AEET
ASOCIACIÓN ESPAÑOLA DE ECOLOGÍA TERRESTRE

Ecosistemas 21(3):7-14 [Septiembre-Diciembre 2012]
Doi.: 10.7818/ECOS.2012.21-2.02

Artículo publicado en Open Access bajo los términos de Creative Commons attribution Non Comercial License.

MONOGRÁFICO:
Vulnerabilidad de las especies al cambio climático

ecosistemas
REVISTA CIENTÍFICA DE ECOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

ISSN 1697-2473 / Open access
disponible en www.revistaecosistemas.net

Efectos de las tendencias climáticas y la degradación del hábitat sobre el decaimiento de los cedrales (*Cedrus atlantica*) del norte de Marruecos

J.C. Linares[1,*], R. Pazo Sarria[1], L. Taïqui[2], J.J. Camarero[3], V. Ochoa[4], V. Lechuga[5], J.I. Seco[1], B. Viñegla[5], G. Sangüesa-Barreda[6], P. Gilarte[5], J. Merino[1], J.A. Carreira[5]

1. Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales, Universidad Pablo de Olavide. Ctra. Utrera km. 1, 41002. Sevilla, España.
2 Faculté des Sciences. Mhannech II. 93002. B.P 2121. Tétouan, Maroc.
3 ARAID, Instituto Pirenaico de Ecología, CSIC. Avda. Montaña, 1005. 50192. Zaragoza, España.
4 Universidad Rey Juan Carlos. Área de Biodiversidad y Conservación. Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología. C/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, España.
5 Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología, Universidad de Jaén. Campus Las Lagunillas, 23071. Jaén, España.
6 Instituto Pirenaico de Ecología, CSIC. Avda. Montaña, 1005. 50192. Zaragoza, España.

* Autor de correspondencia: J.C. Linares [jclincal@upo.es]

> Recibido el 9 de agosto de 2011, aceptado el 14 de septiembre de 2012.

Linares, J.C., Pazo Sarria, R., Taïqui, L., Camarero, J.J., Ochoa, V., Lechuga, V., Seco, J.I., Viñegla, B., Sangüesa-Barreda, G., Gilarte, P., Merino, J., Carreira, J.A. (2012). Efectos de las tendencias climáticas y la degradación del hábitat sobre el decaimiento de los cedrales (*Cedrus atlantica*) del norte de Marruecos. *Ecosistemas* 21(3):7-14. Doi.: 10.7818/ECOS.2012.21-3.02

El conocimiento de las interacciones existentes entre el cambio climático y el manejo del bosque en el decaimiento de ciertas especies forestales es necesario de cara al establecimiento de planes de conservación y gestión. En este trabajo hemos realizado una revisión bibliográfica y una síntesis de trabajos científicos centrados en el estudio de la causas del declive de los cedrales del Atlas (bosques de *Cedrus atlantica*), norte de Marruecos. Se han revisado trabajos sobre las tendencias climáticas y las propiedades del suelo y estudios dendroecológicos con el objetivo de determinar las relaciones existentes entre el patrón de crecimiento de los árboles, la degradación y el declive del bosque y el clima. Los bosques de cedro han sido severamente afectados por sequías, sobrepastoreo, talas y podas. Eventos recurrentes de intensa sequía, así como un incremento en la temperatura media, han sido identificados desde la década de 1970. El actual decaimiento de las poblaciones de cedro en bosques intensamente talados, podados y sobrepastoreados está propiciando su regresión y su sustitución por especies más resistentes a la sequía y las perturbaciones, como por ejemplo *Quercus rotundifolia*.

Palabras clave: Cedro del Atlas, cambio climático, dendroecología, sequía, dinámica forestal.

Linares, J.C., Pazo Sarria, R., Taïqui, L., Camarero, J.J., Ochoa, V., Lechuga, V., Seco, J.I., Viñegla, B., Sangüesa-Barreda, G., Gilarte, P., Merino, J., Carreira, J.A. (2012). Climate trends and land degradation effects on tree decline in the Atlas cedar (*Cedrus atlantica*) forests from northern Morocco. *Ecosistemas* 21(3):7-14. Doi.: 10.7818/ECOS.2012.21-3.02

An understanding of the interactions between climate change and human-induced impact on tree decline is needed for decision making in forest conservation and management. In this paper, we revise and synthesize scientific literature dealing to understand the causes and impacts of recent Atlas cedar (*Cedrus atlantica*) forests decline in the Middle Atlas, northern Morocco. Climate trends, soil properties and dendrochronological data have been revised and analysed in order to relate tree growth, forest decline and climate. The Atlas cedar forests have been severely affected by drought, overgrazing and logging. Recurrent drought events and temperature increase have been identified from local climate records since the 1970s. An ongoing decline in Atlas cedar stands in intensively logged, pruned and overgrazed areas are leading to their replacement by species more resistant to water deficit and human disturbance such as *Quercus rotundifolia*.

Key words: Atlas Cedar, climate change, dendroecology, drought, forest dynamics.

Introducción

Los procesos de decaimiento y mortalidad relacionados con las condiciones climáticas son un fenómeno recurrente en numerosos ecosistemas forestales a escala global (Williamson et al. 2000; Rice et al. 2004; Dobbertin 2005; van Mantgem et al. 2009; Allen et al. 2010). Una elevada mortalidad inducida por la sequía ha sido observada en bosques sujetos a un severo déficit hídrico (**Fig.1**), como es el caso de la mayoría de los ecosistemas forestales de la cuenca mediterránea (Peñuelas et al. 2001; Martínez-Vilalta y Piñol, 2002; Camarero et al. 2004; Sarris et al. 2010; Linares y Tíscar 2010). El factor común en todos estos casos parece ser la existencia de eventos extremos de sequía unidos a un incremento de la temperatura, lo que ha llevado a sugerir que la mortalidad observada guarda relación con el actual proceso de cambio climático (Boisvenue y Running 2006). Sin embargo, las interacciones entre los efectos del clima y el uso que el ser humano hace del territorio son aún poco conocidas.

© 2012 Los Autores. Editado por la AEET. [Ecosistemas no se hace responsable del uso indebido de material sujeto a derecho de autor]

El cambio climático puede intensificar el nivel de estrés fisiológico al que se ven sometidas las especies forestales, dando lugar de manera ocasional a reducciones bruscas del crecimiento y a un incremento en las tasas de mortalidad (Bigler et al. 2004; Bréda et al. 2006; Wunder et al. 2008; McDowell et al. 2010). Los eventos de extensa mortalidad pueden transformar el paisaje a escala regional mediante un cambio en la estructura y la composición de las especies dominantes en el bosque (Allen y Breshears, 1998; Aitken et al. 2008; Galiano et al. 2010; Gonzalez et al. 2010). Además, cambios en la cobertura forestal pueden modificar drásticamente los flujos de carbono, los balances hídricos, los flujos de energía superficial y, consecuentemente, el clima (Bala et al. 2007; Pautasso et al. 2010).

El presente trabajo revisa y sintetiza los resultados de diferentes investigaciones realizadas sobre los procesos de decaimiento y mortalidad de los bosques de cedro (*Cedrus atlantica* Manetti) en el norte de Marruecos y discute su posible relación con las tendencias climáticas actuales y otros procesos de degradación de estos ecosistemas. Los diferentes trabajos revisados abordan el estudio de las características edáficas a escala local, las tendencias climáticas a escala local y regional, el crecimiento secundario y la estructura del bosque en relación con los procesos de decaimiento del cedro.

Figura 1. *Bosque de cedro de Azrou, norte de Marruecos, donde se observan individuos muertos tras recientes episodios de sequía. Foto J.C. Linares*

El objetivo específico del presente trabajo es sintetizar el conocimiento actual existente sobre el funcionamiento de los ecosistemas de cedro del Atlas mediante la revisión bibliográfica de literatura científica e informes técnicos elaborados por el Alto Comisionado de Aguas y Bosques de Marruecos, los cuales han sido completados con resultados preliminares obtenidos por los autores en proyectos en curso.

Historia Natural de la especie y ámbito territorial de los trabajos revisados

Diferentes estudios genéticos combinados con evidencias paleogeográficas y paleoecológicas indican que el género *Cedrus* (PINACEAE) se originó en latitudes altas del Continente Euroasiático y que su distribución actual es el resultado de la migración hacia el sur de una especie ancestral durante las oscilaciones climáticas del Terciario.

Parece probable que el ancestro de las especies actuales de cedro migró hasta el norte de África a finales del Terciario, mientras que su llegada al Himalaya probablemente no ocurrió hasta el Mioceno, después de la elevación de la plataforma del Tíbet. Posteriormente la alternancia de periodos glaciales y el aumento de la aridez en la Cuenca Mediterránea fueron reduciendo su área de distribución (Qiao et al. 2007; Cheddadi et al. 2009). Ese aislamiento geográfico de las poblaciones propició la aparición de las diferentes especies que persisten en la actualidad: *Cedrus atlantica* Manetti, en Argelia y Marruecos (**Fig. 2**); *Cedrus libani* Rich., en Asia Menor; *Cedrus brevifolia* (Hooker fil.) Henry, en Chipre; y *Cedrus deodara* Don, en Afghanistan y el oeste de la cordillera del Himalaya.

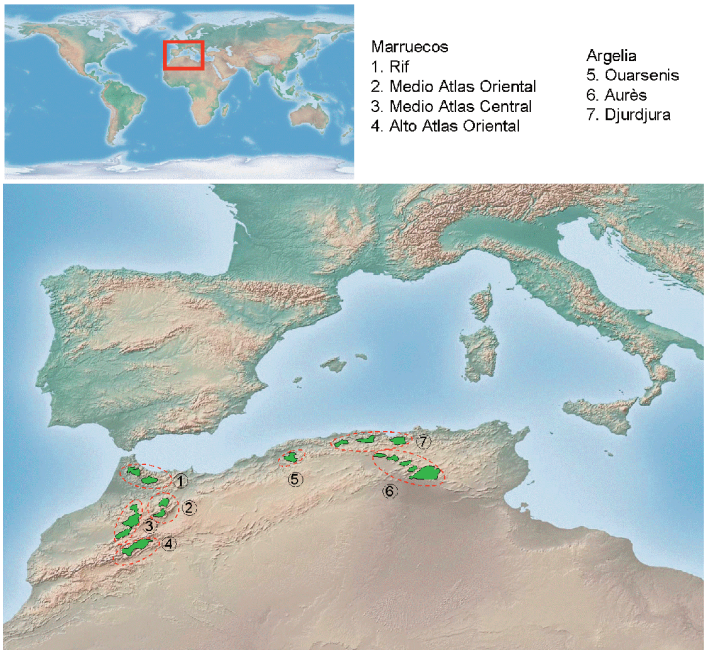

Figura 2. *Distribución actual del cedro del Atlas (*Cedrus atlantica*). Se han definido 4 unidades biogeográficas principales en Marruecos: los bosques de cedro del Rif (1), del Medio Atlas Oriental (2), del Medio Atlas Central (3), y del Alto Atlas Oriental (4). En las montañas de Argelia se han definido tres unidades biogeográficas principales: Ouarsenis (5), Aurés (6) y Djurjura (7); cartografía realizada por los autores a partir de Benabid 1994; Mhirit 1994; y Cheddadi et al. 2009.*

Estudios genéticos han mostrado que el cedro del Himalaya (*C. deodara*) divergió primero. Posteriormente lo hizo el cedro del Atlas (*C. atlantica*; **Fig. 2**) con respecto al ancestro común de *C. libani* y *C. brevifolia*, cuya divergencia parece ser la más reciente. (Qiao et al. 2007). Estimaciones basadas en el uso de marcadores moleculares sugieren que la divergencia entre *C. atlantica* y el linaje de *C. libani* y *C. brevifolia,* las dos especies que actualmente ocupan el Este de la Cuenca Mediterránea, ocurrió hace alrededor de 20 millones de años, mientras que la diferenciación entre estos dos últimos ha ocurrido hace alrededor de 7 millones de años (Qiao et al. 2007).

El cedro del Atlas cubre un área de aproximadamente 130 000 ha, distribuidas entre Marruecos (Rif, Medio Atlas y Alto Atlas) y Argelia. Esta especie crece en altitudes de 1300 a 2600 m s.n.m., donde la precipitación anual varía entre 500 mm, en el extremo suroccidental de su distribución, en el Alto Atlas y 2000 mm, en el extremo norte de su distribución, en el Rif Occidental (**Fig. 2**). La media de las mínimas del mes más frío varían entre -1 y -8 ºC (Benabid, 1994; Mhirit, 1994).

La presente revisión bibliográfica corresponde a trabajos desarrollados fundamentalmente en el Medio Atlas, en los bosques de *C. atlantica* de Ifrane-Azrou. El Medio Atlas alberga alrededor del 80% de la superficie de los bosques de cedro (unas 100 000 ha; Benabid 1994). Los cedrales del Medio Atlas aparecen habitualmente mezclados con otras especies (ver por ejemplo la **Figura 1**) como la encina (*Quercus rotundifolia* Lam.), el enebro (*Juniperus oxycedrus* L.), el acebo (*Ilex aquifolium* L.), el arce (*Acer opalus* Mill.), o el majuelo (*Crataegus laciniata* Ucria).

Evaluación de las relaciones entre los parámetros físicos, químicos e hídricos del suelo y el decaimiento del cedro en el Medio Atlas

El objetivo de los diferentes estudios edáficos realizados en los bosques de cedro del Medio Atlas ha sido evaluar la relación existente entre las características físico-químicas e hídricas del suelo y el decaimiento del cedro. Para ello se han investigado variables relacionadas con la textura (contenido de arena y arcilla), estructura, disponibilidad de nutrientes y capacidad de retención hídrica, así como análisis foliares realizados en acículas de cedros próximos a los perfiles de estudio (Chouraichi 2009).

Figura 3. *Ejemplos de perfiles de suelo, formados sobre calizas, en los bosques de cedro de Azrou, Medio Atlas, Marruecos. Fotos J. A. Carreira.*

Los suelos estudiados han sido englobados dentro de tres tipos principales: suelos poco evolucionados (65% del total), suelos fersialíticos (26%), con abundantes sesquióxidos de hierro, y suelos tipo rendzina (9%), formados sobre calizas y dolomías (**Fig. 3**). Los resultados publicados muestran que los suelos forestales del Medio Atlas tienen concentraciones relativamente altas de nitrógeno (**Tabla 1**). El 57% de los perfiles tienen valores por encima de 100 kg/h entre 30-60 cm de profundidad. También los valores de fósforo (P_2O_5) y potasio (K_2O) asimilables son relativamente altos: el 67% de los perfiles tienen 50-100 kg/ha de P_2O_5 y el 76% de los perfiles tienen más de 1000 kg/ha de K_2O. Los análisis foliares tampoco evidencian deficiencias nutricionales en los árboles. Estos resultados sugieren que los síntomas de decaimiento de los bosques de Medio Atlas no se deben a un déficit de elementos minerales en el suelo o en los árboles (**Tabla 1**).

La reserva útil de agua en el suelo estimada para una profundidad de 90 cm está en torno a 85 litros por metro cuadrado (mm), de los cuales aproximadamente el 35% es evapotranspirado entre Mayo y Julio (**Fig. 4**). Los estudios realizados muestran una cierta variabilidad en la reserva útil de agua del suelo (R) entre los diferentes perfiles. La mayor parte de los perfiles (46%) muestran una R entre 50 y 100 mm; sólo un 8% de los perfiles estudiados presentan una R de más de 150 mm; y en el 19% de los casos R está por debajo de 50 mm, lo que se ha relacionado, en este último grupo de muestras con baja capacidad de retención hídrica, con suelos poco evolucionados, fuertemente erosionados y en elevadas pendientes.

Estos resultados sugieren que el mantenimiento de la cubierta vegetal, con el fin de evitar la erosión del suelo, puede jugar un papel clave en la vulnerabilidad del cedro frente a eventos extremos de sequía, puesto que suelos con una reducida capacidad para retener agua implican un mayor grado de estrés hídrico, comparados con suelos bien conservados, para un mismo valor de precipitación.

Tabla 1. *Valores medios (± el error estándar) de variables fisicoquímicas e hídricas estudiadas en perfiles de suelo y análisis foliares de bosques de cedro del Medio Atlas, Marruecos. Valores medios calculados por los autores a partir de los datos brutos publicados por Chouraichi (2009).*

Análisis edáfico de perfiles de referencia (n=14)		
pH	6.5-7.9	
Conductividad eléctrica (extracto 1/5)	0.05-0.15	mS/cm
Capacidad de intercambio catiónico	15.6-47.8	meq/100 g
Nitrógeno inorgánico	127	kg/ha
Fósforo (P_2O_5) asimilable	91	kg/ha
Potasio (K_2O)	1460	kg/ha
Reserva de agua útil del suelo (0-90cm)	85	mm
Contenido de agua en Julio (0-90cm)	56	mm

Análisis foliar (%, n=14)			
N	1.04	±	0.04
P	0.15	±	0.00
N/P	6.89	±	4.17
K	0.63	±	0.04
Ca	0.72	±	0.06
Mg	0.62	±	0.02

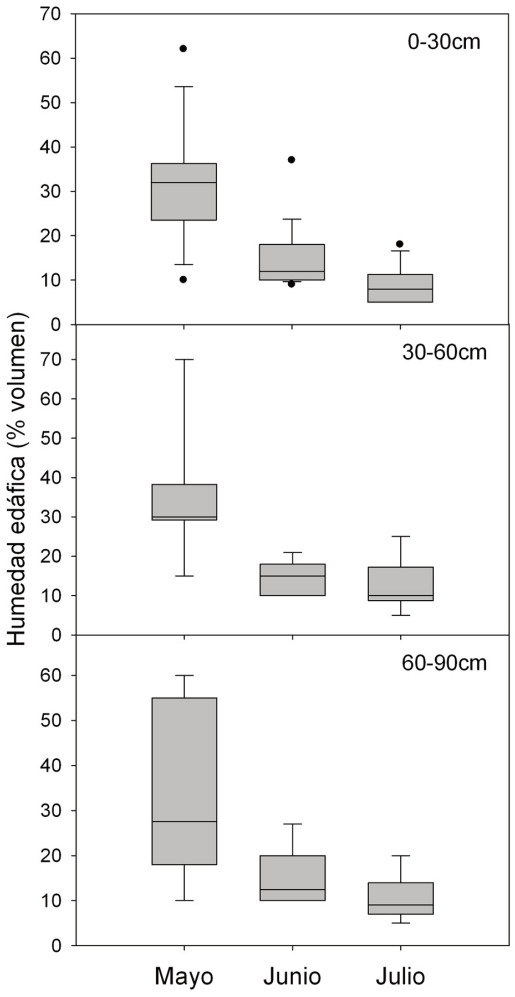

Figura 4. *Evolución temporal del contenido de agua del suelo entre mayo y julio en perfiles de suelo de bosques de cedro del Medio Atlas, Marruecos. Valores medios y desviaciones calculados por los autores a partir de los datos brutos publicados por Chouraichi (2009). En el gráfico las barras representan los percentiles 5 y 95; las cajas representan el error estándar; las líneas representan la mediana; y los puntos son valores extremos.*

Tendencias climáticas en el área de distribución del cedro en el Medio Atlas

Los modelos climáticos predicen para la Región Mediterránea mayores temperaturas y un incremento en la variabilidad de las precipitaciones. Estas predicciones, que ya han podido verificarse en gran parte de la cuenca mediterránea (Luterbacher et al. 2006; IPCC 2007), permiten prever un incremento en la frecuencia e intensidad de las sequías y, probablemente, conlleven cambios en el crecimiento, la fisiología y la distribución de algunas especies forestales (Peñuelas y Boada 2003; Sarris et al. 2007; Linares y Tíscar 2010; Linares et al. 2011; Camarero et al. 2011).

Las precipitaciones medias anuales registradas en la localidad de Ifrane (Medio Atlas, Marruecos) antes de 1980 eran de unos 1100 mm; entre 1970-2006 han sido de 927 mm; y entre 1981-2006 de 886 mm (**Fig. 5**). Estas tendencias suponen un descenso de la precipitación entre 1958-1980 y 1981-2006 del 24.2%. Desde el punto de vista intra-anual el patrón estacional de la precipitación parece haber cambiado hacia una mayor concentración de las lluvias y las nieves en invierno y una disminución de ambas en primavera. La temperatura media ha aumentado 1.6 ºC durante la segunda mitad del siglo XX y se ha observado un incremento de 0.4 ºC entre 1980 y 2006.

Tendencias a largo y corto plazo en el crecimiento radial del cedro

La Dendrocronología permite obtener una secuencia retrospectiva del crecimiento radial de los árboles y de su relación con la estructura del bosque, el clima o la ocurrencia de diferentes perturbaciones tales como plagas, incendios, talas, etc. El cedro del Atlas ha sido utilizado en trabajos clásicos de dendroclimatología (Chbouki et al. 1995; Till y Guiot 1999; Glueck y Stockton 2001; Esper *et al.* 2007). Estos estudios han permitido reconstruir, por ejemplo, el patrón temporal de ocurrencia de fuertes sequías durante los últimos mil años (Chbouki et al. 1995).

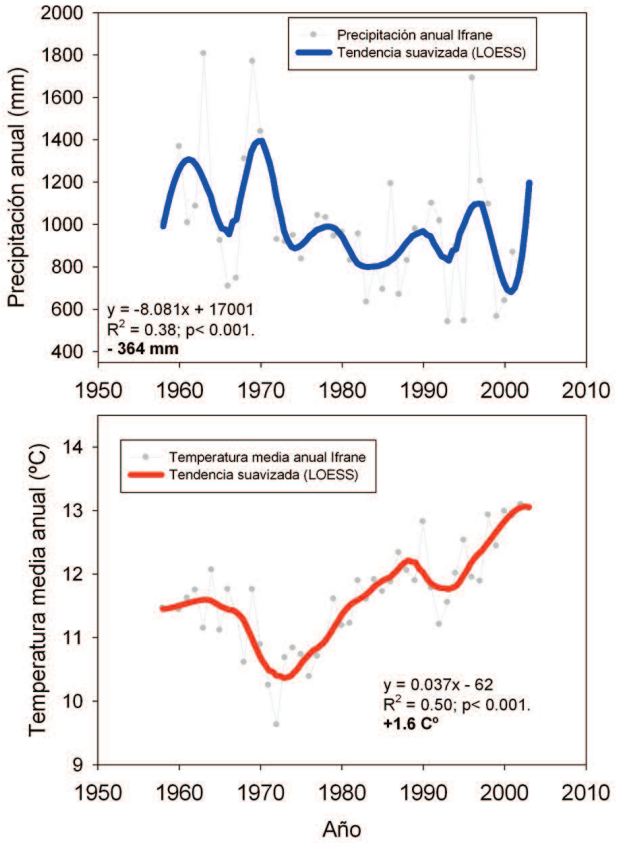

Figura 5. *Precipitación anual y temperatura media registradas durante el periodo 1958-2006 en la estación meteorológica de Ifrane (33º 32' N, 5º 07' W, 1630 m). La línea suavizada indica la tendencia a largo plazo de los datos de acuerdo con una regresión polinomial local suavizada, ponderada mediante la función de densidad de Gauss (LOESS, ver Zuur et al. 2007). La regresión lineal obtenida para los datos suavizados y el valor medio de cambio en la variable aparecen también indicados.*

Los estudios dendroclimáticos realizados en el cedro del Atlas muestran que existe una relación exponencial inversa entre la intensidad de los periodos de sequía (el número de años consecutivos que dura la sequía) y su frecuencia, esto es, el número de veces que se han producido eventos de sequía de esa intensidad durante los últimos mil años (**Fig. 6**). Este tipo de relación inversa entre intensidad de una perturbación y su frecuencia también se ha observado para otros tipos de perturbaciones comunes en ecosistemas forestales (ver por ejemplo Lorimer (1980); Pickett et al. (1989); Gutiérrez (1994); Lorimer y White (2003)).

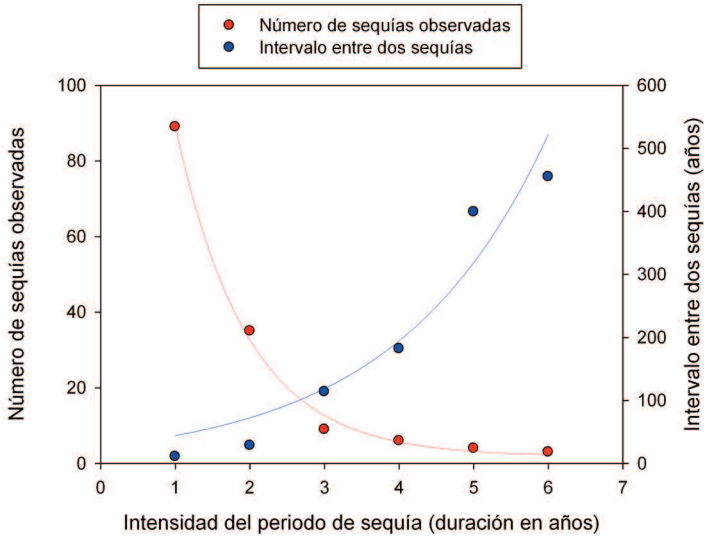

Figura 6. *Relación observada entre la intensidad de los periodos de sequía (el número de años consecutivos que dura la sequía) y el número de veces que se han producido eventos de sequía de esa intensidad durante un periodo de mil años. Valores obtenidos a partir de Chbouki et al. (1995); los datos han sido ajustados a una función exponencial (p<0.001).*

Los datos dendrocronológicos muestran que los bosques de cedro sufren eventos de sequía de poca intensidad (0.5-2 años de duración) frecuentemente; en promedio una cada 11 años. Las sequías que tienen una duración más prolongada son poco frecuentes; la sequía severa más reciente, ocurrida durante el periodo 1979-1984 (ver también la **Figura 5**), tiene una intensidad observada sólo en cuatro ocasiones en los últimos mil años y supone el periodo más seco observado en el norte de Marruecos al menos desde 1750 (Chbouki et al. 1995; Till y Guiot 1999; Glueck y Stockton 2001; Esper et al. 2007; Mokrim 2009).

Estudios dendrocronológicos llevados a cabo a una escala temporal menor (fundamentalmente para los últimos cincuenta años) han sido realizados en los bosques de Azrou por Mokrim (2009) sobre 27 parcelas de cedral. En ellas se han muestreado 332 árboles (10-21 árboles por parcela; edad entre 70-110 años) para cuantificar su crecimiento radial y sus síntomas externos de decaimiento (fundamentalmente porcentaje de defoliación y porcentaje de ramas muertas). Este estudio muestra que las parcelas con mayor decaimiento tienen un crecimiento radial medio menor (**Fig. 7**).

Se han cuantificado tendencias negativas en el crecimiento secundario (anchura de los anillos) a partir de la década de 1970. La anchura media de los anillos es de 2 mm para el periodo 1940-2006 (Coeficiente de variación del 40%) y de 1.4mm para el periodo 1976-2006 (Coeficiente de variación del 29%, es decir, con una mayor sincronía entre árboles). Los anillos formados en los años 2005, 2000, 1995, 1987, 1983 y 1981 son estrechos. Los años de

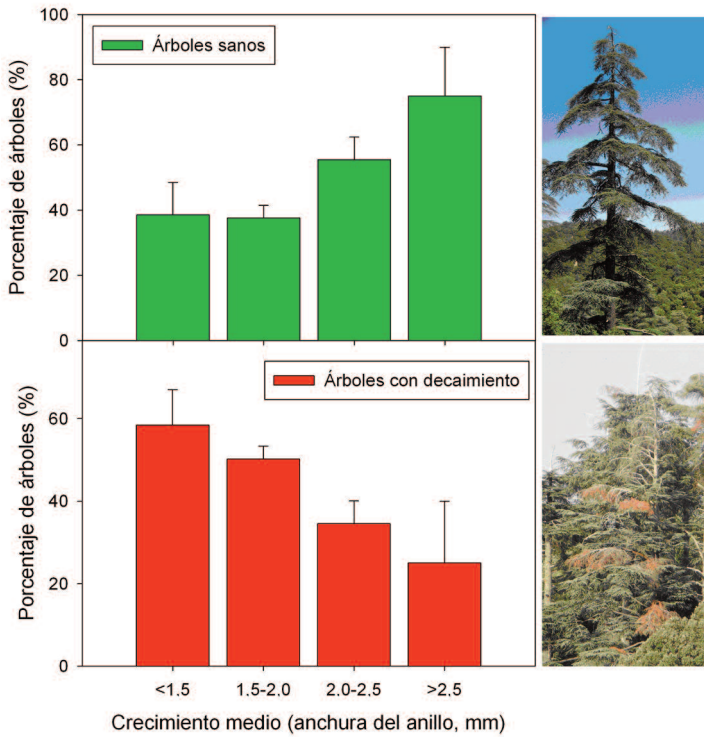

Figura 7. *Relación observada entre el crecimiento medio de los individuos (anchura media de los anillos de crecimiento radial del tronco) y el decaimiento observado en la parcela, estimado a partir del aspecto de la copa (porcentaje de defoliación, porcentaje de ramas secas, etc.). Valores medios y desviaciones calculados por los autores a partir de los datos brutos publicados por Mokrim (2009). La diferencia entre los porcentajes indicados corresponde a individuos muertos (en torno a un 9%). Las barras de error indican el error estándar. Fotos J.C. Linares.*

mayor crecimiento son: 1997, 2006, 1963, 1992, 2004, 1969, 1973, 1975, 2003, 1998. Las muestras obtenidas de árboles muertos (n=31) indican que los eventos de mortalidad han ocurrido en los años 1994-95, 1998-99, 1999-2000, 2001-2002 y 2003, generalmente coincidiendo con periodos de sequía en esos años, o en los inmediatamente anteriores, y con un bajo crecimiento (ver también la **Figura 5**).

Las cronologías medias brutas (anchura media de los anillos de crecimiento) de cada parcela mostraron una correlación con la precipitación anual de la estación de Ifrane de 0.43. El coeficiente de sensibilidad calculado para cada cronología media bruta (variabilidad en el crecimiento del cedro a escala interanual) es en promedio de 0.28 (oscila entre 0.21 y 0.36). Todas las cronologías medias brutas están correlacionadas significativamente con los balances hídricos de abril, junio, julio y agosto (Mokrim 2009). Las correlaciones más altas son las de junio (0.59) y las de julio y agosto (ambos en torno a 0.62).

Estos resultados muestran una fuerte dependencia entre el crecimiento secundario del cedro del Atlas y la precipitación (Aussenac y Finkelstein 1983; Till 1987; Mokrim 2009), al igual que ocurre en las otras especies del género *Cedrus*: *C. libani* (Selik et al. 1990; Hughes et al. 2001), *C. brevifolia* (Touchan et al. 2005), y *C. deodara* (Borgaonkar et al. 1999). Reducciones significativas del crecimiento radial en respuesta a sequías severas han sido cuantificadas en otros trabajos realizados en el cedro del Atlas (**Fig. 8**) y en otras coníferas de montañas mediterráneas. El incremento de la temperatura media y un aumento del estrés hídrico parecen estar relacionados con un descenso en el crecimiento radial del pino silvestre (*Pinus sylvestris*; (Eilmann et al. 2006; Martínez-Vilalta et al. 2008)), el pino laricio (*Pinus nigra*; (Linares y Tíscar 2010; Linares y Tíscar 2011)), el abeto blanco (*Abies alba;* (Camarero et al. 2002; Macias et al. 2006; Camarero et al. 2011)) y el pinsapo (*Abies pinsapo*; (Linares et al. 2009)), en las zonas más secas de sus áreas de distribución.

Los síntomas de declive del cedral han atraído la atención de gestores e investigadores principalmente desde 2001 pero existen referencias de eventos de decaimiento que se remontan varias décadas atrás, por ejemplo durante la década de 1940 (nótese la fuerte reducción del crecimiento en 1945 en la **Figura 8**), cuando una severa sequía causó mortalidades en los cedrales, presumiblemente con una extensión similar a la actual (FAO-UNESCO 2007; Chenchouni et al. 2008; Et-tobi et al. 2009). En los bosques donde se ha centrado la presente revisión bibliográfica se estima que un 23% de la superficie de cedral (3400 de unas 15 000 hectareas) muestra algún síntoma de decaimiento después de la sequía ocurrida en 1999-2000 (FAO-UNESCO, 2007).

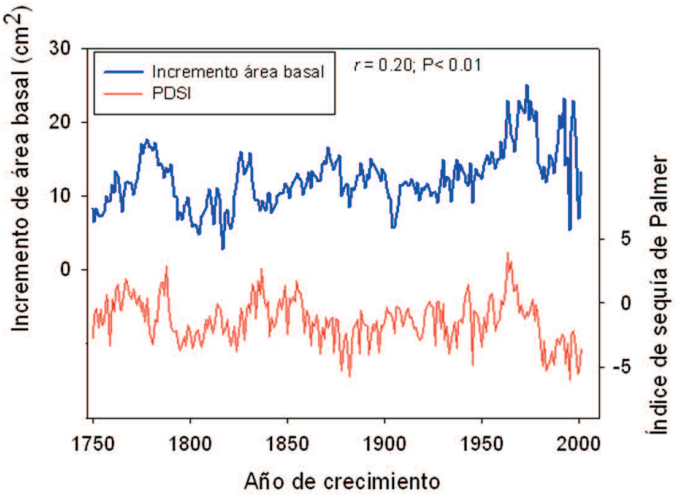

Figura 8. *Valores de incremento del área basal obtenidos en 33 individuos en el cedral de Azrou-Ifrane (Linares et al. Datos sin publicar.) y valores de Índice de Sequía de Palmer (Palmer Drought Severity Index; PDSI) para esta misma región (Esper et al. 2007). Para el periodo 1970-2001 el coeficiente de correlación de ambas series temporales es de 0.84.*

Aunque no existe un mecanismo claramente identificado para explicar porqué algunos árboles mueren durante determinados episodios de sequía y otros no, hay un cierto consenso acerca de que la mortalidad está relacionada con el balance global de carbono de la planta y su estatus hídrico (Waring 1987; McDowell et al. 2008). Numerosos estudios han mostrado una baja tasa de crecimiento (Linares et al. 2010), tendencias negativas (Bigler et al. 2004), una elevada variabilidad (Ogle et al. 2000), y una mayor sensibilidad al clima (Pedersen, 1998; Suarez et al. 2004; Sánchez-Salguero et al. 2012), como patrones característicos del crecimiento radial de los individuos con síntomas de decaimiento o con una elevada probabilidad de morir durante eventos de sequía. En este sentido dado que el patrón de crecimiento secundario de los árboles está correlacionado con el balance de carbono y el estatus hídrico del individuo (ver Waring et al. 1998; Litton et al. 2007; McDowell et al. 2008), los estudios dendrocronológicos presentan un elevado potencial para caracterizar y predecir fenómenos de decaimiento forestal relacionados con las tendencias climáticas.

El estrés climático influye en el estado fisiológico general del árbol y puede condicionar su capacidad de resistencia o de recuperación frente a otros factores de estrés, tales como plagas o los daños que producen en el cedro las podas que llevan a cabo los pastores y el consumo de brotes y corteza que realizan los macacos (*Macaca sylvanus*, Cercopithecidae; **Fig. 9**). A su vez, el cambio climático parece ejercer también un efecto significativo sobre los patrones de comportamiento de estos animales (Mehlman, 1989; Hammouzaki 1996; Camperio Ciani et al. 2001; Camperio Ciani y Mouna 2007).

Figura 9. *Macho (esquina inferior derecha), hembra y cría de macaco (*Macaca sylvanus*, Cercopithecidae) en Azrou, Medio Atlas, Marruecos. Recientemente los daños ocasionados en los árboles por parte de los macacos parecen haber contribuido al decaimiento del cedral. Fotos J.A. Carreira.*

Cambios potenciales en la estructura y la diversidad de los bosques de cedro

En la Cuenca Mediterránea la presión demográfica ejercida por el ser humano ha degradado ampliamente los principales ecosistemas forestales de esta región. Por ejemplo, la población humana en Marruecos ha pasado de alrededor de 12 millones de habitantes en el año 1960 a alrededor de 28 millones de habitantes en el año 2000; estando previsto que se alcancen los 38 millones de habitantes en el año 2030 (datos de HCP Marruecos: http://www.hcp.ma/Population-du-Maroc-par-annee-civile-en-milliers-et-au-milieu-de-l-annee-par-milieu-de-residence-1960-2030_a677.html). Como consecuencia de esta degradación, los bosques mediterráneos han mostrado una regresión continua en su superficie, su densidad y su biodiversidad (Barbero et al. 1990; Ajbilou et al. 2006).

El actual declive del cedral, principalmente en los bosques que han sido fuertemente aclarados y sobrepastoreados (**Fig. 10**), parece estar favoreciendo su regresión y sustitución por otras especies más resistentes a las perturbaciones o la sequía, como la encina (*Quercus rotundifolia*) o el enebro (*Juniperus oxycedrus*). Podas de elevada frecuencia y un descenso de la disponibilidad hídrica debido al cambio climático, pero también probablemente relacionado con la degradación del suelo, podrían favorecer la apertura del bosque y una progresiva dominancia de otras especies.

Entre los años 2004 y 2006 se realizó un estudio de seguimiento del estado fitosanitario del cedro en ocho parcelas permanentes del Medio Atlas (Ghaioule y Lieutier 2009). Las parcelas (0.5-0.7 ha) se establecieron en terrenos sin intervención silvícola y con densidades de entre 600 y 1150 árboles por hectárea. En cada parcela se monitorizaron todos los individuos (unos 400 individuos por parcela) para conocer la densidad y el color de las acículas, el porcentaje de autopoda, porcentaje de ramas muertas, producción de resina que desprende el árbol y presencia de insectos. Las parcelas de estudio mostraron una presencia importante de encina (1580 encinas frente a 1707 cedros, 47% del total inventariado) aunque el cedro es la especie dominante en términos de área basal y altura del dosel. En este estudio la densidad media de acículas descendió de un 40 a un 33% entre 2004 y 2006, mientras que la encina mostró en promedio un 64% de densidad de hojas. El porcentaje de mortalidad de ramas aumentó de un 37 a un 50% en este mismo periodo y la mortalidad de los ápices pasó de un 1 a un 3%. El porcentaje de autopoda fue de alrededor de un 40% en el cedro, frente a sólo un 19% en la encina (Ghaioule y Lieutier 2009). Estos resultados apoyan la hipótesis de una progresiva regresión y sustitución del bosque de cedros y una mayor dominancia de la encina (**Fig. 10**).

Posibles consecuencias a escala regional y conclusiones

El decaimiento de los cedrales puede tener consecuencias a escala regional sobre los ciclos del agua y del carbono. La sucesiva sustitución del dosel arbóreo por especies mejor adaptadas a la sequía o las perturbaciones puede reducir la producción primaria

Figura 10 *Poblaciones de cedro severamente degradadas en el Medio Atlas, norte de Marruecos. La presión humana ha modificado la estructura del bosque mediante la poda de ramas del cedro y una excesiva presión ganadera. Fotos J. A. Carreira.*

neta, puesto que el cedro es la especie que alcanza una mayor biomasa en los bosques del Medio Atlas (Et-tobi et al. 2009). El decaimiento de los árboles dominantes y su mortalidad implica una entrada neta de carbono orgánico al suelo a través de la defoliación y la muerte de las raíces y las ramas; esto podría incrementar las tasas de respiración heterotrófica del suelo y la descomposición de la materia orgánica, incrementando las emisiones de carbono a la atmósfera (Breshears y Allen 2002); por otra parte, la apertura del bosque deja una mayor proporción de suelo desnudo, incrementándose las tasas de erosión y reduciéndose la infiltración de agua por aumento de la escorrentía superficial.

La evapotranspiración total puede ser mayor en bosques fuertemente aclarados y sobrepastoreados que en bosques cerrados como consecuencia de una mayor temperatura del suelo y del aire y, por tanto, un mayor déficit de presión de vapor en la atmósfera (Bréda et al. 1995; Aussenac 2000). El agua disponible en el suelo podría limitarse adicionalmente por el efecto de la erosión del suelo superficial y la consiguiente reducción en la capacidad de retención hídrica una vez que los árboles de mayor tamaño son podados o mueren por efecto de la sequía (**Fig. 10**).

Los resultados sintetizados aquí sugieren que el decaimiento del cedro del Atlas tiene una fuerte relación con las tendencias climáticas, pero también sugieren que la presión humana puede jugar un importante papel como factor de predisposición al decaimiento. Nuestra revisión bibliográfica y los estudios preliminares llevados a cabo permiten hipotetizar que los bosques de cedro fuertemente perturbados por las talas, las podas y el sobrepastoreo son más propensos a mostrar procesos de decaimiento en respuesta a un creciente estrés climático. Futuras líneas de investigación podrían estar dirigidas hacia el conocimiento de si los bosques más fuertemente perturbados presentan una mayor sensibilidad climática.

Agradecimientos

Queremos mostrar nuestro agradecimiento al Dr. Luis Cayuela y a dos revisores anónimos, cuyos comentarios mejoraron una versión previa del manuscrito. J.C. Linares recibió financiación de la Agencia Española de Cooperación Internacional y Desarrollo (AECID, proyecto A/024752/09) para el estudio de los cedrales del norte de Marruecos y agradece a F. Molina Vázquez, Coordinador de la Reserva de la Biosfera Intercontinental del Mediterráneo y Jefe del Servicio de Coordinación y Gestión de la Red de Espacios Naturales Protegidos de Andalucía, por proporcionar diferentes publicaciones sobre los cedros de Marruecos. L. Taïqui agradece a M. Jabrane (Universidad de Tetuán) y M. Benzyane, ex-Director del Centro Nacional de investigaciones Forestales de Marruecos por proporcionar datos climáticos de Ifrane. J.J. Camarero agradece la financiación de ARAID y el apoyo de la red Globimed.

Referencias

Aitken, S.N., Yearman, S., Holliday, J.A., Wang, T., Curtis-McLane, S. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1:95-111.

Ajbilou, R., Marañón, T., Arroyo, J. 2006. Ecological and biogeographical analyses of Mediterranean forests of northern Morocco. *Acta Oecologica* 29:104-113.

Allen, C.D., Breshears, D.D. 1998. Drought-induced shift of a forest woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 95:14839-14842.

Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., 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.

Aussenac, G. 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57:287-301.

Aussenac, G., Finkelstein, D. 1983. Influence de la sécheresse sur la croissance et la photosynthèses du Cèdre. *Annals of Forest Science* 40:67-77.

Bala, G., Caldeira, K., Wickett, M., Phillips, T.J., Lobell, D.B., Delire, C., Mirin, A. 2007. Combined climate and carbon-cycle effects of large-scale deforestation. *PNAS* 104:6550-6555.

Barbero, M., Bonin, G., Loisel, R., Quezel, P. 1990. Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin. *Vegetatio* 87:151-173.

Benabid, A. 1994. Biogéographie phytosociologie et phytodynamique des cédraies de l'Atlas Cedrus atlantica (Manetti). Le cèdre de l'Atlas. Actes du séminaire international sur le cèdre de l'Atlas. *Annales de la Recherche Forestière au Maroc* 27:62-76.

Bigler, C.J., Gricar, J., Bugmann, H., Cufar, K. 2004. Growth patterns as indicators of impending tree death in silver fir. *Forest Ecology and Management* 199:183-190.

Boisvenue, C., Running, SW. 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity-evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12:1-12.

Borgaonkar, H.P., Pant, G.B., Kumar, K.R. 1999. Tree-ring chronologies from western Himalaya and their dendroclimatic potential. *IAWA Journal* 20:295-309.

Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G. 1995. Effects of thinning on soil water balance and tree water relations, transpiration and growth in oak forest (*Quercus petraea* (Matt) Liebl.). *Tree Physiology* 15:295-306.

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63:625-644.

Breshears, D.D., Allen, C.D. 2002. The importance of rapid, disturbance-induced losses in carbon management and sequestration. *Global Ecology and Biogeography* 11:1-5

Camarero, J.J., Padró, A., Martín-Bernal, E., Gil-Pelegrín, E. 2002. Aproximación dendroecológica al decaimiento del abeto (*Abies alba* Mill.) en el pirineo Aragonés. *Montes* 70:26-33.

Camarero, J.J., Lloret, F., Corcuera, L., Peñuelas, J., Gil-Pelegrín, E. 2004.Cambio global y decaimiento del bosque. En: *Valladares*, F. (ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante,* pp. 397-423. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.

Camarero, J.J., Bigler, C.J., Linares, J.C., Gil-Pelegrín, E. 2011. Synergistic effects of drought-incited decline and historic logging in Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management* 262:759-769.

Camperio Ciani, A., Martinoli, C., Capiluppi, C., Arahou, M., Mouna, M. 2001. Effects of Water Availability and Habitat Quality on Bark-Stripping Behavior in Barbary Macaques. *Conservation Biology* 15:259-265.

Camperio Ciani, A., Mouna, M. 2007. Human and environmental causes of the rapid decline of the Barbary macaque in the Middle Atlas of Morocco. En: Hodges, J.K., Cortes, J. (eds.). *The Barbary Macaque: Biology, Management and Conservation*, pp. 257-273. Nottingham University Press, Nottingham, UK.

Chbouki, N., Stockton, C.W., Myers, D.E. 1995. Spatio-temporal patterns of drought in Morocco. *International Journal of climatology* 15:187-205.

Cheddadi, R., Fady, B., François, L., Hajar, L., Suc, J.P., Huang, K., et al. 2009. Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *Journal of Biogeography* 36:1361-1371.

Chenchouni, H., Abdelkrim, S.B., Athmane, B. 2008. The deterioration of the Atlas Cedar (*Cedrus atlantica*) in Algeria. En: *Book of Abstracts of the International Conference "Adaptation of Forests and Forest Management to Changing Climate with Emphasis on Forest Health: A Review of Science, Policies, and Practices", FAO/IUFRO, Umeâ, Sweden, 25-28 August 200*8, p. 51.
Disponible en: http://www.fao.org/docrep/010/k2985e/k2985e00.htm

Chouraichi, M. 2009. Evaluation de la relation entre les paramètres physiques, chimiques et hydriques du sol et le dépérisement du cèdre dans la région du Moyen Atlas et élaboration de l' indice de sensibilité (is) du cèdre au dépérisement. *Annales de la Recherche Forestière au Maroc* 41:78-94.

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.

Eilmann, B., Weber, P., Rigling, D., Eckstein, D. 2006. Growth reactions of *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pubescens* Willd. to drought years at a xeric site in Valais, Switzerland. *Dendrochronologia* 23:121-132.

Esper, J., Frank, D.C., Büntgen, U., Verstege,, A., Luterbacher, J., Xoplaki, E. 2007. Long-term drought severity variations in Morocco. *Geophysical Research Letters* 34:L17702.

Et-tobi, M., Mhirit, O., Benzyane, M. 2009. Changements climatiques, dégradations et dépérissements: Arguments et nouveaux outils pour une réforme de la sylviculture des cédraies au Maroc. *Annales de la Recherche Forestière au Maroc* 41:27-47.

FAO-UNESCO 2007. *Overview of forest pests. Morocco*. Working Paper FBS/27E, FAO Forestry Department. Rome, Italy.

Galiano, L., Martinez-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.

Ghaioule, D., Lieutier, F. 2009. Dépérisement du cèdre et relations avec les facteurs biologiques dans le Moyen Atlas. *Annales de la Recherche Forestière au Maroc* 41:69-77.

Glueck, M.F., Stockton, C.W. 2001. Reconstruction of the North Atlantic Oscillation, 1429–1983. *International Journal of climatology* 21:1453-1465.

Gonzalez, P., Neilson, R.P., Drapek, R.J. 2010. Global patterns in the vulnerability of ecosystems to vegetation shifts due to climate change. *Global Ecology and Biogeography* 19:755-768.

Gutiérrez, E. 1994. Els boscos de Nothofagus de la terra del foc com a paradigma de dinàmica successional del no-equilibri. *Treballs de la SCB* 45:93-121.

Hammouzaki, Y. 1996. *Les ecosystemes a cedres du moyen atlas central: evaluation par cartographie des degats causes par le magot (Macaca sylvanus) et relations avec les facteurs du milieu*. Memoire de 3 cycle. Ecole Nationale Forestiere d'Ingenieurs, Sale, Maroc.

Hughes, M.K., Kuniholm, P.I., Eischeid, J., Garfin, G., Griggs, C.B., Latini, CE. 2001. Aegean tree-ring signature years explained. *Tree-Ring Research* 51:67-74.

IPCC 2007. *Climate change, fourth assessment report*. Cambridge University Press, London, UK.

Linares, J.C., Camarero, J.J., Carreira, J.A. 2009. Interacting effects of climate and forest-cover changes on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography* 18:485-497.

Linares, J.C., Tíscar, P.A. 2010. Climate change impacts and vulnerability of the southern populations of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *Tree Physiology* 30:795-806.

Linares, J.C., Tíscar, P.A. 2011. Buffered climate change effects in a Mediterranean pines species: range limit implications from a tree-ring study. *Oecologia,* 167:847-859.

Linares, J.C., Camarero, J.J., Carreira, J.A. 2010. Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: Insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Journal of Ecology* 98:592-603.

Linares, J.C., Camarero, J.J., Delgado-Huertas, A., Carreira, J.A. 2011. Climatic trends and different drought adaptive capacity and vulnerability in a mixed *Abies pinsapo - Pinus halepensis* forest. *Climatic Change* 105:67-90.

Litton, C., Raich, J.W., Ryan, M.G. 2007. Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology* 13:2089-2109.

Lorimer, C.G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. *Ecology* 61:1169-1184.

Lorimer, C.G., White, A.S. 2003. Scale and frequency of natural disturbances in the northeastern United States: implications for early successional forest habitat and regional age distributions. *Forest Ecology and Management* 185:41-64.

Luterbacher, J., Xoplaki, E., Casty, C., Heinz, W., Pauling, A., Küttel, M, et al 2006. Mediterranean climate variability over the last centuries: a review. En: Lionello, P., Malanotte-Rizzoli, P., Boscolo, R. (eds.).*The mediterranean climate: an overview of the main characteristics and issues,* pp. 27-148. Elsevier, Amsterdam.

Macias, M., Andreu, L., Bosch, O., Camarero, J.J., Gutiérrez, E. 2006. Increasing aridity is enhancing silver fir *Abies alba* (Mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Climatic Change* 79:289-313.

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.

Martínez-Vilalta, J., López, BC., Adell, N., Badiella, L., Ninyerola, M. 2008. Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. *Global Change Biology* 14:2868-2881.

McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D, Cobb, N,, Kolb, T., et al 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178:719-739.

McDowell, N., Allen, C.D., Marshall, L. 2010. Growth, carbon isotope discrimination, and climate-induced mortality across a Pinus ponderosa elevation transect. *Global Change Biology* 16:399-415.

Mehlman, P. 1989. Comparative density, demography, and ranging behavior of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) in marginal and prime conifer habitats. *International Journal of Primatology* 10:269-292.

Mhirit, O. 1994. Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti). Présentation générale et état des connaissances à travers le reseau Silva Mediterranea 'Le Cèdre'. Le cèdre de l'Atlas. Actes du séminaire international sur le cèdre de l'Atlas. *Annales de la Recherche Forestière au Maroc* 27:4-21.

Mokrim, A. 2009. Dépérisement du cèdre de l' Atlas: Ambiance climatique et bilan de la croissance radiale. *Annales de la Recherche Forestière au Maroc* 41:48-68.

Ogle, K., Whitham, T.G., Cobb, N.S. 2000. Tree-ring variation in pinyon predicts likelihood of death following severe drought. *Ecology* 81:3237-3243.

Pautasso, M., Dehnen-Schmutz, K., Holdenrieder, O., Pietravalle, S., Salama, N., Jeger, M.J., et al. 2010. Plant health and global change - some implications for landscape management. *Biological Reviews* 85:729-755.

Pedersen, B.S. 1998. Modeling tree mortality in response to short and long-term environmental stresses. *Ecological Modelling* 105:347-351.,

Peñuelas, J., Boada, M 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9:131-140.

Peñuelas, J,. Lloret, F, Montoya, R 2001. Severe drought effects on mediterranean woody flora in Spain. *Forest Science* 47:214-218.

Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J., Collins, S.L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at varioius hierarchical levels. *Oikos* 54:129-136.

Qiao, C-Y., Ran, J-H., Li, Y., Wang, X. 2007. Phylogeny and Biogeography of Cedrus (Pinaceae) Inferred from Sequences of Seven Paternal Chloroplast and Maternal Mitochondrial DNA Regions. *Annals of Botany* 100:573-580.

Rice, K.J., Matzner, S.L., Byer, W., Brown, J.R. 2004. Patterns of tree dieback in Queensland, Australia: the importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. *Oecologia* 139:190-198.

Sánchez-Salguero, R., Navarro-Cerrillo, R.M., Camarero, J.J., Fernández-Cancio, A. 2012. Selective drought-induced decline of pine species in southeastern Spain. Climatic Change 113:767-785

Sarris, D., Christodoulakis, D., Körner, C. 2007. Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. *Global Change Biology* 13:1-14.

Sarris, D., Christodoulakis, D., Körner, C. 2010. Impact of recent climatic change on growth of low elevation eastern Mediterranean forest trees. *Climatic Change,* DOI10.1007/s10584-010-9901-y.

Selik, M., Eckstein, D., Wrobel, S. 1990. Dendrochronological investigations on cedar of Lebenon, *Cedrus libani*. En: *Proc. International Cedar Symposium 22-27 Oct. 1990,* Antalya, Turkey, pp. 990-992.

Suarez, M.L., Ghermandi, L., Kitzberger, T. 2004. Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in Nothofagus– site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology* 92:954-966.

Till, C. 1987. The summary response function of Cedrus atlantica (Endl.) Carriere in Morocco. *Tree-Ring Bull* 47:23-36.

Till, C., Guiot, J. 1999. Reconstruction of precipitation in Morocco since 1100 AD based on Cedrus atlantica tree-ring widths. *Quaternary Research* 33:337-351.

Touchan, R., Xoplaki, E., Funkhouser, G., Luterbacher, J., Hughes, M.K., Erkan, N., et al. 2005. Reconstructions of spring/summer precipitation for the Eastern Mediterranean from tree-ring widths and its connection to large-scale atmospheric circulation. *Climate Dynamics* 25:75-98.

van Mantgem, P.J., Stephenson, N.L., Byrne, J.C., et al 2009. Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. *Science* 323:521-524.

Waring, R.H. 1987. Characteristics of Trees Predisposed to Die. *BioScience* 37:569-574.

Waring, R.H., Landsberg, J.J., Williams, M. 1998. Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production? *Tree Physiology* 18:129-134.

Williamson, G.B., Laurance, W.F., Oliveira, A.A., Delamonica, P., Gascon, C., Lovejoy, T.E., Pohl, L. 2000. Amazonia tree mortality during the 1997 El Niño drought. *Conservation Biology* 14:1538-1542.

Wunder, J., Reineking, B., Bigler, C.J., Bugmann, H. 2008. Predicting tree mortality from growth data: how virtual ecologists can help real ecologists. *Journal of Ecology* 96:174-187.

Zuur, A.F., Ieno, EN., Smith, G.M. 2007. Common trends and sudden changes. En: Zuur, A.F., Ieno, EN., Smith, G.M. (eds.). *Analysing Ecological Data,* pp. 289-315. Springer, NY. USA.