

# Desde el cámbium hasta el bosque: evaluando las respuestas de *Juniperus thurifera* L. a los condicionantes ambientales y antrópicos a múltiples escalas

J. Miguel Olano<sup>1,\*</sup>, V. Rozas<sup>2</sup>

(1) Área de Botánica, EUI Agrarias, Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible, Universidad de Valladolid, 42004 Soria, España.  
(2) Laboratorio de Dendrocronología. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile, Casilla 567. Valdivia, Chile.

\* Autor de correspondencia: J.M. Olano [[jmolano@agro.uva.es](mailto:jmolano@agro.uva.es)]

> Recibido el 06 de febrero de 2015 - Aceptado el 04 de junio de 2015

**Olano, J.M., Rozas, V. 2015. Desde el cámbium hasta el bosque: evaluando las respuestas de *Juniperus thurifera* L. a los condicionantes ambientales y antrópicos a múltiples escalas. *Ecosistemas* 24(2): 60-68. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-2.09.**

La sabina albar (*Juniperus thurifera* L., Cupressaceae) es una especie dioica de distribución mediterránea occidental, típica de zonas con clima mediterráneo continental, cuyas principales poblaciones existen en España y Marruecos. En los últimos años, diferentes enfoques dendroecológicos han permitido conocer mejor el funcionamiento de esta especie, así como la dinámica de sus bosques. En esta revisión se recopilan los conocimientos actualmente disponibles sobre la sabina albar en relación a aspectos tales como xilogénesis, dinámica del almacenamiento de carbohidratos, eficiencia de uso del agua, efectos del clima sobre la anatomía del xilema y el crecimiento radial, variabilidad geográfica de la respuesta al clima, efectos del manejo sobre el crecimiento y la regeneración, y dinámica poblacional presente y futura de sus bosques ibéricos. Además, se aborda también la divergencia entre sexos en funciones tan relevantes como la economía de carbohidratos, los patrones de crecimiento radial y la respuesta a la sequía estival, principal factor climático limitante para su crecimiento. Esta revisión sintetiza los conocimientos disponibles sobre la especie a múltiples escalas espacio-temporales, por lo que es especialmente útil para científicos y gestores interesados en la investigación, el manejo y la conservación de los sabinares albares ibéricos.

**Palabras clave:** anatomía del xilema; dendroecología; dioecia; carbohidratos; clima mediterráneo continental; variación individual

**Olano, J.M., Rozas, V. 2015. From cambium to woodland: analyzing *Juniperus thurifera* L. response to environmental constraints at multiple scales. *Ecosistemas* 24(2): 60-68. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-2.09.**

*Juniperus thurifera* L. (Cupressaceae) is a dioecious tree inhabiting the Western Mediterranean Basin in areas under Mediterranean continental climate. Spain (95.1%) and Morocco (4.8%) host the largest populations. Diverse dendroecological research developed during the last years has improved our knowledge about this species functioning and its forest dynamics. This review approaches the advances produced on several topics including xylogenesis, climate forcing of secondary growth and xylem anatomy, regional variability on climate control, water-use efficiency, non-structural carbohydrates dynamics and present and future dynamics of its Iberian forests. A special point is paid on sex-related differences between male and female junipers, including non-structural carbohydrate accumulation patterns, secondary growth and response to summer drought, the main climatic factor limiting growth. This review aims to synthesize the available knowledge about this species at multiple spatio-temporal scales, being particularly useful for researchers and managers interested in the investigation, management and conservation of Iberian *Juniperus thurifera* woodlands.

**Key words:** dendroecology; dioecy; individual variability; Mediterranean continental climate; non-structural carbohydrates; xylem anatomy

## Sabinares albares ibéricos

Los bosques dominados por la sabina albar (*Juniperus thurifera* L., Cupressaceae) son uno de los ecosistemas forestales más singulares de la Península Ibérica. La sabina albar es una especie nativa de la cuenca mediterránea occidental, dioica y longeva, que puede alcanzar los 400 años de edad, aunque en general no supera los 200 años (Gauquelin et al. 2002). Sus principales poblaciones se localizan en España y Marruecos, con el 95.1% y el 4.8% de su superficie total mundial, respectivamente, existiendo algunas poblaciones relictas en Francia, Italia y Argelia (Costa et al. 1997). Las grandes extensiones ocupadas por esta especie en España y norte de África recrean los paisajes de estepas y bosques abiertos que predominaron en Europa durante el Pleistoceno,

bajo un clima acentuadamente continental (Carrión et al. 2001). Esta especie está emparentada filogenéticamente con otras sabinas nativas de Asia, Oriente Medio y norte de África, como *J. chinensis* L., *J. gaussonii* W. C. Cheng, *J. procumbens* (Siebold ex Endl.) Miquel y *J. polycarpos* K. Koc (Mao et al. 2010). Pero la especie con la que *J. thurifera* presenta una mayor afinidad, tanto filogenética como ecológica, es *J. excelsa* M. Bieb., que se distribuye por el noreste de Grecia, sur de Bulgaria, Turquía, Siria, Líbano y la cordillera del Cáucaso. Algunos estudios filogenéticos realizados utilizando análisis moleculares sugieren que *J. thurifera* habría migrado hacia el oeste desde el Mediterráneo oriental a través de Europa central, alcanzando su óptimo en la Península Ibérica y el norte de África durante el Holoceno (Jiménez et al. 2003; Terrab et al. 2008).

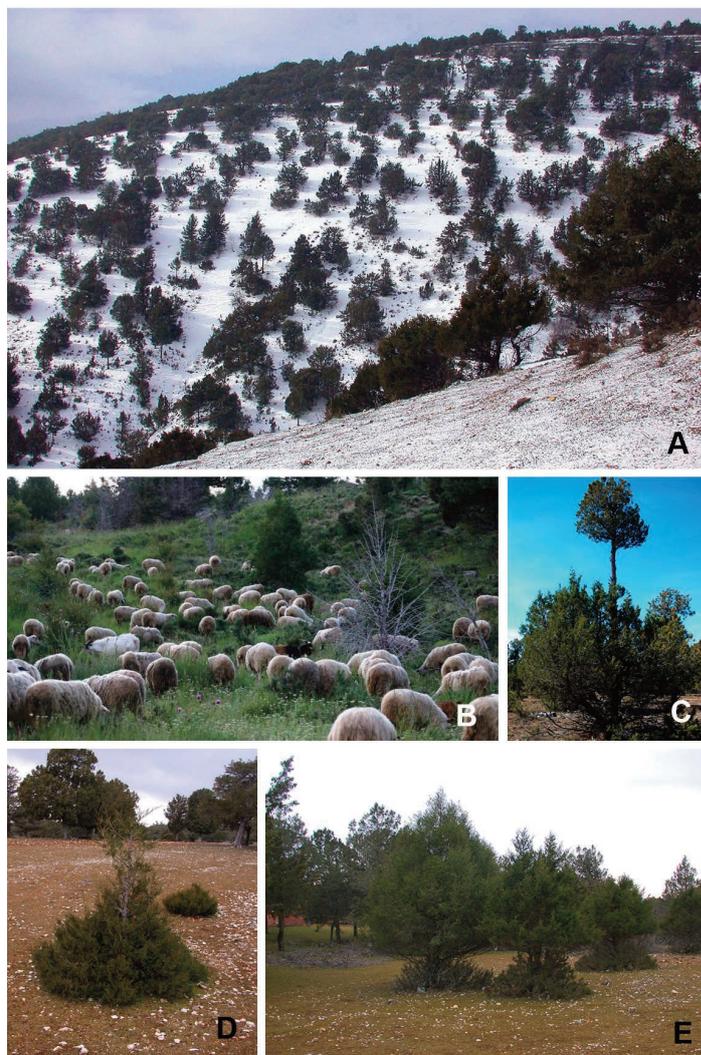
Los sabinares ibéricos han sido históricamente un ecosistema de gran interés para la investigación naturalista (Costa et al. 1985; Morla et al. 1986; Ribes et al. 1997), pero no cabe duda que el mayor avance en el conocimiento sobre su funcionalidad y dinámica se ha realizado durante los últimos diez años. De hecho, desde el primer trabajo monográfico que la revista *Ecosistemas* dedicó a *J. thurifera* (Montesinos 2007), el conocimiento sobre esta especie se ha incrementado notablemente en buena parte gracias a las técnicas dendrocronológicas, si bien las líneas de trabajo relacionadas con los aspectos reproductivos (Montesinos et al. 2006, 2007, 2012b; Mezquida y Olano 2013; Mezquida et al. 2015), así como con sus mecanismos de dispersión y colonización (Escribano-Ávila et al. 2012, 2013, 2014; Gimeno et al. 2014; Pías et al. 2014; Santos y Tellería 1994, 1999) también han sido especialmente fructíferas. El objetivo central de este trabajo es realizar una revisión de la bibliografía existente en la cual el uso de la dendrocronología ha sido clave para desentrañar la funcionalidad de la sabina albar y la dinámica de sus ecosistemas.

## Un bosque humanizado

La mayor parte de los sabinares son bosques poco densos, donde la sabina albar es a menudo la única especie arbórea (Fig. 1a), o bien coexiste con una baja densidad de individuos de otras especies mediterráneas, especialmente de los géneros *Quercus* sp. (*Q. ilex* L., *Q. faginea* Lam., *Q. pyrenaica* Willd.) y *Pinus* sp. (*P. nigra* Arnold, *P. sylvestris* L., *P. pinaster* Ait., *P. halepensis* Mill.). De hecho, tradicionalmente se creía que esta estructura predominantemente monoespecífica y adhesionada de los sabinares era el resultado de las extremas condiciones ambientales en que generalmente habita la sabina: parameras bajo un clima continental frío, con acentuada sequía estival y sobre suelos someros, que limitaban el establecimiento y crecimiento de otras especies arbóreas más competitivas y potencialmente dominantes (Costa et al. 1997). Sin embargo, trabajos más recientes sugieren que esta especie tiene una gran tolerancia al ramoneo por ungulados y que esta estructura de bosque abierto y monoespecífico, es el resultado de unos usos tradicionales basados sobre todo en la ganadería extensiva, combinada con la corta de ramón para el ganado y la tala selectiva de ejemplares (Olano et al. 2008; Rozas et al. 2008; DeSoto et al. 2010).

Los sabinares albares fueron el sostén de una rica cabaña ovina y caprina hasta finales del siglo XX (DeSoto et al. 2010). La presencia de las sabinas era crítica en la alimentación del ganado, pues su follaje perenne suponía un seguro alimenticio para las épocas de escasez. El ganado se alimentaba especialmente de especies herbáceas y arbustivas, pero también de sabinas jóvenes accesibles a su diente (Fig. 1b), así como de las ramas bajas de los árboles maduros, los cuales se manejaban con podas selectivas de la parte central del árbol para obtener ramón (Fig. 1c), que se suministraba al ganado en épocas de escasez de forraje herbáceo (Villar y Ferrández 2000). De hecho, este tipo de manejo aún persiste en el Atlas marroquí, en el límite sur de distribución de la especie (Genin et al. 2013), con pautas de manejo muy complejas, que incluso predeterminan la fisonomía de los árboles individuales en función de cuál vaya a ser su utilización final (ramón, leña, vigas, destilación para obtención de alquitrán, etc.).

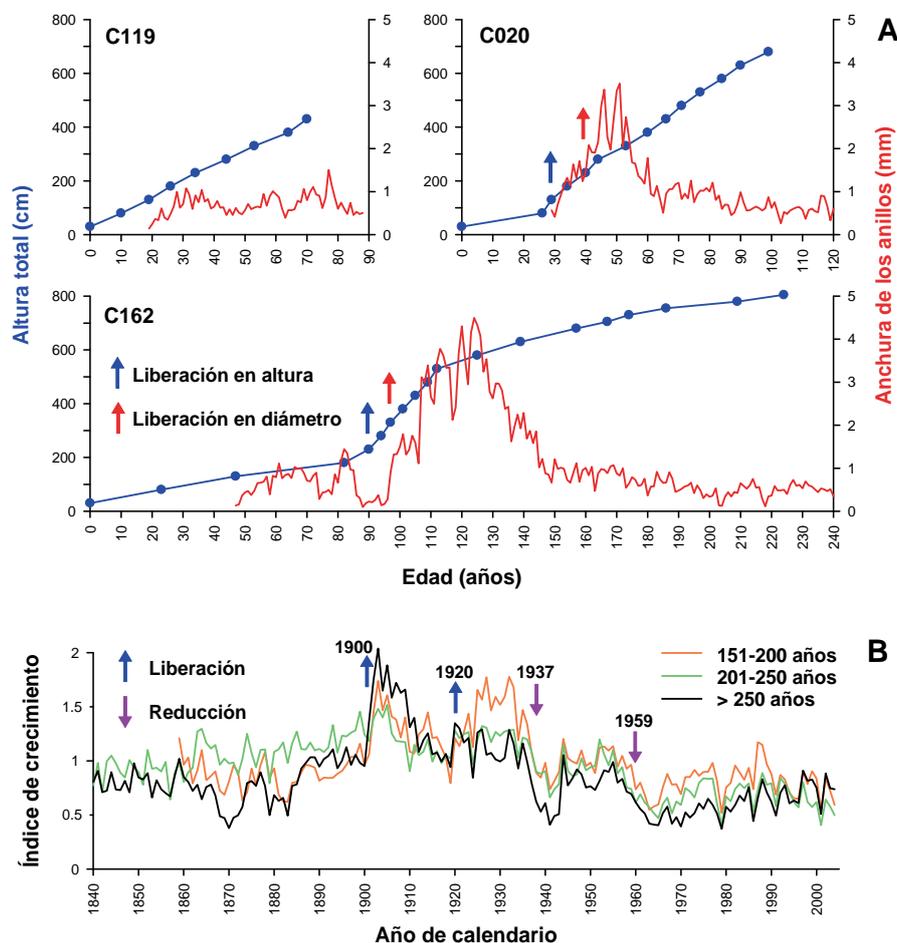
La fuerte carga ganadera mantiene a los juveniles de sabina suprimidos, en forma de arbustos densos y moldeados por el diente del ganado (Fig. 1d), con crecimientos muy reducidos. Sin embargo, la resiliencia de los individuos a una elevada intensidad de ramoneo mantenida en el tiempo les permite sobrevivir hasta que el tronco central alcanza una altura que supera la máxima altura posible de ramoneo por los ungulados (Fig. 1e), pudiendo así liberarse de la herbivoría y comenzar a crecer con mayor vigor, tanto en diámetro como en altura, y formar una copa bien desarrollada. Los cambios en la intensidad de manejo de los sabinares han provocado históricamente la aparición de liberaciones sincrónicas del crecimiento en diversos individuos. Por ejemplo, en un estudio dendroecológico extensivo realizado en el sabinar de la Sierra de Cabrejas, Soria, se seleccionaron 107 individuos mediante un diseño



**Figura 1.** (A) Aspecto invernal de sabinar en la sierra de Cabrejas, Soria. (B) Rebaño de ovejas y cabras pastando en sabinar. (C) Sabina con copa podada para la obtención de ramón. (D) Sabinas juveniles ramoneadas por el ganado en las fases de supresión (segundo plano) y liberación (primer plano) del crecimiento. (E) Sabinas liberadas del ramoneo con copa bien desarrollada, con el típico "faldón" basal de ramas muertas correspondiente a su fase de supresión por ramoneo.

**Figure 1.** (A) Juniper forest in Cabrejas Range, Soria, during winter. (B) Sheep and goat flock grazing in a juniper woodland. (C) Juniper with its intermediate canopy cut for fodder. (D) Browsed juvenile junipers in growth suppression (background) and release (foreground) phases. (E) Junipers released from past browsing with a well developed canopy, and the characteristic basal tail of dying branches reflecting the browsing suppression period.

asado en una malla regular de 350 × 350 m sobre unas 3300 ha de superficie (Olano et al. 2008; Rozas et al. 2008). De los troncos de estos individuos se obtuvieron secciones completas a intervalos de 50 cm de altura, con lo que pudieron estudiarse los patrones de crecimiento, tanto en altura como en diámetro a partir del análisis dendrocronológico de las secciones. Se observó que los árboles con edades inferiores a 100 años mostraban patrones uniformes de crecimiento en altura y diámetro, sin liberaciones o reducciones bruscas del crecimiento (Fig. 2a). Sin embargo, los árboles con edades superiores a 100 años mostraban por lo general al menos una gran liberación del crecimiento tanto en altura como en diámetro, y la liberación en altura se producía unos años antes que la liberación en diámetro (Fig. 2a). Esta evidencia fue interpretada como resultado del cese del ramoneo sobre cada árbol estudiado y por tanto el fin de la fase de supresión, lo cual permitió que esos individuos desarrollasen su copa activando su crecimiento en altura y unos años más tarde, una vez que disponían de excedente de recursos, pudieron invertir en su crecimiento en diámetro (Olano et al. 2008). Además, muchos de los árboles con edades superiores



**Figura 2.** (A) Ejemplos de patrones de crecimiento en altura y diámetro del tronco en tres sabinas de diferente edad, Monte el Enebral en Cabrejas del Pinar, Soria. Se muestran las liberaciones del crecimiento en altura y diámetro en los dos individuos de mayor edad. (B) Cronologías medias de índices de crecimiento, con las liberaciones y reducciones sincrónicas, en sabinas con una edad superior a 150 años agrupadas en tres clases de edad, sabinar de Cabrejas del Pinar, Soria. Las anchuras de los anillos de crecimiento han sido estandarizadas dividiéndolas por su media individual, por lo que las cronologías conservan los cambios bruscos en el crecimiento.

**Figure 2.** (A) Stem height and diameter growth pattern of three junipers of different age, Monte el Enebral in Cabrejas del Pinar, Soria. Height and diameter growth releases are shown in the two oldest individuals. (B) Growth indices mean chronologies with synchronic releases and suppressions in junipers older than 150 years, grouped in three age classes, woodland in Cabrejas del Pinar, Soria. Ring width chronologies have been standardized by dividing by each tree individual mean, thus preserving information on sharp growth changes.

a 150 años mostraban reducciones y liberaciones sincrónicas del crecimiento radial (Fig. 2b), lo que sería atribuible a factores de gran escala que afectaron al sabinar en su conjunto. Las liberaciones fueron interpretadas como reducciones en la densidad de herbívoros domésticos, como por ejemplo las observadas hacia los años 1900 y 1920, mientras que las reducciones del crecimiento se corresponderían con episodios de podas masivas para la obtención de ramón en épocas de escasez de alimento suplementario para el ganado, como las observadas en 1937 y 1959 (Rozas et al. 2008). La primera de estas podas masivas se corresponde con el inicio de la guerra civil española en 1936, mientras que la segunda se corresponde con la adquisición de terrenos privados por parte del Ayuntamiento de Cabrejas del Pinar a finales de la década de 1950, con lo que el sabinar en su conjunto pasó a tener un uso común para todos los vecinos del municipio.

El drástico descenso de la actividad ganadera durante la segunda mitad del siglo XX, junto con la cría estabulada del ganado y la suplementación de su alimentación con piensos comerciales cambió este panorama, reduciendo progresivamente la presión sobre los sabinas albares. Por ejemplo, al relajarse la intensidad de la herbivoría por ungulados domésticos en el sabinar de Cabrejas del Pinar, Soria, se produjo un aumento de la densidad de pies de sabina albar (DeSoto et al. 2010). A medida que los niveles de ramoneo eran menores, y particularmente tras el hundimiento de la cabaña caprina durante la década de 1970, empezaron a hacerse más frecuentes otras especies arbóreas, sobre todo encinas

(*Q. ilex*) y pinos (*P. pinaster* y *P. sylvestris*). Hasta ese momento, quercíneas y pinos existían sólo a muy bajas densidades en los sabinas, ya que los juveniles de estas especies son considerablemente más palatables para el ganado que las sabinas. En este proceso, a menudo la sabina albar ha actuado como planta nodriza, protegiendo del diente del ganado a los juveniles de otras especies arbóreas potencialmente dominantes (DeSoto et al. 2010; Gimeno et al. 2014; Granda et al. 2014a). El desarrollo y la intensidad de este proceso dinámico de colonización de los sabinas por parte de especies de los géneros *Quercus* sp. y *Pinus* sp. se ven reflejados en los registros del Inventario Forestal Nacional (IFN), realizado por el Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Gobierno de España. El IFN consiste en un inventario sistemático de información relativa a las masas forestales españolas en parcelas permanentes distribuidas geográficamente en base a una red de 1×1 km sobre el territorio español. La comunidad autónoma de Castilla y León incluye 214 000 ha de sabinas de *J. thurifera*, equivalentes al 34.2 % de la superficie total mundial de este tipo de hábitat. En la década transcurrida entre 1992 y 2002, en los sabinas de Castilla y León se registró un aumento del 1.31% anual en la densidad de los pies de sabina, además de un aumento del 2.21% anual en la densidad de otras especies arbóreas (Olano et al. 2012b). Este aumento en la densidad de árboles y la diversidad de especies estuvo acompañado de un descenso en la superficie de masas puras de sabina, que pasó a ser del 63% de los sabinas en 1992 a tan sólo el 49% en 2002.

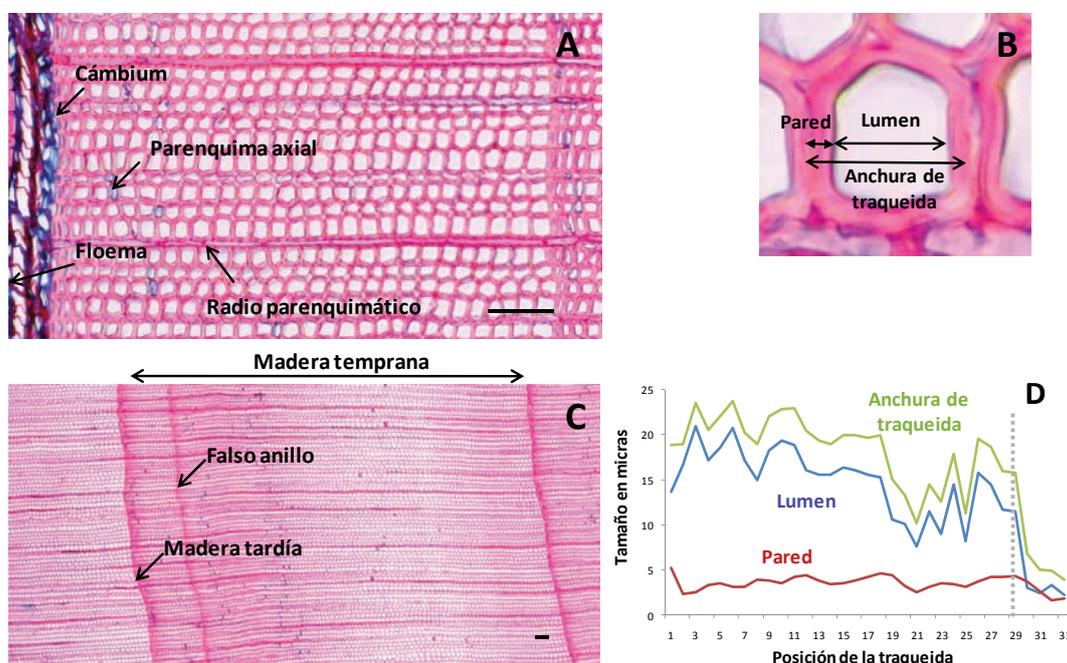
Se trata de un cambio muy brusco en la fisionomía y composición de los sabinares, que están pasando de ser bosques abiertos, generalmente monoespecíficos y de aspecto adhesionado, hacia masas más cerradas con una densidad creciente, tanto de sabinas como de otras especies de árboles dominantes. Este cambio de manejo también ha tenido impacto en sabinares abiertos donde ha aumentado el matorral que compite por agua y nutrientes con la sabina albar (Montesinos y Fabados 2015). Paralelamente, la eficiente capacidad de dispersión de la sabina albar en terrenos abiertos, facilitada por un complejo conjunto de dispersores que incluye tanto avifauna frugívora como mesocarnívoros (Santos y Tellería 1994; Santos et al. 1999; Escribano-Ávila et al. 2013, 2014), está permitiendo también una expansión de la sabina albar, tanto en otras formaciones forestales (Olano et al. 2012b), como en pastizales (Gimeno et al. 2012b) y cultivos abandonados (Vizcaino-Palomar et al. 2014). Este cambio en la estructura y composición de los sabinares, junto con la colonización de antiguos espacios agrícolas asociada a un cambio histórico en las prácticas de manejo del territorio, es generalizable a toda el área de distribución de la especie en el continente europeo. Sin embargo, esta situación contrasta con el estado de los sabinares en el norte de África, los cuales se encuentran en fuerte declive debido a la intensa y permanente actividad antrópica basada en la explotación intensiva de los recursos naturales (Gauquelin et al. 1999).

Si las dinámicas actuales se mantienen, aún sin incluir la incertidumbre del potencial impacto a medio y largo plazo de los cambios climáticos, la fisionomía y composición de los sabinares albares europeos a final de este siglo será muy diferente de la que existía a finales del siglo pasado. Por ejemplo, se estima que en tan solo 80 años la extensión de sabinares monoespecíficos podría reducirse al 25% de su extensión actual, mientras que la superficie de sabinares transformados en bosques mixtos de sabina con quercíneas y pinos podría aumentar hasta un 200% (Olano et al. 2012b). Los sabinares son uno de los muchos ejemplos que reflejan la dificultad de gestionar los ecosistemas humanizados en un

contexto de cambio socio-económico, que implica un drástico cambio de sistema de manejo, con unos usos tradicionales que se han reducido a la mínima expresión durante las últimas décadas. En este contexto, resulta difícil predecir hasta cuando se conservará la fisionomía tradicional del sabinar monoespecífico y adhesionado derivado de unos usos que casi han desaparecido. Los únicos enclaves donde se podría preservar la estructura típica del sabinar serían aquellos espacios naturales donde se realice un manejo prescrito mediante prácticas que emulen los usos tradicionales.

## Control del crecimiento secundario bajo clima mediterráneo continental

Los estudios dendrocronológicos en la sabina albar se iniciaron tardíamente (Bertaudière et al. 1999), pero durante los últimos años se ha avanzado mucho en el conocimiento de la dependencia de su crecimiento respecto a la variabilidad climática, así como en la detección de diferentes estimadores climáticos registrados en el xilema. Sin duda, el estudio de la fenología, de la formación del xilema o xilogénesis, y de su variación en función de las condiciones locales, ha sido crítico para comprender mejor cuáles son las ventanas temporales en que los factores climáticos más limitantes modulan la actividad cambial y la xilogénesis en la sabina (Camarero et al. 2010). La formación del xilema incluye una serie de procesos metabólicos y anatómicos a nivel celular que ocurren de modo secuencial. En primer lugar, durante la formación de células xilemáticas a partir del cámbium, la velocidad de división celular determina la tasa de formación de nuevas traqueidas (Fig. 3a). A continuación, las recién formadas traqueidas se expanden hasta alcanzar su tamaño definitivo. Seguidamente, las traqueidas forman sus paredes secundarias mediante la síntesis y deposición de celulosa y lignina (Fig. 3b). Tras la formación de la pared secundaria, la traqueida muere convirtiéndose en un elemento funcional de sostén y conductor, a través del cual circula la savia bruta gracias a su conexión con las traqueidas adyacentes.



**Figura 3.** (A) Corte microscópico del último anillo (2004) de una sabina albar de Cabrejas del Pinar (Soria), en el que pueden observarse el floema, el cámbium y diferentes tipos de parénquima en una matriz de traqueidas. (B) Sección transversal de una traqueida con los parámetros anatómicos más frecuentemente utilizados. (C) Anillo de crecimiento de una sabina albar de Retuerta de Pina (Zaragoza) mostrando una fluctuación de densidad o falso anillo. (D) Variación en el tamaño total de diferentes parámetros anatómicos de las traqueidas a lo largo de un anillo de sabina albar de Cabrejas del Pinar (Soria); la línea vertical gris indica la transición entre madera temprana y tardía.

**Figure 3.** (A) Microscopic cross section of the last annual ring (2004) of a juniper (Cabrejas del Pinar, Soria, Spain). Several living tissues including phloem, cambium and different parenchyma types can be seen in a matrix of tracheids. (B) Tracheid cross-section with the more commonly used anatomical parameters. (C) Annual ring of a *Juniperus thurifera* in Retuerta de Pina (Zaragoza, Spain) showing an intra-annual density fluctuation or false ring. (D) Variability of tracheids anatomical parameters along one *Juniperus thurifera* annual ring in Cabrejas del Pinar (Soria, Spain); vertical grey line indicates earlywood-latewood transition.

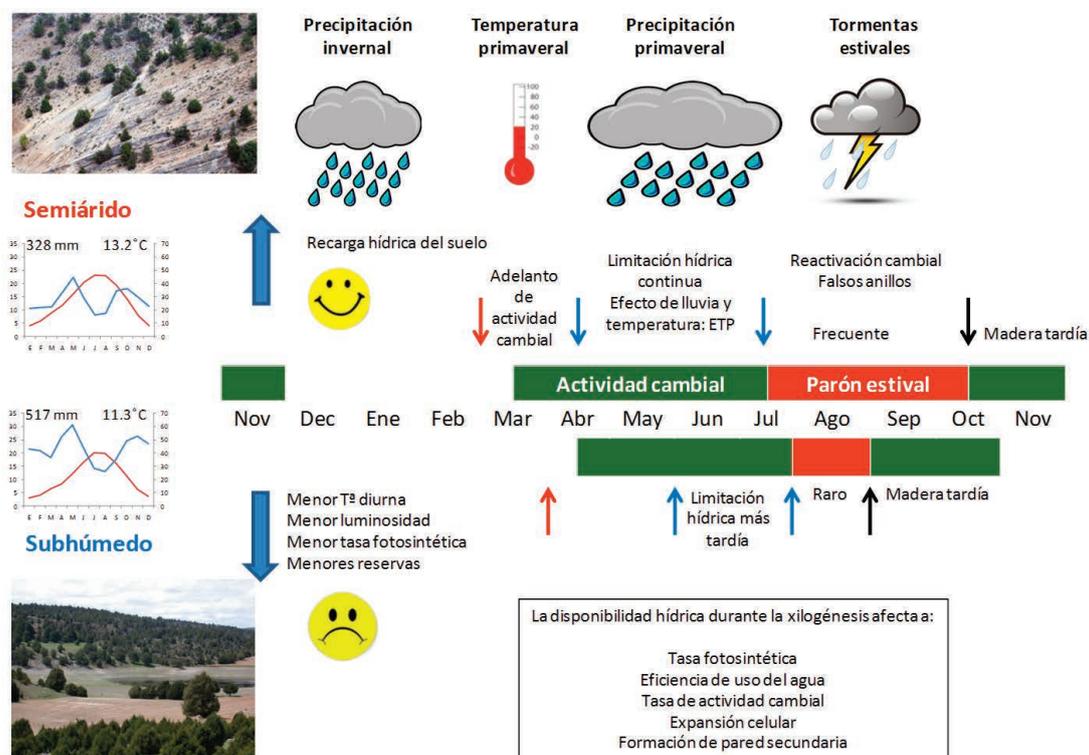
En la sabina albar, la anchura final del anillo depende fundamentalmente del número de traqueidas, mientras que el tamaño de éstas es relativamente homogéneo, por lo que tiene poca importancia sobre la anchura final del anillo (Olano et al. 2012a). Por lo tanto, las relaciones del crecimiento con el clima serán indicadoras sobre todo de aquellos factores climáticos que activen o inhiban la actividad cambial.

La xilogénesis de la sabina albar es tremendamente plástica, propiedad que le permite habitar en un rango climático muy amplio, desde los 325 mm de precipitación anual del Valle del Ebro, hasta los 740 mm de sus poblaciones más occidentales en la vertiente sur de la Cordillera Cantábrica. El inicio de la división cambial ocurre cuando la temperatura del aire supera un umbral mínimo en el momento de su activación (Rossi et al. 2008), lo que determina un inicio más temprano de la xilogénesis en los ambientes más cálidos. De hecho, la actividad cambial puede iniciarse un mes antes en el Valle del Ebro que en la Meseta (Camarero et al. 2010). Una vez comenzado, el crecimiento radial está controlado principalmente por la disponibilidad de agua. Las condiciones más húmedas favorecen una división cambial más intensa, una mayor expansión celular e incluso un mayor desarrollo de la pared secundaria (Camarero et al. 2010; Olano et al. 2012a, 2014), si bien la tendencia general es a la reducción del tamaño de las traqueidas a lo largo del anillo de crecimiento (DeSoto et al. 2011). A medida que se intensifica la sequía estival y se reduce la disponibilidad hídrica, se ralentiza la actividad cambial y la formación de xilema y eventualmente puede detenerse el crecimiento radial (Fig. 4). Esta detención estival del crecimiento es un fenómeno observado en todas las poblaciones de sabina albar, pero que varía en su duración desde un mes (agosto) en los ambientes más húmedos de su área de distribución en el centro de la península ibérica, hasta tres meses o más (julio-septiembre) en los ambientes semiáridos del Valle del Ebro (Camarero et al. 2010).

Normalmente, este período de pausa en la tasa de crecimiento radial se interrumpe con las primeras lluvias del otoño, al final del período seco estival, para producir un nuevo pulso de actividad cambial, con la formación de las traqueidas de la madera tardía.

Éstas se distinguen de las traqueidas de la madera temprana por su menor lumen y, por lo tanto, su menor diámetro y mayor contribución relativa de la pared secundaria. Estas características confieren un color más oscuro a la madera tardía que a la madera temprana en sección transversal. A diferencia de otras coníferas ibéricas, particularmente las pináceas, la madera tardía de la sabina albar tiene un escaso desarrollo y constituye una proporción muy reducida del anillo de crecimiento, generalmente inferior al 5% de la anchura total (Fig. 3c), por lo que su variación apenas influye en la anchura final del anillo (Olano et al. 2012a). Este patrón de xilogénesis da lugar a anillos bien diferenciados, aunque con frecuencia se observan fluctuaciones de densidad de la madera dentro de un mismo anillo que generalmente se corresponden con variaciones a corto plazo de la disponibilidad de agua durante el verano. Las precipitaciones que tienen lugar ocasionalmente durante el período de sequía estival reactivan la actividad cambial y dan lugar a la formación de traqueidas que suelen tener mayor tamaño que las típicas del leño tardío (Fig. 3a, c, d), dando el aspecto de un falso anillo. Este fenómeno es muy raro en ambientes relativamente húmedos, como por ejemplo en Soria con paradas estivales breves, donde la reactivación durante el parón estival ocurre en poco más del 5% de los anillos. Sin embargo, en ambientes semiáridos estas fluctuaciones de la densidad de la madera suelen ser muy frecuentes, rondando entre el 15 y el 20% de los anillos en el Valle del Ebro, e incluso puede llegar a observarse más de una fluctuación en un mismo anillo (Olano et al. 2015).

Gran parte de la variabilidad geográfica en la dependencia del crecimiento respecto al clima puede explicarse por la existencia de una notable plasticidad local en la fenología de la xilogénesis. Los cambios interanuales en la señal térmica de inicio de la primavera, o en la de disponibilidad hídrica de final de la primavera, son generalmente dependientes de las características locales de la estación. Las temperaturas más elevadas en primavera permiten inicios más tempranos de la xilogénesis y un período de crecimiento más dilatado (Rossi et al. 2014), mientras que las primaveras más lluviosas favorecen mayores tasas de crecimiento



**Figura 4.** Esquema funcional del efecto del clima sobre la actividad cambial (barras horizontales) y la tasa de crecimiento radial de la sabina albar en los ambientes mesomediterráneo semiárido y supramediterráneo subhúmedo.

**Figure 4.** Functional scheme of the effect of climate on cambial activity (horizontal bars) and radial growth rates of *Juniperus thurifera* in mesomediterranean semiarid and supramediterranean subhumid environments.

y la persistencia del período de actividad cambial por más tiempo. El impacto de la temperatura sobre el balance hídrico es más importante en las zonas más secas y cálidas, lo que se manifiesta como un predominio de la señal de la precipitación sobre el crecimiento de la sabina en las zonas más frías y continentales (Fig. 4). Sin embargo, otros parámetros que incluyen el efecto de la temperatura, como son la humedad relativa o el balance hídrico, determinan en mayor medida el crecimiento radial de la sabina en las zonas más cálidas y menos continentales (DeSoto et al. 2014; Olano et al. 2015).

Interpretar las señales climáticas invernales contenidas en los anillos de crecimiento, cuando la actividad xilogenética está detenida, es más complejo. En los ambientes más secos, donde además la sabina suele ocupar suelos más profundos y con mayor capacidad de retención hídrica, las lluvias de invierno contribuyen a la recarga hídrica del suelo, proporcionando un importante recurso que favorecerá el crecimiento del año siguiente (Fig. 4). Este efecto beneficioso para el crecimiento se ve reflejado en la respuesta a la disponibilidad hídrica por períodos de hasta nueve meses en las estaciones más secas del sabinar (Pasho et al. 2011; DeSoto et al. 2014). Sin embargo, en los ambientes más lluviosos, las abundantes precipitaciones invernales tienen un efecto negativo sobre el crecimiento de la sabina albar (DeSoto et al. 2012; Rozas y Olano 2013; Esper et al. 2015). Este efecto se debería a que la menor luminosidad y las bajas temperaturas diurnas asociadas a los frentes de lluvia invernales, provocarían una reducción de la actividad fotosintética durante el invierno (Gimeno et al. 2012a; Esteban et al. 2014). Esta especie, al igual que otras coníferas perennifolias, mantiene una cierta tasa fotosintética durante todo el invierno, lo que bajo condiciones favorables de temperatura y luminosidad permitiría un incremento de los niveles de carbohidratos acumulados durante el invierno. Esta hipótesis está apoyada por la evidencia de que la sabina albar acumula carbohidratos en el xilema durante el invierno, cuyas concentraciones al final de la estación podrían determinar en gran medida las tasas de crecimiento durante el siguiente período activo (L. DeSoto, datos sin publicar). La relación observada entre niveles de carbohidratos acumulados en el xilema de la sabina albar y su crecimiento al año siguiente sugeriría que, además del control climático de la xilogénesis, existiría un relevante componente ligado a la disponibilidad de recursos en momentos críticos, como es el final del invierno. Este control mixto clima-recursos del crecimiento radial permitiría explicar la variación interanual e interindividual del crecimiento de un modo más satisfactorio.

## Más allá de la anchura de los anillos

La anchura de los anillos de crecimiento de los árboles es el principal *proxy* o registro de las condiciones pasadas utilizado en dendrocronología. Esto se debe al hecho de que la inversión de recursos en el crecimiento tiene una prioridad secundaria frente a otras funciones vitales de las plantas más directamente relacionadas con la supervivencia y la reproducción. Por ello, el crecimiento secundario es un buen estimador del vigor y la salud de un árbol. La longevidad de las sabinas albares, la durabilidad de su madera y su uso tradicional para la fabricación de elementos constructivos en edificaciones, especialmente vigas o pilares, hacen que esta especie tenga un potencial prometedor para la reconstrucción de las condiciones climáticas pasadas a partir de material vivo y estructural (Esper et al. 2015). Además de las anchuras de sus anillos de crecimiento, la madera de la sabina albar utilizada como *proxy* para reconstruir el clima puede alcanzar aún más valor debido a la posible utilización de otros parámetros adicionales relacionados con la anatomía (Fig. 3) o la composición isotópica de la celulosa, los cuales pueden servir como potenciales registros climáticos (Granda et al. 2014b; Olano et al. 2014).

Las características anatómicas del xilema pueden servir como registros de las condiciones ambientales durante su formación (Fonti et al. 2010). Puesto que la formación de los elementos celulares de la madera ocurre de modo secuencial a lo largo de la

estación de crecimiento, el momento en que es capturada la señal ambiental va desplazándose a lo largo del anillo, y por lo tanto también a lo largo de la estación de crecimiento (DeSoto et al. 2011). Por este motivo, la anatomía del xilema puede aportar valiosa información sobre la variabilidad de las condiciones ambientales, no solo a escala anual, sino también a escala intra-anual. Por otra parte, las diferentes características anatómicas de la madera están ligadas a determinadas fases de la xilogénesis. Así, en las coníferas, la fase de expansión celular determina el tamaño final de las traqueidas, mientras que en la fase subsiguiente de deposición de celulosa y lignina se determina la anchura de la pared secundaria (Fig. 3b), añadiendo otra capa temporal de información adicional. Esta secuencia en la formación del xilema posibilita que la información ambiental registrada en las características anatómicas sea potencialmente muy relevante. Sin embargo, la dificultad de extraer dicha información estriba en la imposibilidad de asignar una fecha exacta a la formación de cada uno de los elementos celulares; los ritmos de formación de traqueidas no son homogéneos a lo largo de toda la estación de crecimiento, y además las fechas de inicio y final de la xilogénesis difieren entre años y no existe una uniformidad en las tasas de formación y diferenciación celular entre diferentes años. Una solución de compromiso para intentar paliar estas incertidumbres puede ser dividir el anillo de crecimiento en un número reducido de porciones que permitan maximizar la supuesta homogeneidad temporal en la formación de cada porción, a la vez que se intenta discriminar entre las diferentes fases xilogenéticas dentro del período de formación del anillo.

Los estudios realizados en ambientes subhúmedos de la provincia de Soria indican que la precipitación estival ejerce un importante control sobre las características anatómicas de las traqueidas (Olano et al. 2012a; Olano et al. 2014). Así, el tamaño de las traqueidas del segundo y el tercer tercio de la madera temprana es directamente proporcional a las precipitaciones de junio y julio, respectivamente, en concordancia con el impacto funcional que supone una mayor disponibilidad hídrica estival para la expansión de las traqueidas. En el caso de la anchura de la pared, la influencia positiva de la precipitación de junio aparece ya en el primer tercio, con una señal que se desplaza hacia julio en el último tercio del anillo, lo que es coherente con la secuencia del proceso de formación de las traqueidas y una mayor duración de la fase de engrosamiento de la pared celular favorecida por una mayor disponibilidad hídrica. El hecho de que la precipitación de junio module muchos de los aspectos relacionados con el crecimiento (anchura de los anillos, tasa de división celular) y anatomía (anchura de las traqueidas, anchura de la pared) de la sabina albar podría sugerir que todos ellos respondan a un mismo proceso, lo que implicaría una redundancia en la información aportada por los diferentes parámetros. Sin embargo, una investigación reciente sugiere que la disponibilidad de agua durante el período de crecimiento afecta de modo independiente al menos a cuatro procesos determinantes para la formación del xilema: la eficiencia fotosintética, la tasa de división cambial, la expansión celular y la maduración de la pared celular (Olano et al. 2014). Esta evidencia supone que sería posible el uso conjunto de diferentes parámetros para la reconstrucción paleoambiental de las precipitaciones. A esto hay que añadir la relación existente entre la abundancia de parénquima en forma de radios xilemáticos y el clima, así como el hecho de que dicha información es diferente de la aportada por otros parámetros, estando sobre todo relacionada con las condiciones climáticas al final de la anterior estación de crecimiento y al inicio de la formación de los leños temprano y tardío (Olano et al. 2013). El desarrollo de estos enfoques basados en la anatomía cuantitativa ha estado limitado por el gran esfuerzo que suponía el procesado de las muestras y la obtención de información relativa a los diferentes parámetros anatómicos (Wimmer 2002), los cuales son más difíciles de cuantificar que las anchuras de los anillos de crecimiento. Sin embargo, las mejoras en los procesos de análisis de imagen automatizado están permitiendo que la obtención de datos anatómicos sea cada vez más rápida y sencilla.

La densidad de la madera es un parámetro que integra de forma sintética la secuencia de cambios en las diversas características anatómicas del xilema. Así, cuando se forman traqueidas con ratios lumen/pared más elevados o existe localmente una mayor proporción de parénquima en el xilema, la densidad de la madera disminuye. De los diferentes parámetros relacionados con la variación anual de la densidad que pueden utilizarse, la densidad máxima es uno de los más utilizados, particularmente en ambientes alpinos o boreales. En estos ambientes se ha demostrado la existencia de una fuerte relación positiva de la densidad máxima de la madera de las coníferas con la temperatura estival, lo que se explicaría por una mayor duración del proceso de engrosamiento y lignificación de las paredes celulares de las traqueidas en la madera tardía (Wimmer 2002). La aplicación de la técnica de la densitometría a la sabina albar ha demostrado que, en ambientes mediterráneos, la densidad mínima del leño temprano es un parámetro muy prometedor para reconstruir las precipitaciones primaverales (Camarero et al. 2014). En este caso, la relación negativa entre densidad mínima y precipitación en el período abril-junio se explicaría por el hecho de que una mayor disponibilidad hídrica favorece la formación de traqueidas con mayor ratio lumen/pared, así como con una mayor proporción de parénquima radial en el xilema. La densidad máxima en la madera de sabina presenta una relación inversa con la lluvia del invierno anterior a la formación del anillo. Este resultado sugiere un impacto negativo de las lluvias de invierno sobre la deposición y lignificación de las paredes celulares al final de la estación de crecimiento, un mecanismo de formación del leño tardío diferente al existente en ambientes alpinos o boreales.

## Importancia de las condiciones locales y el sexo en la respuesta individual

El objetivo del enfoque dendrocronológico clásico es estudiar la señal climática en el crecimiento radial compartida por los árboles de una población, lo que podemos denominar el enfoque poblacional. De hecho, los procedimientos estadísticos habituales de estandarización y cálculo de cronologías buscan optimizar la señal común de la población, minimizando la variación individual que es considerada como ruido. Sin embargo, si queremos comprender cómo responden realmente los árboles al clima, debemos utilizar un enfoque individual, que nos permite conocer su respuesta particular al clima, la cual puede ser variable entre los individuos de una población en función de sus características intrínsecas y su particular historia. Dicha variabilidad individual puede contener información relevante en relación a las condiciones locales en que se desarrolla cada individuo. Por ejemplo, en un estudio realizado sobre una muestra de 100 individuos de sabina albar, la respuesta del crecimiento radial individual a factores climáticos como la precipitación de septiembre previo o la temperatura mínima de abril fue más intensa en los árboles con una menor competencia con los árboles vecinos (Rozas y Olano 2013). Sin embargo, la respuesta positiva a la precipitación de junio, el factor más importante a nivel poblacional, fue independiente de las condiciones locales. En comparación con el enfoque poblacional, el enfoque individual aporta una estimación más realista del control del clima sobre el crecimiento, y por lo tanto de la respuesta efectiva de los árboles al cambio climático.

El hecho de que la sabina albar sea una especie dioica ha permitido abordar con detalle el impacto de la reproducción sexual en su crecimiento y respuesta climática. Ambos sexos en las plantas dioicas difieren en el esfuerzo reproductivo, así como en el momento en que se realiza dicho esfuerzo (Obeso 2002). El dimorfismo funcional ligado al sexo en los patrones de almacenamiento y utilización de recursos podría causar patrones diferenciales de utilización de carbohidratos entre machos y hembras, cuyo resultado se vería reflejado en distintos patrones de inversión de recursos para otras funciones como el crecimiento. Sin embargo, la existencia de presiones evolutivas divergentes puede provocar que la variación entre sexos vaya más allá de los carac-

teres sexuales, con potenciales cambios en aspectos funcionales, como pueden ser la eficiencia de uso del agua, la actividad fotosintética o incluso los patrones de uso de los nutrientes, como de hecho se ha demostrado en la sabina albar (Montesinos et al. 2012a). Las diferencias fisiológicas entre sexos pueden estar vinculadas a la presencia de mecanismos compensatorios que desacoplen las tasas de crecimiento secundario del coste reproductivo. La situación puede ser incluso más compleja, puesto que el efecto de estas diferencias funcionales puede variar en función de las condiciones ambientales (Hultine et al. 2008). En el caso de la sabina albar, existen evidencias de que las tasas de crecimiento varían en función del sexo, con menores crecimientos para las hembras cuando alcanzan el estado reproductivo (Montesinos et al. 2006). Sin embargo, otros trabajos recientes sugieren que dichas diferencias dependen del contexto ambiental, de modo que los machos crecerían más en las localidades más secas, mientras que las hembras crecerían más que los machos en ambientes con una menor limitación hídrica (L. DeSoto, datos sin publicar; Olano et al. 2015).

Respuestas semejantes a las observadas en la sabina se han detectado en otras especies dioicas, lo que sugiere la existencia de una estrategia compensatoria en las hembras, cuyo objetivo es maximizar las tasas de adquisición de carbono mediante una mayor conductividad estomática, si bien a costa de un uso menos eficiente del agua (Retuerto et al. 2000; Hultine et al. 2008). Esta estrategia de las hembras puede interpretarse como un arma de doble filo, ya que sería beneficiosa para la síntesis de carbohidratos en los ambientes más húmedos, pero aumentaría su sensibilidad a la sequía bajo condiciones de mayor aridez (Hultine et al. 2013). De hecho, éste parece ser el mecanismo que utiliza la sabina albar, en la cual las hembras poseen tasas de conductividad estomática superiores a los machos (Montesinos et al. 2012a), lo que les permite una mayor capacidad de síntesis y acumulación de carbohidratos, así como un mayor crecimiento radial en condiciones métricas (L. DeSoto datos sin publicar). Pero este efecto aparentemente beneficioso confiere una mayor sensibilidad a la disponibilidad hídrica, como indica la respuesta más intensa del crecimiento radial de las hembras a las precipitaciones estivales en condiciones más xéricas (Rozas et al. 2009; Olano et al. 2015). La estrategia oportunista de las hembras se extendería a otros aspectos del crecimiento secundario, como demuestra también la mayor frecuencia de fluctuaciones de densidad en su madera con respecto a la de los machos (Olano et al. 2015). Esta evidencia sugiere la existencia de un dimorfismo sexual en la actividad cambial, bien debido a una respuesta más intensa de las hembras a umbrales menores de precipitación, o bien debido a tiempos de respuesta a los estímulos más dilatados en los machos que en las hembras.

Las cuestiones abiertas por esta línea de investigación son múltiples. Desde el punto de vista funcional, sería interesante conocer si las diferencias entre machos y hembras de sabina se manifiestan también en características anatómicas del xilema como el tamaño de las traqueidas o bien en las características isotópicas de la madera. Por otra parte, el hecho de que las hembras sean más sensibles a la sequía que los machos, implica que en un clima paulatinamente más seco, las hembras tenderían a experimentar mayores efectos negativos y podríamos esperar tasas de mortalidad diferenciadas e incluso desviaciones en el ratio de sexos.

Esta revisión muestra parte del avance en el conocimiento del dinamismo y la funcionalidad de la sabina albar que se ha producido en los últimos años. Esperamos que estas investigaciones hayan podido conseguir lo mismo que la buena literatura: crear, a partir de historias particulares, conocimiento que trascienda su ámbito, generando modelos, herramientas y enfoques conceptuales que se puedan aplicar a otros sistemas y especies. De entre los muchos retos pendientes que aún quedan por conseguir en el conocimiento de los sabinares, sin duda el más importante es ser capaces de trasladar esta información a la gestión y conservación de estos apasionantes sistemas forestales.

## Agradecimientos

Queremos expresar nuestro agradecimiento a las numerosas personas que durante estos años han participado en los diversos trabajos que hemos desarrollado para mejorar el conocimiento sobre los sabinas albares, seguro que nos olvidaremos de alguien pero vamos a intentarlo: Chechu Camarero, Lucía de Soto, Gonzalo Juste, Enrique Marcos, Blanca del Río, Isabel Lorente, Maika Folch, Sandra Álvarez-Boillos, Ana Isabel García-Cervigón, Erik Rodríguez, Eduardo Mezquida, Rebeca Lavena, Javier Muñoz, Alberto Arzac, Mária Eugenio, Dori Sanz, Felix Pinillos, Santiago Sánchez, Alfonso Fernández, Juan Carlos Rubio, David Bartolomé, Alfonso Parras, Jeanine Großjean, José Miguel Altelarra, Beatriz Fernández-Marín, Nacho García-Plazaola, Raquel Esteban... Nuestro especial agradecimiento a los Ayuntamientos de Cabrejas del Pinar y Calatañazor por su apoyo en nuestro trabajo de campo, así como al Cesefor y a los agentes forestales del Servicio de Medio Ambiente de la Junta de Castilla y León por las facilidades que siempre nos han prestado. Estos trabajos han sido financiados mediante proyectos de investigación obtenidos en diferentes convocatorias competitivas de la Junta de Castilla y León (VA0110B05, VA069A07, VA006A10-2) y del Ministerio de Economía y Competitividad con fondos FEDER de la UE. (CGL2009-13190-C03-03, CGL2012-34209). El presente artículo se desarrolla dentro de la red de excelencia Ecometas (CGL2014-53840-REDT).

## Referencias

- Bertaudière, V., Montès, N., Gauquelin, T., Édouard, J.-L. 1999. Dendroécologie du genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) exemple de la thuriferaie de la montagne de Rié (Pyrénées, France). *Annals of Forest Science* 56:685-697.
- Camarero, J.J., Olano, J.M., Parras, A. 2010. Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates. *New Phytologist* 185:471-480.
- Camarero, J.J., Rozas, V., Olano, J.M. 2014. Minimum wood density of *Juniperus thurifera* is a robust proxy of spring water availability in a continental Mediterranean climate. *Journal of Biogeography* 41:1105-1114.
- Carrión, J.S., Andrade, A., Bennett, K.D., Munuera, M., 2001. Crossing forests thresholds. Inertia and collapse in Holocene sequence from south-central Spain. *Holocene* 11:635-653.
- Costa, M., Morla, C., Sáinz, H. 1985. Contribución a la tipificación de los sabinas albares (*Juniperus thurifera* L.) en el Sistema Ibérico meridional. *Lazarro* 7:307-317.
- Costa, M., Morla, C., Sainz, H. (eds.) 1997. *Los Bosques Ibéricos: Una interpretación geobotánica*. Ed. Planeta, Madrid, España.
- DeSoto, L., Olano, J.M., Rozas, V., de la Cruz, M. 2010. Release of *Juniperus thurifera* woodlands from herbivore-mediated arrested succession in Spain. *Applied Vegetation Science* 13:15-25.
- DeSoto, L., de la Cruz, M., Fonti, P. 2011. Intra-annual patterns of tracheid size in the Mediterranean tree *Juniperus thurifera* as an indicator of seasonal water stress. *Canadian Journal of Forest Research* 41:1280-1294.
- DeSoto, L., Camarero, J.J., Olano, J.M., Rozas, V. 2012. Geographically structured and temporally unstable growth responses of *Juniperus thurifera* to recent climate variability in the Iberian Peninsula. *European Journal of Forest Research* 131:905-917.
- DeSoto, L., Varino, F., Andrade, J.P., Gouveia, C.M., Campelo, F., Trigo, R.M., Nabais, C. 2014. Different growth sensitivity to climate of the conifer *Juniperus thurifera* on both sides of the Mediterranean Sea. *International Journal of Biometeorology* 58:2095-2109.
- Escribano-Ávila, G., Sanz-Pérez, V., Pías, B., Virgós, E., Escudero, A., Valladares, F. 2012. Colonization of abandoned land by *Juniperus thurifera* is mediated by the interaction of a diverse dispersal assemblage and environmental heterogeneity. *PLoS One* 7:e46993.
- Escribano-Ávila, G., Pías, B., Sanz-Pérez, V., Virgós, E., Escudero, A., Valladares, F. 2013. Spanish juniper gain expansion opportunities by counting on a functionally diverse dispersal assemblage community. *Ecology and Evolution* 3:3751-3763.
- Escribano-Ávila, G., Calviño-Cancela, M., Pías, B., Virgós, E., Valladares, F., Escudero, A. 2014. Diverse guilds provide complementary dispersal services in a woodland expansion process after land abandonment. *Journal of Applied Ecology* 51:1701-1711.
- Esper, J., Großjean, J., Camarero, J.J., García-Cervigón, A.I., Olano, J.M., González-Rouco, J.F., Domínguez-Castro, F., Büntgen, U. 2015. Atlantic and Mediterranean synoptic drivers of central Spanish juniper growth. *Theoretical and Applied Climatology* doi: 10.1007/s00704-014-1254-4
- Esteban, R., Fernández-Marín, B., Olano, J.M., Becerril, J.M., García-Plazaola, J.I. 2014. Does plant colour matter? Wax accumulation as an indicator of decline in *Juniperus thurifera*. *Tree Physiology* 34:267-274.
- Fonti, P., von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gärtner, H., Eckstein, D. 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist* 185:42-53.
- Gauquelin, T., Bertaudière, V., Montès, N., Badri, W., Asmode, J.F. 1999. Endangered stands of thuriferous juniper in the western Mediterranean basin: ecological status, conservation and management. *Biodiversity and Conservation* 8:1479-1498.
- Gauquelin, T., Bertaudière-Montès, V., Badri, W., Montès, N. 2002. Sex ratio and sexual dimorphism in mountain dioecious thuriferous juniper (*Juniperus thurifera* L., Cupressaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 138:237-244.
- Genin, D., Aumeerud-Thomas, Y., Balent, G., Nasi, R. 2013. The multiple dimensions of rural forests: lessons from a comparative analysis. *Ecology and Society* 18:27.
- Gimeno, T.E., Camarero, J.J., Granda, E., Pías, B., Valladares, F. 2012a. Enhanced growth of *Juniperus thurifera* under a warmer climate is explained by a positive carbon gain under cold and drought. *Tree Physiology* 32:326-336.
- Gimeno, T.E., Pías, B., Quiroga, D.L., Martínez-Fernández, J., Escudero, A., Valladares, F. 2012b. The decreased competition in expanding versus mature juniper woodlands is counteracted by adverse climatic effects on growth. *European Journal of Forest Research* 131:977-987.
- Gimeno, T.E., Escudero, A., Valladares, F. 2014. Different intra- and inter-specific facilitation mechanisms between two Mediterranean trees under a climate change scenario. *Oecologia* 177:159-169.
- Granda E., Escudero A., Valladares F. 2014a. More than just drought: complexity of recruitment patterns in Mediterranean forests. *Oecologia* 176:273-283.
- Granda E., Rossatto D.R., Camarero J.J., Voltas J., Valladares F. 2014b. Growth and carbon isotopes of Mediterranean trees reveal contrasting responses to increased carbon dioxide and drought. *Oecologia* 74:307-317.
- Hultine, K.R., Bush, S.E., West, A.G., Burtch, K.G., Pataki, D.E., Ehleringer, J.R. 2008. Gender specific patterns of above ground allocation, and water use in a dominant riparian tree species: box elder (*Acer negundo*). *Tree Physiology* 28:1383-1394.
- Hultine, K.R., Burtch, K.G., Ehleringer, J.R. 2013. Gender specific patterns of carbon uptake and water use in a dominant riparian tree species exposed to a warming climate. *Global Change Biology* 19:3390-3405.
- Jiménez, J.F., Werner, O., Sánchez-Gómez, P., Fernández, S., Guerra, J. 2003. Genetic variations and migration pathway of *Juniperus thurifera* L. (Cupressaceae) in the western Mediterranean region. *Israel Journal of Plant Sciences* 51:11-22.
- Mao, K., Hao, G., Liu, J., Adams, R.P., Milne, R.I. 2010. Diversification and biogeography of *Juniperus* (Cupressaceae): variable diversification rates and multiple intercontinental dispersals. *New Phytologist* 188:254-272.
- Mezquida, E.T., Olano, J.M. 2013. What makes a good neighborhood? Interaction of spatial scale and fruit density in the predator satiation dynamics of a masting juniper tree. *Oecologia* 173:483-492.
- Mezquida, E.T., Rodríguez-García, E., Olano, J.M. 2015, (en prensa). Efficiency of pollination and satiation of predators determine reproductive output in Iberian *Juniperus thurifera* woodlands. *Plant Biology* 00:000-000.
- Montesinos, D. 2007. *Juniperus thurifera*: una especie dioica, vecera y relicta. *Ecosistemas* 16:172-185.
- Montesinos, D., Fabado, J. 2015. Changes in land use and physiological transitions of a *Juniperus thurifera* forest: from decline to recovery. *Canadian Journal of Forest Research* doi: 10.1139/cjfr-2014-0468.
- Montesinos, D., De Luis, M., Verdú, M., Raventos, J., Garcia-Fayos, P. 2006. When, how and how much: Gender-specific resource-use strategies in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *Annals of Botany* 98:885-889.
- Montesinos, D., Verdú, M., García-Fayos, P. 2007. Moms are better nurses than dads: sex biased self-facilitation in a dioecious juniper tree. *Journal of Vegetation Science* 18:271-280.

- Montesinos, D., García-Fayos, P., Verdú, M. 2012a. Genders in *Juniperus thurifera* have different functional responses to variations in nutrient availability. *New Phytologist* 193:705-712.
- Montesinos, D., García-Fayos, P., Verdú, M. 2012b. Masting uncoupling: mast seeding does not follow all mast flowering episodes in a dioecious juniper tree. *Oikos* 118:529-538.
- Morla, C., Costa, M., Sáinz, H. 1986. Estudio fitoecológico de los sabinares albares (*Juniperus thurifera* L.) de la provincia de Teruel. *Revista del Instituto de Estudios Turolenses* 76:51-134.
- Obeso, J.R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* 155:321-348.
- Olano, J.M., Rozas, V., Bartolomé, D., Sanz, D. 2008. Effects of changes in traditional management on height and radial growth patterns in a *Juniperus thurifera* L. woodland. *Forest Ecology and Management* 255:506-512.
- Olano, J.M., Eugenio, M., García-Cervigón, A.I., Folch, M., Rozas, V. 2012a. Quantitative tracheid anatomy reveals a complex environmental control of wood structure in continental Mediterranean climate. *International Journal of Plant Sciences* 173:137-149.
- Olano, J.M., Zavala, M.A., Rozas, V., 2012b. Disruption of *Juniperus thurifera* woodland structure in its northwestern geographical range: potential drivers and limiting factors. *European Journal of Forest Research* 131:563-570.
- Olano, J.M., Arzac, A., García-Cervigón, A., von Arx, G., Rozas, V. 2013. New star on the stage: amount of ray parenchyma in tree rings shows a link to climate. *New Phytologist* 198:486-495.
- Olano, J.M., Linares, J.C., García-Cervigón, A.I., Arzac, A., Delgado, A., Rozas, V. 2014. Drought-induced increase in water-use efficiency reduces secondary tree growth and tracheid wall thickness in a Mediterranean conifer. *Oecologia* 176:273-283.
- Olano, J.M., García-Cervigón, A.I., Arzac, A., Rozas, V. 2015. Intra-annual wood density fluctuations and radial growth dynamics are sex and context-dependent in the dioecious conifer *Juniperus thurifera*. *Trees* doi:10.1007/s00468-015-1212.-5
- Pasho, E., Camarero, J.J., de Luis, M., Vicente-Serrano, S.M. 2011. Impacts of drought at different time scales on forest growth across a wide climatic gradient in north-eastern Spain. *Agricultural and Forest Meteorology* 151:1800-1811.
- Pías, B., Escribano-Ávila, G., Virgós, E., Sanz-Pérez, V., Escudero, A., Valladares, F. 2014. The colonization of abandoned land by Spanish juniper: Linking biotic and abiotic factors at different spatial scales. *Forest Ecology and Management* 329:186-194.
- Retuerto, R., Lema, B.F., Roiloa, S.R., Obeso, J.R. 2000. Gender, light and water effects in carbon isotope discrimination, and growth rates in the dioecious tree *Ilex aquifolium*. *Functional Ecology* 14:529-537.
- Ribes, J., Blasco-Zumeta, J., Ribes, E. 1997. *Heteroptera* de un sabinar de *Juniperus thurifera* L. en Los Monegros, Zaragoza. *Monografías S.E.A.*, vol. 2. 127 pp.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Gričar, J., Seo, J.-W., Rathgeber, C.B., Anfodillo, T., Morin, H., Levanic, T., Oven, P., Jalkanen, R. 2008. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography* 17:696-707.
- Rossi, S., Girard, M.-J., Morin, H. 2014. Lengthening of the duration of xylogenesis engenders disproportionate increases in xylem production. *Global Change Biology* 20:2261-2271.
- Rozas, V., Olano, J.M. 2013. Environmental heterogeneity and neighbourhood interference modulate the individual response of *Juniperus thurifera* tree-ring growth to climate. *Dendrochronologia* 31:105-113.
- Rozas, V., Olano, J.M., DeSoto, L., Bartolomé, D. 2008. Large-scale structural variation and long-term growth dynamics of *Juniperus thurifera* trees in a managed woodland in Soria, central Spain. *Annals of Forest Science* 65:809.
- Rozas, V., DeSoto, L., Olano, J.M. 2009. Sex-specific, age-dependent sensitivity of tree-ring growth to climate in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *New Phytologist* 182:687-697.
- Santos, T., Tellería, J.L. 1994. Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera*. *Biological Conservation* 70:129-134.
- Santos, T., Tellería, J.L., Virgos, E. 1999. Dispersal of Spanish Juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography* 22:193-204.
- Terrab, A., Schönswetter, P., Talavera, S., Vela, E., Stuessy, T.F. 2008. Range-wide phylogeography of *Juniperus thurifera* L., a presumptive keystone species of western Mediterranean vegetation during cold stages of the Pleistocene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48:94-102.
- Villar, L., Ferrández, J. 2000. Usos etnobotánicos de la "sabina albar" y arbustos que la acompañan en Aragón. *ONF - Les Dossiers Forestiers* 6:130-139.
- Vizcaíno-Palomar, N., Gómez-Aparicio, L., Pavón-García, J., Bartolomé-Esteban, C., Álvarez-Jiménez, J., Zavala, M.A. 2014. Main biotic drivers of tree growth in a developing *Juniperus thurifera* stand in central Spain. *European Journal of Forest Research* 133:1109-1119.
- Wimmer, R. 2002. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change. *Dendrochronologia* 20:21-36.