



G. Sangüesa-Barreda^{1*}, J.C. Linares² y J.J. Camarero^{3,4}

¹ Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC), Avda. Montañana 1005, Apdo. 202, 50192 Zaragoza, España

² Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales, Universidad Pablo Olavide, Ctra. Utrera km. 1, 41002 Sevilla, España

³ ARAID, Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC), Avda. Montañana 1005, Apdo. 202, 50192 Zaragoza, España

⁴ Dept. d'Ecologia, Fac. Biología, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 645, 08028 Barcelona, España

*Correo electrónico: gsanguesa@ipe.csic.es

23 La sequía y el muérdago actúan como factores de estrés combinados en el decaimiento de bosques de pino silvestre

Resultados clave

- La sequía (agente abiótico) y el muérdago (biótico) son dos de los factores de estrés que provocan el decaimiento del bosque. Ambos elementos causan la reducción del crecimiento radial e inducen defoliación.
- La reducción de crecimiento radial de los árboles con mayor abundancia de muérdago es más acentuada en el ápice de la copa y durante años secos.
- La pérdida de crecimiento de los árboles infestados respecto a los no infestados se produce en una o dos décadas lo que sugiere que la dinámica de infestación es reciente.

Contexto

En los últimos años se han detectado fenómenos de decaimiento forestal caracterizados por tasas elevadas de mortalidad y defoliación, así como pérdidas de crecimiento. Estos eventos de mortalidad y pérdida de vigor se han citado en numerosos ecosistemas de todo el mundo. El decaimiento del bosque se ha asociado a la interacción de múltiples factores, tanto bióticos (patógenos, defoliadores, parásitos o hemiparásitos) como abióticos, particularmente el estrés climático asociado a sequías severas o prolongadas (Allen et al. 2010). Habitualmente el muérdago es considerado un agente biótico que contribuye al decaimiento del bosque en áreas con déficit hídrico acentuado (Tsopelas et al. 2004, Dobbertin et al. 2005). Sin embargo, el muérdago también puede ser un factor de predisposición por el debilitamiento del árbol huésped que genera, provocando así la reducción del crecimiento y fomentando la defoliación en árboles fuertemente infestados (Dobbertin & Rigling 2006,

Galiano et al. 2010). De esta forma, en el nuevo contexto de cambio climático la mayoría de los modelos predicen un aumento de la aridez y un aumento de la frecuencia e intensidad de las sequías extremas y con ello una mayor vulnerabilidad de los bosques afectados por muérdago. En este sentido, trabajos como el de Rigling et al. (2010) sugieren que la presencia de muérdago en los árboles huésped incrementa el riesgo de mortalidad por sequías aumentando su vulnerabilidad frente al estrés climático, especialmente cuando estos crecen en ambientes xéricos.

Las interacciones entre los distintos factores causantes del decaimiento del bosque pueden ser complejas, ya que el cambio climático podría alterar las relaciones entre los organismos y los árboles afectados en ecosistemas propensos a las sequías, con importantes implicaciones para el crecimiento de los árboles (Ayres & Lombardero 2000). Sin embargo, existe poca información a largo plazo de los efectos de la interacción del muérdago y las sequías sobre el crecimiento del árbol huésped, y si estos dos factores de estrés tienen un efecto negativo combinado. Un estudio retrospectivo de los patrones de crecimiento radial en árboles infestados y sanos en distintas localidades y partes del tronco, puede permitir evaluar los efectos del muérdago sobre la producción de madera, una variable que nos permite estimar la capacidad de asimilar carbono por parte del árbol e incluso su probabilidad de muerte (Ogle et al. 2000).

El muérdago (*Viscum album* L.) es una planta hemiparásita perennifolia que toma agua y carbohidratos del árbol huésped (Zuber 2004, Glatzel & Geils 2009). El muérdago también es una especie clave para el mantenimiento de la biodiversidad, ya que sus frutos alimentan diversas especies de aves durante el invierno (Mathiesen et al. 2008). Por otro lado, el pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) es la conífera con el área de distribución más amplia en el mundo. Las poblaciones

ibéricas de pino silvestre se encuentran cerca del límite sur de distribución de la especie, y por lo tanto es esperable que sean poblaciones muy susceptibles al decaimiento inducido por sequías (Martínez-Vilalta & Piñol 2002, Candel-Pérez et al. 2012). Estudios previos señalan que el muérdago puede afectar adversamente el crecimiento y vigor de los árboles a largo plazo (Dobbertin et al. 2005, Shaw et al. 2008). Es esperable que los efectos del muérdago sobre el crecimiento sean más patentes en áreas relativamente secas cerca del límite sur de distribución. Por ejemplo, en zonas xéricas de los Alpes suizos, árboles infestados por muérdago muestran tasas de mortalidad dos veces mayores que los árboles no afectados (Dobbertin & Rigling 2006). Además en los bosques de Norteamérica las defoliaciones relacionadas con especies de muérdago son consideradas como un factor de decaimiento de los árboles afectados (Geils & Hawksworth 2002).

En este trabajo usamos la dendrocronología (estudio de los anillos de crecimiento) para la evaluación de los cambios a largo plazo del crecimiento y su relación con las sequías en cuatro bosques de pino silvestre en el Sistema Ibérico (Alcalá de la Selva; Teruel). Esta zona se encuentra localizada cerca del límite sur de distribución de

la especie y presenta gran cantidad de árboles infestados por muérdago. Nuestros objetivos son: (i) determinar las relaciones entre las diferentes variables medidas en árboles huésped (diámetro, altura, diámetro y altura de la copa, frondosidad, incremento de área basal y superficie ocupada por la albura) y la infestación de muérdago, y (ii) cuantificar a largo plazo las tendencias del crecimiento en diferentes localidades y a distintas alturas del tronco, en función de la abundancia del muérdago y el estrés climático debido a sequías.

Resultados y discusión

Relaciones entre la infestación de muérdago y las características de los árboles

En promedio, el 20% de los árboles muestreados mostraban altos grados de infestación por muérdago (Tabla 1). Los árboles fuertemente infestados (Grado de infestación 3; GI3, ver material suplementario) contienen un número medio de 820 matas de muérdago por árbol y las matas vivas más viejas alcanzan los 30 años de edad

Tabla 1. Características de los árboles muestreados en los cuatro sitios de estudio (frecuencia y valores medios \pm valores de error estándar). Los árboles usados en el ajuste de los modelos de ecuaciones estructurales (MEE) están indicados en la tercera columna. La edad ha sido estimada mediante el conteo de los anillos en los testigos de madera tomados a 1,3 m.

Sitio	Nº de árboles muestreados	Nº de árboles usados en los MEE	Árboles muertos (%)	Edad (años)	Diámetro a 1,3 m (cm)	Altura (m)	Diámetro de la copa (m)	Altura de la copa (m)	Frecuencia de árboles basado en su grado de infestación (%)		
									Poco infestados (GI1)	Medianamente infestados (GI2)	Muy infestados (GI3)
SA	50	30	10	67 \pm 2	25,55 \pm 1,28	9,88 \pm 0,36	5,36 \pm 0,19	7,45 \pm 0,34	60	20	20
SB	57	37	3	48 \pm 2	20,26 \pm 0,70	8,02 \pm 0,28	4,70 \pm 0,17	5,91 \pm 1,91	70	10	20
PA	64	38	7	50 \pm 1	21,04 \pm 0,54	8,92 \pm 0,19	4,59 \pm 0,15	4,59 \pm 0,15	44	36	20
PB	70	53	10	59 \pm 3	23,45 \pm 1,09	8,69 \pm 0,49	4,62 \pm 0,23	4,62 \pm 0,23	47	23	30

Figura 1

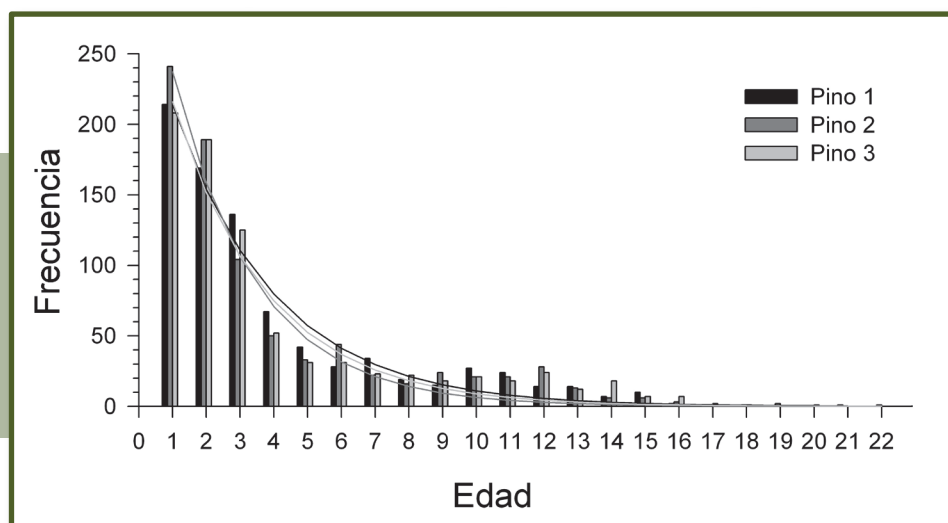


Figura 1. Diagrama de frecuencia de las edades de las matas de muérdago con el ajuste de la curva exponencial para 3 pinos con un grado de infestación severo (GI3). Ver características en Tabla 4.

Fuente: Elaboración propia.

Tabla 2. Comparación de variables estructurales y de crecimiento (incremento de área basal, IAB), de pino silvestre de acuerdo con su grado de infestación (GI1, árboles sin muérdago; GI2, árboles moderadamente infestados; GI3, árboles severamente infestados) para árboles muestreados en parcelas en los cuatro sitios de estudio (SA, SB, PA y PB). Se indica la media \pm valores de error estándar y el valor del estadístico (F). Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre clases de infestación. El dap (diámetro a la altura del pecho) indica el diámetro del árbol a 1,3 m. Los valores de IAB fueron calculados para el periodo 1995-2008. La edad ha sido estimada mediante el conteo de los anillos en los testigos de madera tomados a 1,3 m.

Niveles de significación: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Variable	Grado de infestación	SA	F	SB	F	PA	F	PB	F
Dap (cm)	GI1	22,3 \pm 0,8a	15,3***	19,9 \pm 0,6a	13,2***	20,0 \pm 0,6a	9,8***	22,5 \pm 1,1a	10,0***
	GI2	29,0 \pm 1,2b		22,1 \pm 1,7a		21,5 \pm 0,7b		25,8 \pm 1,1b	
	GI3	29,5 \pm 1,2b		27,2 \pm 1,6b		24,6 \pm 0,9b		28,0 \pm 1,0b	
Edad (años)	GI1	67,5 \pm 2,8	0,3	48,2 \pm 1,2	0,8	51,2 \pm 4,6	0,8	58,5 \pm 5,9	0,9
	GI2	70,6 \pm 5,3		47,1 \pm 2,7		48,0 \pm 4,0		58,6 \pm 9,1	
	GI3	67,6 \pm 3,9		47,5 \pm 1,3		49,8 \pm 4,1		60,3 \pm 3,6	
Altura (m)	GI1	9,1 \pm 0,3	0,8	8,4 \pm 0,3	1,9	8,5 \pm 0,3	0,1	8,3 \pm 0,5	0,2
	GI2	9,5 \pm 0,6		8,4 \pm 0,6		8,6 \pm 0,2		8,4 \pm 0,8	
	GI3	9,8 \pm 2,0		9,4 \pm 0,3		8,8 \pm 1,7		8,9 \pm 0,5	
Altura de la copa (m)	GI1	7,0 \pm 0,3	0,6	6,3 \pm 0,3	0,1	6,1 \pm 0,3	0,5	6,0 \pm 0,4	0,28
	GI2	7,1 \pm 0,5		6,0 \pm 0,8		6,0 \pm 0,3		6,6 \pm 0,8	
	GI3	7,2 \pm 0,5		6,4 \pm 0,4		5,7 \pm 0,3		6,1 \pm 0,4	
Diámetro de la copa (m)	GI1	4,9 \pm 0,2a	3,5*	4,7 \pm 0,1a	7,0*	4,5 \pm 0,3a	4,5*	4,6 \pm 0,2a	5,5**
	GI2	5,3 \pm 0,3b		5,1 \pm 0,5ab		5,0 \pm 0,2ab		5,2 \pm 0,4ab	
	GI3	5,7 \pm 0,2b		5,5 \pm 0,5b		5,6 \pm 0,4b		5,9 \pm 0,3b	
Frondosidad (%)	GI1	82,9 \pm 4,4a	39,6***	84,8 \pm 2,5a	33,4***	79,6 \pm 5,4a	30,5***	87,0 \pm 3,2a	25,4***
	GI2	39,4 \pm 5,4b		60,6 \pm 6,5b		61,7 \pm 4,6b		72,0 \pm 7,1a	
	GI3	29,2 \pm 4,5b		41,7 \pm 6,3b		30,8 \pm 5,5c		39,0 \pm 6,6b	
IAB (cm ² año ⁻¹)	GI1	3,0 \pm 0,3a	3,9*	3,7 \pm 0,3	0,3	2,7 \pm 0,5a	11,0*	6,1 \pm 0,7ab	3,4*
	GI2	2,4 \pm 0,5ab		3,6 \pm 0,8		1,6 \pm 0,3b		7,8 \pm 1,5a	
	GI3	1,6 \pm 0,3b		3,5 \pm 0,9		1,5 \pm 0,3b		4,3 \pm 0,7b	
Área de albura (%)	GI1	67,0 \pm 1,9a	16,4***	72,7 \pm 1,5	0,8	80,2 \pm 3,1a	4,9*	79,5 \pm 2,0a	6,7*
	GI2	52,1 \pm 4,3b		71,6 \pm 5,3		72,4 \pm 4,1ab		72,7 \pm 5,2ab	
	GI3	51,5 \pm 2,9b		68,3 \pm 3,9		66,2 \pm 3,3b		68,3 \pm 2,7b	

Figura 2

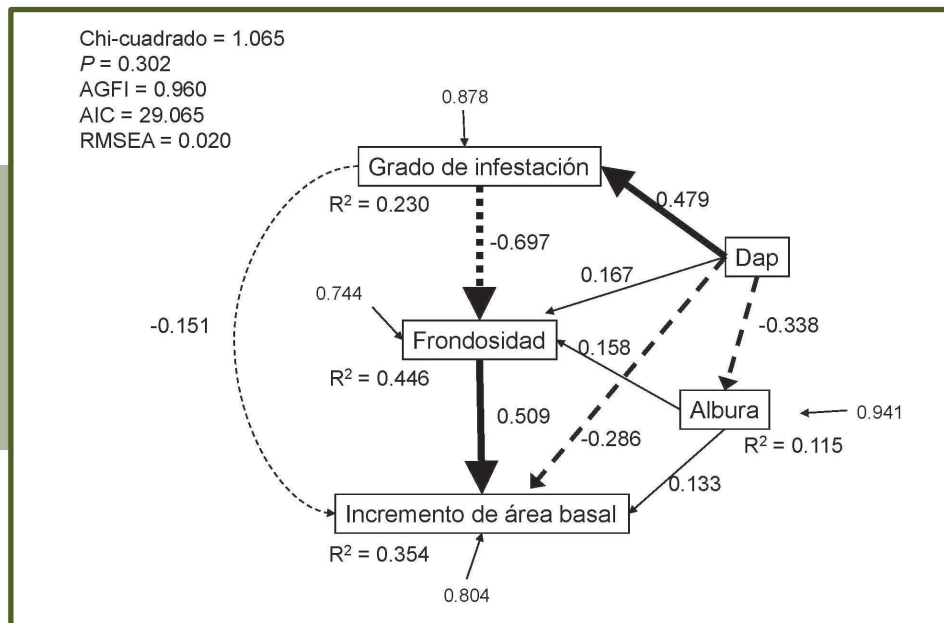


Figura 2. El tamaño de los árboles puede condicionar su grado de infestación de muérdago la cual afecta negativamente a la frondosidad de la copa y al crecimiento radial (incremento de área basal). Se muestra el modelo de ecuaciones estructurales seleccionado que describe los efectos sobre el grado de infestación de muérdago, la frondosidad, el incremento de área basal, el diámetro a la altura del pecho (Dap) y la albura en el pino silvestre. Los valores de los estadísticos ajustados aparecen en la parte superior izquierda (χ^2 , chi-cuadrado; P , probabilidad asociada; AGFI, índice corregido de la bondad del ajuste; AIC, criterio de información de Akaike; RMSEA, error medio cuadrático de aproximación). Efectos positivos y negativos están indicados mediante líneas sólidas y líneas discontinuas, respectivamente. La anchura de las flechas es proporcional al efecto de cada variable (coeficientes estandarizados mostrados cerca de las flechas). Sólo se han representado los coeficientes significativos ($P < 0,05$). También aparece la varianza explicada en el caso de las variables dependientes (R^2). Las variables no explicadas (error) se indican mediante flechas cerca de la variable respuesta. En términos relativos, modelos con valores bajos de AIC y RMSEA, y con valores cercanos a uno del índice AGFI y valores elevados de P asociados a valores bajos de χ^2 corresponden a modelos con mejores ajustes que los que presentan características contrarias.

Fuente: Modificado de Sangüesa-Barreda et al. (2013)

(Figura 1). En todos los sitios de estudio, los árboles con gran cantidad de muérdago tienen un diámetro mayor y las copas más anchas, pero menor frondosidad que los árboles sin muérdago (Tabla 2). En tres de los cuatro sitios los árboles infestados tienen menor crecimiento radial (incremento de área basal, en adelante abreviado como IAB) y área de albura que los árboles no infestados. No se encontraron diferencias en la edad de los árboles con distinta abundancia de muérdago. Tampoco se han encontrado mayores grados de infestación en los árboles más viejos. La variable más fuerte y positivamente relacionada con el grado de infestación fue el diámetro del árbol (Figura 2). El área ocupada por la albura estuvo positivamente relacionada con la frondosidad y el IAB, mientras que el diámetro del árbol estuvo también positivamente relacionado con la frondosidad pero negativamente con el IAB.

De acuerdo con nuestros resultados, los árboles más infestados por muérdago suelen ser individuos dominantes tal y como se ha observado en otros estudios en abetares del Pirineo (Oliva & Colinas 2007). Esto puede ser debido a un efecto de atracción de las aves frugívoras a los árboles de grandes dimensiones y con ramas adecuadas para el posado, aunque no detectamos que los árboles más altos fueran los más infestados. Además, el establecimiento y desarrollo del muérdago se ve favorecido en partes iluminadas de la copa (Zuber 2004). Por lo que es esperable que individuos dominantes con copas iluminadas sean más propensos a presentar muérdago que individuos con características opuestas.

Los efectos de las sequías y del muérdago sobre el crecimiento dependen del sitio y de la altura del tronco en los que se evalúan

En las series de crecimiento a distintas alturas del árbol encontramos como los árboles sin muérdago (GI1) muestran mayores valores que los árboles moderados (GI2) y fuertemente infestados (GI3), pero estas divergencias aparecen principalmente desde el año 2001 (Figura 3). La divergencia de crecimiento entre árboles con diferente grado de infestación en respuesta a las sequías fue mayor en las muestras de madera tomadas en el ápice de la copa que en aquellas tomadas a 1,3 m o en la base del tronco. Durante los últimos 3 años, los árboles sin muérdago muestran valores de crecimiento IAB dos veces superiores (o incluso más si se consideran los datos del ápice) que los observados en árboles fuertemente infestados. Las pérdidas de crecimiento de los árboles fuertemente infestados fueron mayores tras años secos y en el ápice, donde los carbohidratos sintetizados en las acículas deben recorrer un trayecto más corto para convertirse en madera que en el resto de posiciones del tronco. Los árboles con infestaciones moderadas y severas muestran patrones similares de crecimiento radial, lo que sugiere que una clasificación más concisa de niveles de infestación, en lugar de clases discretas, podría ser más apropiada para la detección de decaimiento del crecimiento asociado al muérdago. Los efectos del muérdago sobre el crecimiento son más claros en muestras apicales que en otras alturas del tronco, pese a que la medida estándar de crecimiento suele hacerse a 1,3 m.

Figura 3

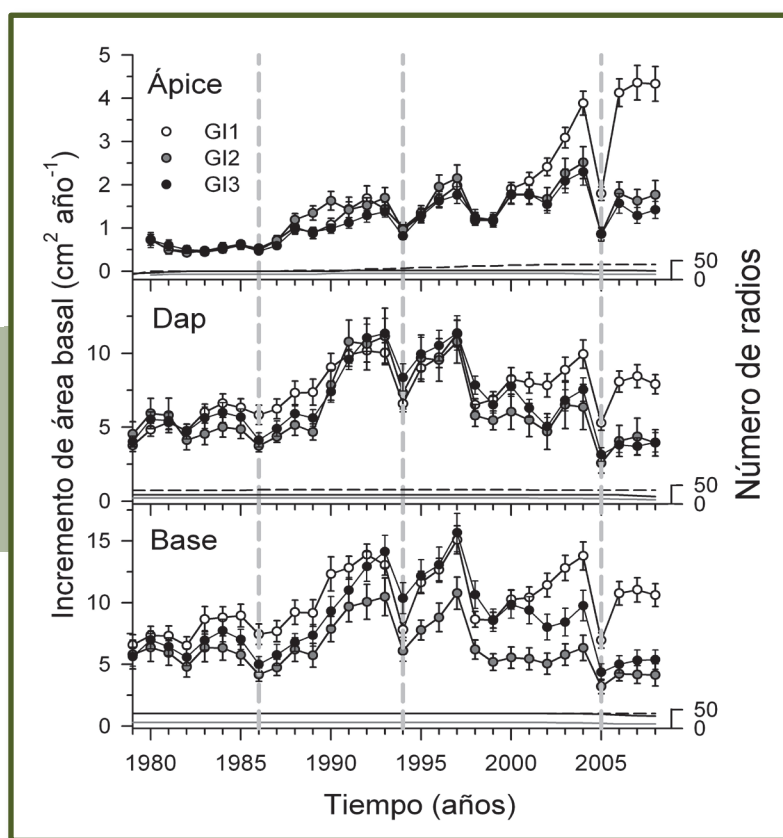


Figura 3. La pérdida de crecimiento radial debido al muérdago es más patente en el ápice que en otras zonas del tronco, tal y como muestran los patrones de crecimiento (incremento de área basal, medias \pm error estándar) de individuos de pino silvestre con diferentes grados de infestación de muérdago (árboles sin muérdago GI1, n=20; árboles con moderado grado de infestación, GI2, n=10; árboles con un grado severo de infestación GI3, n=10) a distintas alturas del árbol, cerca del ápice, a 1,3 m (dap) o cerca de la base. Las muestras fueron tomadas cerca del sitio de estudio PA. Las líneas grises discontinuas indican años con fuertes sequías (1986, 1994 y 2005). El eje de la derecha muestra el número de muestras (número de radios medidos para cada año), los colores son del mismo estilo que el incremento de área basal y representa los distintos grados de infestación.

Fuente: Modificado de Sangüesa-Barreda et al. (2012)

Figura 4

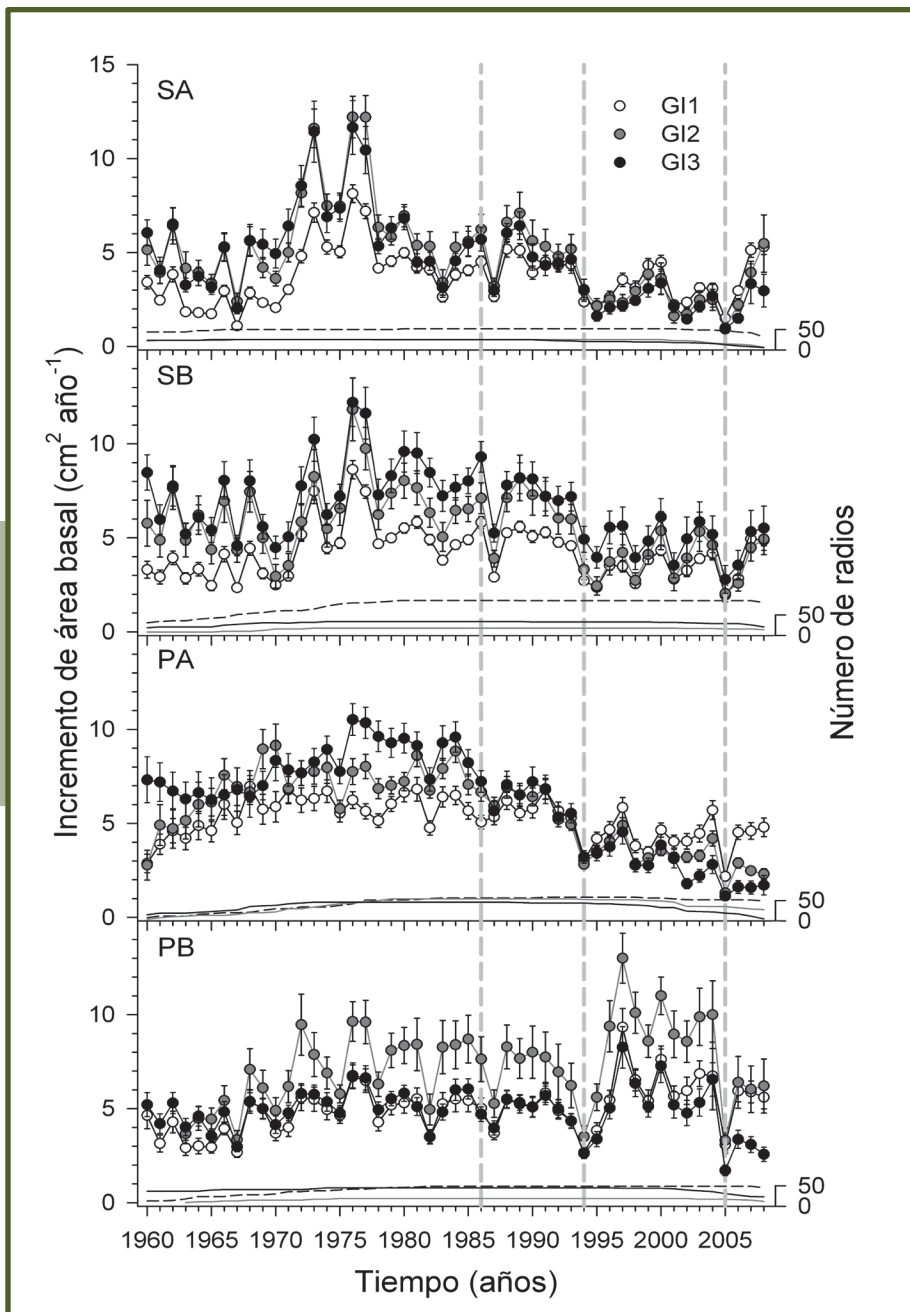


Figura 4. La interacción entre sequía e infestación de muérdago induce una pérdida de crecimiento radial que depende de las características del sitio. En sitios menos productivos la pérdida de crecimiento radial causada por ambos factores de estrés es mayor, como muestran los patrones de crecimiento (incremento de área basal, medias \pm error estándar) de individuos de pino silvestre con diferentes grados de infestación de muérdago (árboles sin muérdago GI1; árboles con moderado grado de infestación, GI2; árbol con un severo grado de infestación GI3) para los cuatro sitios de estudio (SA, SB, PA y PB). Las líneas grises discontinuas indican años secos (1986, 1994 y 2005). El eje de la derecha muestra el número de muestras (número de radios medidos para cada año), los colores de las líneas representan los distintos grados de infestación.

Fuente: Modificado de Sangüesa-Barreda et al. (2013)

Los árboles infestados mostraron en el pasado mayores valores de IAB que los árboles no infestados. Encontramos un claro decrecimiento del IAB durante sequías severas en los árboles infestados y no infestados (Figura 4). El crecimiento de los árboles infestados se ha reducido constantemente a partir de sequías severas recientes como la de 1994, particularmente en aquellos sitios donde los árboles mostraron crecimientos medios más bajos (sitios SA y PA). Estos resultados sugieren que el menor crecimiento de los árboles infestados se debe al efecto negativo combinado de sequías y muérdago. Autores como Vallauri (1998) sugiere que en *Pinus nigra* el muérdago alcanza niveles máximos de infestación en torno a los 10-15 años después de la colonización. Esto sugiere que los árboles fuertemente infestados podrían

mostrar un decaimiento relativamente reciente en el crecimiento cuando se supera un umbral de abundancia de muérdago en la copa. De hecho, Noetzi et al. (2004) detectaron que el crecimiento continuamente decaía en abetos infestados una vez la población de muérdago invadía totalmente la copa y ocupaba el tronco principal y las ramas. En el área de estudio las temperaturas de invierno han aumentado constantemente y significativamente ($P=0,04$), incrementándose 0,01 grados al año durante el siglo XX. Este calentamiento durante el invierno y la expansión observada de aves vectores (Vorisek et al. 2008) podría favorecer la mayor abundancia de muérdago en algunos bosques de España (López-Sáez 1993), tal vez superando el mencionado umbral de infestación y desencadenando fenómenos de decaimiento.

Como en nuestro caso, Stanton (2007) también encontró que el crecimiento de *Pinus ponderosa* en individuos infestados por muérdago es más sensible al estrés de las sequías que en árboles no afectados. El muérdago actuaría como un factor adicional de estrés relacionado con el decaimiento ligado a las sequías, tal como ha sido encontrado en abetares mediterráneos de Grecia (Tsopelas et al. 2004) y en bosque de pinos silvestre en valles secos del interior de los Alpes (Dobbertin & Rigling 2006, Rigling et al. 2010).

El muérdago obtiene agua y carbohidratos de los árboles huésped y muestra ratios de transpiración más altos que los árboles donde se encuentra (Marshall et al. 1994). Aunque los árboles huésped intenten reducir la tasa de transpiración en respuesta a las sequías mediante el cierre estomático, el muérdago continúa transpirando, por lo que incrementa la pérdida de agua y el estrés asociado en el árbol huésped (Fischer 1983, Zweifel et al. 2012). Por lo tanto, la infestación de muérdago altera el balance de carbono del árbol huésped (Galiano et al. 2011), afectando a la frondosidad de la copa o a la producción de albura del tronco (Sala et al. 2001). Nuestros datos y los de otros estudios (Rigling et al. 2010) confirman que sequía y muérdago afectan sinérgica y negativamente al crecimiento de los árboles.

Nuestros resultados indican que el estrés debido a las sequías, que podría aumentar por efecto del calentamiento global, y la infestación de muérdago explican el decaimiento en el crecimiento de las poblaciones estudiadas de pino silvestre en ambientes relativamente xéricos. Si las condiciones climáticas se vuelven más secas, bosques similares de pino silvestre infestados por muérdago y situados en zonas con estrés hídrico podrían sufrir reducciones acentuadas de crecimiento y fenómenos severos de decaimiento. El planteamiento de este escenario climático más cálido y seco, combinado con el abandono de los aprovechamientos tradicionales del bosque, puede conducir al aumento de la densidad de las masas afectadas, con lo que la sinergia de varios factores de estrés podría conducir a una mayor vulnerabilidad de los pinares poco productivos de zonas xéricas.

■ Recomendaciones para la adaptación

Dada la fragmentada distribución actual de los bosques infestados por muérdago, las medidas de adaptación deberían evitar la extensión del muérdago

hacia zonas secas susceptibles de ser infestadas. Por otro lado, las especies de muérdago son especies claves para el mantenimiento de la biodiversidad, ya que sus frutos son uno de los principales recursos alimenticios para las aves frugívoras durante el invierno. Estas aves permiten la dispersión a larga distancia del muérdago. Podría ser útil favorecer la presencia de especies de matorrales y árboles atractivas para estas especies de aves y que produzcan frutos durante el invierno, los cuales puedan alimentar a las aves, reduciendo o concentrando geográficamente el consumo de frutos de muérdago y la dispersión de sus semillas. También podría ser adecuado, de forma puntual, la eliminación de matas femeninas reproductivas antes de que éstas empiecen a producir frutos. Aunque es una medida costosa y de dudosos efectos a largo plazo. En ambientes xéricos la eliminación de las matas debería efectuarse previamente a la aparición de sequías, con el objetivo de reducir los efectos combinados de ambos factores de estrés.

■ Material suplementario

Áreas de estudio y muestreos de campo

El área de estudio incluye cuatro bosques de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) localizados en el Sistema Ibérico (Alcalá de la Selva, provincia de Teruel, Aragón, Tabla 3), cerca del límite sur de distribución de la especie. Hemos seleccionado sitios con diferentes características topográficas (altitud, pendiente) y estructurales (área basal, densidad), y que contienen al menos diez árboles dominantes fuertemente infestados por muérdago. La vegetación está dominada por pino silvestre, sabinas y enebros (*Juniperus sabina* L., *J. communis* L.) y arbustos (*Berberis vulgaris* L., *Genista scorpius* L.). Los suelos son básicos y formados sobre rocas calcáreas. El clima en el área de estudio es mediterráneo con influencia continental, de acuerdo a los datos meteorológicos de la estación de “Alcalá de la Selva-Solano de la Vega” localizada a unos 3 km de los sitios de estudio. La temperatura media anual es de 9,4°C y la precipitación anual es de 670 mm. Se definieron tres años con fuertes sequías (1986, 1994 y 2005) correspondiendo a aquellos con mayores valores acumulados de déficit hídrico.

Se midió el tamaño (diámetro a 1,3 metros de la altura –dap–, altura total, diámetro y altura de la copa) y la frondosidad (en %) de todos los árboles con dap > 15 cm dentro de una parcela de 30 x 30 metros. La frondosidad (abundancia en acículas) se usó como una

■ **Tabla 3.** Características geográficas, topográficas y estructurales de los cuatro sitios de estudio.

Sitio (código)	Latitud (N)	Longitud (W)	Orientación	Orientación	Pendiente (°)	Área basal (m ² ha ⁻¹)	Densidad (N° ha ⁻¹)
Solano de la Vega-zona Alta (SA)	40° 23' 15"	0° 41' 38"	1580	SE	19	16,5	556
Solano de la Vega-zona Baja (SB)	40° 23' 13"	0° 42' 17"	1520	SE	13	16,0	633
Puerto de Gúdar-zona Alta (PA)	40° 21' 46"	0° 42' 41"	1660	SW	0	19,4	711
Puerto de Gúdar-zona Baja (PB)	40° 21' 37"	0° 42' 26"	1500	SE	0	13,8	778

Figura 5

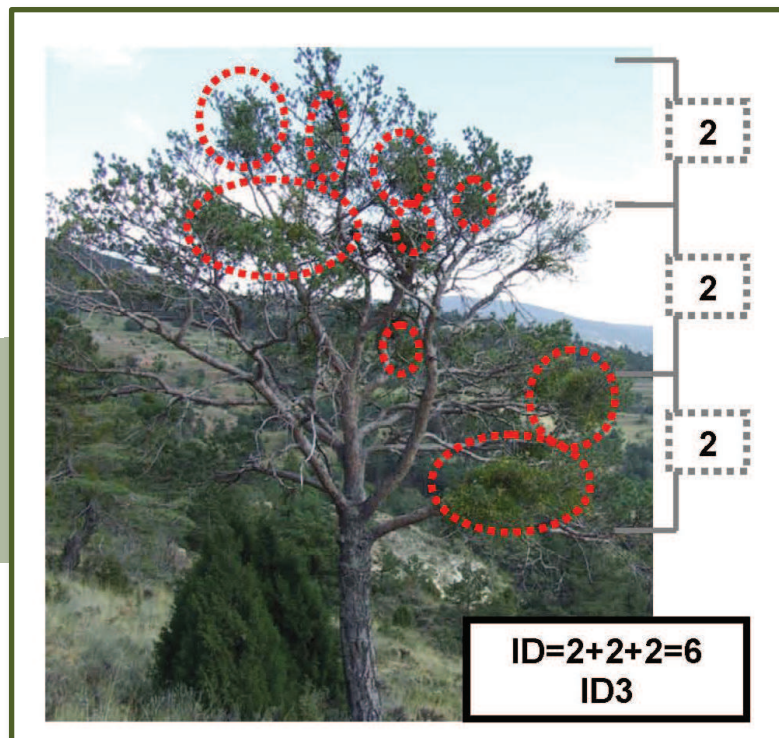


Figura 5. Ejemplo de cálculo del grado de infestación de muérdago (GI). Para ello, en primer lugar se divide la copa en tres tercios, y a cada uno de ellos se le asigna un valor de 0 a 2 en función de la abundancia de muérdago: 0 (ausencia de muérdago), 1 (presencia de muérdago) o 2 (muérdago abundante). Posteriormente se suma los valores de los tres tercios, y por último, se agrupan los valores en tres clases: árboles sin muérdago (GI=0, clase GI1), infección moderada (GI= 1-3, clase GI2) y árboles fuertemente infestados (GI=4-6, clase GI3). Este árbol se ha considerado con una infestación severa (clase GI3), ya que las matas de muérdago (delimitadas con elipses con líneas rojas discontinuas) abundan en los tres tercios de la copa.

Fuente: Modificado de Sangüesa-Barreda et al. (2013)

aproximación del vigor del árbol según Dobbertin (2005). La frondosidad de la copa se midió según clases del 5% según Schomaker et al. (2007), y usando como referencia árboles con frondosidad máxima en cada sitio. El grado de infección de muérdago (GI) fue estimado usando una clasificación modificada de tres valores basada en la establecida originalmente por Hawksworth (1977). La copa del árbol se divide en tres secciones similares y cada uno de los tercios se clasifica como 0 (ausencia de muérdago), 1 (presencia de muérdago) o 2 (muérdago abundante, Figura 5). Por último, la abundancia total de muérdago o grado de infección se obtiene sumando el ratio de cada uno de los tercios. El rango de abundancia de muérdago varía entre 0 y 6. Posteriormente los valores se agrupan en tres clases de abundancia de muérdago o grado de infección (GI): árboles sin muérdago (GI=0, clase GI1), infección moderada con presencia de muérdago en uno o dos tercios de la copa (GI= 1-3, clase GI2) y árboles fuertemente infestados con presencia de muérdago en toda la copa (GI=4-6, clase GI3).

En el sitio de estudio PA se seleccionaron y talaron tres árboles con elevado grado de infestación de muérdago (GI3), y se estimó la edad de todas las matas de la copa contando sus internodos anuales a lo largo del eje más viejo de la planta y añadiendo 1 año (Tabla 4). Hay que resaltar la dificultad de detectar las matas más jóvenes (1-2 años) debido a su menor tamaño.

Métodos dendrocronológicos

Se realizó un muestreo dendrocronológico en cada uno de los sitios de estudio siguiendo los métodos dendrocronológicos estándar (Fritts 1976). Se extrajeron dos testigos de madera a 1,3 metros usando una barrena Pressler para cada uno de los árboles localizados en una parcela de 30 x 30 metros. Cerca del sitio de estudio PA se cortaron 40 árboles adicionales con diferentes grados de infestación (GI1, n=20; GI2, n=10, GI3, n=10), y se extrajeron rodajas a tres alturas diferentes: ápice (0,5-1 m desde el ápice del árbol), 1,3 m (dap), y base (0,5-

Tabla 4. Características de los tres pinos donde se realizó el conteo de la edad de las matas. Los tres árboles presentan un grado de infestación severo (GI3).

Código del árbol	Diámetro a 1,3 m (cm)	Altura (m)	Frondosidad (%)	Edad (años)	Nº de individuos de muérdago
Pino 1	28,2	12,5	80	77	823
Pino 2	25,5	12,5	70	86	826
Pino 3	25,1	11,5	50	80	810

1 m desde el suelo). Se midió la albura en cada testigo de madera tomado en el campo y transformó en área relativa, asumiendo una sección circular del tronco. Las muestras fueron datadas visualmente y se midieron un mínimo de 50 árboles (100 radios) por sitio. Los anillos de crecimiento fueron medidos con una precisión de 0,01 mm usando una lupa y un medidor LINTAB TSAP (Rinntech, Alemania). Las dataciones fueron chequeadas usando el programa COFECHA (Holmes, 1983). La edad de los árboles a 1,3 metros fue estimada mediante el conteo de los anillos en los testigos de madera de los árboles vivos más viejos, y mediante el ajuste con un localizador de la médula desde los anillos más exteriores para estimar la distancia perdida hasta la teórica médula. El incremento de área basal es un descriptor con un significado más biológico de las tendencias de crecimiento que la anchura del anillo (Biondi & Qaenda 2008). El incremento de área basal (IAB) fue calculado a través de las medidas de la anchura del anillo como la diferencia entre secciones consecutivas de área basal (AB), estimadas para los años $t+1$ y t como:

$$IAB_{t+1} = AB_{t+1} - AB_t = \pi((LC_t + AA_{t+1})^2 - (LC_t)^2)$$

donde LC es la longitud del testigo de madera y AA es la anchura del anillo.

Modelos de ecuaciones estructurales

Se usaron modelos de ecuaciones estructurales (MEE; Grace 2006) para evaluar estadísticamente las relaciones propuestas entre las variables del árbol. En primer lugar, especificamos varios modelos teóricos basados en las relaciones asumidas *a priori* según la literatura disponible entre las variables consideradas (Zuber 2004, Dobbertin & Rigling 2006, Rigling et al. 2010, Galiano et al. 2010 y 2011). En segundo lugar, evaluamos si la matriz varianza-covarianza obtenida a partir de los datos observados es significativamente diferente de la matriz impuesta por los modelos teóricos. Para estimar los MEE seleccionamos un subgrupo de árboles de todos los muestreados ($n=158$) y usamos el método de máxima probabilidad. El uso de distintos índices para evaluar los modelos ajustados proporciona una evaluación robusta de los MEE ajustados (Jöreskog 1993). A continuación evaluamos los modelos ajustados usando el test del chi-cuadrado (X^2) y su nivel de probabilidad (P), así como índices complementarios de ajuste (AGFI, índice de bondad de ajuste corregido; RMSEA, error medio cuadrático de aproximación; AIC, criterio de información Akaike). Los MEE se calcularon usando el programa Amos (Arbuckle 1995-2009)

Referencias bibliográficas

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, et al. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259:660-684
- Arbuckle JL (1995-2009) *Amos 18.0 User's Guide*. SPSS, Chicago
- Ayres MP, Lombardero MJ (2000) Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *The Science of the Total Environment* 262:263-286
- Biondi F, Qaenda F (2008) A theory-driven approach to tree-ring standardization: Defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research* 64:81-96
- Candel-Pérez D, Linares JC, Viñegla B, Lucas-Borja ME (2012) Assessing climate growth relationships under contrasting stands of co-occurring Iberian pines along an altitudinal gradient. *Forest Ecology and Management* 274:48-57
- Dobbertin M (2005) Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research* 124:319-333
- Dobbertin M, Rigling A (2006) Pine mistletoe (*Viscum album* ssp. *austriacum*) contributes to Scots pine (*Pinus sylvestris*) mortality in the Rhone valley of Switzerland. *Forest Pathology* 36:309-322
- Fischer JT (1983) Water relations of mistletoes and their hosts. En: Calder M, Bernhard T, editores. *The Biology of Mistletoes*. Academic Press, Sydney. pp 163-184
- Fritts HC (1976) *Tree rings and Climate*. Academic Press, New York
- Galiano L, Martínez-Vilalta J, Lloret F (2010) Drought-induced multifactor decline of Scots Pine in the Pyrenees and potential vegetation change by the expansion of co-occurring oak species. *Ecosystems* 13:978-991
- Galiano L, Martínez-Vilalta J, Lloret F (2011) Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought. *New Phytologist* 190:750-759
- Geils BW & Hawksworth FG (2002) Damage, effects, and importance of dwarf mistletoes. En: Geils BW, Cibrian-Tovar J, Moody B, editores. *Mistletoes of North American Conifers*. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-98. Ogden, UT. USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station. pp. 57-65.
- Glatzel G, Geils BW (2009) Mistletoe ecophysiology: host-parasite interactions. *Botany* 87:10-15.
- Hawksworth FG (1977) *The 6-Class Dwarf Mistletoe Rating System*. USDA Forest Service, Rocky

- Mountain Forest and Range Experiment station, Fort Collins.
- Holmes RL (1983) Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43:68-78.
- Jöreskog KG (1993) Testing Structural Equation Models. En: Bollen K, Long JS, editores. *Testing Structural Equation Models*. Sage, Newbury Park. pp. 294-316
- López-Sáez JL (1993) Contribución a la corología y ecología del muérdago (*Viscum album* L.) en el centro y norte de la Península Ibérica. *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas* 19:551-558
- Marshall JD, Ehleringer JR, Schulze ED, Farquhar G (1994) Carbon isotope composition, gas exchange and heterotrophy in Australian mistletoes. *Functional Ecology* 8:237-241
- Martínez-Vilalta J & Piñol J (2002) Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 161: 247-256
- Mathiasen RL, Nickrent DL, Shaw DC, Watson DM (2008) Mistletoes: pathology, systematics, ecology, and management. *Plant Disease* 92:988-1006
- Noetzli KP, Müller B, Sieber TN (2004) Impact of population dynamics of white mistletoe (*Viscum album* ssp. *abietis*) on European silver fir (*Abies alba*). *Annals of Forest Science* 60:773-779
- Ogle K, Whitham TG, Cobb NS (2000) Tree-ring variation in pinyon predicts likelihood of death following severe drought. *Ecology* 81:3237-3243
- Oliva J, Colinas C (2007) Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: role of management, historic dynamics and pathogens. *Forest Ecology and Management* 252:84-97
- Rigling A, Eilmann B, Koechli R, Dobbertin M (2010) Mistletoe-induced crown degradation in Scots pine in a xeric environment. *Tree Physiology* 30:845-852
- Sala A, Carey EV, Callaway RM (2001) Dwarf mistletoe affects whole-tree water relations of Douglas fir and western larch primarily through changes in leaf to sapwood ratios. *Oecologia* 126:42-52
- Sangüesa-Barreda G, Linares JC, Camarero JJ (2012) Mistletoe effects on Scots pine decline following drought events: insights from within-tree spatial patterns, growth and carbohydrates. *Tree Physiology* 32:585-598
- Sangüesa-Barreda G, Linares JC, Camarero JJ (2013) Drought and mistletoe reduce growth and water-use efficiency of Scots pine. *Forest Ecology and Management* 296:64-73
- Schomaker ME, Zarnoch SJ, Bechtold WA, Latelle DJ, Burkman WG, Cox SM (2007) *Crown-condition classification: a guide to data collection and analysis*. General Technical Report SRS-102. USDA-Forest Service, Asheville
- Shaw DC, Huso M, Bruner H (2008) Basal area growth impacts of dwarf mistletoe on western hemlock in an old-growth forest. *Canadian Journal of Forest Research* 38:576-583.
- Stanton S (2007) Effects of dwarf mistletoe on climate response of mature ponderosa pine trees. *Tree-Ring Research* 63:69-80
- Tsopelas P, Angelopoulos A, Economou A, Soulioti N (2004) Mistletoe (*Viscum album*) in the fir forest of Mount Parnis, Greece. *Forest Ecology and Management* 202:59-65
- Vallauri D (1998) Dynamique parasitaire de *Viscum album* L. sur pin noir dans le bassin du Saignon (préalpes françaises du sud). *Annales des Sciences Forestières* 55:823-835
- Vorisek P, Gregory RD, Van Strien AJ, Gmelig Meyling A (2008) Population trends of 48 common terrestrial bird species in Europe: results from the Pan-European Common Bird Monitoring Scheme. *Revista Catalana d'Ornitologia* 24:4-14
- Zuber D (2004) Biological flora of Central Europe: *Viscum album* L. *Flora* 199:181-203
- Zweifel R, Bangerter S, Rigling A, Sterck FJ (2012) Pine and mistletoes: how to live with a leak in the water flow and storage system? *Journal of Experimental Botany* 63: 2565-2578