



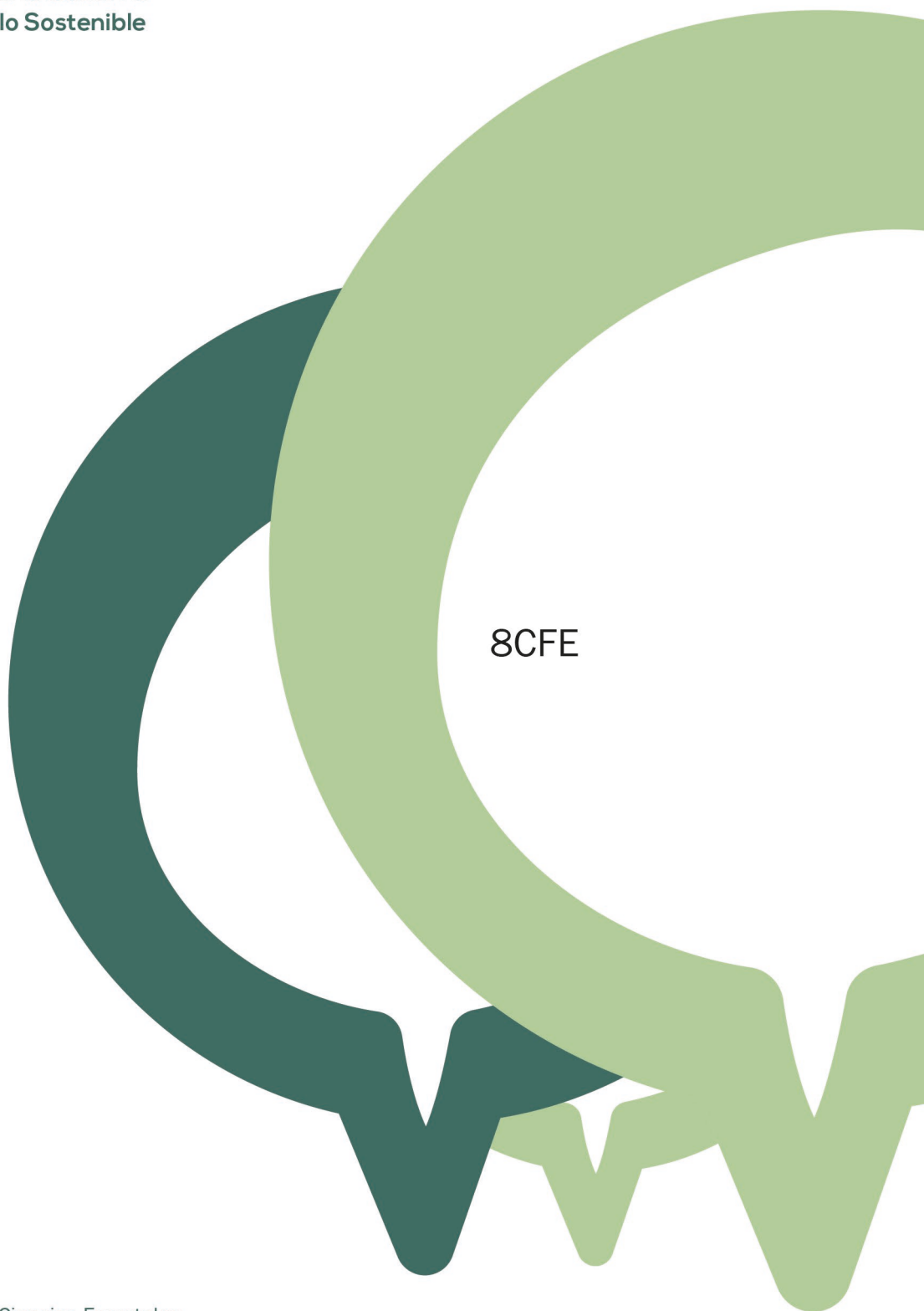
2022
Lleida

27·1
junio · juny
julio · juliol

Cataluña
Catalunya

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



Vulnerabilidad del crecimiento a la sequía en repoblaciones forestales de coníferas nativas y exóticas: implicaciones sobre la dinámica forestal ante el cambio climático

MEDINA-VILLAR, S.^{1,2}, PÉREZ-CORONA, E.¹, HERRERO, A.^{1,3}, CRUZ-ALONSO, V.⁴, CARRO-MARTINEZ, N.¹, ANDIVIA, E.¹

¹ Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España.

² Departamento de Biología, Universidad de La Serena, La Serena, Chile.

³ Grupo Fisioclima CO2, Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad del País Vasco, Facultad de Farmacia, Vitoria-Gasteiz, País Vasco.

⁴ Department of Landscape Architecture. Harvard University. 42-48 Quincy St, Cambridge, MA 02138.

Resumen

Las especies exóticas se utilizan frecuentemente en repoblaciones forestales por su alta productividad y capacidad de adaptación a ambientes poco favorables. El incremento de la aridez y de la frecuencia e intensidad de las sequías extremas podrían incrementar la capacidad invasora de estas especies que podrían desplazar a las nativas. En este trabajo evaluamos el crecimiento radial de coníferas nativas (*Pinus pinaster*, *P. nigra* y *P. sylvestris*) y una exótica (*Cupressus arizonica*) que coexisten lo largo de gradientes ambientales en la Sierra de Guadarrama. Mediante métodos dendrocronológicos evaluamos las relaciones crecimiento-clima, la resiliencia a eventos de sequía extrema y proyectamos el crecimiento de las especies estudiadas bajo diferentes escenarios climáticos. Nuestros resultados muestran una tendencia de crecimiento más positiva en *C. arizonica* que en *P. pinaster* y *P. sylvestris* en los extremos del gradiente ambiental. Además, *C. arizonica* mostró una mayor resiliencia a eventos de sequía que las especies nativas. Las proyecciones de crecimiento corroboran una mejor respuesta de *C. arizonica* al aumento de la aridez, especialmente en comparación con *P. sylvestris*. Estos resultados sugieren una mayor vulnerabilidad frente al cambio climático de las coníferas nativas, lo que podría favorecer un cambio de dominancia en estas masas forestales hacia *C. arizonica*.

Palabras clave

Árboles alóctonos, cambio climático, capacidad de invasión, resiliencia a la sequía.

1. Introducción

En los últimos siglos, el ser humano ha trasladado numerosas especies de plantas leñosas fuera de sus rangos naturales de distribución con diferentes propósitos. Muchas de estas especies se han naturalizado e incluso mostrado un carácter invasor (Binggeli, 1996; Richardson, 1998; Richardson et al., 2000; Richardson et al., 2011). En las últimas décadas, la globalización ha acelerado la entrada de especies exóticas en todas las regiones del planeta. Se consideran especies exóticas naturalizadas a aquellas capaces de formar una población, reproducirse y aumentar en número hasta formar una colonia que se autoperpetúa fuera de su rango de distribución y sin ser consecuencia de procesos de dispersión natural (Richardson et al., 2000). Una especie exótica es además invasora cuando se dispersa a grandes distancias en poco tiempo, siendo un agente de cambio que amenaza la diversidad biológica (Richardson et al., 2000; Ley 42/2007). Algunos rasgos biológicos pueden explicar el éxito de naturalización o invasión de las especies exóticas fuera de su rango de distribución natural. En general, son especies de crecimiento rápido, con amplia tolerancia ambiental y elevada plasticidad fenotípica (Rejmanek & Richardson, 1996; Sexton et al., 2002, Davidson et al., 2011). En este sentido, una mejor adaptación de las especies exóticas respecto de las nativas al cambio climático podría favorecer la exclusión competitiva de las especies nativas (Dukes & Mooney, 1999; Hellmann et al., 2008; Godoy et al., 2011).

Las invasiones biológicas junto al cambio climático constituyen dos de los motores más importantes del cambio global. Ambos modifican la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas y alteran la dinámica poblacional, la composición de las comunidades y la distribución geográfica de las especies nativas (Vitousek, 1994; Schröter et al., 2005; Walther et al., 2009). Sin embargo, el efecto del cambio climático y la introducción de especies exóticas sobre los ecosistemas se ha estudiado generalmente de forma independiente (Walther et al., 2009; Medina-Villar et al., 2020), sin considerar las posibles interacciones entre ellos a pesar de su evidente importancia. Los distintos escenarios de cambio climático predicen un aumento continuado de las temperaturas y de la frecuencia y magnitud de eventos climáticos extremos como olas de calor y sequías (IPCC, 2014; Spinoni et al., 2018). Dichos eventos climáticos tienen un impacto significativo en las comunidades forestales, modificando su estructura y composición (Ruiz-Benito et al., 2017). En este contexto, los bosques de zonas con limitaciones hídricas, como los de la cuenca mediterránea, han sido identificados como uno de los ecosistemas más vulnerables al cambio climático (Neumann et al., 2017) y es esperable que sufran cambios más bruscos de composición que otros bosques de áreas templadas (Ruiz-Benito et al., 2017). En los bosques mediterráneos la recurrencia de eventos de sequía se ha relacionado con respuestas específicas de cada especie en términos de crecimiento, mortalidad y regeneración (Marqués et al., 2016; Andivia et al., 2020). Por ello, es esperable que la existencia de estas diferencias interespecificas en la respuesta demográfica a eventos de sequía determine la dinámica forestal y con ello los cambios futuros en la composición del ecosistema (Reyer et al., 2015; Ruiz-Benito et al., 2017).

La resiliencia se define como la capacidad de los individuos, poblaciones o comunidades de restaurar la estructura y funcionamiento previo a una perturbación (*sensu* Holling 1973) y, en este sentido, es un concepto cada vez más usado en el mundo académico para evaluar la estabilidad de los ecosistemas a eventos extremos de sequía (Lloret et al., 2011). La evaluación de la resiliencia a eventos de sequía en especies que coexisten puede contribuir a predecir la dinámica forestal en respuesta al cambio climático. Sin embargo, hasta ahora ningún estudio ha comparado la resiliencia a eventos de sequía entre especies forestales autóctonas y exóticas que coexisten en un ecosistema.

2. Objetivos

El objetivo principal de este trabajo fue comparar la sensibilidad al clima y la resistencia y la resiliencia a eventos de sequía del ciprés exótico *Cupressus arizonica* Greene y las especies autóctonas de pino *Pinus pinaster* Ait., *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* J.F. Arnold., y *Pinus sylvestris* L. coexistentes en el centro de la península ibérica, y analizar sus tendencias de crecimiento bajo diferentes escenarios de cambio climático. Para ello, se reconstruyó el crecimiento de las distintas especies siguiendo un enfoque dendroecológico. Dado que la especie exótica *C. arizonica* está naturalizada en la península ibérica, se espera que presente una menor vulnerabilidad y mayores valores de resistencia y resiliencia a la sequía que las especies nativas. Los resultados de este estudio pueden ayudar a predecir la dinámica poblacional de las masas forestales donde coexisten especies exóticas y nativas y los efectos del cambio climático sobre el carácter invasor de *C. arizonica*.

3. Metodología

3.1. Área de estudio

El área de estudio, La Pedriza, se encuentra situada en el centro de la península ibérica, en la vertiente sur del Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama (40°44' N, 3°54' W), a una altitud comprendida entre los 890 y los 2.090 m s.n.m. Se caracteriza por ser un clima mediterráneo continental con -0,4°C de temperatura media del mes más frío y 17,0°C del más cálido (enero y julio

respectivamente). La precipitación total anual aproximada es de 880 mm (dato de las estaciones meteorológicas de Puerto de Navacerrada y Colmenar Viejo; AEMET, 2019). Su ubicación geográfica y altitud ha permitido la existencia de características climáticas transicionales entre la región mediterránea y la región eurosiberiana en el paraje. Además, el acusado gradiente altitudinal, caracterizado por un conjunto de peñas y riscos de formas sinuosas, genera una alta variabilidad de factores climáticos y edáficos en una extensión de terreno relativamente pequeña. La Pedriza es en su mayoría un batolito granítico originario de la era Paleozoica. A mediados del siglo XX se repoblaron 3.926 ha dentro del paraje de La Pedriza con varias especies de coníferas (*P. pinaster*, *P. nigra*, *P. sylvestris* y *C. arizonica*; Valdés y Carlos, 1996), que coexisten en la actualidad con otras especies de vegetación autóctona. En las cotas más bajas se desarrollan arbustos como la jara pringosa (*Cistus ladanifer* L.), y en las altas la jara estepa (*Cistus laurifolius* L.). También podemos encontrar árboles y arbustos como enebros (*Juniperus oxycedrus* L.), acebos (*Ilex aquifolium* L.), madroños (*Arbutus unedo* L.), tejos (*Taxus baccata* L.) y sabinas (*Juniperus thurifera* L.) en menor proporción.

3.2. Especies de estudio

Cupressus arizonica es una especie autóctona de las montañas de Arizona, Nuevo México y Texas, donde se encuentra a altitudes comprendidas entre los 1.000 y 2.000 m s.n.m. (Flora of North America, 1993). Fue introducida hace décadas en la península ibérica para su uso como seto, como árbol ornamental en parques urbanos y en repoblaciones forestales. Es una especie muy resistente a la sequía, relativamente tolerante al frío y a las heladas, y capaz de vivir en casi todo tipo de suelos (Flora of North America, 1993; Valdés y Carlos, 1996; CABI, 2020). En el área de estudio las poblaciones de *C. arizonica* son fruto de planes de repoblación realizados en los años 50 del siglo XX (Valdés y Carlos, 1996). *Cupressus arizonica* coexiste con especies autóctonas de pino (*Pinus pinaster*, *Pinus nigra* y *Pinus sylvestris*), procedentes también de repoblaciones. Estas especies de pino muestran distinta tolerancia a la sequía que se refleja en su distribución natural a lo largo de gradientes altitudinales y latitudinales coincidentes con distintos niveles de disponibilidad hídrica (Ruiz-Benito et al., 2012). De este modo, *P. pinaster* es la especie más tolerante a la sequía seguida de *P. nigra* y *P. sylvestris* (Martín-Benito et al., 2013; Herrero & Zamora, 2014; Marqués et al., 2016). En el área de estudio estas especies muestran una segregación altitudinal de modo que *P. pinaster* ocupa el piso inferior (aprox. 900-1200 m s.n.m.), seguida de *P. nigra* (aprox. 1100-1300 m s.n.m.) y de *P. sylvestris* (aprox. 1100-1800 m s.n.m.).

3.3. Diseño de muestreo y métodos dendrocronológicos

Se seleccionaron rodales en los cuales coexistieran las distintas especies de pinos autóctonas con la especie exótica, siguiendo la segregación en altura de las especies de pino. De este modo, se seleccionaron tres sitios para cada combinación de especies (*C. arizonica* - *P. pinaster*; *C. arizonica* - *P. nigra* y *C. arizonica* - *P. sylvestris*), es decir, 9 sitios en total. Dentro de cada sitio se seleccionaron y se muestrearon al azar 5 individuos de *C. arizonica* y 5 individuos de la especie de pino correspondiente. De cada uno de los individuos se registró el diámetro a la altura del pecho (DBH) y se obtuvo un testigo de madera usando una barrena de Pressler (90 testigos).

Los testigos fueron procesados según métodos dendrocronológicos estándar (Fritts, 2001). En primer lugar, se dejaron secar al aire durante 48 h para después pegarse con cola sobre soportes de madera. Posteriormente, fueron lijados usando gradualmente lijas de tamaño de grano ascendente (80, 120 y 300) para facilitar la visualización de los distintos anillos. Finalmente, las muestras fueron escaneadas a 1200 ppp mediante un scanner (EPSON V8 Perfection, Japón) y se midió la anchura de cada anillo mediante el software ImageJ 1.51 k (Schneider et al., 2012) con una precisión de 0,01 mm. Una vez medidos, se realizó la datación cruzada de todas las muestras teniendo en cuenta los años característicos, es decir años en los que la mayoría de los árboles mostraban crecimientos muy elevados o muy bajos con respecto al promedio. Para cuantificar el crecimiento, calculamos el área

basal de cada árbol ($BA = \pi \times (DBH/2)^2$) en cada año restando sucesivamente la anchura medida de los anillos a partir del DBH y asumiendo que la superficie transversal del tronco es aproximadamente concéntrica. Por último, expresamos el crecimiento radial anual en términos de incremento de área basal (*Basal Area Increment*, BAI, cm^2), ya que proporciona una estimación del crecimiento radial más robusta que la anchura de anillos (Biondi & Qeadan, 2008). Para ello, calculamos la diferencia en área basal entre años consecutivos:

$$BAI = \pi(BA_t - BA_{t-1})$$

Siendo BA_t y BA_{t-1} los incrementos radiales al final y al principio de un determinado anillo de crecimiento.

3.4. Resiliencia y resistencia a eventos de sequía

En primer lugar, identificamos en los testigos los eventos de sequía acontecidos durante el periodo de estudio. Para asegurar un número mínimo adecuado de individuos de cada especie para el análisis estadístico y para evitar las oscilaciones de crecimiento asociadas al estado juvenil, determinamos 1974 como el año de inicio del estudio. Los eventos de sequía se correspondieron con el percentil 15 de los años más secos. De este modo se identificaron los años 1991, 1995, 2005, 2009 y 2012 como eventos de sequía (Fig. 1, AEMET, 2019). Para analizar la resiliencia y resistencia del crecimiento a estos eventos de sequía se utilizaron los índices propuestos por Lloret et al. (2011). La resiliencia, definida como la capacidad de recuperar los niveles de rendimiento (en este caso crecimiento radial) anteriores a una perturbación, se calculó como la relación entre el crecimiento posterior (PostDr) y anterior a la sequía (PreDr). La resistencia, definida como la capacidad de mantener durante una perturbación el rendimiento anterior a la misma, se calculó como la relación entre el crecimiento durante el evento de sequía (Dr) y el crecimiento anterior al mismo (PreDr). El crecimiento anterior (PreDr) y posterior al evento de sequía se calculó como el crecimiento medio de los tres años anteriores y posteriores al evento, respectivamente.

Resiliencia = $\text{PostDr} / \text{PreDr}$

Resistencia = Dr / PreDr

3.5. Análisis estadísticos

Para evaluar la sensibilidad del crecimiento de cada especie a los factores climáticos usamos un modelo lineal mixto, donde el individuo fue considerado como un efecto aleatorio al tomarse medidas repetidas en el mismo. Además, se utilizó una estructura autoregresiva para considerar la autocorrelación temporal propia de las series de crecimiento radial. La variable respuesta de los modelos fue el BAI transformada logarítmicamente para cumplir con el principio de homocedasticidad necesario en los modelos lineales. Como efectos fijos se consideró la identidad del sitio y el tamaño de los individuos en forma de polinomio, para absorber la variabilidad consecuencia de muestrear distintos sitios y de la propia señal biológica del crecimiento, respectivamente. Además, también se incorporaron como efectos fijos la temperatura media y el balance hídrico anual (P-PET) permitiendo evaluar la sensibilidad del crecimiento a estas variables a partir de la pendiente del modelo. El balance hídrico anual se calculó como la diferencia entre la precipitación y la evapotranspiración. Los datos climáticos fueron extraídos de la base de datos del Climatic Research Unit (CRU) (Harris et al. 2014). Todas las variables explicativas numéricas fueron estandarizadas, lo que permite la posterior comparación entre las pendientes de los modelos (Zuur et al., 2009). Se realizó un modelo para cada especie de pino y tres modelos en el caso de *C. arizonica* (uno para cada uno de los sitios de coexistencia con cada una de las especies de pino). Las pendientes del modelo para la temperatura y el balance hídrico se compararon entre especies mediante un t-test ($P < 0.05$).

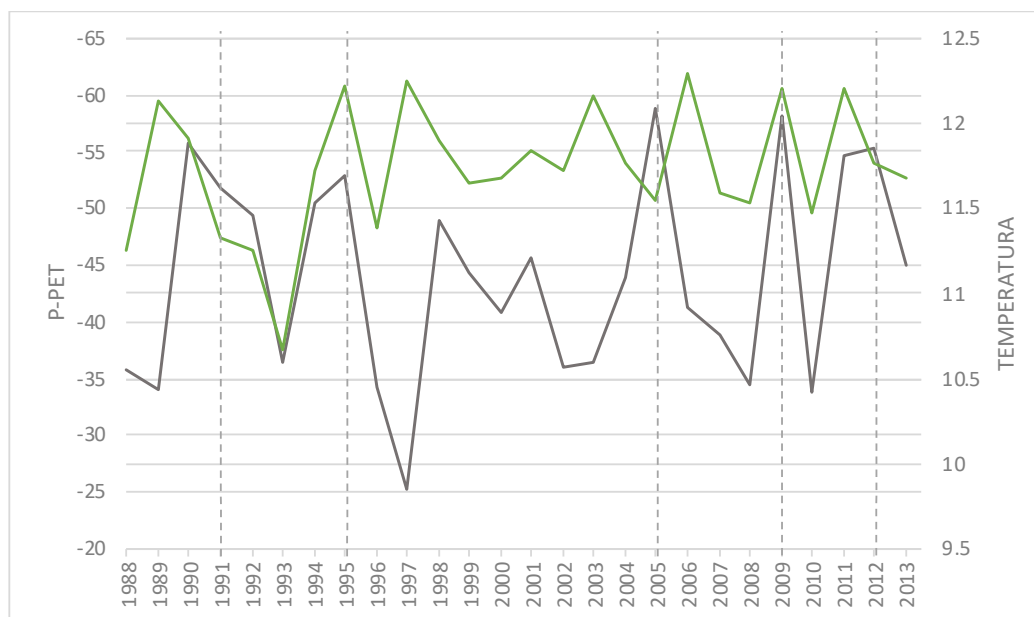


Figura 1. Valores medios de P-PET (línea verde) y temperatura media anual (línea gris) para cada año en el área de estudio. Las líneas discontinuas indican los años de los eventos de sequía: 1991, 1995, 2005, 2009 y 2012 (AEMET, 2019).

Para evaluar las diferencias entre especies en la resiliencia y resistencia a eventos de sequía se usó un modelo lineal donde la especie y el sitio fueron considerados como efectos fijos. Además, se incorporó el tamaño del individuo como covariable ya que la respuesta a la sequía está determinada por el tamaño de los individuos (Andivia et al., 2020). Se realizó un modelo para cada combinación de *C. arizonica* con cada especie de pino y para cada evento de sequía por separado. Las variables respuestas (resiliencia y resistencia) fueron transformadas logarítmicamente para garantizar su homocedasticidad. Todos los análisis estadísticos se realizaron en R v3.5.3. (R Core Team, 2018) usando el paquete nlme (Pinheiro et al., 2019).

3.6. Predicciones del crecimiento.

Para comparar la tendencia de crecimiento pasada y futura de la especie exótica respecto de las especies nativas, se utilizó el procedimiento de predicción del crecimiento utilizado por González-Muñoz et al. (2014) y Matías et al. (2017) para el periodo 1974-2100. Para ello, los datos climáticos en el periodo 1974-2100 obtenidos de la base de datos CRU fueron proyectados de acuerdo con el modelo climático CMIP5 (Coupled Model Intercomparison Project; Taylor et al., 2012) bajo los escenarios RCP2.6 y RCP8.5 (IPCC, 2014). Estos escenarios se basan en la aplicación o no, respectivamente, de medidas de mitigación para reducir emisiones de CO₂. Los escenarios RCP2.6 y RCP8.5 predicen un aumento de la temperatura media anual de 1.2 y 4.7 °C, respectivamente, para el periodo 2080-2100 en comparación con el periodo de referencia 1974-2018. En cuanto a la precipitación, se espera que disminuya 8 y 139 mm para los escenarios RCP2.6 y RCP8.5, respectivamente. El BAI anual fue simulado para 1000 individuos por especie y sitio (n =3 por cada par exótica - nativa) con edades iniciales de 1-9 y finales de 32-80.

4. Resultados

En la Tabla 1 se muestran las características (edad, BAI, DBH) de los árboles muestreados en el estudio. El DBH de los árboles adultos muestreados varió entre 9,2 cm y 63 cm (media \pm SD; 35,64 \pm 7,52 cm; Tabla 1). La edad a 1,3 m osciló entre 24 y 80 años (46,69 \pm 9,03 años; Tabla 1) siendo la media similar para todas las especies. El BAI para el periodo de estudio osciló entre 2,34 y 72,25 cm² (17,23 \pm 11,57 cm²). Los árboles de *C. arizonica* mostraron un DBH inferior que las especies de pino

nativas. Los árboles de *P. nigra* mostraron un BAI más bajo ($13,21 \pm 7,25 \text{ cm}^2$) que el resto de las especies muestreadas.

Tabla 1. Características de los árboles muestreados (media \pm SD; $n= 15$ a 45). BAI: incremento de área basal; DBH: diámetro a la altura del pecho (1.3 m).

	Todas	<i>C. arizonica</i>	<i>P. pinaster</i>	<i>P. nigra</i>	<i>P. sylvestris</i>
BAI (cm ²)	17.23 \pm 11.57	17.96 \pm 10.59	13.21 \pm 7.25	22.58 \pm 17.38	13.95 \pm 8.67
Edad (años)	46.69 \pm 9.03	46.55 \pm 11.05	44.53 \pm 3.04	46.53 \pm 7.78	49.40 \pm 8.16
DBH (cm)	35.64 \pm 7.52	31.49 \pm 7.24	41.01 \pm 4.80	38.89 \pm 6.267	38.11 \pm 7.38

Los resultados de los modelos de crecimiento mostraron efectos significativos del sitio, el tamaño de los individuos, el balance hídrico y la temperatura, aunque la magnitud de estos efectos varió entre las especies estudiadas (Tabla 2). Estos modelos explicaron el 39% de la variabilidad para *P. pinaster*, el 25% para *P. nigra* y el 28% para *P. sylvestris*. Para *C. arizonica*, el modelo explicó el 50% de variabilidad para la combinación *C. arizonica* - *P. pinaster*, el 34% para *C. arizonica* - *P. nigra* y el 32% para *C. arizonica* - *P. sylvestris*. El efecto del sitio fue significativo para *C. arizonica* y para *P. sylvestris* (Tabla 2). El tamaño de los individuos tuvo un efecto significativo en todas las especies estudiadas excepto en *P. sylvestris*, en el que el efecto fue marginalmente significativo ($P=0,0655$) (Tabla 2). La temperatura afectó significativamente al crecimiento de *P. pinaster* y *C. arizonica* en los sitios con *P. nigra* (Tabla 2; Fig. 2a). El balance hídrico anual (P-PET) tuvo, generalmente, un efecto significativo sobre el crecimiento de las especies estudiadas, excepto en el caso de *C. arizonica* en los sitios de *P. pinaster* (Tabla 2; Fig. 2b). Además, dicho efecto fue significativamente mayor ($P<0.05$) en *P. pinaster* que en *C. arizonica* para los sitios donde coexistían (Fig. 2b).

Tabla 2. Modelo de crecimiento. La tabla contiene los datos obtenidos del modelo de crecimiento para las combinaciones de especie no nativa - nativa (Ca - *Cupressus arizonica*, Pp - *Pinus pinaster*, Pn - *Pinus nigra*, Ps - *Pinus sylvestris*). Los valores en negrita indican el efecto significativo de alguno de los factores (sitio, tamaño, P-PET o temperatura).

	Sitio		Tamaño		P-PET		Temperatura		R ²
	F	P	F	P	F	P	F	P	
Ca	12,8	< 0,0001	93,8	< 0,0001	21,3	< 0,0001	1,2	0,2819	0,39
Ca - Pp	27,5	< 0,0001	101,2	< 0,0001	3,1	0,0765	1,1	0,2857	0,50
Pp	2,7	0,1099	21,3	< 0,0001	79,2	< 0,0001	4,1	0,0425	0,33
Ca - Pn	11,8	0,0015	18,9	< 0,0001	6,7	0,0097	5,2	0,0228	0,34
Pn	2,5	0,1212	12,4	< 0,0001	14,1	0,0002	1,0	0,3134	0,25
Ca - Ps	11,4	0,0017	15,2	< 0,0001	14,5	0,0002	0,1	0,7664	0,32
Ps	9,0	0,0042	2,7	0,055	3,1	0,0803	3,1	0,0796	0,28

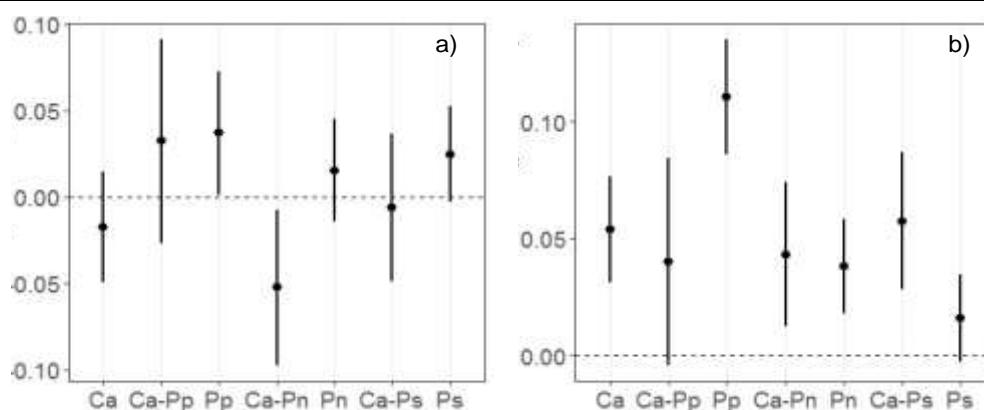


Figura 2. Sensibilidad del crecimiento de las especies de estudio a la temperatura media anual (a) y a P-PET (b). El eje y representa la pendiente del modelo (pendiente estimada \pm intervalo confianza 95%); el eje x representa *C. arizonica* en

presencia de cada una de las especies de pino (Ca-Pp, Ca-Pn, Ca-Ps) y cada especie individual (Ca, Pp, Pn y Ps). Valores mayores que 0 indican efectos positivos de las variables climáticas (temperatura media anual o P-PET) sobre el crecimiento de las especies, mientras que valores menores que cero indican efectos negativos (Modelo Lineal Mixto). El efecto es significativo si la línea de error no toca la línea de puntos.

Los valores de resiliencia y resistencia variaron dependiendo del evento de sequía estudiado (Tabla 3). En el año 1991, *C. arizonica* fue significativamente más resiliente que *P. pinaster* (promedio \pm ES, $1,31 \pm 0,20$ y $0,73 \pm 0,07$, respectivamente). En el año 1995, *C. arizonica* fue significativamente más resiliente que *P. pinaster* ($1,41 \pm 0,24$ y $0,88 \pm 0,10$, respectivamente), *P. nigra* ($1,37 \pm 0,29$ y $0,90 \pm 0,05$, respectivamente) y *P. sylvestris* ($1,05 \pm 0,08$ y $0,85 \pm 0,06$, respectivamente; Tabla 3, Fig. 3). En respuesta a la sequía de los años 2005 y 2009, *C. arizonica* fue más resistente que *P. pinaster* (año 2005: $0,90 \pm 0,08$ y $0,62 \pm 0,07$, respectivamente; año 2009: $1,13 \pm 0,14$ y $0,70 \pm 0,10$, respectivamente). En respuesta al evento de sequía del año 2009 todas las especies mostraron altos valores de resiliencia, aunque no se encontraron diferencias significativas entre la especie exótica y las nativas: *C. arizonica* y *P. pinaster* $1,05 \pm 0,12$ y $1,14 \pm 0,09$, respectivamente; *C. arizonica* y *P. nigra* $1,29 \pm 0,12$ y $1,66 \pm 0,17$, respectivamente; y *C. arizonica* y *P. sylvestris* $1,48 \pm 0,11$ y $1,46 \pm 0,12$, respectivamente. Solo encontramos diferencias significativas en resistencia entre *C. arizonica* y *P. pinaster* siendo *C. arizonica* más resistente ($1,13 \pm 0,14$ y $0,70 \pm 0,10$, respectivamente).

Tabla 3. Resultados de los modelos lineales que para evaluar si existen diferencias significativas entre la resiliencia y resistencia de la especie exótica (Ca - *Cupressus arizonica*) con respecto a cada especie de pino (Pp - *Pinus pinaster*, Pn - *Pinus nigra*, Ps - *Pinus sylvestris*) para cada año seco (1991, 1995, 2005, 2009 y 2012). Los valores en negrita indican diferencias significativas entre la especie exótica y nativa.

	1991		1995		2005		2009		2012	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Resiliencia										
Ca-Pp	7,76	0,01	6,16	0,02	0,19	0,67	1,02	0,32	0,57	0,46
Ca-Pn	0,46	0,50	4,12	0,05	0,25	0,62	3,25	0,08	0,14	0,71
Ca-Ps	1,11	0,30	4,76	0,04	0,31	0,58	0,005	0,94	1,30	0,26
Resistencia										
Ca-Pp	1,13	0,30	0,24	0,63	8,88	0,01	8,95	0,01	1,03	0,32
Ca-Pn	1,54	0,23	1,33	0,26	0,01	0,92	1,79	0,19	0,08	0,78
Ca-Ps	0,00	0,96	1,34	0,26	2,40	0,13	0,97	0,33	0,48	0,49

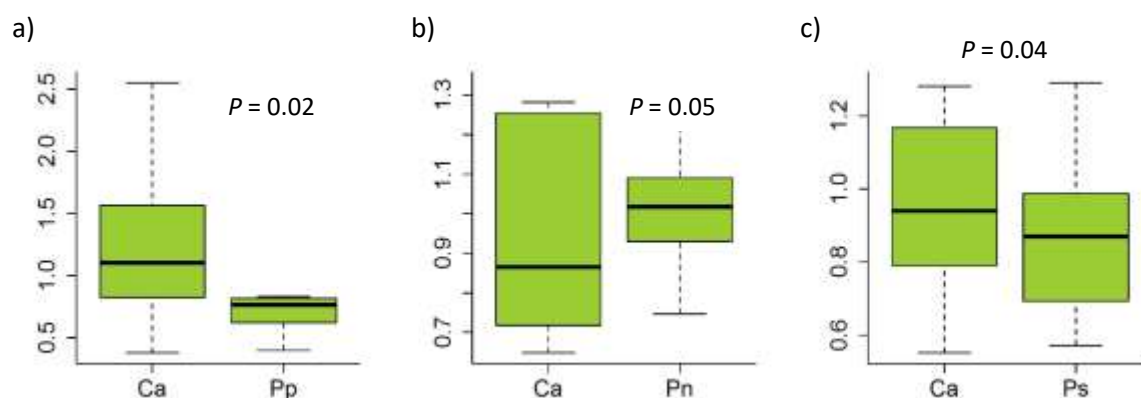


Figura 3. Resiliencia (media \pm ES) de: a) *C. arizonica* y *P. pinaster*, b) *C. arizonica* y *P. nigra* y c) *C. arizonica* y *P. sylvestris* para el año 1995.

En comparación con *P. pinaster*, en *C. arizonica* el incremento predicho de BAI fue en general mayor en el escenario RCP2.6 (periodo 1975-2025) y en el escenario RCP8 (periodo 2000-2025; Fig. 4). En el escenario RCP2.6 (periodo 1975-2025), *C. arizonica* también mostró un mayor incremento predicho de BAI que *P. nigra* (Fig. 4). Aunque en el periodo 1975-2025 el incremento de BAI fue mayor en *P. sylvestris* que en *C. arizonica*, la tendencia en todo el periodo estudiado (1975-2100) fue más positiva en *C. arizonica* que en *P. sylvestris* (Fig.4).

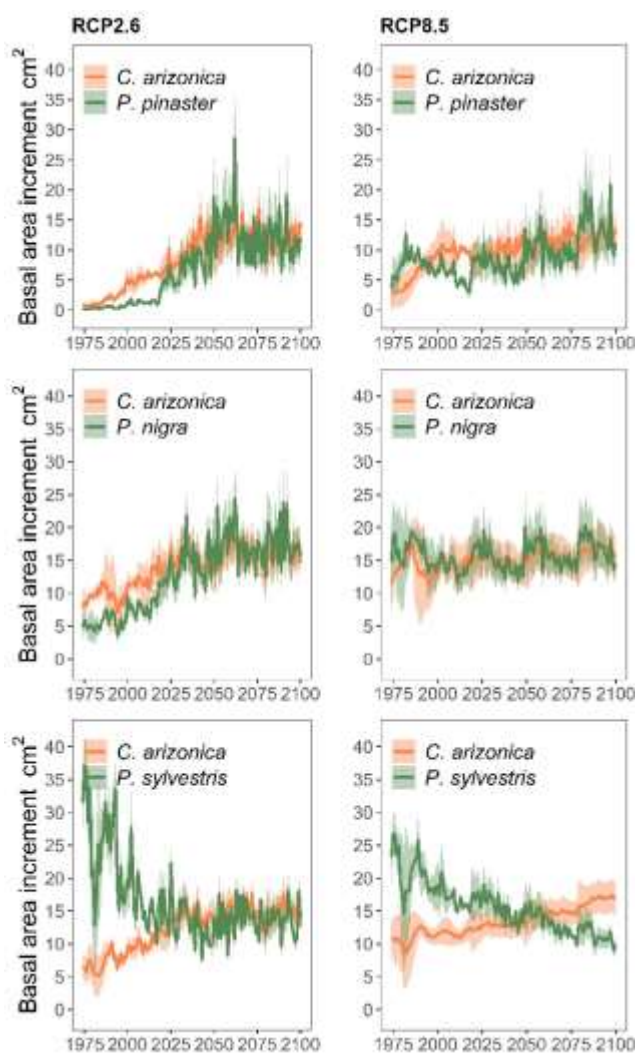


Figura 4. Valores predichos (\pm ES) del incremento de área basal en el periodo 1974-2100 para cada combinación exótica - nativa y bajo los dos escenarios de cambio climático RCP2.6 y RCP8.5.

5. Discusión

Nuestros resultados muestran una mayor resiliencia a eventos de sequía en la especie exótica respecto de las especies nativas. Esto podría favorecer una mayor dominancia de la especie exótica ante el previsible aumento de temperatura y disminución de precipitación en los ecosistemas estudiados debido al cambio climático. La mayor resiliencia de la especie invasora frente a las nativas es novedosa e incorpora un nuevo rasgo ventajoso a la especie invasora para competir eficientemente en nuevos escenarios. *C. arizonica* mostró también mayor resistencia que la especie nativa *P. pinaster* a eventos de sequía. De acuerdo con nuestros resultados, en un estudio reciente una mayor resistencia a la sequía que las especies nativas permitió explicar el éxito de una especie

de hierba exótica (Leal et al., 2022). Todos estos resultados permiten explicar la exitosa naturalización de la especie exótica en los ecosistemas mediterráneos. Además, nuestros resultados presentan una información valiosa para estar vigilantes de la evolución del carácter invasor de esta especie exótica.

Las proyecciones de crecimiento corroboran una mejor respuesta de *C. arizonica* al aumento de la sequía, especialmente en comparación con *P. sylvestris*. Estos resultados sugieren una mayor vulnerabilidad frente al cambio climático de las coníferas nativas, lo que podría favorecer un cambio de dominancia en estas masas forestales hacia *C. arizonica*. Contrariamente, un estudio previo comparando el crecimiento radial de especies exóticas y nativas de árboles, no concluyó que las condiciones futuras pudieran beneficiar más a las especies exóticas (González-Muñoz et al., 2014). Sin embargo, de acuerdo con nuestros resultados, publicaciones previas han sugerido que el cambio climático favorecerá a las especies exóticas, ofreciéndoles nuevas oportunidades en detrimento del desarrollo de las especies nativas (Dukes & Mooney, 1999; Walther et al., 2007; Hellman et al., 2008).

Por otro lado, parte de las diferencias entre los valores de resiliencia y resistencia obtenidos en los primeros eventos de sequía y en el último pueden deberse a cambios en la ontogenia de las especies. Los estadios juveniles (evento de 1995) de árboles son generalmente más vulnerables a los eventos de sequía que los adultos debido a que los sistemas radiculares son menos profundos (Padilla & Pugnaire, 2007), mostrando así una mayor dependencia de la disponibilidad de agua y nutrientes superficiales. Además, los árboles más grandes pueden tener acceso a fuentes de agua profundas debido a un sistema radicular más extenso (Padilla & Pugnaire, 2007; Zang et al., 2014).

En general, la especie exótica mostró una sensibilidad a las condiciones climáticas similar a lo largo de todo el gradiente altitudinal estudiado, lo cual refleja una tolerancia ambiental amplia (Rejmanek & Richardson, 1996; Goodwin et al., 1999; Qian y Ricklefs, 2006) que podría relacionarse con el potencial invasor de esta especie (Hellmann et al., 2008; pero mirar Godoy et al., 2011).

6. Conclusiones

Nuestros resultados confirman una mayor capacidad de resiliencia y resistencia de la especie exótica ante escenarios de sequía futuros, lo que sugiere una posible tendencia de cambio en la dominancia futura entre especies autóctonas y exóticas en la zona como respuesta al previsible aumento de la aridez como consecuencia del cambio climático. Además, la evaluación de la resistencia y resiliencia a eventos de sequía puede considerarse una herramienta útil para predecir el potencial invasor de las especies forestales exóticas en respuesta al cambio climático.

7. Agradecimientos

Agradecemos la financiación de la Universidad Complutense de Madrid y el Banco Santander GR105/18), de la Comunidad de Madrid (REMEDINAL-TE, S2018/EMT-4338) y de la Ayuda PID2019-110470RA-100 (ADAPTAMIX) financiada por MCIN/AEI/ 10.13039/501100011033. VCA fue financiada por el proyecto NEWFORLAND (Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades, RTI2018-099397-C22) y por las becas postdoctorales del Real Colegio Complutense (año 2020) y SMV por FONDECYT (proyecto N° 3180289, Gobierno de Chile).

8. Bibliografía

BINGGELI, P. 1996. A taxonomic, biogeographical and ecological overview of invasive woody plants. *J. Veg. Sci.* 7(1), 121-124.

- RICHARDSON, D. M. 1998. Forestry trees as invasive aliens. *Conserv. Biol.* 12(1), 18-26.
- RICHARDSON, D. M., PYŠEK, P., REJMÁNEK, M., BARBOUR, M. G., PANETTA, F. D., & WEST, C. J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers. Distrib.* 6(2), 93-107.
- RICHARDSON, D. M., & REJMÁNEK, M. 2011. Trees and shrubs as invasive alien species—a global review. *Divers. Distrib.* 17(5), 788-809.
- LEY 42/ 2007, de 13 de diciembre, del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad. Boletín Oficial del Estado. Madrid, 14 de diciembre de 2007, núm. 299, pp. 51275-51327.
- REJMANEK, M., & RICHARDSON, D. M. 1996. What Attributes Make Some Plant Species More Invasive? *Ecol.* 77, 1655–1661.
- SEXTON, J. P., MCKAY, J. K., & SALA, A. 2002. Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecol. Appl.* 12: 1652-1660.
- DAVIDSON, A. M., JENNIONS M., & NICOTRA, A. B. 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecol. Lett.* 14, 419–431.
- DUKES, J. S., & MOONEY, H. A. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends Ecol. Evol.* 14, 135–139.
- HELLMANN, J. J., BYERS, J. E., BIERWAGEN, B. G., & DUKES, J. S. (2008). Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conserv. Biol.* 22(3), 534-543.
- GODOY, O., VALLADARES, F., & CASTRO-DÍEZ, P. 2011. Multispecies comparison reveals that invasive and native plants differ in their traits but not in their plasticity. *Funct. Ecol.* 25 (6), 1248-1259.
- VITOUSEK, P. M. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecol.* 75(7), 1861-1876.
- SCHRÖTER, D., CRAMER, W., LEEMANS, R., PRENTICE, I. C., ARAÚJO, M. B., ARNELL, N. W., & ANNE, C. 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Sci.* 310(5752), 1333-1337.
- WALTHER, G. R., GRITTI, E. S., BERGER, S., HICKLER, T., TANG, Z., & SYKES, M. T. 2007. Palms tracking climate change. *Global Ecol. and Biogeogr.* 16(6), 801-809.
- WALTHER, G. R., ROQUES, A., HULME, P. E., SYKES, M. T., PYŠEK, P., KÜHN, I., & CZUCZ, B. (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol. Evol.* 24(12), 686-693.
- MEDINA-VILLAR, S., USCOLA M., PÉREZ-CORONA, M. E., & JACOBS, D. F. (2020). Environmental stress under climate change reduces plant performance, yet increases allelopathic potential of an invasive shrub. *Biol. Inv.* 22, 2859–2881.

IPCC. 2014. Summary for Policy Makers. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC.

SPINONI, J., VOGT, J. V., NAUMANN, G., BARBOSA, P., & DOSIO, A. 2018. Will drought events become more frequent and severe in Europe? *Int. J. Climatol.* 38(4), 1718-1736.

RUIZ-BENITO, P., RATCLIFFE, S., ZAVALA, M. A., MARTÍNEZ-VILALTA, J., VILÀ-CABRERA, A., LLORET, F., & LEHTONEN, A. 2017. Climate-and successional-related changes in functional composition of European forests are strongly driven by tree mortality. *Global Change Biol.* 23(10), 4162-4176.

NEUMANN, M., MUES, V., MORENO, A., HASENAUER, H., & SEIDL, R. 2017. Climate variability drives recent tree mortality in Europe. *Global Change Biol.* 23(11), 4788-4797.

MARQUÉS, L., CAMARERO, J. J., GAZOL, A., & ZAVALA, M. A. 2016. Drought impacts on tree growth of two pine species along an altitudinal gradient and their use as early-warning signals of potential shifts in tree species distributions. *For. Ecol. Manage.* 381, 157-167.

ANDIVIA, E., RUIZ-BENITO, P., DÍAZ-MARTÍNEZ, P., CARRO-MARTÍNEZ, N., ZAVALA, M. A., & MADRIGAL-GONZÁLEZ, J. 2020. Inter-specific tolerance to recurrent droughts of pine species revealed in saplings rather than adult trees. *For. Ecol. Manage.* 459, 117848.

REYER, C. P., BROUWERS, N., RAMMIG, A., BROOK, B. W., EPILA, J., GRANT, R. F., & MEDLYN, B. 2015. Forest resilience and tipping points at different spatio-temporal scales: approaches and challenges. *J. Ecol.* 103(1), 5-15.

HOLLING, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1), 1-23.

LLORET, F., KEEKING, E., & SALA, A. 2011. Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 120, 1909-1920.

Agencia Estatal de Meteorología. (29 de octubre de 2019). Valores climatológicos normales. Puerto de Navacerrada. Recuperado de: <http://www.aemet.es/es/serviciosclimaticos/datosclimatologicos/valoresclimatologicos?l=2462&k=mad>

VALDÉS, M., & CARLOS, M. 1996. Tierras y montes públicos en la Sierra de Madrid (sectores central y meridional). Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.

Flora of North America Editorial Committee. 1993. Flora of North America: Magnoliophyta: Commelinidae (in part): Cyperaceae (Vol. 23). Oxford University Press on Demand.

CABI (2020). *Cupressus arizonica*. In: Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. www.cabi.org/isc.

- RUIZ-BENITO, P., GÓMEZ-APARICIO, L., & ZAVALA, M. A. 2012. Large-scale assessment of regeneration and diversity in Mediterranean planted pine forests along ecological gradients. *Diver. Distrib.* 18(11), 1092-1106.
- MARTIN-BENITO, D., BEECKMAN, H., & CANELLAS, I. 2013. Influence of drought on tree rings and tracheid features of *Pinus nigra* and *Pinus sylvestris* in a mesic Mediterranean forest. *Eur. J. For. Res.* 132(1), 33-45.
- 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(1), e87842
- FRITTS, H. C. 2001. *Tree Rings and Climate*. Blackburn Press, Caldwell, USA.
- GOODWIN, B. J., A. J. MCALLISTER, & L. FAHRIG. 1999. Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conserv. Biol.* 13, 422–426.
- SCHNEIDER, C. A., RASBAND, W. S., & ELICEIRI, K. W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods*, 9(7), 671.
- BIONDI, F., & QEADAN, F. 2008. A theory-driven approach to tree-ring standardization: defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Res.* 64(2), 81-97.
- HARRIS, I. P. D. J., JONES, P. D., OSBORN, T. J., & LISTER, D. H. 2014. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations—the CRU TS3. 10 Dataset. *Int. J. Climatol.* 34(3), 623-642.
- PINHEIRO, J., BATES, D., DEBROY, S., SARKAR, D., & R CORE TEAM 2019. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-140.
- R CORE TEAM (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- GONZÁLEZ-MUÑOZ, N., LINARES, J. C., CASTRO-DÍEZ, P., & SASS-KLAASSEN, U. 2014. Predicting climate change impacts on native and invasive tree species using radial growth and twenty-first century climate scenarios. *Eur. J. For. Res.* 133(6), 1073-1086.
- ZUUR, A., IENO, E. N., WALKER, N., SVELIEV, A. A., & SMITH, G. M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media.
- MATÍAS, L., LINARES, J. C., SÁNCHEZ-MIRANDA, Á., & JUMP, A. S. 2017. Contrasting growth forecasts across the geographical range of Scots pine due to altitudinal and latitudinal differences in climatic sensitivity. *Global Change Biol.* 23(10), 4106-4116.
- TAYLOR, K. E., STOUFFER, R. J., & MEEHL, G. A. 2012. An overview of CMIP5 and the experiment design. *BAMS*, 93(4), 485-498.

LEAL RP, SILVEIRA MJ, PETSCH DK, et al. 2021 The success of an invasive Poaceae explained by drought resilience but not by higher competitive ability. *Environ. Exp. Bot.* 194:104717. doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104717

HELLMANN, J. J., BYERS, J. E., BIERWAGEN, B. G., & DUKES, J. S. 2008. Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conserv. Biol.* 22(3), 534-543.

PADILLA, F. M., & PUGNAIRE, F. I. 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Func. Ecol.* 21(3), 489-495.

ZANG, C., HARTL-MEIER, C., DITTMAR, C., ROTHE, A., & MENZEL, A. 2014. Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: climatic drivers and levels of variability. *Global Change Biol.* 20(12), 3767-3779.

QIAN, H., & R. E. RICKLEFS. 2006. The role of exotic species in homogenizing the North American flora. *Ecol. Lett.* 9,1293–1298.