



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

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

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-038

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

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Plantaciones de enriquecimiento de pinares submediterráneos con frondosas rebrotadoras en un contexto de migración asistida

MARTÍN-ALCÓN, S.^{1,2}, AMEZTEGUI, A.^{2,3} y COLL, L.^{2,3,4}

¹ Agresta S. Coop., Madrid 28012, España

² Centro Tecnológico Forestal de Catalunya (CEMFOR-CTFC), Solsona 25280, España

³ CREA, Cerdanyola del Vallès 08193, Spain

⁴ Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agraria, Universidad de Lleida (UdL), Lleida 25198, España

Resumen

Se presentan los principales resultados de un experimento destinado a estudiar la respuesta de 3 especies quercíneas (*Q. ilex*, *Q. faginea*, y *Q. pubescens*) durante los tres años posteriores a su plantación y siembra bajo cubierta de pinares en la transición entre la dominancia de *Pinus nigra* y de *P. sylvestris*. El experimento se desarrolló en un contexto de migración asistida, eligiendo un gradiente altitudinal desplazado positivamente respecto al que dichas especies ocupan actualmente. En el diseño experimental se consideraron dos situaciones contrastadas de cobertura del dosel y tres niveles altitudinales, y fue replicado en tres montes del Prepirineo catalán. De cada especie se utilizó material vegetativo de dos regiones de procedencia, una local y una más termófila. Nuestros resultados destacaron la importancia de la distancia térmica de migración, así como de la ocurrencia de eventos de frío extremo, como principales factores causantes de maladaptación. También mostraron el importante papel del dosel arbóreo en la amortiguación de dichos efectos, así como la existencia de diferencias intra- e interespecíficas en la respuesta de las plántulas a la translocación, en términos de emergencia, supervivencia, capacidad de rebrote tras fenómenos de seca y comportamiento fenológico. En general, *Q. ilex* mostró signos de una mayor diferenciación ecotípica con respecto a la tolerancia al frío, mientras que las especies marcescentes mostraron signos de una mayor plasticidad fenotípica, que se tradujo en un mayor éxito de establecimiento temprano.

Palabras clave

Cambio climático; diversificación; germinación; adaptación; plasticidad; fenología; *Pinus*; *Quercus*.

1. Introducción

Los pinares sub-mediterráneos de los Pirineos orientales, al igual que una gran parte de los pinares de la cuenca Mediterránea, han experimentado una larga historia de alteración humana a través de una amplia variedad de usos antrópicos (LASANTA-MARTINEZ, *et al.* 2005, VICENTE-SERRANO, *et al.* 2004). Estas alteraciones derivaron frecuentemente en la simplificación de sus características estructurales y florísticas (NAVARRO y PEREIRA 2012). Sin embargo, los cambios de uso acontecidos en la región durante el último siglo, han dado lugar, por una parte, a procesos de densificación de las masas forestales (AMÉZTEGUI, *et al.* 2010), y por otra al progresivo desarrollo del sotobosque dominado por especies arbustivas y arbóreas anteriormente menos abundantes o ausentes (MARTÍN-ALCÓN, *et al.* 2015, VAYREDA, *et al.* 2013). Debido a su naturaleza de transición bioclimática entre los territorios genuinamente Mediterráneos y las áreas templadas y alpinas de los Pirineos, estos sistemas se encuentran particularmente amenazados por el cambio climático (GIORGI y LIONELLO 2008, LINDNER, *et al.* 2010). En este contexto las prácticas de gestión forestal dirigidas a incrementar su resiliencia y capacidad adaptativa, como las actuaciones destinadas a favorecer los procesos de diversificación de especies arbóreas, pueden tener importantes efectos positivos frente a un amplio abanico de perturbaciones agravadas por el contexto actual de cambio global (CAMPBELL, *et al.* 2009, PUETTMANN 2011).

En el caso particular de los bosques submediterráneos de *P. nigra* y *P. sylvestris*, los procesos naturales de diversificación de especies arbóreas están aún lejos de ser generalizados, debido a

diferentes limitaciones como las que afectan a la dispersión de las semillas (GONZÁLEZ-MORENO, et al. 2011), la existencia de estructuras desfavorables (e. g., plantaciones de pino excesivamente densas en las que no se han realizado tratamientos de clara) (NAVARRO-GONZÁLEZ, et al. 2013), las limitaciones relacionadas con las condiciones microestacionales (GÓMEZ-APARICIO, et al. 2009), o las derivadas de los regímenes actuales de perturbaciones (PAUSAS 2004). Con el fin de acelerar este proceso y/o hacer frente a tales limitaciones, se han propuesto recientemente medidas de diversificación asistida basadas en la plantación o siembra de especies frondosas (GAVINET, et al. 2016, PRÉVOSTO, et al. 2011), de manera que éstas puedan progresivamente incrementar su abundancia en el seno del pinar.

En un contexto en el que se espera que las condiciones climáticas a las que se han adaptado localmente las masas forestales cambien notablemente durante las próximas décadas (BENITO-GARZÓN, et al. 2008), la idea de la migración asistida cobra importancia a la hora de implementar acciones de diversificación en áreas particularmente vulnerables (FERRARINI, et al. 2016, KREYLING, et al. 2011). La migración asistida es el movimiento intencional de especies o ecotipos a las localidades receptoras donde actualmente están ausentes, y no se prevé que puedan colonizar por medios naturales en el corto plazo (es decir, años o décadas) (KREYLING, et al. 2011). En el sector forestal, la migración asistida se centra generalmente en especies arbóreas clave, trasladadas hacia el extremo o ligeramente más allá de su rango actual (PEDLAR, et al. 2011), donde en un corto periodo de tiempo se darán las condiciones adecuadas para su desarrollo de acuerdo a las predicciones de cambio climático. Para la puesta en práctica de estas actuaciones es necesario conocer cuál es la plasticidad de las diferentes especies o ecotipos, y así ser capaces de prever su respuesta al ser trasladadas a emplazamientos más fríos, pues existe un riesgo de maladaptación que provocaría pérdidas económicas significativas (BENITO-GARZÓN y FERNÁNDEZ-MANJARRÉS 2015). Los experimentos de campo son las herramientas más poderosas para evaluar dicha respuesta, pero este tipo de experimentos sigue siendo escaso, al menos en el contexto mediterráneo. Sin embargo, estudios previos que han evaluado las respuestas ecofisiológicas de estas especies a eventos climáticos extremos, han observado importantes diferencias inter e intraespecíficas en su plasticidad fenotípica y capacidad de adaptación a las condiciones locales (ANDIVIA, et al. 2011, AREND, et al. 2011, MARTÍNEZ-FERRI, et al. 2001, WELLSTEIN y CIANFAGLIONE 2014).

2. Objetivos

En este trabajo se presentan los principales resultados del seguimiento, durante los primeros 3 años, de un dispositivo experimental que combinó la siembra y la plantación de dos procedencias contrastadas de tres quercíneas, a lo largo de gradientes de elevación y condiciones microestacionales. El estudio incluyó las tres especies arbóreas del género *Quercus* más extendidas en las montañas calcáreas del este peninsular (*Q. ilex* L., *Q. fagínea* Lam. y *Q. pubescens* Wild.). El objetivo global del experimento fue el de evaluar la respuesta frente al cambio inducido por la traslocación a condiciones más frías, en algunas de las especies más adecuadas para diversificar los pinares sub-mediterráneos. Concretamente se buscaba (i) evaluar el papel jugado por la temperatura en la germinación y mortalidad temprana de las plántulas (particularmente los eventos de frío extremo, si los hubieran); (ii) evaluar si las respuestas son especie-específicas, así como cuantificar el efecto de la procedencia de las semillas y las plántulas; (iii) estudiar el posible efecto de interacciones bióticas, especialmente de la protección proporcionada por la cobertura arbórea y arbustiva; y (iv) evaluar la respuesta fenológica de las especies y sus procedencias.

3. Metodología

a. Área de estudio

El experimento se realizó en tres pinares ubicados en el Prepirineo catalán, en laderas orientadas a norte alrededor del valle del Segre (Figura 1), distanciados entre sí entre 10-15 km. Se trata de laderas de suelos calcáreos, que cubren un gradiente altitudinal que abarca desde alrededor de los 900 a los 1700 msnm. El clima de esta región está muy influenciado por esta verticalidad, con temperaturas medias que oscilan entre 12°C en el fondo del valle a 3°C en los picos más altos y precipitación media anual de 650 a 1.000 mm. En relación a la vegetación existente, este gradiente se corresponde con la transición entre la zona de montaña sub-mediterránea a los pisos montano y subalpino, y coincide con la zona de transición *Pinus nigra* - *P. sylvestris*, con *P. nigra* dominando claramente el dosel arbóreo hasta alrededor de los 1100 m, y *P. sylvestris* dominando a partir de los 1400 m. Aunque las masas forestales de esta zona están claramente dominadas por los pinos, también aparecen de forma aislada o en pequeños grupos, especies arbóreas frondosas, principalmente de los géneros *Quercus*, *Acer*, *Sorbus* o *Prunus*, siendo estas más frecuentes en las cotas más bajas.

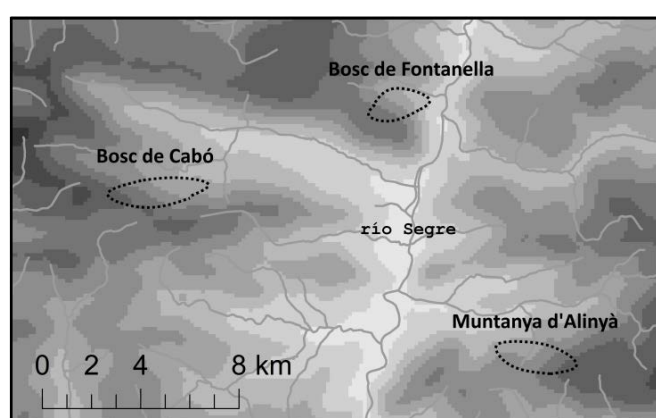


Figura 1: Localización de los tres bosques donde se instalaron las parcelas experimentales, entorno al valle del río Segre, en el Prepirineo catalán

b. Diseño experimental

Se seleccionaron tres niveles altitudinales en cada uno de los tres montes, con el fin de representar un gradiente de distancias de migración térmica: un nivel inferior a alrededor de 1.000 m, un nivel intermedio a alrededor de 1.250 m, y un nivel superior a alrededor de 1.500 m. La elección del gradiente de elevación se basó en el gradiente observado del promedio anual de las temperaturas mínimas diarias (Tmin), considerando que este es uno de los atributos climáticos que más pueden condicionar la adaptación de las especies en actuaciones de migración asistida. De esta manera, se eligió el nivel altitudinal superior con el objetivo de superar ligeramente el rango de Tmin observado a lo largo del área de distribución actual de la procedencia local de las 3 especies, y el nivel altitudinal inferior para que se encontrara dentro pero aún en el extremo inferior del rango de Tmin observado a lo largo de la actual área de distribución de las procedencias termófilas (MARTÍN-ALCÓN, *et al.* 2016). En cada elevación de cada monte se establecieron dos parcelas de 12 x 12 metros: una de las parcelas se ubicó bajo dosel continuo de pinar y la otra se colocó bajo un pequeño hueco del dosel, con el fin de abarcar un gradiente de condiciones lumínicas y de protección del arbolado.

En octubre-noviembre de 2011 se plantaron en cada parcela siete plántulas de dos savias de cada combinación de especie x procedencia, para un tamaño de muestra total de 126 plantas por especie y procedencia. Las plántulas se distribuyeron aleatoriamente en cada parcela y se plantaron al menos a un metro de distancia. Las plántulas se habían producido en viveros ubicados en la misma región de procedencia en la que se habían recogido las semillas. Un año después de la plantación, en noviembre de 2012, se seleccionaron 5 puntos de siembra en cada una de las 18 parcelas (3 montes

x 3 elevaciones x 2 tipos de cobertura), y se sembraron tres bellotas de cada combinación de especie x procedencia en cada punto de siembra (Figura 2d). Las bellotas se recolectaron el mismo otoño de árboles crecidos en la misma región de procedencia de la que se habían adquirido las plántulas. Cada punto de siembra se cubrió con una malla de alambre para evitar la depredación.

c. Características de las especies

Se seleccionaron tres especies quercíneas, una perennifolia y puramente mediterránea (*Q. ilex* L.), y dos marcescentes y de carácter sub-mediterráneo a templado (*Q. faginea* Lam. y *Q. pubescens* Wild.), cada una de ellas ampliamente distribuida en las montañas calcáreas del nordeste peninsular. Las tres especies pueden encontrarse creciendo naturalmente en la zona de estudio, no tanto en forma de bosques puros de frondosas, sino más frecuentemente en forma de individuos dispersos o pequeños grupos, siendo algunas de las principales especies protagonistas de la progresiva diversificación espontánea de estos pinares (MARTÍN-ALCÓN, *et al.* 2015, NAVARRO-GONZÁLEZ, *et al.* 2013, VAYREDA, *et al.* 2013). Las tres especies pueden clasificarse en relación a su tolerancia a la sequía como $Q_i > Q_f > Q_p$, y en el orden opuesto en relación a su tolerancia al frío (MARTÍN-ALCÓN, *et al.* 2016). Todas ellas pueden ser definidas como poco tolerantes, o de tolerancia intermedia a la sombra (NIINEMETS y VALLADARES 2006), aunque se ven favorecidas por el sombreado moderado a alto durante la fase de establecimiento de las plántulas (GÓMEZ-APARICIO, *et al.* 2008, QUERO, *et al.* 2008). Para las tres especies estudiadas se seleccionó material vegetativo (semillas y plántulas) de dos regiones de procedencia: (i) una procedencia local (Prepirineo catalán central) que corresponde a la zona de estudio, y (ii) una procedencia más meridional o termófila, que corresponde a la zona montañosa que se extiende entre la cordillera ibérica meridional hasta la costa mediterránea en el caso de *Q. ilex* y *Q. faginea*, y la cordillera litoral catalana en el caso de *Q. pubescens*.

d. Toma de datos

En el experimento de plantación se realizó un seguimiento regular del estado de las plántulas a lo largo de los 3 primeros años tras su establecimiento. La mortalidad observada se diferenció entre mortalidad invernal (registrada durante o tras cada invierno), y mortalidad estival (registrada durante o tras cada verano). Todas las plántulas determinadas como muertas durante una de las campañas de campo fueron revisitadas durante las temporadas siguientes, y las rebrotadas fueron consideradas como de rebrote tras un evento de seca. En cuanto al seguimiento de la fenología de las plántulas, este se realizó semanalmente durante los periodos vegetativos de 2013 y 2014. Concretamente la brotación se monitoreó desde el 1 de abril hasta el 31 de julio, y la senescencia desde el 10 de septiembre hasta el 20 de diciembre. Una plántula se consideró brotada cuando al menos una hoja de su yema apical llegaba a desplegarse por completo, y el estado de senescencia se estableció cuando el 50% de sus hojas dejaron de ser funcionales (VITASSE, *et al.* 2010). En el experimento de siembra, las plántulas emergidas fueron inspeccionadas y registradas en diferentes fechas: junio de 2013, octubre de 2013, junio de 2014 y octubre de 2014. Se identificó cada nueva plántula registrada y se supervisó su estado durante las próximas visitas. La variable de emergencia de las plántulas se determinó como el número de plántulas emergidas por parcela (es decir, la suma de los 5 puntos de siembra en cada parcela) durante las dos temporadas seguimiento después de la fecha de siembra.

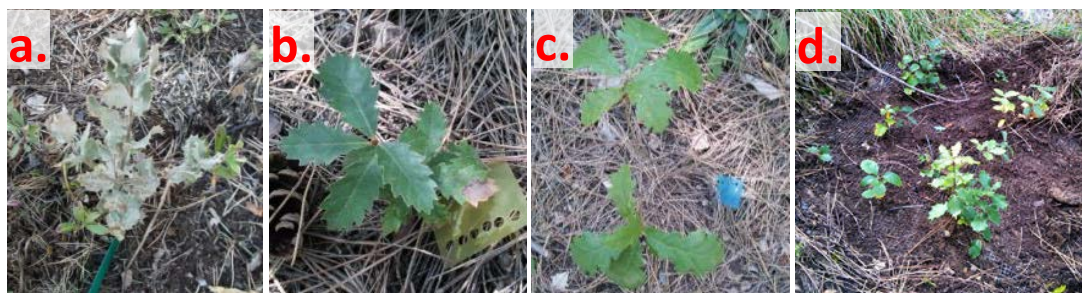


Figura 2: Ejemplo de plántula de (a) *Quercus ilex*, (b) *Quercus faginea*, (c) *Quercus pubescens*, y (d) punto de siembra con individuos emergidos de diferentes especies y procedencias

e. Caracterización climática y microestacional

Para caracterizar el clima del área de estudio durante el periodo de seguimiento se utilizaron datos meteorológicos de la estación meteorológica más cercana a los bosques donde se implantó el dispositivo experimental (EMA Organyà), situada a 5 km de los bosques de Fontanella y Alinyà y a 10 km del bosque de Cabó. Estos datos revelaron la ocurrencia de algunos eventos climáticos extremos durante los tres años del estudio, y en particular un período extraordinariamente seco y frío durante el primer invierno después de la plantación (entre diciembre de 2011 y febrero de 2012) que expuso a las plántulas a un riesgo significativo de daño por heladas (agravado por el bajo contenido hídrico en el suelo). En cambio, los inviernos de 2013 y 2014 estuvieron más cerca del clima promedio en la zona. Durante el primer verano hubo otro período bastante seco que se prolongó durante tres meses (de junio a agosto de 2012), acompañado de temperaturas máximas ligeramente superiores a la media. Entre los dos años de seguimiento fenológico (2013 y 2014), destacar que 2014 fue un año térmicamente bastante normal, aunque con un otoño ligeramente más cálido de lo habitual, y que 2013 tuvo una primavera notablemente más fría de lo normal, pero el resto de año los valores térmicos estuvieron dentro de la normalidad (MARTÍN-ALCÓN, *et al.* 2016).

Para caracterizar las condiciones de microestación a nivel de plántula, se midió la disponibilidad de luz y el porcentaje de cobertura herbácea y arbustiva en el entorno próximo de cada plántula. La disponibilidad de luz se midió utilizando dos sensores cuánticos Li-190SA (Li-COR, NE). Los sensores se usaron en modo pareado, es decir, uno de los sensores se colocó en la parte superior de cada plántula y el otro en un área abierta adyacente, siguiendo el procedimiento estándar descrito en MESSIER y PUTTONEN (1995), para poder calcular la disponibilidad de luz como un porcentaje de luz transmitida (% PPFD) que oscila entre 0 (obstrucción completa) y 100 (cielo abierto). El porcentaje de cobertura herbácea y arbustiva que rodea las plántulas se estimó visualmente al 5% más próximo usando un cuadrado de 80 × 80 cm centrado en cada plántula.

f. Análisis de datos

La emergencia en el experimento de siembra se analizó mediante modelos mixtos generalizados (GLMM) con una función de distribución de Poisson, utilizando los conteos de plántulas emergidas por parcela (de un mínimo de 0 a un máximo de 15) como variable dependiente. Los parámetros en los GLMM se calcularon utilizando el criterio de máxima verosimilitud (ML) con la aproximación de Gauss-Hermite (PINHEIRO y CHAO 2006). Se ajustó un modelo para cada una de las tres especies, y se incluyeron la elevación (con tres niveles), el tipo de cobertura (con dos niveles) y la procedencia de las semillas (dos niveles) como efectos fijos del modelo, mientras que el monte fue considerado como factor aleatorio. La selección de variables para su inclusión en los modelos finales se basó en el criterio de información de Akaike (AIC).

El efecto de la elevación, el tipo de cobertura del dosel y la región de procedencia sobre la supervivencia de plántulas en el experimento de plantación, se evaluó mediante el ajuste de curvas de supervivencia basadas en las estimaciones de Kaplan-Meier, empleando el test Log-rank de Mantel-Cox para determinar la significancia de los efectos. Para testar los efectos de factores y covariables en la mortalidad estacional de las plántulas, se utilizaron modelos mixtos de Cox (THERNEAU y GRAMBSCH 2000). En estos modelos, la elevación y la procedencia se introdujeron como factores fijos, y las tres variables medidas a nivel de micrositio (cubierta herbácea, cubierta arbustiva y disponibilidad de luz), junto con el tamaño inicial de la plántula, se introdujeron como covariables fijas. Una vez más, el monte se consideró como factores aleatorio. Para el modelo de Cox, las variables para la inclusión en los modelos finales se seleccionaron comparando el modelo completo con los modelos reducidos en términos del valor log-likelihood (Loglik), con valores Loglik más altos indicando un mejor ajuste.

Para evaluar el rebrote de las plántulas después de eventos de seca se ajustaron modelos mixtos logísticos para cada especie utilizando el criterio de máxima verosimilitud (ML) con la aproximación de Laplace y la misma estructura que en los modelos mixtos de Cox. La variable respuesta (rebrote), tomó el valor 1 para las plántulas rebrotadas, y 0 para las muertas no rebrotadas. La inclusión de variables en los modelos se basó nuevamente en el AIC. Por último, se ajustaron modelos mixtos lineales para evaluar el efecto de los principales factores y covariables en la fecha de brotación, senescencia, y la duración del periodo vegetativo, utilizando una estructura de modelo igual a la anterior, pero en este caso incluyendo el año como un factor fijo más, con el fin de tener una aproximación del efecto de la variación climática interanual sobre dichos atributos fenológicos. En esta ocasión los modelos se ajustaron por el método de máxima verosimilitud restringida (REML). Todos los análisis se realizaron utilizando software R 3.1.1 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2014), mediante los paquetes 'lme4' v.1.1-7, 'survival' v.2.38-1 y 'coxme' V.2.2-4 .

4. Resultados

a. Emergencia de la siembra

La emergencia de las plántulas se produjo escalonadamente durante los dos primeros periodos vegetativos. Un total de 249 *Q. ilex*, 267 *Q. faginea* y 305 *Q. pubescens* emergieron durante este período, representando el 49%, 52% y 60% de las bellotas sembradas, respectivamente. En los tres casos, alrededor del 23% de las plántulas emergieron durante el segundo periodo vegetativo. Este retraso en la emergencia estuvo relacionado con el nivel altitudinal, siendo las parcelas de la cota alta las que mostraron un mayor letargo (40.8% de emergidas durante el segundo período vegetativo), comparativamente con las parcelas de cota intermedia (25.6%) y baja (16.6%). No se encontraron diferencias apreciables en la fecha de emergencia entre los dos niveles de cobertura del dosel, ni entre las procedencias de las semillas. Para *Q. ilex* y *Q. faginea* la emergencia fue significativamente menor en las parcelas ubicadas en la cota alta, pero no difirió entre las cotas baja e intermedia. La procedencia de semillas sólo afectó en el caso de *Q. ilex*, con la procedencia termófila presentando tasas de emergencia más bajas.

b. Supervivencia de las plántulas

Los principales efectos de la temperatura en la adaptación de las plántulas a las nuevas condiciones se manifestaron en forma de patrones estacionales, así como en el efecto de la elevación sobre los diferentes atributos evaluados (emergencia, mortalidad, rebrote y fenología). La tasa de supervivencia de las plántulas al finalizar el tercer periodo vegetativo fue significativamente mayor para las especies marcescentes (*Q. faginea* y *Q. pubescens*, ambas con una supervivencia del 82,7%) que para la perennifolia *Q. ilex* (69,9% de supervivencia). Además, estos dos grupos mostraron diferentes patrones estacionales en la mortalidad: la de *Q. ilex* se produjo principalmente durante el invierno (90% del total de casos de mortalidad), especialmente el primer invierno (73% del total de

casos de mortalidad) y fue significativamente más alta en las parcelas de la cota superior. Por otro lado, la mortalidad de los robles marcescentes se concentró en los primeros dos años después de la plantación, pero se distribuyó uniformemente durante las estaciones y tuvo una afección mucho menor de la elevación (Figura 3).

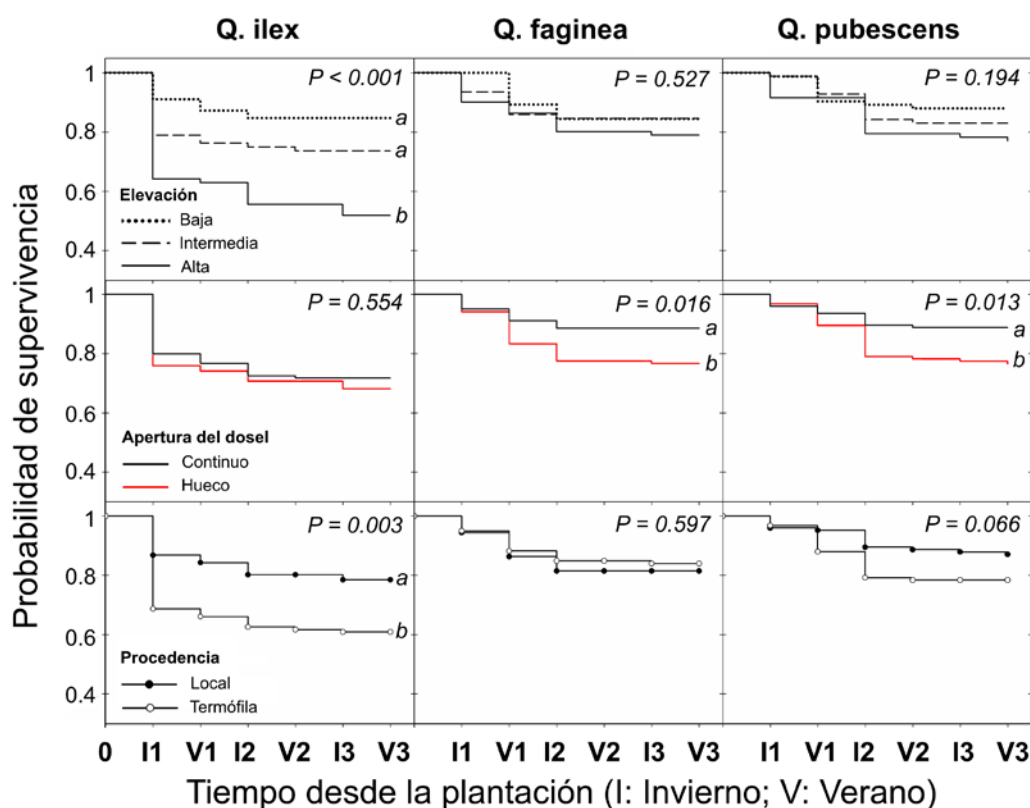


Figura 3: Curvas de supervivencia para las plántulas de las tres especies durante los tres años de seguimiento, en base a los estimadores de Kaplan-Meier. Las filas se corresponden con cada uno de los efectos fijos, y las columnas con las especies. Los p-valores indican la significancia de la prueba log-rank entre niveles del factor para cada especie. Los periodos I en el eje X se corresponden con el 1er, 2o y 3er invierno, y los V con los veranos respectivos.

Al analizar por separado la mortalidad invernal y estival, los modelos mixtos de Cox mostraron que las tasas de mortalidad invernal eran significativamente más altas en el nivel altitudinal superior que en los niveles intermedio e inferior en las tres especies. En el caso de *Q. ilex* también se encontraron tasas de mortalidad invernal significativamente más altas en el nivel altitudinal intermedio respecto al nivel inferior. Las dos procedencias de esta especie se vieron negativamente afectadas por la elevación, pero el efecto resultó más pronunciado para las plántulas de la procedencia más termófila (Figura 3). De hecho, las tasas de mortalidad significativamente más altas de la procedencia termófila de *Q. ilex* respecto a la procedencia local se debieron exclusivamente a los eventos de mortalidad invernal.

c. Capacidad de rebrote tras eventos de seca

La capacidad de rebrote después de un evento de seca fue superior para *Q. faginea* que para las otras especies (70,4% de las 142 plántulas de esta especie que sufrieron un evento de seca fueron capaces de volver a brotar durante las próximas temporadas). Los porcentajes de plántulas rebrotadas para las otras especies fueron de 59% para *Q. pubescens* (de 105 eventos de seca) y 54,5% para *Q. ilex* (de 156 casos). Ninguna de las variables explicativas mostró un efecto significativo sobre el rebrote en las plántulas de *Q. faginea*. En el caso de *Q. pubescens* los modelos mostraron un efecto del tamaño de la plántula, siendo los individuos de mayor diámetro los más capaces de

rebrotar. Finalmente, las procedencias más termófilas de *Q. pubescens* y *Q. ilex* mostraron una capacidad de rebrote significativamente inferior a la de las procedencias locales.

d. Respuesta fenológica de las plántulas

La fecha promedio de brotación se produjo alrededor del día 141 (21 de mayo) para *Q. pubescens*, el día 142 (22 de mayo) para *Q. faginea*, y el día 183 (2 de julio) para *Q. ilex*. La senescencia tuvo lugar alrededor del día 302 (29 de octubre) para *Q. pubescens*, y del día 316 (12 de noviembre) para *Q. faginea*. Sólo el 89,9% de las plántulas de *Q. pubescens* y el 61,8% de las de *Q. faginea* alcanzaron la senescencia antes del final del periodo de seguimiento (20 de diciembre), debido al carácter marcescente de estas especies. En relación a este aspecto se observó una notable variabilidad interanual (en 2013, 82,8% de *Q. pubescens* y 41,9% de *Q. faginea* alcanzaron la senescencia, mientras que en 2014, fueron el 97% y el 81,7% respectivamente). El año, como aproximación de la variación climática interanual, afectó significativamente a la fecha de brotación y de senescencia de *Q. faginea* y *Q. pubescens*, pero no de *Q. ilex*, y tampoco a la duración total del periodo vegetativo de ninguna de las especies. En ambos casos, la fecha de brotación y de senescencia se retrasaron significativamente ($P < 0,001$) en 2013, año en el que se dio una primavera más fría de lo habitual.

La elevación tuvo un efecto significativo ($P < 0,001$) y notable sobre la fecha de brotación de *Q. faginea* y *Q. pubescens*, pero no de *Q. ilex*. En ambos casos la fecha de brotación se retrasó más cuanto mayor era la elevación de las parcelas. Por contra, no se apreciaron efectos significativos de la elevación sobre la fecha de senescencia, aunque sí sobre la duración total del periodo vegetativo, tanto en *Q. faginea* ($P < 0,01$) como *Q. pubescens* ($P < 0,001$). La duración fue mayor cuanto menor el nivel altitudinal. La región de procedencia de las plántulas afectó de manera importante a la fenología de *Q. pubescens*, tanto en la brotación y la senescencia (retrasándolas en la procedencia más termófila, $P < 0,001$), como en la duración total del periodo (incrementándolo en el caso de la procedencia más termófila, $P < 0,01$). En el caso de *Q. faginea* estos efectos se observaron únicamente sobre la fecha de brotación ($P < 0,01$), en el mismo sentido que en *Q. pubescens*. Sólo la luz incidente medida a nivel de plántula mostró un efecto significativo ($P < 0,001$) sobre la fecha de brotación de *Q. ilex*, que se adelantó cuanto mayor era la exposición de la plántula. Esta variable, sin embargo, no afectó en ningún caso a la fenología de *Q. faginea* y *Q. pubescens*.

5. Discusión

Los resultados de nuestro estudio concuerdan con trabajos previos en que tanto la distancia térmica de migración, como la ocurrencia de eventos climáticos extremos, tienen importantes efectos en el éxito del establecimiento y el desarrollo de las poblaciones traslocadas (BENITO-GARZÓN y FERNÁNDEZ-MANJARRÉS 2015, VITT, et al. 2010). Algunos signos que indicarían estos efectos incluyen: (i) una menor tasa global de germinación cuanto más termófila era la especie, más pronunciada en el nivel altitudinal superior; (ii) la mayor mortalidad de la especie más termófila (*Q. ilex*), que se dio fundamentalmente en la cota más alta; o (iii) la menor germinación y supervivencia de algunas de las procedencias termófilas (especialmente de *Q. ilex*). Por otra parte, la mayor parte de la mortalidad invernal de la especie que mostró una mayor sensibilidad global a las bajas temperaturas (i.e., *Q. ilex*) ocurrió durante el evento de frío extremo del primer invierno, hecho que indica el papel decisivo de tales episodios (AMEZTEGUI y COLL 2013, BENITO-GARZÓN, et al. 2013).

En este estudio el dosel del pinar tuvo un papel remarcable en la amortiguación de los efectos negativos de la temperatura sobre la adaptación de las plántulas. El papel que desempeña el estrato arbóreo en el mantenimiento de unas condiciones microclimáticas adecuadas para la germinación y el establecimiento temprano de especies del género *Quercus* está ampliamente documentado en la literatura (e. g., BRONCANO, et al. 1998, ESPELTA, et al. 1995, MARTÍN-ALCÓN, et al. 2015). Nuestros resultados tienen implicaciones importantes y sugieren la conveniencia de plantar o sembrar bajo un

dosel relativamente cerrado, con el fin de mitigar las respuestas negativas al frío en las actuaciones de migración asistida. Estudios previos han demostrado también un efecto facilitador de los arbustos en el establecimiento de las plántulas de *Quercus*, especialmente en el contexto de hábitats muy abiertos (GÓMEZ-APARICIO, *et al.* 2005, ROUSSET y LEPART 1999, SMIT, *et al.* 2008), Sin embargo, no encontramos en este trabajo ningún efecto en este sentido, probablemente debido a la relativamente escasa presencia de arbustos en el sotobosque de nuestros sitios de estudio.

Este experimento mostró importantes diferencias inter e intra-específicas en las respuestas a la translocación en términos de germinación, supervivencia, rebrote y fenología. Se esperaba que la especie perenne y más termófila, *Q. ilex*, respondiera a la traslocación de manera similar a *Q. faginea*, ya que ambas especies ocupan nichos ecológicos similares a lo largo de su área de distribución (JUÁREZ-LÓPEZ, *et al.* 2008). Sin embargo, *Q. ilex* resultó más sensible a las nuevas condiciones que *Q. faginea*, como lo demuestra su mayor mortalidad en cotas superiores, así como bajo los eventos de frío extremo. Esta respuesta negativa fue particularmente importante para las plantas de *Q. ilex* de la procedencia más termófila, lo que apuntaría a la existencia de una notable diferenciación ecotípica en esta especie (PEGUERO-PINA, *et al.* 2014), que sin embargo no afectó a su fenología. Por el contrario, la procedencia no desempeñó un papel significativo en la supervivencia de *Q. faginea* o *Q. pubescens* a lo largo del gradiente altitudinal estudiado, aunque sí afectó a la fenología de *Q. pubescens*. Nuestros resultados sugieren una mayor plasticidad de los robles marcescentes en respuesta al estrés por frío, que podría estar relacionada con una capacidad mayor para adaptar la fenología en respuesta a las bajas temperaturas (MORIN, *et al.* 2007, VITASSE, *et al.* 2014).

6. Conclusiones

Este estudio se presenta como un primer ensayo replicado en condiciones naturales para evaluar algunos de los factores clave a considerar en las intervenciones de siembra o plantación de especies frondosas para diversificar pinares submediterráneos, bajo un planteamiento de migración asistida. El éxito inicial del establecimiento fue elevado tanto en la siembra (con un 54% global de germinación), como en la plantación (con un 75% de supervivencia tras los primeros tres años). Nuestros resultados destacaron (1) la importancia de la distancia térmica de migración, así como de la ocurrencia de eventos de frío extremo, como principales factores causantes de maladaptación, y (2) el importante papel del dosel arbóreo en la amortiguación de dichos efectos. Además, encontramos signos de la existencia de diferenciación ecotípica en relación a la respuesta al frío de *Q. ilex*, y signos de una alta plasticidad en las especies marcescentes. En resumen, nuestros resultados subrayan la importancia de gestionar los riesgos en los programas de migración asistida mediante el empleo de múltiples especies y poblaciones, el establecimiento de ensayos de campo para guiar la selección de las mismas, y el ejercicio de precaución al calcular las distancias de migración.

7. Agradecimientos

Esta investigación fue apoyada principalmente por el proyecto MED europeo 'ForClimadapt' y el Ministerio de Ciencia e Innovación de España a través del proyecto RESILFOR (AGL2012-40039-C02-01). Los autores agradecen al Gobierno de Cataluña, a la Obra Social de Catalunya Caixa, a Manuel Garrabou ya los vecinos del valle de Cabó por facilitar el acceso a los sitios en los que se desarrolló el ensayo y a Marc Cortina, Aida Sala, Roberto Solsona, Vicent Vidal y Sergio Martínez por su inestimable ayuda en el establecimiento y seguimiento del mismo.

8. Bibliografía

AMÉZTEGUI, A., BROTONS, L. y COLL, L. 2010 Land-use changes as major drivers of mountain pine (*Pinus uncinata* Ram.) expansion in the Pyrenees. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, **19** (5), 632-641.

- AMEZTEGUI, A. y COLL, L. 2013 Unraveling the role of light and biotic interactions on seedling performance of four Pyrenean species along environmental gradients. *Forest. Ecol. Manag.*, **303**, 25-34.
- ANDIVIA, E., FERNÁNDEZ, M., VÁZQUEZ-PIQUÉ, J. y ALEJANO, R. 2011 Two provenances of *Quercus ilex* ssp. *ballota* (Desf) Samp. nursery seedlings have different response to frost tolerance and autumn fertilization. *Eur. J. For. Res.*, **131** (4), 1091-1101.
- AREND, M., KUSTER, T., GUNTARDT-GOERG, M.S. y DOBBERTIN, M. 2011 Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*). *Tree Physiol*, **31** (3), 287-297.
- BENITO-GARZÓN, M. y FERNÁNDEZ-MANJARRÉS, J.F. 2015 Testing scenarios for assisted migration of forest trees in Europe. *New For.*, 1-16.
- BENITO-GARZÓN, M., HA-DUONG, M., FRASCARIA-LACOSTE, N. y FERNÁNDEZ-MANJARRÉS, J. 2013 Habitat Restoration and Climate Change: Dealing with Climate Variability, Incomplete Data, and Management Decisions with Tree Translocations. *Restor Ecol*, **21** (5), 530-536.
- BENITO-GARZÓN, M., SÁNCHEZ DE DIOS, R. y SAINZ-OLLERO, H. 2008 Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Appl. Veg. Sci.*, **11** (2), 169-178.
- BRONCANO, M., RIBA, M. y RETANA, J. 1998 Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (shape *Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (shape *Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. *Plant Ecol*, **138** (1), 17-26.
- CAMPBELL, E.M., SAUNDERS, S.C., COATES, K.D., MEIDINGER, D.V., MACKINNON, A., O'NEILL, G.A., MACKILLOP, D.J., DELONG, S.C. y MORGAN, D.G. 2009 *Ecological resilience and complexity: a theoretical framework for understanding and managing British Columbia's forest ecosystems in a changing climate*. B.C. Min. For. Range, For. Sci. Prog.: Victoria, B.C.
- ESPELTA, J.M., RIBA, M. y RETANA, J. 1995 Patterns of seedling recruitment in West-Mediterranean *Quercus ilex* forest influenced by canopy development. *J. Veg. Sci.*, **6** (4), 465-472.
- FERRARINI, A., SELVAGGI, A., ABELI, T., ALATALO, J.M., ORSENIGO, S., GENTILI, R. y ROSSI, G. 2016 Planning for assisted colonization of plants in a warming world. *Scientific Reports*, **6**.
- GAVINET, J., PRÉVOSTO, B., FERNANDEZ, C. y MORI, A. 2016 Introducing resprouters to enhance Mediterranean forest resilience: importance of functional traits to select species according to a gradient of pine density. *J. Appl. Ecol.*
- GIORGI, F. y LIONELLO, P. 2008 Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change*, **63** (2), 90-104.
- GÓMEZ-APARICIO, L., PÉREZ-RAMOS, I.M., MENDOZA, I., MATÍAS, L., QUERO, J.L., CASTRO, J., ZAMORA, R. y MARAÑÓN, T. 2008 Oak seedling survival and growth along resource gradients in Mediterranean forests: implications for regeneration in current and future environmental scenarios. *Oikos*, **117** (11), 1683-1699.
- GÓMEZ-APARICIO, L., VALLADARES, F., ZAMORA, R. y LUIS QUERO, J. 2005 Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography*, **28** (6), 757-768.

GOMEZ-APARICIO, L., ZAVALA, M.A., BONET, F.J. y ZAMORA, R. 2009 Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along abiotic and biotic gradients. *Ecological Applications*, **19** (8), 2124-2141.

GONZÁLEZ-MORENO, P., QUERO, J.L., POORTER, L., BONET, F.J. y ZAMORA, R. 2011 Is spatial structure the key to promote plant diversity in Mediterranean forest plantations? *Basic and Applied Ecology*, **12** (3), 251-259.

JUÁREZ-LÓPEZ, F.J., ESCUDERO, A. y MEDIAVILLA, S. 2008 Ontogenetic changes in stomatal and biochemical limitations to photosynthesis of two co-occurring Mediterranean oaks differing in leaf life span. *Tree Physiol*, **28** (3), 367-374.

KREYLING, J., BITTNER, T., JAESCHKE, A., JENTSCH, A., JONAS STEINBAUER, M., THIEL, D. y BEIERKUHNEIN, C. 2011 Assisted colonization: a question of focal units and recipient localities. *Restor Ecol*, **19** (4), 433-440.

LASANTA-MARTINEZ, T., VICENTE-SERRANO, S.M. y CUADRAT-PRATS, J.M. 2005 Mountain Mediterranean landscape evolution caused by the abandonment of traditional primary activities: a study of the Spanish Central Pyrenees. *Appl. Geog.*, **25** (1), 47-65.

LINDNER, M., MAROSCHEK, M., NETHERER, S., KREMER, A., BARBATI, A., GARCIA-GONZALO, J., SEIDL, R., DELZON, S., CORONA, P., KOLSTROM, M., LEXER, M.J. y MARCHETTI, M. 2010 Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest. Ecol. Manag.*, **259** (4), 698-709.

MARTÍN-ALCÓN, S., COLL, L. y AMEZTEGUI, A. 2016 Diversifying sub-Mediterranean pinewoods with oak species in a context of assisted migration: responses to local climate and light environment. *Appl. Veg. Sci.*, **19** (2), 254-266.

MARTÍN-ALCÓN, S., COLL, L. y SALEKIN, S. 2015 Stand-level drivers of tree-species diversification in Mediterranean pine forests after abandonment of traditional practices. *Forest. Ecol. Manag.*, **353**, 107-117.

MARTÍNEZ-FERRI, E., VALLADARES, F., PÉREZ-CORONA, M., BAQUEDANO, F., CASTILLO, F. y MANRIQUE, E. 2001 Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Funct. Ecol.*, **15** (1), 124-135.

MESSIER, C. y PUTTONEN, P. 1995 Spatial and temporal variation in the light environment of developing Scots pine stands: the basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Can. J. For. Res.*, **25** (2), 343-354.

MORIN, X., AMÉGLIO, T., AHAS, R., KURZ-BESSON, C., LANTA, V., LEBOURGEOIS, F., MIGLIETTA, F. y CHUINE, I. 2007 Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiol*, **27** (6), 817-825.

NAVARRO-GONZÁLEZ, I., PÉREZ-LUQUE, A.J., BONET, F.J. y ZAMORA, R. 2013 The weight of the past: land-use legacies and recolonization of pine plantations by oak trees. *Ecological Applications*, **23** (6), 1267-1276.

NAVARRO, L. y PEREIRA, H. 2012 Rewilding abandoned landscapes in Europe. *Ecosystems*, **15**, 900 - 912.

- NIINEMETS, U. y VALLADARES, F. 2006 Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, **76** (4), 521-547.
- PAUSAS, J.G. 2004 Changes in fire and climate in the eastern Iberian Peninsula (Mediterranean basin). *Climatic change*, **63** (3), 337-350.
- PEDLAR, J.H., MCKENNEY, D.W., BEAULIEU, J., COLOMBO, S.J., MCLACHLAN, J.S. y O'NEILL, G.A. 2011 The implementation of assisted migration in Canadian forests. *The Forestry Chronicle*, **87** (6), 766 - 777.
- PEGUERO-PINA, J.J., SANCHO-KNAPIK, D., BARRÓN, E., CAMARERO, J.J., VILAGROSA, A. y GIL-PELEGRÍN, E. 2014 Morphological and physiological divergences within *Quercus ilex* support the existence of different ecotypes depending on climatic dryness. *Annals of botany*, **114** (2), 301-313.
- PINHEIRO, J.C. y CHAO, E.C. 2006 Efficient Laplacian and adaptive Gaussian quadrature algorithms for multilevel generalized linear mixed models. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, **15** (1).
- PRÉVOSTO, B., MONNIER, Y., RIPERT, C. y FERNANDEZ, C. 2011 Diversification of *Pinus halepensis* forests by sowing *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* acorns: testing the effects of different vegetation and soil treatments. *Eur. J. For. Res.*, **130** (1), 67-76.
- PUETTMANN, K.J. 2011 Silvicultural challenges and options in the context of global change – “simple” fixes and opportunities for new management approaches. *J. Forest.*, **109** (11), 321-331.
- QUERO, J.L., VILLAR, R., MARANON, T., ZAMORA, R., VEGA, D. y SACK, L. 2008 Relating leaf photosynthetic rate to whole-plant growth: drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species. *Funct. Plant Biol.*, **35** (8), 725-737.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2014 R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- ROUSSET, O. y LEPART, J. 1999 Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. *J. Veg. Sci.*, **10** (4), 493-502.
- SMIT, C., DEN OUDEN, J. y DÍAZ, M. 2008 Facilitation of *Quercus ilex* recruitment by shrubs in Mediterranean open woodlands. *J. Veg. Sci.*, **19** (2), 193-200.
- THERNEAU, T.M. y GRAMBSCH, P.M. 2000 *Modeling survival data: extending the Cox model*. Springer Science & Business Media.
- VAYREDA, J., GRACIA, M., MARTINEZ-VILALTA, J. y RETANA, J. 2013 Patterns and drivers of regeneration of tree species in forests of peninsular Spain. *J. Biogeogr.*, **40** (7), 1252-1265.
- VICENTE-SERRANO, S.M., LASANTA, T. y ROMO, A. 2004 Analysis of spatial and temporal evolution of vegetation cover in the Spanish central Pyrenees: Role of human management. *Environ. Manag.*, **34** (6), 802-818.
- VITASSE, Y., BRESSON, C.C., KREMER, A., MICHALET, R. y DELZON, S. 2010 Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Funct. Ecol.*, **24** (6), 1211-1218.
- VITASSE, Y., LENZ, A. y KÖRNER, C. 2014 The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees. *Frontiers in Plant Science*, **5**, 541.

VITT, P., HAVENS, K., KRAMER, A.T., SOLLENBERGER, D. y YATES, E. 2010 Assisted migration of plants: changes in latitudes, changes in attitudes. *Biol Conserv*, **143** (1), 18-27.

WELLSTEIN, C. y CIANFAGLIONE, K. 2014 Impact of Extreme Drought and Warming on Survival and Growth Characteristics of Different Proveniences of Juvenile *Quercus pubescens* Willd. *Folia Geobot.*, **49** (1), 31-47.