentials using a spatially explicit simulation model: implications for four oaks under climate change. *Global Change Biol.* 19(7): 2196–2208. doi:10.1111/gcb.12204
- Pretzsch H., G. Schütze and P. Biber. 2018. Drought can favour the growth of small in relation to tall trees in mature stands of Norway spruce and European beech. *Forest Ecosystems* 5: 20.
- Pretzsch H., Rötzer T., Matyssek R. et al. 2014. Mixed Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.] stands under drought: from reaction pattern to mechanism. *Trees* 28:1305–1321.
- Pretzsch H., Schütze G., Uhl E. 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biol* 15:483–495
- Puettmann K.J., Coates K.D., Messier C. 2009. A critique of silviculture - managing for complexity. Island Press, Washington, D.C.
- Scheffer, M. et al. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. – *Nature* 413: 591 – 596.
- Seidl R, Spies TA, Peterson DL, Stephens SL, Hicke JA. 2016. Searching for resilience: addressing the impacts of changing disturbance regimes on forest ecosystem services. *J Appl Ecol* 53(1):120–129. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12511>
- Seidl R, Schelhaas W, Rammer P, Verkerk P. 2014. Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change* 4: 806–810.
- Simard S W, Perry D.A., Jones M.D., Myrold D.D., Durrall D.M. & Molina R. 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, 388; 579-582.
- Sousa-Silva R et al. 2018. Tree diversity mitigates defoliation after a drought-induced tipping point. *Global Change Biology*, 24:4304-4315. <DOI: 10.1111/gcb.14326>
- Suggitt, A. J., Gillingham, P. K., Hill, J. K., Huntley, B., Kunin, W. E., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos*, 120(1), 1–8. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18270.x>

- Thom, D. and R. Seidl. 2016. Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests. *Biological Reviews* 91: 760–781.
- Thom, D., W. Rammer, and R. Seidl. 2017. Disturbances catalyze the adaptation of forest ecosystems to changing climate conditions. *Global Change Biology* 23: 269–282.
- Tilman D et al. 200. Diversity and productivity in a long-term grass-land experiment. *Science*, 294:843-845. <DOI:10.1126/science.1060391>
- Timpane-Padgham BL, Beechie T, Klinger T. 2017. A systematic review of ecological attributes that confer resilience to climate change in environmental restoration. *PLoS One* 12(3):e0173812. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173812>
- Valiente-Banuet A, Aizen MA, Alcántara JM, Arroyo J, Cocucci A, Galetti M, García MB, García D, Gómez JM, Jordano P, Medel R, Navarro L, Obeso JR, Oviedo R, Ramírez N, Rey PJ, Traveset A, Verdú M, Zamora R. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Funct Ecol* 29(3):299–307. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356>
- 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.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- Waltz A.E., Stoddard M.T., Kalies E.L., Springer J.D., Huffman D.W., Meador A.S. 2014. Effectiveness of fuel reduction treatments: assessing metrics of forest resiliency and wildfire severity after the Wallow Fire, AZ. *Forest Ecology and Management* 334:43–52
- Whittaker, R. H., F. H. Bormann, G. E. Likens, and T. G. Siccama. 1974. The Hubbard Brook ecosystem study: forest biomass and production. *Ecological Monographs* 44: 233–252.
- Wirth C., Lichstein J.W. 2009. The Imprint of Species Turnover on Old-Growth Forest Carbon Balances – Insights From a Trait-Based Model of Forest Dynamics. In: Wirth Christian et al, ed. *Old-Growth Forests*. Berlin Heidelberg: Springer Verlag; 2009:11-33. doi:10.1007/978.
- Wirth C., Messier C., Bergeron Y., Frank D., Fankhänel A. 2009. Old growth forest definitions: a pragmatic view. Chapter 2 in old-growth forests. In: Wirth et al (eds) *Ecological studies*, vol 207. Springer, Berlin, pp 11–33
- Yachi S., Loreau M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proc Natl Acad Sci U S A* 96(4):1463–1468.