



8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a  
los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**



8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales

**Cataluña | Catalunya - 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022**

**ISBN 978-84-941695-6-4**

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

---

Organiza



## El crecimiento de las masas maduras de abeto y haya responde más a la competencia que al clima

RODRÍGUEZ-RUIZ, J.<sup>1</sup>, MOLINA-VALERO J.A.<sup>1</sup>, CAMARERO-MARTÍNEZ, J.J.<sup>2</sup> y PÉREZ-CRUZADO, C.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Escuela Politécnica Superior de Ingeniería. Universidad de Santiago de Compostela.

<sup>2</sup> Instituto Pirenaico de Ecología. Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

### Resumen

Los bosques de abeto (*Abies alba* Mill) y haya (*Fagus sylvatica* L.) encuentran en el Pirineo español uno de sus límites meridionales. Son por tanto bosques interesantes para conocer la resiliencia de estas masas ante el cambio climático, con el objetivo de identificar patrones que permitan predecir su evolución y plantear posibles estrategias de conservación. Se muestraron 27 parcelas en masas puras y mixtas maduras sin perturbaciones recientes, en las cuales además de medir el tamaño de los árboles y estimar la competencia intra e interespecífica, se obtuvieron variables climáticas interpoladas para el periodo 1970-2018 y datos dendrocronológicos. Para separar la variabilidad debida a condiciones de sitio y formación forestal, se emplearon modelos lineales mixtos en los que se modelizó el incremento anual de la sección normal del árbol. El diámetro del árbol influyó de forma positiva sobre el crecimiento radial, mientras que las altas temperaturas de primavera y verano mostraron relaciones negativas con el crecimiento. Solo en las masas mixtas de los bosques viejos el índice de competencia tuvo una influencia negativa sobre el crecimiento. En resumen, el incremento en la temperatura es el factor que más afecta al crecimiento en bosques jóvenes, mientras que bosques con un mayor grado de madurez (old-growth) la competencia tiene un efecto predominante.

### Palabras clave

Bosques maduros, cambio climático, competencia, dendroecología.

### 1. Introducción

La superficie arbolada en España por hayedos (*Fagus sylvatica* L.) y abetares (*Abies alba* Mill.), así como sus formaciones mixtas (hayedo-abetares), es muy baja en relación con la superficie total arbolada (MAPAMA, 2019). Esta solo alcanza el 2% en hayedos y menos del 1% en abetares (Fig. 1), encontrándose estos últimos de forma natural únicamente en la cordillera Pirenaica. Sin embargo, los abetares encuentran aquí su límite de distribución suroccidental (Fig. 1), lo cual las hace especialmente sensibles a los efectos derivados del cambio climático (Gazol et al. 2015). De hecho, cada vez son más frecuentes episodios de decaimiento en abetares, atribuidos en parte al calentamiento regional y sequías de finales del siglo XX, siendo especialmente vulnerables aquellas zonas con baja precipitación estival (Camarero et al., 2011). En este sentido la dendrocronología puede ser una herramienta útil para identificar de forma temprana individuos más vulnerables frente a la sequía y propensos a mostrar decaimiento, ya que todos ellos muestran crecimientos menores en comparación con los árboles no afectados (Camarero et al, 2011). Por lo tanto, predecir el crecimiento futuro de esos individuos, pero, sobre todo, proyectar la dinámica de estas masas, habitualmente mixtas, requiere comprender qué factores influyen en su crecimiento radial. Es necesario considerar el grado de madurez de estas masas para así determinar hasta qué punto su dinámica contribuye a su decaimiento. Es decir, son los abetares maduros más o menos vulnerables frente a la sequía y a los impactos del cambio climático o, por el contrario, son las masas jóvenes más vulnerables.

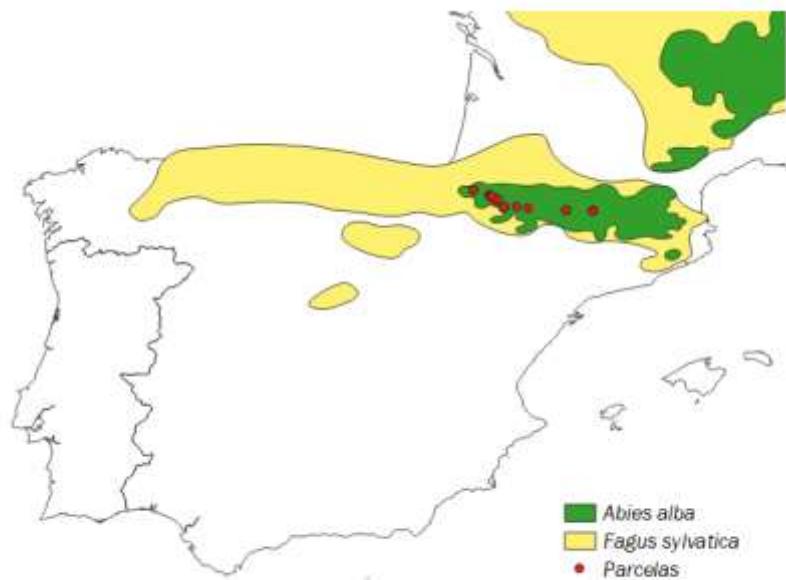


Figura 1. Distribución de *Fagus sylvatica* y *Abies alba*, y la localización de las parcelas.

Los datos obtenidos mediante técnicas de dendrocronología nos ofrecen series temporales interanuales de espesor de los anillos de crecimiento de los árboles muy valiosas a la hora de observar tendencias en un periodo de tiempo concreto (Fritts 1976). En este sentido, los modelos mixtos de efectos aleatorios representan una herramienta ampliamente utilizada en el campo de la ecología (Harrison et al. 2018). Por ejemplo, Aakala et al. (2018) estudió el efecto de la competencia entre árboles y variables climáticas en el crecimiento de bosques maduros boreales catalogados como “old-growth” en los últimos 30-50 años. Fajardo et al., (2019) también utilizó estos modelos para concluir que los límites del bosque alpino de *Nothofagus pumilio* del sur de los Andes habían experimentado una menor tasa de crecimiento debido a la ocurrencia de veranos cada vez más cálidos y secos.

En este trabajo se han analizado qué variables han afectado en mayor medida al crecimiento en los últimos 50 años de masas maduras puras y mixtas de abeto y haya. En este estudio se han muestreado también algunos de los pocos bosques viejos que quedan en España como es el caso de los hayedo-abetares navarros de Aztaparreta y Lizardoia, ambos protegidos por la figura de reserva integral (Costa et al., 1997; Sabatini et al., 2018). Este tipo de masas maduras o viejas, que son especialmente escasas en Europa meridional (Sabatini et al., 2018), tienen un enorme interés no solo desde el punto de vista de la conservación, sino también como referentes para la implementación de prácticas silvícolas basadas en la obtención de los servicios ecosistémicos que aportan los bosques maduros u “old-growth” (Ford et al., 2017). En este sentido, la dendrocronología nos permite no solo estudiar su crecimiento, sino también reconstruir el régimen de perturbaciones y aplicar de este modo una selvicultura más parecida a la dinámica natural de estas masas naturales.

## 2. Objetivos

El objetivo principal de este estudio ha sido conocer qué variables climáticas, topográficas y relacionadas con la dinámica forestal han influido más en el crecimiento de las masas estudiadas en los últimos 50 años, estudiando además los parámetros de crecimiento de masa en los últimos 70 años.

Como objetivo secundario se analizarán por separado aquellas masas consideradas como “old-growth” en la literatura para evaluar si se diferencian del resto de masas.

El objetivo final de este trabajo es estudiar el efecto de las variables climáticas, topográficas y relacionadas con la dinámica forestal sobre el crecimiento radial, distinguiendo entre las siguientes tipologías de masa: 1) masas mixtas de *A. alba* y *F. sylvatica*, 2) masas puras de *A. alba*, y 3) masas puras de *F. sylvatica*.

### 3. Material y métodos

#### Área de estudio

El área de estudio del presente trabajo se localiza en los Pirineos españoles (Figura 1). En el año 2018 se establecieron 27 parcelas cuyo diseño responde a parcelas circulares con diseño anidado, con un primer nivel de radio 5 metros, en el cual se midieron todos los árboles con un diámetro normal (dbh) mayor a 7,5 centímetros. En el segundo nivel, de radio 25 metros, se midieron todos los árboles con un dbh mayor a 12,5 centímetros.

En cada uno de los árboles seleccionados se midió el dbh mediante cinta diamétrica con precisión milimétrica, se posicionaron los árboles con respecto al centro de la parcela en coordenadas polares utilizando un dispositivo de tecnología láser (Trupulse 360R) con precisión decimétrica y se determinó la especie de cada uno utilizando la codificación de especies arbóreas del Inventario Forestal Nacional. Además, se obtuvieron dos testigos de madera, tomados en dirección perpendicular a la línea de máxima pendiente (una en cada sentido) usando barrenas de Pressler, de los 10-15 árboles más altos y que posteriormente fueron analizadas por el Laboratorio de Dendrocronología del Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC) con el fin de datar sus anillos y medir sus anchuras con resolución de 0,01 mm en un medidor semiautomático Lintab-TSAP. Las anchuras de los anillos se convirtieron en incremento de la sección normal del árbol (BAI), asumiendo un crecimiento concéntrico de los troncos.

Asimismo, en cada una de las parcelas se tomaron variables topográficas como la pendiente (pte), que se tomó con el hipsómetro digital Vertex IV con una precisión de 0,1%; y la elevación (z), que fue tomada con un GPS de alta precisión (Trimble R2 GNSS) con precisión centimétrica. Las variables climáticas utilizadas en este estudio fueron la temperatura media y la precipitación, calculadas para una serie interanual que comprende desde el año 1970 hasta el 2018. Se consideró dicho periodo porque en base a resultados previos de Molina-Valero et al. (2019), los cuales mostraron que las series de BAI se estabilizaban o decrecían a partir de 1970. Estas variables climáticas se tomaron del modelo SIMPA (Sistema Integrado de Modelación Precipitación-Aportación) que depende del Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico. De acuerdo con análisis previos basados en variables climáticas mensuales (Camareto et al. 2011), se seleccionaron para los análisis: la temperatura media de primavera (t.prim), la temperatura media de verano (t.ver) la precipitación estival (precip) en mm.

#### Modelos lineales mixtos

Los modelos lineales son una herramienta muy útil, debido a su gran interpretabilidad (Corra y Salazar, 2016). Uno de los principales supuestos de este tipo de modelos es que debe existir una independencia entre las observaciones de la muestra. Esta hipótesis es difícil de asumir cuando se presentan datos agrupados y/o jerárquicos, como es el caso de este trabajo, donde el uso de los modelos lineales mixtos puede corregir este problema. Es por lo que este tipo de modelos representan una herramienta ampliamente utilizada en el campo de la ecología, donde es habitual que los datos presenten estructuras jerárquicas (Harrison et al., 2018).

La variable objetivo de este estudio y sobre la cual se ajustaron los modelos fue el incremento de la sección normal del árbol (BAI), que fue sometida a una transformación logarítmica para poder las asunciones de los modelos lineales.

En cuanto a las variables explicativas utilizadas para el ajuste de los modelos podemos diferenciar dos grupos: variables a nivel rodal y variables a nivel árbol. Por un lado, las variables a nivel rodal son las variables climáticas y topográficas tomadas para cada parcela. En las variables climáticas además de las mencionadas anteriormente, también se utilizarán la temperatura de primavera del año anterior (t.prim\_t1), la temperatura de verano del año anterior (t.ver\_t1) y la precipitación estival del año anterior (precip\_t1), ya que todas ellas influyen el crecimiento abetares y hayedos (Camarero et al. 2011, Serra-Maluquer et al. 2019). Por otro lado, las variables a nivel árbol son el dbh medido en campo y el índice de competencia que se calcula en base al diámetro normal y la posición de cada uno de los árboles.

El índice de competencia (ic) es un parámetro que permite conocer el nivel de interferencia que presentan los individuos más próximos sobre el individuo analizado. En este estudio se utilizará una modificación realizada por Aakala et al. (2018) del índice de competencia propuesto por Canham et al. (2004). La ecuación del índice empleado es la siguiente:

$$\sum_{j=1}^n \frac{(dbh_j)^\alpha}{(distance_{ij})^\beta} \quad (2)$$

donde  $dbh_j$  es el diámetro normal del árbol competidor y  $distance_{ij}$  la distancia entre el árbol focal i y el competidor j.

En este estudio el índice de competencia calculado corresponde al año 2018, porque los datos de partida, en los que no se dispuso de muestras dendrocronológicas de todos los árboles, no permiten calcularlo de forma interanual. Con el objetivo de analizar el posible efecto que tiene la competencia sobre el BAI se empleará a mayores otra serie temporal más corta que comprenderá desde el año 2000 hasta el año 2018, asumiendo que el índice de competencia de 2018 se ha mantenido constante durante este periodo, puesto que en un análisis temporal más amplio sería demasiado largo para asumir que la competencia fuese igual a la de 2018 (cambio de pies dominantes, desaparición de pies, entre otros factores).

Para el cálculo de la competencia, lo primero que se hizo fue calcular las coordenadas cartesianas de cada uno de los árboles dentro de la parcela, mediante las mediciones de la distancia horizontal de cada árbol respecto al centro de la parcela y el azimut.

En este trabajo se calculó el índice en función al tipo de competencia y el tipo de masa, dividiéndose así en 5 grupos: 1) índice de competencia intraespecífica en abetares puros, 2) índice de competencia intraespecífica en hayedos puros, 3) índice de competencia intraespecífica de abeto en hayedo-abetares, 4) índice de competencia intraespecífica de haya en hayedo-abetares y 5) índice de competencia interespecífica en hayedo-abetares.

La ecuación del índice de competencia tiene dos parámetros ( $\alpha$  y  $\beta$ ) cuyos valores a priori son desconocidos. Para conocer los valores óptimos de estos parámetros en cada tipo de masa y estado de competencia, se utilizaron las metodologías empleadas en Aakala et al. (2018) y Hartmann et al. (2009). Estos autores exploraron todas las combinaciones posibles que toman los valores para ambos parámetros, y radios desde el árbol focal de 5 a 8 m con intervalos de 1 m. En total se obtuvieron 64 combinaciones, para las cuales se calculó el valor del índice de competencia. Luego, cada una de las combinaciones fue analizada para cada tipo de bosque e índice (interespecífico e intraespecífico). Esto se llevó a cabo ajustando modelos lineales de efectos mixtos en los que la

variable dependiente fue el incremento medio en área basimétrica de los últimos 20 años (BAI20) transformada cuadráticamente y la parcela representaba el efecto aleatorio (Zbk). En el caso de Aakala et al. (2018) se utilizaron como efectos fijos el diámetro normal de hace 20 años (dbh20), calculado a partir del dbh actual y el ancho de los anillos de los últimos 20 años, y el índice de competencia. En Hartmann et al. (2009), se utilizó solamente el índice de competencia como efecto fijo y la variable dependiente era el crecimiento radial. Una vez ajustados los modelos, se comprobó la asunción de normalidad de los residuos para cada uno utilizando el test de Shapiro-Wilk (Nornadiah & Yap, 2011) y luego se seleccionó la combinación que reflejó un menor valor de criterio de información de Akaike (AIC) (Posada et al., 2004). De esta forma, se pudieron seleccionar los valores de  $\alpha$ ,  $\beta$  y radio óptimo como aquellas correspondientes a los mejores ajustes, realizando así los cálculos del índice de competencia para cada tipo de masa y competencia.

Con todas las variables necesarias calculadas se realizó una exploración previa de las variables mediante un análisis de la correlación de Pearson entre las variables explicativas y la variable objetivo. Para ajustar los modelos se siguió el protocolo descrito en Zuur et al. (2009) empleando las variables descritas anteriormente. Se ajustaron diferentes modelos para cada tipo de masa: abetares puros, hayedos puros y formaciones mixtas de ambas especies para las series temporales seleccionadas. Para los abetares y hayedos puros los modelos ajustados fueron: 1) modelo sin efecto aleatorio, 2) modelo con las parcelas como efecto aleatorio, y 3) modelo con los árboles como efecto aleatorio (Tabla 1). En las formaciones mixtas se ajustó a mayores un modelo en el que la especie anidada en la parcela fue el efecto aleatorio. Además, se hizo el ajuste para las parcelas de bosque maduro (“old-growth”) con el fin de analizar posibles diferencias con el resto de las formaciones.

Estos modelos se ajustaron para cada tipo de masa, descartando las variables no significativas, hasta conseguir que los modelos ajustados tuviesen solamente las variables significativas. Luego se seleccionó el modelo que presentaba un menor AIC. Una vez ajustados se ha estudiado la colinealidad de las variables predictoras para cada modelo, utilizando el factor de inflación de la varianza (VIF).

Con los modelos seleccionados se realizó una validación mediante una inspección gráfica donde se observó que estos no cumplían todas las asunciones (homogeneidad, normalidad e independencia de los residuos). Para corregir esto se probaron varias transformaciones lineales, optando finalmente por la transformación cuadrática de la variable objetivo y realizar el ajuste con el modelo cuadrático transformado.

En este trabajo el proceso analítico de los modelos lineales mixtos se realizó mediante el software estadístico R (Core Team, 2019), empleando específicamente el paquete “nlme” (Pinheiro et al., 2017). Los datos dendrocronológicos se procesaron usando el paquete “dplR” (Bunn 2008, Bunn et al. 2021).

Con los modelos seleccionados inicialmente se realizó una validación mediante inspección gráfica y se observó que estos no cumplían todas las asunciones (homogeneidad de varianza, normalidad e independencia de los residuos), por lo que fue necesario realizar una transformación cuadrática de la variable objetivo y reajustando con el modelo cuadrático transformado para que se cumplieren dichas asunciones.

#### 4. Resultados

##### *Índice de competencia*

Una vez realizadas y analizadas todas las combinaciones consideradas para los índices de competencia para cada uno de los casos, resultó ser la metodología desarrollada por Hartmann et al.

(2009) la que presentó un menor valor de AIC (Tabla 1). En las masas monoespecíficas y mixtas (con competencia interespecífica) el radio que presentó los mejores valores fueron 5 m. En cuanto a las formaciones mixtas con competencias intraespecíficas fue un radio de 6 metros para el caso del haya y de 8 metros para el abeto.

Tabla 1. Valores del estadístico de ajuste AIC,  $\alpha$ ,  $\beta$  y radio de influencia para cada uno de los modelos seleccionados.

	Aakala et al. (2018)				Hartmann et al. (2009)			
	AIC	$\alpha$	$\beta$	radio (m)	AIC	$\alpha$	$\beta$	radio (m)
Índice de competencia en abetares puros	389	2	0,5	5	379,32	1,5	0,5	5
Índice de competencia en hayedos puros	125,09	0,5	1	5	123,21	0,5	1	5
Índice de competencia intraespecífica (abeto) en hayedo-abetares	178,3	0,5	0,5	5	174	0,5	0,5	5
Índice de competencia intraespecífica (haya) en hayedo-abetares	107,25	0,5	1	6	99,07	0,5	1	6
Índice de competencia interespecífica en hayedo-abetares	386,39	0,5	0,5	8	382,07	0,5	0,5	8

#### Modelos en abetares puros

La variable explicativa que ha presentado mayor correlación de Pearson con la variable respuesta (BAI) ha sido el dbh, tanto en la serie temporal de 1970-2018 como en la 2000-2018.

El modelo que ha presentado un menor valor de AIC en las dos series temporales fue el que tiene los árboles como efecto aleatorio. En este caso el diámetro normal es la variable que más influye positivamente sobre el crecimiento en ambas series temporales. Por el contrario, en la serie temporal 1970-2018 es la temperatura de primavera la que más influye negativamente, siendo la temperatura de verano anterior la que influyó de forma negativa en la serie de 2000-2018 (Tabla 2). Los valores obtenidos en el VIF para cada variable predictora son próximos a 1 por lo que no hay problemas de colinealidad entre variables explicativas. En cuanto a la validación gráfica de las asunciones de los modelos se ha observado que para la serie 1970-2018 no se cumple la homocedasticidad de los valores residuales. Sin embargo, en la serie temporal de 2000-2018 se observa una mayor homocedasticidad de estos, cumpliéndose así las asunciones.

Tabla 2. Resumen de resultados de los modelos ajustados para todas las formaciones en las dos series temporales.

	Variable	Abetares puros		Hayedos puros		Hayedo-abetares		Old-growth	
		Valor	p valor	Valor	p valor	Valor	p valor	Valor	p valor
1970-2017	(Intercept)	7.435	0.000	14.987	0.000	7.127	0.000	1.025	0.063
	t.prim	-0.095	0.000	-	-	-0.129	0.000	-	-
	t.ver	-	-	-	-	-	-	-	-
	precip	0.003	0.000	0.004	0.000	-	-	-	-
	z	-0.002	0.001	-0.010	0.000	-	-	-	-
	pte	-0.028	0.000	0.032	0.000	-	-	-	-
	dbh	0.035	0.000	0.051	0.000	-	-	0.041	0.000
	t.prim_t1	-0.065	0.000	-0.104	0.000	-	-	-	-

		t.ver_t1	-0.047	0.000	-	-	-0.112	0.000	-	-
		precip_t1	0.002	0.000	0.002	0.005	-	-	-	-
		ic.Aa	-	-	-	-	-	-	-	-
		ic.Fs	-	-	-	-	-	-	-	-
		ic.FsAa	-	-	-	-	-	-	-	-
2000-2018	Efectos fijos	tree	1.043	-	0.601	-	1.685	-	-	-
		sp	-	-	-	-	-	-	1.086	-
		(Intercept)	9.751	6.977	4.337	0.000	7.389	0.000	4.396	0.000
		t.prim	-0.090	-5.706	0.126	0.001	-	-	-	-
		t.ver	-0.054	-3.647	-0.166	0.000	-	-	-	-
		precip	-	-	-	-	-0.002	0.003	-	-
		z	-0.002	-3.032	-	-	-	-	-	-
		pte	-0.026	-3.017	-	-	-	-	-	-
		dbh	0.034	3.629	0.030	0.015	-	-	-	-
		t.prim_t1	-	-	-0.090	0.013	0.158	0.000	-	-
		t.ver_t1	-0.133	-9.046	-	-	-0.165	0.000	-	-
		precip_t1	0.002	3.048	-	-	-0.003	0.000	-	-
		ic.Aa	-	-	-	-	-	-	-	-
		ic.Fs	-	-	-	-	-	-	-	-
		ic.FsAa	-	-	-	-	-0.011	0.001	-0.155	0.003
	Efectos aleatorios	tree	1.341	-	0.824	-	1.581	-	-	-
		sp	-	-	-	-	-	-	1.769	-

*t.prim*: t<sup>a</sup> de primavera (°C); *t.ver*: temperatura de verano (°C); *precip*: sequía estival (mm); *z*: elevación (m); *pte*: pendiente (%); *dbh*: diámetro normal (cm); *t.prim\_t1*: t<sup>a</sup> de primavera del año anterior (°C); *t.ver\_t1*: temperatura de verano del año anterior (°C); *precip\_t1*: sequía estival del año anterior (mm); *ic.Aa*: competencia intraespecífica en abeto; *ic.Fs*: competencia intraespecífica en haya; *ic.FsAa*: competencia interespecífica entre haya y abeto; *tree*: árbol y *sp*: especie.

#### Modelos en hayedos puros

Al igual que en los abetares puros, el dbh ha presentado una mayor correlación con la variable objetivo en ambas series temporales. Por otro lado, la elevación ha sido en este caso la variable que peor correlación ha mostrado para la serie 1970-2018. En cambio, para la serie de 2000-2018 ha sido el índice de competencia la que ha mostrado peor correlación.

En este caso el modelo con los árboles como factor aleatorio también ha sido el que obtuvo un menor AIC en las dos series temporales. En la Tabla 2 se puede ver que el diámetro normal es la variable con mayor influencia positiva sobre el BAI para ambas series. Por el contrario, la temperatura de primavera del año anterior (*t.prim\_t1*) y la temperatura de verano son las variables que han presentado mayor influencia negativa en la serie 1970-2018 y 2000-2018 respectivamente.

En la serie 1970-2018 se puede ver que hay variables predictoras con valores próximos a 1 que representan una baja colinealidad. Sin embargo, en otras estos valores aumentan, como es el caso de la elevación, lo cual la regresión puede verse afectada por colinealidad. En la serie temporal 2000-2018, la colinealidad casi no afecta a la regresión. La validación gráfica de estos modelos confirma que cumplen las asunciones.

## *Hayedo-abetares*

En estas masas el diámetro normal ha sido, al igual que en los otros casos, la variable que ha presentado una mayor correlación positiva en las dos series. Para la serie 1970-2018 ha sido la pendiente la que presenta mayor correlación negativa; en cambio, para la serie 2000-2018 ha sido el índice de competencia interespecífico.

Al igual que en los dos casos anteriores, los modelos con los árboles como factor aleatorio han sido los que han presentado menor AIC. En la serie temporal de 1970-2018 no ha habido ninguna variable con influencia positiva. En la serie 2000-2018 solamente la temperatura de primavera del año anterior ha presentado influencia positiva (Tabla 2).

En las masas maduras consideradas como “old-growth” es una vez más el diámetro normal el que presenta mayor correlación positiva con el crecimiento. El modelo con especie como efecto aleatorio ha sido el que ha presentado un menor AIC. En la serie 1970-2018 solamente el diámetro normal presenta influencia sobre el crecimiento. Sin embargo, en esta serie no se cumplen las asunciones tras validar el modelo gráficamente. En la serie de 2000-2018, solamente influye de forma negativa el índice de competencia interespecífica sobre el crecimiento (Tabla 2). Para esta serie el modelo sí cumple con todas las asunciones estadísticas.

La colinealidad de las variables predictoras para este tipo de formaciones casi no afecta en la regresión. En cuanto a la validación gráfica se ha observado que para la serie temporal de 1970-2018 no se cumplen las asunciones, presentando heterocedasticidad en los valores residuales. Esto no ocurre en la serie 2000-2018, cumpliendo así las asunciones del modelo.

## 5. Discusión

Las masas estudiadas han mostrado una tendencia regresiva en los valores de crecimiento de la sección normal del árbol (BAI) durante los últimos 50 años, precedidos de un periodo anterior en el que estos valores se han incrementado. Además, este decrecimiento fue especialmente acusado y de forma generalizada en abetares. Un patrón similar se observó en abetares del sur de Europa (Gazol et al., 2015). Otro ejemplo ilustrativo de este fenómeno de decrecimiento debido a condiciones climáticas cada vez más cálidas y secas se encontró en masas subalpinas de *N. pumilio* en los Andes, que conformaban el límite de distribución altitudinal de la especie (Fajardo et al., 2018). Sin embargo, estas condiciones desfavorables y más cálidas en latitudes más bajas de la distribución del abeto resultaron ser favorables para el crecimiento de esa especie en zonas frías y más húmedas situadas en latitudes más altas como los bosques de los Alpes, y Cárpatos (Gazol et al., 2015).

De manera general, ha sido el tamaño del árbol en términos de diámetro la variable que más ha determinado el crecimiento radial en casi todas las masas. Esto es razonable, dada la relación funcional entre el dbh y el área basimétrica, y concuerda con trabajos previos en los que se observó que el crecimiento se incrementa continuamente en árboles grandes y/o viejos, incluso cuando este decrece a nivel de parcela (Stephenson et al., 2014). Por otro lado, fueron las variables climáticas las que mayor efecto negativo tuvieron en el crecimiento como ocurre en otras masas forestales, no solo situadas en su límite de distribución (Gazol et al., 2015), sino también en masas presupuestadas en expansión como algunos bosques boreales (Aakala et al., 2018). Sin embargo, a diferencia de lo observado en otros trabajos, fue la temperatura un factor más limitante que la precipitación estival ya que el abeto es muy sensible al déficit hídrico generado por una mayor evapotranspiración debida a una elevada demanda atmosférica de agua (Linares and Camarero 2012).

En los abetares puros se ha observado que las variables relacionadas con la precipitación fueron las únicas que mostraron una influencia positiva sobre el crecimiento radial, aunque esta relación fue bastante débil. Esto puede ser debido a que el BAI suele ser similar para esta especie en años secos y húmedos dado que la variabilidad de la precipitación en los Pirineos es baja si se compara con zonas mediterráneas (Schwarz et al., 2019). Por el contrario, las variables climáticas relacionadas con la temperatura presentan una influencia negativa en las dos series temporales analizadas. En la serie de 1970-2018 la temperatura de primavera incide negativamente, quizás por la presencia de heladas tardías y bajas temperaturas que reducen el crecimiento del abeto al inicio de su estación (Gazol et al., 2019). En la serie de 2000-2018 fue la temperatura de verano del año anterior, pudiendo ser debido a que el crecimiento decrece con el aumento de las temperaturas que inducen mayor sequía atmosférica (Bréda et al., 2006). Esto pone de manifiesto la sensibilidad que tienen estas masas ubicadas en su límite suroccidental de distribución al cambio climático (Gazol et al., 2015). En el caso de la pendiente, la influencia sobre el crecimiento también es negativa, quizás por la estrecha relación que existe con la profundidad del suelo, y en consecuencia con la fertilidad y disponibilidad de agua y nutrientes.

En las masas dominadas por haya, solo en la serie temporal de 1970-2018 el dbh mostró una influencia positiva, y no fue significativo en la serie de 2000-2018. En cuanto a las variables climáticas sucede algo similar a los abetares puros. Las variables climáticas relacionadas con la temperatura presentan una influencia negativa sobre el crecimiento. La temperatura media de primavera del año anterior presentó influencia negativa en ambas series. En la serie de 1970-2018 la elevación mostró un valor negativo, probablemente al estar relacionada con el gradiente térmico altitudinal. La temperatura de verano en la serie de 2000-2018 fue la de mayor influencia negativa sobre el crecimiento. Es posible que esto sea debido a que el haya es una especie cuyo crecimiento responde de forma negativa a condiciones muy cálidas y secas en verano (Serra-Maluquer et al. 2019), en consonancia al aumento significativo de temperatura observado los últimos años (IPCC, 2007).

En los hayedo-abetares no ha aparecido el dbh como variable influyente del crecimiento en ninguna de las dos series temporales, en contraposición a los otros dos tipos de masas estudiados y a estudios previos como el de Aakala et al. (2018). Ello puede ser debido a la consideración conjunta de las dos especies, dado su distinto patrón de crecimiento radial. En la serie temporal de 1970 a 2018, no aparece ninguna variable explicativa que tenga influencia positiva sobre el crecimiento, solo aparecen dos variables explicativas y ambas están relacionadas con la temperatura; aunque cabe mencionar que este modelo no cumple todas las asunciones del ajuste. La serie temporal de 2000 a 2018 es la única en la que aparece el índice de competencia interespecífico como una variable que influye negativamente sobre el crecimiento.

En el análisis realizado para los bosques maduros (“old-growth”), se ha observado que en la serie temporal de 1970 a 2018 solamente fue significativa el dbh con una influencia positiva, mientras que en la serie de 2000-2018 solo fue significativa el índice de competencia intraespecífico de abeto con influencia negativa sobre el crecimiento. Esto tiene sentido ya que la competencia disminuye el crecimiento, sobre todo la intraespecífica que es más intensa que la interespecífica. En comparación con las masas mixtas de haya y abeto, se puede ver que la cantidad de variables significativas disminuye, aunque hay que tener en cuenta que la cantidad de datos para estas masas es bastante menor. En los bosques maduros (“old-growth”) se ha observado que el modelo lineal mixto que mejor se ha ajustado es el que presenta la especie anidada por parcela como factor aleatorio, a diferencia del resto de masas estudiadas, en las que eran los modelos con el árbol como factor aleatorio los que presentaban menor valor de AIC.

A modo de resumen se puede decir que el diámetro del árbol influye de forma positiva sobre el crecimiento radial y que las temperaturas medias de primavera y verano (con tendencias al alza por el

cambio climático) afectan de forma negativa al crecimiento. Sin embargo, estas últimas son inherentes al clima y no pueden ser modificadas; así que, de cara a usar estos modelos como una herramienta de gestión, ha sido el índice de competencia la variable que nos ha ofrecido una información más útil en la predicción del crecimiento. Así se ha podido observar en aquellas masas donde el índice de competencia ha mostrado efectos significativos que siempre eran negativos sobre el crecimiento. En este sentido, sería conveniente explorar otros índices que puedan reflejar las condiciones estructurales de la masa para explorar nuevas variables predictoras del crecimiento. Por lo tanto, sabiendo que el decaimiento de los abetares en Pirineos está estrechamente relacionado con caídas previas y bruscas de crecimiento, a menudo ligadas a sequías estivales severas, la reducción de la competencia mediante la gestión podría ser una práctica útil para mitigar o al menos ralentizar de forma transitoria el decaimiento de estas masas. Esto podría suponer un cambio de paradigma en la gestión que se ha observado en algunas zonas, basada exclusivamente en cortas sanitarias de árboles con síntomas de decaimiento, y que no ha podido revertir el decaimiento.

## 6. Conclusiones

El modelo con los árboles como factor aleatorio ha sido el que presentó un menor AIC en todos los casos, excepto en los bosques maduros (“old-growth”) que fue el modelo con la especie anidada por parcela. En el 62,5% de los casos la variable explicativa que mayor efecto positivo tuvo sobre el incremento en la sección normal del árbol fue el diámetro normal. Siempre que ha aparecido una variable explicativa relacionada con la temperatura de verano, ha tenido influencia negativa sobre el crecimiento. El índice de competencia solo tuvo influencia negativa sobre el crecimiento en las masas mixtas.

## 7. Agradecimientos

Las investigaciones del presente trabajo han sido financiadas a cargo del proyecto “Modelización del efecto de la intensidad de perturbación sobre la estructura y el stock de carbono en masas naturales a partir del Inventario Forestal Nacional” (AGL2016-76769-C2-2-R), cofinanciado por el Fondo Europeo de Desarrollo Regional (FEDER). En el proyecto participan la Universidad de Santiago de Compostela (España), el Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (España), la Universidad de Oviedo (España), CERNA ingeniería y asesoría medioambiental SLP (España) y University of Göttingen (Alemania). El autor J.A. Molina-Valero ha sido financiado mediante un contrato de Formación de Profesorado Universitario (FPU 16/03057) del Ministerio de Universidades. El autor C. Pérez-Cruzado ha sido financiado mediante un contrato Ramón y Cajal del Ministerio de Ciencia e Innovación (RYC2018-024939-I).

## 8. Bibliografía

AAKALA, T., BERNINGER, F., & STARR, M.; 2018. The roles of competition and climate in tree growth variation in northern boreal old-growth forests. *Journal of vegetation science*, 29(6), 1040-1051.

BRËDA, N., HUC, R., GRANIER, A: & DREYER, E.; 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63, 625-644.

BUNN, A.G.; 2008. A dendrochronology program library in R (dpIR). *Dendrochronologia* 26(2), 115-124.

BUNN, A.; KORPELA, M.; BIONDI, F.; CAMPELO, F.; MERIAN, P.; QEADAN, F., & ZANG, G.; 2021. dplR: Dendrochronology Program Library in R. R package version 1.7.2. <https://github.com/AndyBunn/dplR>

CAMARERO, J. J., BIGLER, C., LINARES, J. C., & GIL-PELEGRÍN, E.; 2011. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management*, 262(5), 759-769.

CANHAM, C.D., LEPAGE, P.T. & COATES, K.D.; 2004. A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 778-787.

CORRA, J. C., SALAZAR, J. C.; 2016. Introducción a los modelos mixtos. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Escuela de Estadística.

COSTA, M., MORLA, C., SAINZ, H.; 1997. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. *Planeta, Barcelona*. 572 pp.

FAJARDO, A., GAZOL, A., MAYR, C., & CAMARERO, J. J.; 2019. Recent decadal drought reverts warming-triggered growth enhancement in contrasting climates in the southern Andes tree line. *Journal of Biogeography*, 46(7), 1367-1379.

FORD, S. E., & KEETON, W. S.; 2017. Enhanced carbon storage through management for old-growth characteristics in northern hardwood-conifer forests. *Ecosphere*, 8(4), e01721.

FRITTS, H.C. 1976. Tree Rings and Climate. Academic Press, London.

GAZOL, A., CAMARERO, J. J., GUTIÉRREZ, E., POPA, I., ANDREU-HAYLES, L., MOTTA, R., ... & CARRER, M.; 2015. Distinct effects of climate warming on populations of silver fir (*Abies alba*) across Europe. *Journal of Biogeography*, 42(6), 1150-1162.

GAZOL, A., CAMARERO, JJ, COLANGELO, M., DE LUIS, M., MARTÍNEZ DEL CASTILLO, E. Y SERRA-MALUQUER, X.; 2019. La sequía de verano y las heladas de primavera, pero no su interacción, limitan el crecimiento del haya europeo y el abeto plateado en sus límites de distribución del sur. *Agricola*. 278: 107695. doi: 10.1016 / j.agrformet.2019.107695

HARRISON, X. A., DONALDSON, L., CORREA-CANO, M. E., EVANS, J., FISHER, D. N., GOODWIN, C. E., ... & INGER, R.; 2018. A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. *PeerJ*, 6, e4794.

HARTMANN, H., BEAUDET, M., MAZEROLLE, M.J, MESSIER, C.; 2009. Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) growth is influenced by close con specifics and skid trail proximity following selection harvest. *Forest Ecology and Management*. 258, 823-831.

IPCC; 2007. Climate Change 2007: Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge Univ. Press.

LINARES, J.C. & CAMARERO, J.J. 2012. From pattern to process: linking intrinsic water-use efficiency to drought-induced forest decline. *Global Change Biology* 18, 1000-1015.

MINISTERIO DE AGRICULTURA, PESCA Y MEDIO AMBIENTE (MAPAMA); 2019. Anuario de estadística forestal de 2017. Madrid.

MOLINA-VALERO, J. A., ÁLVAREZ\_GONZÁLEZ, J. G., PÉREZ-CRUZADO, C.; 2019. Estimación de la intensidad de perturbación sobre la estructura y el stock de carbono en bosques naturales. *I Congreso da Xuventude Investigadora en Producción Primaria Sostenible e Calidade e Seguridade Alimentaria. BioRedes, Lugo.*

NORNADIAH, R., YAP, W.; 2011. Power comparison of Shapiro-Wilk, Kolmogorov-Smirnov, Lilliefors and Anderson-Darling tests. *Journal of Statistical Modeling and Analytics*. 2(1), 21-33.

PINHEIRO, J., BATES, D., DEBROY, S., SARKAR, D., HEISTERKAMP, S., VAN WILLIGEN, B., & MAINTAINER, R.; 2017. Package ‘nlme’. Linear and nonlinear mixed effects models, version, 3.

POSADA, D., BUCKLEY, T. R.; 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: Advantages of Akaike Information Criterion and Bayesian Approaches Over Likelihood Ratio Tests. *Systematic Biology*. 53, 793-808.

R CORE TEAM; 2019. R: A language and environment for statistical computing. RFoundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

SABATINI, F.M., BURRASCANO, S., KEETON, W.S., LEVERS, C., LINDNER, M., PÖTZSCHNER, F., ..., DEBAIVE, N.; 2018. Where are Europe's last primary forests? *Divers. Distrib.* 24, 1426-1439. <https://doi.org/10.1111/ddi.12778>

SCHWARZ, J. A., & BAUHUS, J.; 2019. Benefits of mixtures on growth performance of silver fir (*Abies alba*) and European beech (*Fagus sylvatica*) increase with tree size without reducing drought tolerance. *Front. For. Glob. Chang*, 2, 79.

SERRA-MALUQUER, X., GAZOL, A., SANGÜESA-BARREDA, G., SÁNCHEZ-SALGUERO, R., ROZAS, V., COLANGELO, M., GUTIÉRREZ, E. AND CAMARERO, J.J. 2019. Geographically structured growth decline of rear-edge Iberian *Fagus sylvatica* forests after the 1980s shift toward a warmer climate. *Ecosystems* 22, 1325–1337.

STEPHENSON, N.L., DAS, A.J., CONDIT, R., RUSSO, S.E., BAKER, P.J., BECKMAN, N.G., COOMES, D.A., LINES, E.R., MORRIS, W.K., RÜGER, N.; 2014. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature* 507, 90-93. <https://doi.org/10.1038/nature12914>

ZUUR, A., IENO, E. N., WALKER, N., SAVELIEV, A. A., & SMITH, G. M.; 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer Science & Business Media.