



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-016

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Respuesta de dos procedencias de encina a eventos de sequía: una aproximación dendroecológica

ANDIVIA, E.¹, NATALINI, F.², ALEJANO, R.², FERNÁNDEZ, M.² y VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.²

¹ Forest Ecology and Restoration group. Universidad de Alcalá.

² Departamento de Ciencias Agroforestales, Universidad de Huelva.

Resumen

Los programas de restauración forestal con encina llevados a cabo en la Península Ibérica han presentado de manera general una alta mortandad asociada al estrés hídrico. La diversificación genética de las repoblaciones forestales mediante el uso de ecotipos de ambientes más xéricos podría ser una estrategia de mitigación del efecto del cambio global sobre dichas plantaciones. Aunque diversos estudios sugieren que existen diferencias en la adaptación al estrés hídrico entre ecotipos de esta especie, no abundan estudios que evalúen a largo plazo si estas diferencias perduran o bien desaparecen fruto de la aclimatación y la alta plasticidad de esta especie. Mediante el análisis de los anillos de crecimiento de rodajas procedentes de dos ecotipos de encina, de climas contrastados, plantados en 2008 en una misma área, hemos analizado su crecimiento a lo largo del tiempo así como la respuesta de ambas regiones de procedencia, en términos de resiliencia, a la sequía ocurrida durante el 2012. Las plantas de la procedencia más árida mostraron una mayor tasa de crecimiento y menor mortalidad que la procedencia local. Sin embargo, no encontramos diferencias entre ecotipos en la respuesta interanual o en la resiliencia a la sequía de 2012. Nuestros resultados indican que la inclusión de material vegetal de procedencias más áridas en el diseño de programas de reforestación podría mejorar el desempeño en campo de plantas de encinas.

Palabras clave

Migración asistida, gestión adaptativa, repoblaciones, regiones de procedencias, cambio climático.

1. Introducción

La región mediterránea ha sido identificada como un área especialmente vulnerable a los impactos del cambio climático en los ecosistemas forestales. Las últimas proyecciones climáticas para el área mediterránea europea prevén un incremento de entre dos y cuatro grados centígrados de temperatura y una reducción de las precipitaciones en torno al 20-30% (IPCC 2014). Por otro lado, también se espera un aumento en la magnitud y frecuencias de las olas de calor y los eventos de sequía estivales (Field et al. 2012). Ante esta situación de cambio climático las especies forestales pueden responder mediante una combinación de procesos de aclimatación, adaptación o migración hacia áreas con condiciones climáticas más apropiadas (Bussotti et al. 2015). Sin embargo la rapidez a la cual estos cambios están ocurriendo supera la velocidad a la cual los procesos de adaptación y migración ocurren en la naturaleza (Lindner et al. 2014). De hecho, el impacto del cambio climático en los bosques mediterráneos es ya un fenómeno palpable. Por ejemplo, en los últimos años ha habido un aumento de fenómenos de decaimiento forestal asociado a eventos de sequía (Linares et al. 2009) mientras que los modelos de distribución de especies muestran una reducción del área potencial de distribución de las especies con un marcado carácter mediterráneo (Benito-Garzón et al. 2008). Por todo ello, los gestores forestales se encuentran ante una situación complicada al tener que tomar decisiones en el presente bajo una gran incertidumbre encaminadas a garantizar la futura provisión de servicios ecosistémicos por los bosques.

Un proceso clave en la respuesta de las especies vegetales al cambio climático es la plasticidad fenotípica (Bussotti et al. 2015). La respuesta ecofisiológica de distintas especies forestales a diversos factores abióticos de estrés no solo ha mostrado ser especie específica sino que muestra una gran variabilidad intra-específica (Andivia et al. 2012a,b; Gimeno et al. 2008; Gratani et al. 2003). La existencia de esta gran plasticidad fenotípica entre poblaciones de la misma especie es tal que su inclusión en los modelos de distribución de especies modifica considerablemente las predicciones de los mismos sobre el área potencial de distribución futura de las especies (Benito-Garzón et al. 2011). En la ciencia forestal, las regiones de procedencia se basan en la idea de que las poblaciones de una especie están adaptadas a las condiciones ambientales de la localidad o región donde se asientan (Alia et al. 2009). Tradicionalmente, los gestores forestales han llevado a cabo los proyectos de repoblación y restauración usando especies nativas y semillas locales. Sin embargo, las condiciones climáticas cambiantes pueden provocar un desajuste espacial entre las poblaciones locales y su óptimo climático lo que podría provocar un cambio en el paradigma por el cual los bosques del futuro deben plantarse a partir de material vegetal local del área donde se asienten (Aitken y Whitlock 2013). De hecho, diversos autores han propuesto la diversificación del material genético usado en las repoblaciones como una estrategia adecuada para garantizar la adaptación y resiliencia de los bosques a la nueva realidad climática (Aitken y Whitlock 2013; Benito-Garzón et al. 2013).

En la última década la gestión forestal se ha orientado a garantizar la adaptación de los bosques al cambio climático (Schwartz et al. 2012). La migración asistida de poblaciones (APM "Assisted Population Migration") es la translocación por parte del hombre de material genético vegetal a áreas donde se espera que las condiciones climáticas futuras sean similares a aquellas a las que esas poblaciones están adaptadas en la actualidad (Aitken y Whitlock 2013). El principal beneficio de esta práctica deriva del potencial de la misma para garantizar la productividad y la provisión de servicios ecosistémicos reduciendo a su vez la vulnerabilidad de los ecosistemas forestales al cambio climático. Sin embargo, la efectividad de la migración asistida está puesta en duda por parte de la comunidad científica internacional donde existe falta de consenso respecto al hecho de que poblaciones no locales puedan tener un desempeño en campo mayor que las poblaciones locales bajo las nuevas condiciones climáticas (Bucharova 2017). En este sentido los experimentos llevados a cabo en parcelas de campo con individuos de diferentes regiones de procedencia pueden ser de gran ayuda para comprobar la efectividad de técnicas de gestión forestal adaptativa como la migración asistida. Desafortunadamente, los experimentos de este tipo a largo plazo son escasos y requieren una evaluación continua de variables relacionadas con el desempeño de los distintos individuos. En este sentido, el análisis de los anillos de crecimiento y su relación con las condiciones climáticas de cada año puede proporcionar información muy útil para evaluar el efecto del clima sobre los individuos de distintos ecotipos. Además, la evaluación a partir de los anillos de crecimiento de la resiliencia y resistencia de los individuos a eventos de sequía característicos puede ser de gran ayuda para predecir la respuesta de los distintos ecotipos bajo distintos escenarios de cambio climático. En términos de crecimiento, la resiliencia es definida como la capacidad de recuperar las tasas de crecimiento previas a una perturbación mientras que la resistencia se define como el inverso de la reducción en crecimiento debido a dicha perturbación (Lloret et al. 2011). La realización de estudios que permitan arrojar luz sobre cuándo la integración de material vegetal de poblaciones más secas en proyectos de repoblación puede aumentar la resiliencia y resistencia de dichas plantaciones ante eventos climáticos futuros es de central importancia en el debate abierto sobre la idoneidad de este tipo de medidas en la región mediterránea.

Este estudio tiene como objetivo evaluar el crecimiento y la sensibilidad a la sequía de plantas de encina (*Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.)) de dos procedencias contrastadas en términos climáticos que han crecido en una misma área durante ocho años. La encina es una especie tardía de la sucesión y el roble perenne más utilizado en programas de repoblación forestal en el área mediterránea (Rodà et al. 1999). A pesar de su uso extendido, dichas repoblaciones han mostrado un éxito limitado el cuál se ha asociado a la vulnerabilidad de esta especie al estrés hídrico durante los primeros años de vida (Villar-Salvador et al. 2004). La encina ocupa una extensa área dentro de la cuenca mediterránea creciendo en hábitat heterogéneos en cuanto a las condiciones ambientales,

desde áreas cálidas y áridas a zonas secas y frías (Ruiz de la Torre 2006). Esto sugiere la presencia de adaptaciones locales y de una alta plasticidad fenotípica entre las poblaciones de esta especie (Bussotti et al. 2015). De hecho, distintos estudios sugieren un control genético sobre la respuesta de los individuos de esta especie ante situaciones de estrés abiótico (Andivia et al. 2012a,b; Gratani et al. 2003). En España existen un total de 28 regiones de procedencia para la encina (Alia et al. 2009). Estas regiones se definen como “unidades geográficas sometidas a condiciones ecológicas y climáticas uniformes donde las poblaciones de una determinada especie muestran características fenotípicas y genéticas similares” (RD 289/2003). Entender la contribución de las adaptaciones locales y la plasticidad fenotípica al desempeño en campo de especies forestales en respuesta a eventos extremos de sequía constituye un elemento clave para la correcta selección de material vegetal para futuros programas de restauración forestal.

2. Objetivos

El objetivo específico de este estudio es comparar la respuesta a eventos de sequía de plantas de encina de una región de procedencia árida y marginal con aquella de una población local. Para ello analizamos la respuesta al clima en términos de crecimiento a través del análisis de los anillos de crecimiento. Además evaluamos la resistencia y resiliencia de ambas procedencias a eventos climáticos extremos mediante el análisis de la disminución del crecimiento tras el evento de sequía más intenso sucedido en el área de estudio durante el periodo evaluado (Herrero y Zamora 2014; Lloret et al. 2011). Nuestra hipótesis es que las plantas de procedencia más árida mostrarán una reducción de crecimiento menor en años secos y por tanto una mayor resistencia y resiliencia ante eventos de sequía.

3. Metodología

3.1. Material vegetal y área de estudio

En el otoño de 2006 se recolectaron bellotas de encina de dos regiones españolas de procedencia distintas: Región Extremadureña (37°30'N, 7°19'W; altitud 188 m sobre el nivel del mar) y Sierras Béticas Orientales (37°55'N, 2°26'W; altitud 1125 m sobre el nivel del mar). Las bellotas se recogieron de 25 árboles seleccionados al azar en un área de aproximadamente 6 ha en cada una de las regiones. Dichos árboles estuvieron separados entre sí al menos 80 m. La región Extremadureña (de aquí en adelante procedencia local) es la población central de esta especie en España, albergando el 35.8 % de su área forestal, mientras que Sierras Béticas Orientales (de aquí en adelante procedencia árida) representa el 2.3 de la superficie forestal de encina en España (Alia et al. 2009). Ambas regiones se encuentran sobre cambisoles, ácidos en el caso de la local y básicos en la árida y muestran un periodo seco estival de al menos 3 meses (Tabla 1). La procedencia seca tiene un típico clima Mediterráneo continental con inviernos fríos y una menor precipitación que la procedencia local la cual presenta un clima Mediterráneo de influencia atlántica con inviernos suaves y veranos secos y cálidos (Tabla 1).

Tabla 1. Condiciones edafoclimáticas para cada una de las áreas donde fueron recolectadas las bellotas de la región de procedencia local y árida. Los datos climáticos provienen de las estaciones de La Puebla de Guzman (Huelva, procedencia local) y La Puebla de Don Fadrique (Granada, procedencia árida), ambas situadas a menos de 15 km del área del que fueron recolectadas las bellotas.

Procedencia	Local	Árida
Temperatura media (°C)	16.8	12.9
Temp. media máximas (°C)	22.9	20.3
Temp. media mínimas (°C)	11.4	5.8
Precipitación media (mm)	557.6	306.1
Periodo seco	3 meses	3 meses
Tipo de suelo	Cambisol dístrico	Cambisol cálcico

En febrero de 2007 las bellotas de las dos procedencias fueron pre-germinadas sobre perlita húmeda y situadas en una cámara de cultivo a 20°C. El peso medio de las bellotas no mostró diferencias significativas entre procedencias siendo de (media \pm desviación estándar) 3.89 ± 0.60 g para la procedencia local y de 4.28 ± 0.97 g para la procedencia árida. Un mes después, 440 bellotas germinadas y sanas (220 por procedencia) fueron plantadas aleatoriamente en 11 bandejas Plasnor® (cada una con 20 alveolos de 330 cm³) usando como sustrato turba Kekkilä® B0 cuyo pH fue previamente ajustado a 6.5 mediante el uso de 2 kg m⁻³ de Dolokal®). Las plantas crecieron en el vivero de la Escuela Politécnica Superior de la Universidad de Huelva (37°12'N, 6°55'W; altitud 23 m sobre el nivel del mar) bajo una malla que reducía la radiación en un 50%. Todas las bandejas fueron rotadas y movidas semanalmente para evitar posibles efectos microclimáticos. Las plantas fueron regadas según necesidad y usando agua del grifo. Se aplicó un régimen de fertilización constante en el que las dosis de N, P y K fueron similares a aquellas usadas en el cultivo comercial de plantas de encina (Villar-Salvador et al. 2013). Cada planta recibió una dosis semanal de 2.5 mg de N (0.2 mg en forma amoniacal y 2.3 en forma de nitrato), 1.09 mg de P y 2.07 mg de K a partir de un fertilizante soluble en agua con una formulación 20-20-20 (Peters Professional®) a una tasa de 125 ppm N, 54 ppm P y 104 ppm K. Las plantas recibieron una dosis total a lo largo del cultivo de 97.5 mg de N, 55.4 mg de P y 70.2 mg de K.

70 plantas (35 por procedencia) fueron aleatoriamente seleccionadas para su plantación en campo. La plantación se llevó a cabo en una parcela experimental homogénea y plana de 12 x 16 m situada en la Universidad de Huelva en febrero de 2008 (37°12'N, 6°54'W; altitud 9 m sobre el nivel del mar). Las plantas se plantaron en siete líneas (cinco plantas por procedencia en cada línea, aleatoriamente distribuidas), con un marco de plantación de 1 x 2 m. En el momento de la plantación no hubo diferencias significativas en altura entre las plantas de ambas procedencias: 14.6 ± 2.9 cm para la procedencia local y 15.7 ± 2.7 cm para la procedencia árida. Durante el periodo de estudio la temperatura y precipitación media en la parcela experimental fue de 16.7 °C y 541.7 mm, respectivamente.

3.2. Análisis dendroecológico

En febrero de 2016, ocho años después de su plantación se midió la altura y el diámetro de todas las encinas presentes en la parcela experimental. Del total de encinas se seleccionaron 15 individuos por procedencia para su corta, dicha selección se realizó en función de la distribución de clases diamétricas (Figura 1). De la parte inferior del tronco de cada individuo se cortaron 4 rodajas de aproximadamente 2 cm de espesor. Estas rodajas fueron lijadas y escaneadas (hp Scanjet 300®) a una resolución de 1200 dpi para la posterior medición de la anchura de cada uno de los anillos de crecimiento mediante el software libre Image J v1.51h. Esta medición se realizó en dos radios por rodaja, perpendiculares entre sí y medidos desde el centro. Posteriormente se calculó el valor medio por individuo para la anchura de cada anillo de crecimiento y a partir de esto se calculó el incremento en área basimétrica (BAI) anual, asumiendo que el crecimiento del tronco es concéntrico, mediante el paquete de R “*dpIR*” (Bunn 2008).

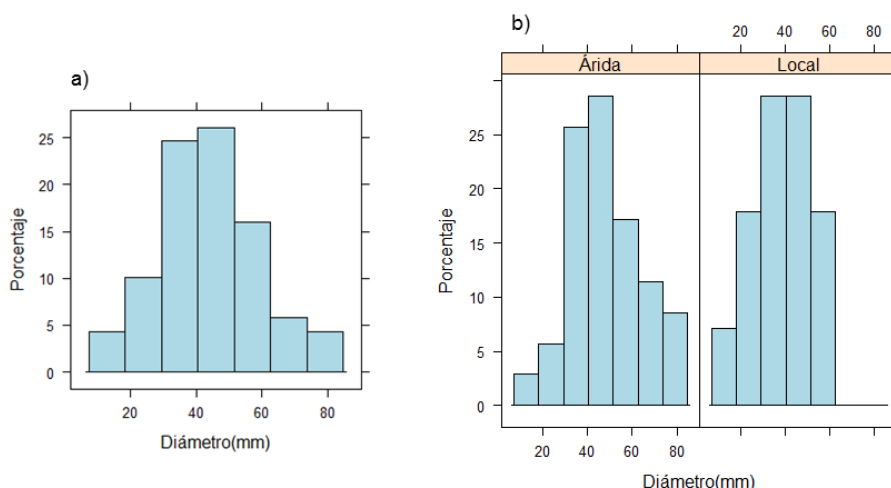


Figura1. Distribución de clases diamétricas para todos los individuos (a) y para cada una de las regiones de procedencia (b).

3.3 Caracterización de eventos de sequía

La caracterización de los eventos de sequía en el área donde se asienta la parcela experimental se realizó mediante el “Standardised Precipitation-Evapotranspiration Index” (SPEI) desarrollado por Vicente-Serrano et al. (2010). Este índice se calcula a partir de las diferencias mensuales entre precipitación y evapotranspiración para una determinada área y es capaz de tener en cuenta la estacionalidad del clima para el cálculo estandarizado del balance hídrico. De los últimos 14 años en la zona, 8 de ellos han sido secos (SPEI < 0) siendo la sequía más intensa la ocurrida en 2005 (SPEI = -1.61). Durante los 8 años del periodo de estudio, 5 de ellos han presentado valores de SPEI negativos (Figura 2) destacando el año 2012 (SPEI = -0.92). El SPEI está bastante correlacionado con la precipitación anual ($r = 0.887$) y con la precipitación durante la estación de crecimiento ($r = 0.581$), calculada entre los meses de febrero a junio.

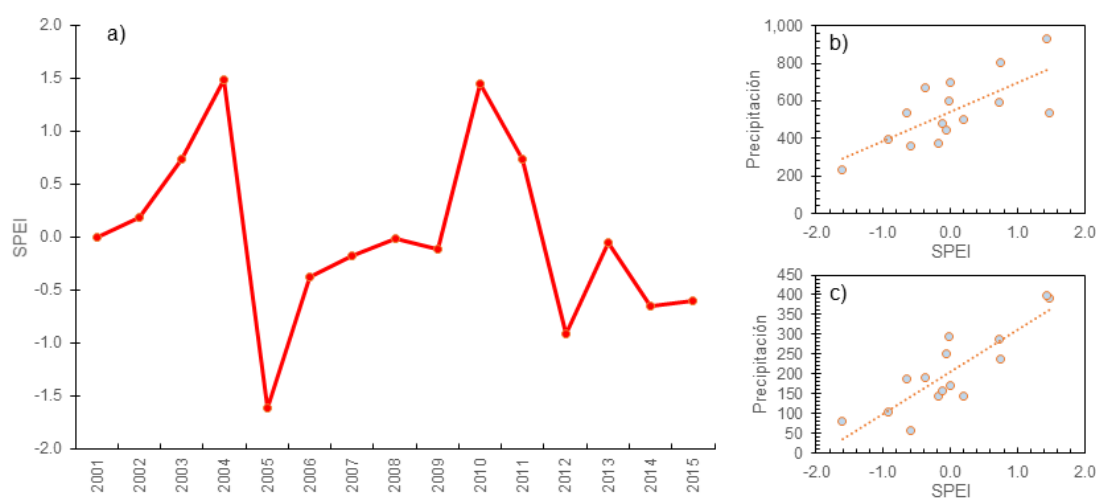


Figura2. Valores anuales de SPEI para la parcela experimental (a) y relación con la precipitación anual (b) y la precipitación durante la estación de crecimiento (c), calculada entre febrero y junio.

3.4. Cálculo de los componentes de la resiliencia

La evaluación de los distintos componentes de la resiliencia: recuperación, resistencia y resiliencia, se realizó para el año 2012 al ser este el año con un SPEI menor del periodo de estudio. Los componentes de la resiliencia se calcularon siguiendo las ecuaciones de Lloret et al. (2011) utilizando los datos de BAI de los dos años tanto anteriores como posteriores al evento de sequía. De forma más específica la recuperación se calculó como el cociente entre el BAI posterior a la sequía y el BAI durante el año en que se produjo la misma. La resistencia se calculó como el cociente entre el BAI del año seco y el BAI de los años anteriores a la sequía mientras que la resiliencia se calculó como el cociente entre el BAI posterior y anterior al evento de sequía. El cálculo de los distintos componentes de la resiliencia se realizó con el paquete de R “pointRes” (van der Maaten-Theunissen et al. 2015).

3.5. Análisis de datos

Las diferencias en altura y diámetro entre las dos procedencias se analizaron mediante una prueba *t*. Para analizar la respuesta en crecimiento de las dos procedencias de encinas al clima se utilizó como variable respuesta el BAI anual, transformado logarítmicamente debido a la distribución asimétrica que presenta esta variable. Como las medidas de crecimiento anuales fueron tomadas en un mismo individuo violando el principio de independencia de las observaciones, utilizamos un modelo lineal mixto en el que cada individuo fue considerado como efecto aleatorio (Zuur et al.

2009). El modelo consideró como efectos fijos la interacción entre la procedencia y el SPEI además de ambos componentes como efectos principales y la edad de los árboles como un polinomio de grado 2. El modelo se seleccionó en base al criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc). Cuando la diferencia en el AICc entre modelos ($\Delta AICc$) fue inferior a 2 se seleccionó el modelo más simple siguiendo el criterio de parsimonia (Burnham y Anderson 2002). La edad de las plantas se mantuvo como efecto fijo en todos los modelos evaluados ya que se quiso descontar el efecto de la edad en la tasa de crecimiento de los individuos. Para la selección de modelos se ajustaron los mismos por máxima verosimilitud (ML), mientras que la estimación de parámetros en el modelo seleccionado se ajustó por máxima verosimilitud restringida (REML), ya que se minimiza la verosimilitud de los residuos para los efectos fijos del modelo. El porcentaje de la varianza explicado por la parte aleatoria y fija del modelo (pseudo- R^2) se calculó siguiendo el método de Nakawaka y Schielzeth (2013). Las diferencias entre procedencias para los distintos componentes de la resiliencia se analizaron mediante una prueba *t*. Los valores de los componentes de la resiliencia fueron transformados logarítmicamente para asegurar su normalidad. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo en R v3.2.5.

4. Resultados

4.1. Patrones de crecimiento y relación con las sequías

Tras ocho años la tasa de supervivencia de las encinas de ambas procedencias fue muy elevada, aunque todos los individuos muertos fueron de la procedencia local (18 % mortalidad). Las plantas de ambas procedencias mostraron valores de altura similares (valor medio \pm error estándar): 237.93 ± 10.41 cm para la procedencia local y 243.09 ± 12.29 cm para la procedencia árida (Figura 3, $p = 0.760$). Por su parte, el diámetro mostró diferencias significativas entre procedencias (Figura 3, $p = 0.015$): 38.33 ± 2.33 mm para la procedencia local y 47.48 ± 2.80 mm para la procedencia árida. La distribución diamétrica fue similar entre ambas procedencias con más del 50 % de los individuos entre 30 y 50 mm (Figura 1) aunque la procedencia árida mostró un mayor número de individuos en las clases diamétricas superiores.

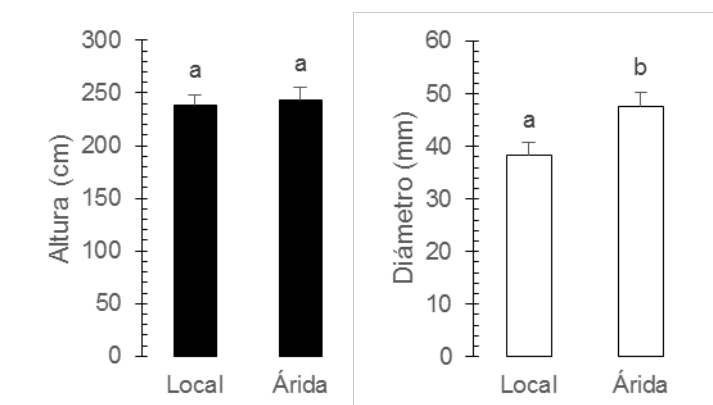


Figura 3. Altura (izquierda) y diámetro (derecha) medios (\pm error estándar) para cada una de las regiones de procedencia ocho años después de su plantación. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las regiones de procedencia ($p < 0.05$).

El modelo más parsimonioso (Tabla 2) consideró además de la edad, la procedencia y el SPEI como efectos principales, siendo mayor el efecto de la procedencia ($\Delta AICc = 12.5$) que el del SPEI ($\Delta AICc = 8.8$). El modelo seleccionado explicó un 86 % del total de la variabilidad (Tabla 2). La inclusión de la interacción entre la procedencia y el SPEI no mejoró el modelo seleccionado. La edad del individuo es el efecto más importante que explica la variación en BAI (Tabla 2). Por su parte la respuesta del BAI al SPEI es positiva, siendo mayor el crecimiento en los años más húmedos (pendiente estimada positiva). Los resultados del modelo seleccionado muestran que las plantas de

la procedencia más seca presentaron un BAI medio mayor que aquellas de la procedencia local: $96.29 \pm 8.38 \text{ cm}^2$ y $151.82 \pm 13.45 \text{ cm}^2$, respectivamente para la población local y la árida.

Tabla 2. Tabla de selección de modelos. El modelo más parsimonioso (en **negrita**) fue aquel con un valor de AICc más bajo.

<i>Modelos</i>	<i>AICc</i>	<i>$\Delta AICc$</i>	<i>pseudo-R²</i>
Poly(edad,2)+Región*SPEI	258.8	2.0	0.86
Poly(edad,2)+Región+SPEI	256.8	0.0	0.86
Poly(edad,2)+SPEI	269.3	12.5	0.85
Poly(edad,2)+Región	265.6	8.8	0.83
Poly(edad,2)	278.1	21.3	0.82
Modelo nulo	785.7	528.9	0.00

4.2. Resiliencia a los eventos de sequía

El evento de sequía de 2012 supuso una reducción media del crecimiento de 8.69 % con respecto a los dos años anteriores. No se ha encontrado diferencias significativas entre las dos procedencias de encina para ninguno de los componentes de la resiliencia estudiados (Figura 4). Los valores de p obtenidos para el t -test son 0.389 para la recuperación, 0.962 para la resistencia y de 0.527 para la resiliencia. Sin embargo las encinas de la región árida recuperaron en 2014 los valores de crecimiento previos, mientras que las de la procedencia local lo hicieron en 2015. Existe una correlación positiva entre resistencia y resiliencia ($p < 0.001$, $r = 0.669$) y entre resiliencia y recuperación ($p < 0.001$, $r = 0.917$). Estas correlaciones también se observan para cada una de las regiones de procedencia por separado.

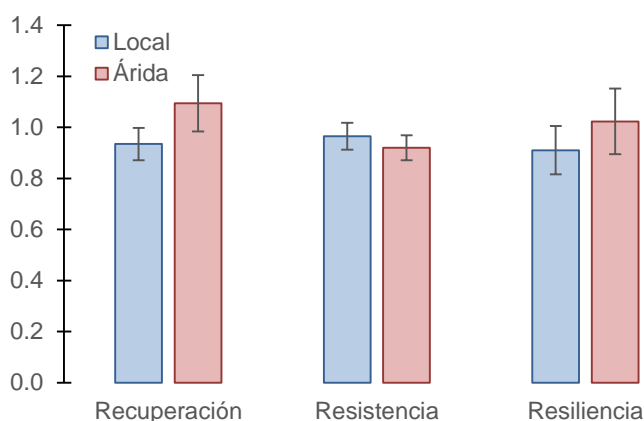


Figura 4. Valores medios (\pm error estándar) para los distintos componentes de la resiliencia (recuperación, resistencia y resiliencia) para cada una de las regiones de procedencia evaluadas.

5. Discusión

Los resultados de nuestro estudio demuestran que encinas de dos regiones de procedencia distintas creciendo en un área de plantación común tienen distintas tasas de crecimiento aunque similar variabilidad interanual. Esta misma respuesta interanual en términos de crecimiento sugiere que no hay diferencias en la respuesta al clima entre encinas de distintas poblaciones semilleras. Sin embargo, nuestros resultados indican que la procedencia árida tiene un mejor desempeño en campo que la procedencia local mostrando mayores tasas de crecimiento radial y menor mortalidad. Estos resultados son contrarios a diversos estudios que muestran que las poblaciones locales tienen un mejor desempeño que aquellas poblaciones más distantes bajo las condiciones climáticas actuales (ver Aitken et al. 2008). Sin embargo, otros estudios realizados en un diverso espectro de especies

forestales muestran que individuos de poblaciones más cálidas presentan tasas de crecimiento mayores que individuos de procedencias más continentales (Grotehusmann y Schönfelder 2011; Leland et al. 2016; Savva et al. 2007; Shreiber et al. 2013). Estos resultados han sido comúnmente explicados por la relación negativa entre la tasa de crecimiento y la tolerancia a las heladas (Kreyling et al. 2012; Rehfeldt et al. 1999). De forma análoga Thiel et al. (2014) propone que la tolerancia a la sequía y la tasa de crecimiento están inversamente relacionadas entre procedencias de *Fagus sylvatica*. En nuestro estudio la procedencia árida mostró una mayor tasa de crecimiento que la procedencia local a pesar que la población árida procede de un clima continental y está situada a una mayor altitud que la procedencia local. Aunque la variabilidad interanual no mostró diferencias entre procedencias cabe destacar que durante los ocho años de estudio seis de ellos mostraron valores de SPEI negativo indicando que fueron años de déficit hídrico.

Diversos estudios realizados en encina muestran diferencias funcionales y fisiológicas en respuestas a factores de estrés, como las sequías y el frío, entre individuos de distintas regiones de procedencia (Andivia et al. 2012a,b; Gratani et al. 2003; Pesoli et al. 2003; Sánchez-Vilas y Retuerto 2007). Sin embargo, Gimeno et al. (2008) sugiere que las adaptaciones locales y las diferencias genéticas entre poblaciones son menos importantes que la plasticidad fenotípica y la capacidad intrínseca de esta especie de tolerar altos niveles de estrés hídrico. Otros estudios en campo con otras especies forestales no han mostrado evidencias sólidas de una respuesta diferencial entre distintas procedencias a condiciones de estrés hídrico (Robson et al. 2012; Rose et al. 2009; Thiel et al. 2014). La ausencia de diferencias en la variación interanual del crecimiento entre procedencias en respuesta a las condiciones climáticas sugiere que ambas procedencias son tolerantes a los niveles de estrés a los que han sido sometidos durante el periodo de estudio. De hecho no encontramos diferencias substanciales entre ambas procedencias en cuanto a la reducción de crecimiento en respuesta a la sequía de 2012. Sin embargo, dos años después del evento de sequía, las encinas de la procedencia local no recuperaron por completo las tasas de crecimiento previas (recuperación y resiliencia < 1, Figura 4) lo que podría sugerir que ante un aumento en la magnitud y frecuencia de este tipo de eventos las diferencias en crecimiento entre ambas procedencias sean mayores. Es necesaria pues la realización de estudios a escala temporal mayor que abarquen eventos muy extremos de sequía, o en los que se manipule de forma experimental las precipitaciones (por ejemplo mediante un experimento de exclusión de lluvia) con el fin de evaluar la respuesta de distintas poblaciones al aumento predicho de la frecuencia de eventos de este tipo.

6. Conclusiones

Nuestros resultados indican que la inclusión de material vegetal de procedencias más áridas en el diseño de programas de reforestación mejoraría el desempeño en campo (supervivencia y crecimiento) de las plantas de encina en un escenario de cambio climático hacia mayor aridez. El análisis de la estabilidad del crecimiento en respuesta a eventos de sequía sugiere que ante futuros eventos de una magnitud y frecuencia mayor las plantas de procedencias más áridas podrían presentar una resiliencia mayor que las plantas de procedencias locales. No obstante, la introducción de material genético externo debería ser cuidadosamente evaluada no solo por el riesgo de hibridación con el material vegetal local sino también por el posible impacto sobre las adaptaciones locales con respecto a las interacciones bióticas dentro de estas comunidades (Bucharova 2017).

7. Agradecimientos

Enrique Andivia agradece la financiación recibida por parte del Ministerio de Economía y Competitividad mediante una "Ayuda para la Formación Posdoctoral" (FPDI-2013-15573), a la red Remedinal-3 (S2013/MAE-2719) de la Comunidad de Madrid y al Mº de Educación y Ciencia por la financiación del proyecto de investigación (ref.: AGL2006-12609-CO2-01/FOR). Queremos agradecer a todos los que han participado en el trabajo de campo, especialmente a Felipe Carevic.

8. Bibliografía

- AITKEN, S.N.; WHITLOCK, M.C.; 2013. Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44: 367.
- AITKEN, S.N.; YEAMAN, S.; HOLLIDAY, J.A.; WANG, T.; CURTIS-MCLANE, S.; 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1: 95–111.
- ALÍA, R.; GARCIA DEL BARRIO, J.M.; IGLESIAS, S.; MANCHA, J.A.; DE MIGUEL, J.; NICOLAS, J.L.; PEREZ, F.; SANCHEZ DE RON, D. ; 2009. Regiones de procedencia de especies forestales en España. Organismo Autonomo Parques Nacionales, Madrid, p. 363.
- ANDIVIA, E.; FERNÁNDEZ, M.; ALEJANO, R.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.; TAPIAS, R.; 2012a. Seasonal evolution of water status after outplanting of two provenances of Holm oak nursery seedlings. *New Forests* 43: 815-824.
- ANDIVIA, E.; FERNÁNDEZ, M.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.; ALEJANO, R.; 2012b. Two provenances of *Quercus ilex* ssp. *ballota* (Desf) Samp. Nursery seedlings have different response to frost tolerance and autumn fertilization. *European Journal of Forest Research* 131: 1091-1101.
- BENITO-GARZÓN, M.; SÁNCHEZ DE DIOS, R.; SAINZ-OLLERO, H. ; 2008. Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science* 11: 169-178.
- BENITO-GARZÓN, M.; ALÍA, R.; ROBSON, T.M.; ZAVALA, M.A. ; 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 20:766–778.
- BENITO-GARZÓN, M.; HA-DUONG, M.; FRASCARIA-LACOSTE, N.; FERNÁNDEZ-MANJARRÉS, J.; 2013. Habitat restoration and climate change: dealing with climate variability, incomplete data, and management decisions with tree translocations. *Restoration Ecology* 21:530–536
- BUCHAROVA, A.; 2017. Assisted migration within species range ignores biotic interactions and lacks evidence. *Restoration Ecology* 25: 14-18.
- BUNN, A.G.; 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26: 115-124.
- BURNHAM, K.P. ANDERSON, D.R.; 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Springer-Verlag, New York.
- BUSSOTTI, F.; POLLASTRONI, M.; HOLLAND, V.; BRÜGGEMANN, W.; 2015. Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environmental and Experimental Botany* 111: 91-113.
- FIELD, C.B.; BARROS, V.; STOCKER, T.F.; DAHE, Q.; et al.; 2012. Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation: special report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press.
- GIMENO, T.E.; PÍAS, B.; LEMOS-FILHO, P.; VALLADARES, F.; 2008. Plasticity and stress tolerance override local adaptation in the responses of Mediterranean holm oak seedlings to drought and cold. *Tree Physiology* 29; 87–98.
- GRATANI, L.; MENEGHINI, M.; PESOLI, P.; CRESCENTE, M.F.; 2003. Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. *Trees* 17: 515–521.

- GROTEHUSMANN, H.; SCHÖNFELDER, E.; 2011. Comparison of French and German sessile oak (*Quercus petraea* (Mattl.) Liebl.) provenances. *Silvae Genica* 60: 186–196.
- HERRERO, A.; ZAMORA, R.; 2014. Plant responses to extreme climatic events: a field test of resilience capacity at the southern range edge. *PLoS ONE* 9: e87842.
- IPCC.; 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- KREYLING, J.; WIESENBERG, G.; THIEL, D.; WOHLFAHRT, C.; HUBER, G.; WALTER, J.; JENTSCH, A.; KONNERT, M.; BEIERKUHNLEIN, C.; 2012. Cold hardiness of *Pinus nigra* Arnold as influenced by geographic origin, warming and extreme summer drought. *Environmental and Experimental Botany* 78: 99–108.
- LELAND, C.; HOM, J.; SKOWRONSKY, N.; LEDIG, F.T.; KRUSIC, P.J.; COOK, E.R.; MARTIN-BENITO, D.; MARTIN-FERNANDEZ, J.; PEDERSON, N.; 2016. Missing Rings, Synchronous Growth, and Ecological Disturbance in a 36-Year Pitch Pine (*Pinus rigida*) Provenance Study. *PLoS ONE* 11: e0154730
- LINARES, J.C.; DELGADO-HUERTAS, A.; CAMARERO, J.J.; MERINO, J.; CARREIRA, J.A.; 2009. Competition and drought limit the response of water-use efficiency to rising atmospheric carbon dioxide in the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Oecologia*: 161: 611–624.
- LINDNER, M.; FITZGERALD, J.B.; ZIMMERMANN, N.E.; REYER, C.; DELZON, S.; VAN DER MAATEN, E.; et al.; 2014. Climate change and European forests: what do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *Journal of Environmental Management* 146: 69–83.
- LLORET, F.; KEELING, EG.; SALA, A.; 2011. Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos* 120: 1909–1920.
- NAKAGAWA, S.; SCHIELZETH, H.; 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 132–142.
- PESOLI, P.; GRATANI, L.; LARCHER, W.; 2003. Responses of *Quercus ilex* from different provenances to experimentally imposed water stress. *Biologica Plantarum* 46: 577–581.
- REHFELDT, G.E.; TCHEBAKOVA, M.; PARFENOVA, Y.I.; WYKOFF, W.R.; KUZMINA, N.A.; MILYUTIN, I.; 2002. Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology* 8: 912–929.
- ROBSON, T.M.; SANCHEZ-GOMEZ, D.; CANO, F.J.; ARANDA, I.; 2012. Variation in functional leaf traits among beech provenances during a Spanish summer reflects the differences in their origin. *Tree Genetics and Genomes* 8: 1111–1121.
- RODÁ, F.; RETANA, J.; GRACIA, C.A.; BELLOT, J.; 1999. Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests. Springer. Berlin.
- ROSE, L.; LEUSCHNER, C.; KÖCKEMANN, B.; BUSCHMANN, H.; 2009. Are marginal beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances a source for drought tolerant ecotypes? *European Journal of Forest Research* 128: 335–343.
- RUIZ DE LA TORRE, J.; 2006. Flora Mayor. ICONA, Organismo Autonomo Parques Nacionales, 1756pp, Madrid.

- SÁNCHEZ-VILAS, J.; RETUERTO, R.; 2007. *Quercus ilex* shows significant among-population variability in functional and growth traits but maintains invariant scaling relations in biomass allocation. *International Journal Plant Sciences* 168: 973-983.
- SAVA, Y.; DENNELER, B.; KOUBAA, A.; TREMBLAY, F, BERGERON Y, TJOELKER MG. 2007. Seed transfer and climate change effects on radial growth of jack pine populations in a common garden in Petawawa, Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 242:636-47.
- SCHWARTZ, M.W.; HELLMANN, J.J.; MCLACHLAN, J.M.; SAX, D.F.; BOREVITZ, J.O.; BRENNAN, J.; CAMACHO, A.E.; CEBALLOS, G.; CLARK, J.R.; DOREMUS, H.; EARLY, R.; 2012. Managed relocation: integrating the scientific, regulatory, and ethical challenges. *BioScience* 62: 732-743.
- SCHREIBER, S.G.; DING, C.; HAMANN, A.; HACKE, U.G.; THOMAS, B.R.; BROUARD, J.S.; 2013. Frost hardiness vs. growth performance in trembling aspen: an experimental test of assisted migration. *Journal of Applied Ecology* 50: 939-949
- THIEL, D.; KREYLING, J.; BACKHAUS, S.; BEIERKUHNLEIN, C.; BUHK, C.; EGEN, K.; HUBER, G.; KONNERT, M.; NAGY, L.; JENTSCH, A.; 2014. Different reactions of central and marginal provenances of *Fagus sylvatica* to experimental drought. *European Journal of Forest Research* 133: 247-260.
- VAN DER MAATEN-THEUNISSEN, M.; VAN DER MAATEN, E.; BOURIAUD, O.; 2015. pointRes: An R package to analyze pointer years and components of resilience. *Dendrochronologia* 35: 34-38.
- VICENTE-SERRANO, S.; 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.
- VILLAR-SALVADOR, P.; PLANELLES, R.; ENRIQUEZ, E.; PEÑUELAS-RUBIRA, J.L.; 2004. Nursery cultivation regimes, plant functional attributes, and field performance relationships in the Mediterranean oak *Quercus ilex* L. *Forest Ecology and Management* 196: 257-266.
- VILLAR-SALVADOR, P.; NICOLÁS-PERAGÓN, J.L.; HEREDIA-GUERRERO, N.; USCOLA, M.; 2013. *Quercus ilex* L. En: Producción y Manejo de Semillas y Plantas Forestales. Tomo II. PEMÁN, J.; NAVARRO-CERRILLO, R.M.; NICOLÁS, J.L.; PRADA, M.A.; SERRADA, R. (eds.) Organismo Autónomo Parques Nacionales. Serie Forestal pp: 226-250.
- ZUUR, A.F.; IENO, E.N.; WALKER, N.J.; SAVELIEV, A.A.; SMITH, G.M.; 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, Heidelberg.