

El decaimiento del abeto (*Abies alba* Mill.) en el Pirineo aragonés: ¿qué información tenemos hasta la fecha?

Eustaquio Gil Pelegrín¹,
José Antonio Sesé Franco²,
Jesús Julio Camarero Martínez³

¹ Doctor en Ciencias Biológicas Profesor de Investigación,
Estación Experimental Aula Dei (CSIC)

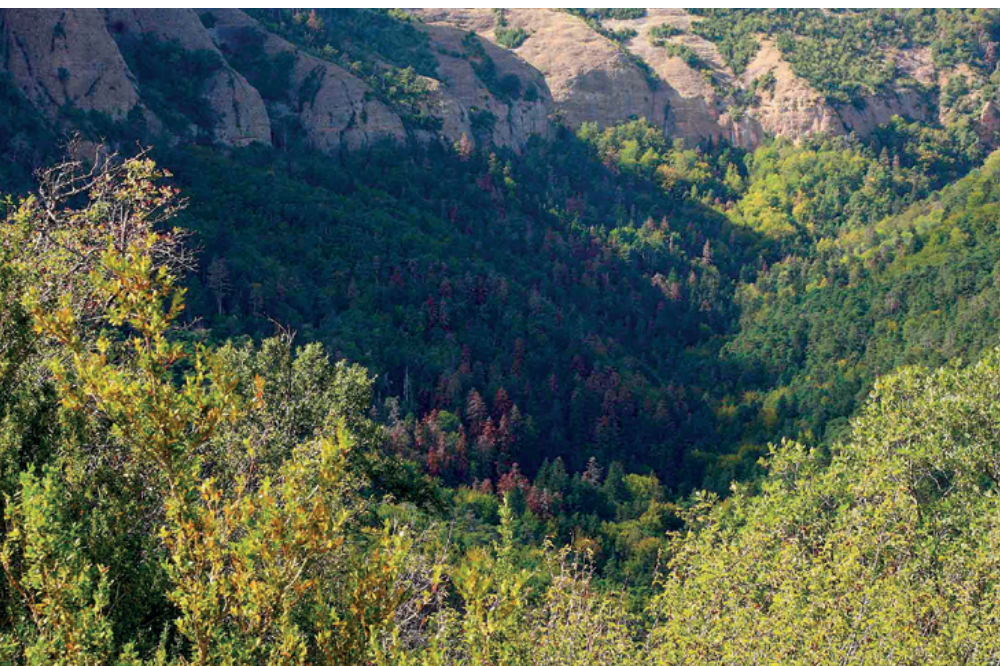
² Agente para la Protección de la Naturaleza
del Gobierno de Aragón (AMA, 1 Jacetania)

³ Doctor en Ciencias Biológicas Profesor de Investigación,
Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC)

INTRODUCCIÓN

Los fenómenos de decaimiento forestal son cada vez más frecuentes, poniendo en riesgo la supervivencia del arbolado en distintas partes del Globo. Aunque ya en los siglos XVIII y XIX se citaron episodios de esta naturaleza, empezaron a preocupar especialmente a partir de la década de 1980, cuando parecieron dispararse de un modo

inexplicable en el hemisferio norte. En el caso del abeto (*Abies alba* Mill.) no parece existir un mecanismo sencillo y general que explique este proceso, ya evidenciado por Cheret (1984). El abeto es una conífera orófila principalmente del centro de Europa, con presencia en la región mediterránea en el sur del continente. En el Alto Aragón vive fundamentalmente en las umbrías de los valles septentrionales, así como en los fondos de barrancos entre (850) 1000 y 1800 (2020) m de altitud, en los pisos montano inferior y superior). En ocasiones alcanza el piso subalpino, sobre todo en la mitad oriental del territorio pirenaico, donde cohabita con el pino negro (*Pinus uncinata* Ramond ex DC.). Su situación en el Pirineo, occidental (oeste de Aragón, Navarra), es crítica en muchas de sus masas, por lo que urge estudiar los posibles factores involucrados (FOTOS 1 a 4). Para ello, en primer lugar, se debe analizar la información disponible hasta la fecha, procedente de diferentes partes de su área de distribución. El objetivo principal de este artículo es ofrecer una visión global del decaimiento del abeto, analizar-



Una población en el extremo de la especie, San Juan de la Peña (Huesca), muestra señales de clara regresión.

do las distintas interpretaciones propuestas y los factores potencialmente involucrados.

¿ES EL CAMBIO CLIMÁTICO LA CAUSA DEL DECAIMIENTO DEL ABETO EN EL PIRINEO?

Las evidencias de un cambio global en el clima son cada vez más abrumadoras, siendo preciso evaluar sus posibles repercusiones en el decaimiento del abeto. Sancho-Knapik et al. (2014) estudiaron diez poblaciones de esta conífera en el Pirineo aragonés, para determinar la influencia de factores climáticos en su decaimiento, en especial el déficit hídrico acumulado en verano. A partir del cálculo de diferentes estimadores de la aridez anual y estival, estos autores encontraron que las poblaciones más deterioradas se situaban en el occidente de la distribución de la especie en Aragón, que presentaban evidencias de un mayor déficit hídrico estival. Las poblaciones orientales (p. ej. Benasque, Huesca), con un estado de salud y vigor excelente, se asentaban en zonas con un clima muy parecido al de otras poblaciones de la especie en Centro Europa, sin periodo de aridez y con una precipitación máxima durante el verano. También reportaron un incremento de la aridez en todo el territorio estudiado desde la década de 1940, aunque con máximos en la de 1980, siendo especialmente notable en las partes más afectadas del occidente pirenaico. De hecho, en una de las localidades estudiadas (Paco Ezpela, Ansó, Huesca), se registraron episodios de sequía de más de un mes, lo que aproxima el clima en esta zona al de los territorios ocupados por frondosas marcescentes del género *Quercus*.

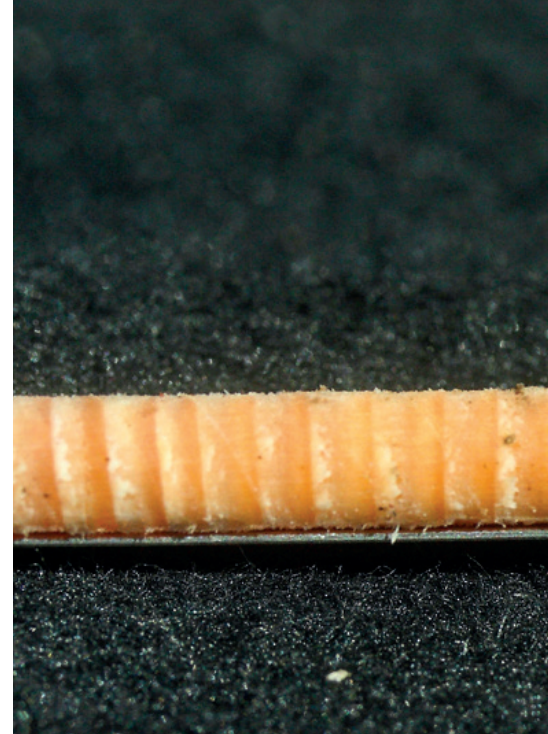
La mayoría de los estudios que relacionan el clima con el decaimiento del abeto se centran en evaluar la respuesta de su crecimiento radial ante diferentes variables climáticas mediante técnicas dendrocronológicas. En el Pirineo aragonés, uno de los primeros estudios es el de Camarero et al. (2002), que presenta datos preliminares del seguimiento dendrocronológico de siete abetales, analizando la relación clima-crecimiento hasta el año 2000. El estudio de



Ejemplo de la situación del abeto en el Pirineo aragonés: valle de la Garcipollera, Huesca.

las series climáticas evidenció una precipitación excepcionalmente baja en 1985-1986, la menor del periodo 1910-1999. Se detectó una influencia positiva de la precipitación durante el comienzo del periodo vegetativo (junio-julio) en el crecimiento radial, así como una influencia negativa de las

temperaturas de febrero y del otoño (septiembre) previos al año de crecimiento. Posteriormente, Camarero et al. (2011) ampliaron notablemente el muestreo en el Pirineo aragonés, analizando 32 sitios distribuidos en 5600 km². Los autores concluyeron que el declive del abeto en el Pirineo ara-



Bosque de "los Abetazos", Villanúa (Huesca). Una de las mejores masas del Pirineo aragonés, pero con señales de decaimiento desde 2020

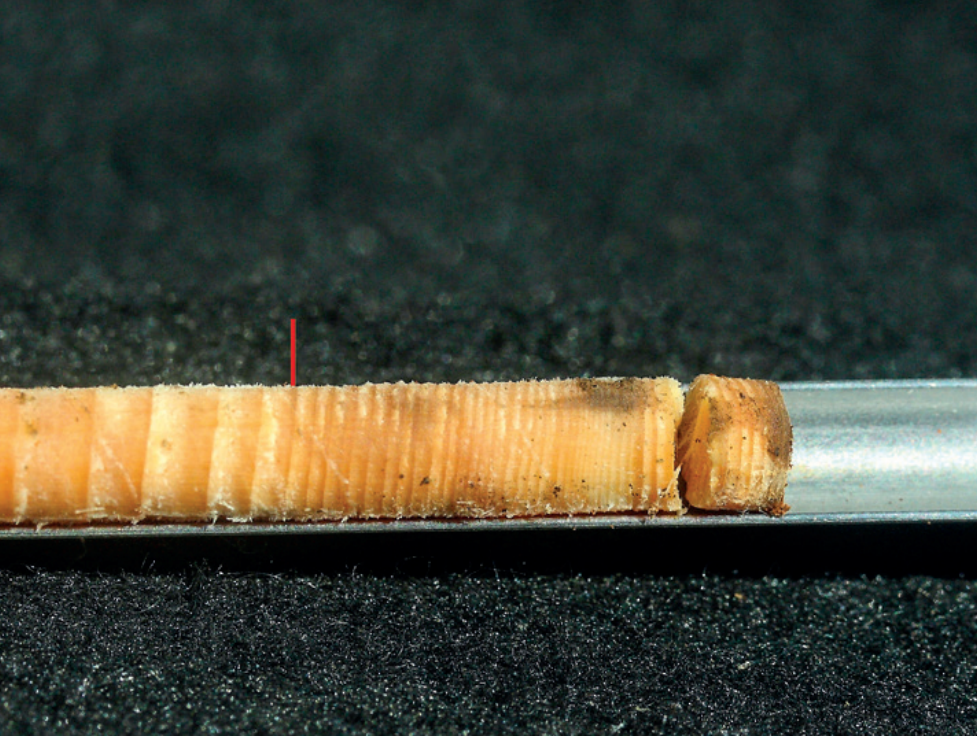
gonés era más severo y generalizado en los bosques mixtos occidentales situados a una baja altitud, sujetos a mayores déficits hídricos y elevada demanda atmosférica, que en las localidades orientales, en especial en cuanto a la cantidad de precipitación caída a finales del verano. La máxima reducción de crecimiento del abeto ocurrió en 1986, precedida por el mayor déficit acumulado de agua a finales del periodo vegetativo en el Pirineo aragonés durante la segunda mitad del siglo XX, que parece asociado al aumento de las temperaturas en ese mismo periodo. El déficit hídrico a finales del verano, agravado por el progresivo incremento de las temperaturas y la sequía atmosférica, parecían ser las variables climáticas clave que influían en el declive del abeto, al ocasionar una baja reserva de agua al final de la temporada de crecimiento. De hecho, la progresiva ocupación de las masas orientales de hábitats más frescos, en el piso subalpino, parece ser una manera de escapar hacia arriba y huir de la creciente termicidad del piso montaño (Hernández et al., 2019), siempre y cuando las bajas temperaturas no afecten negativamente al periodo vegetativo. La asociación entre episodios de sequía y el declive del abeto se ha observado en diferentes territorios europeos, pero las masas del Pirineo aragonés parecen tener una menor capacidad de recuperación que otras centro europeas desarrolla-

das en situaciones ecológicamente más favorables (Gazol et al., 2023). Parece clara la importancia para el crecimiento de un periodo vegetativo prolongado (Aussenac, 2002), sin limitaciones por bajas temperaturas o por baja disponibilidad de agua. Un bajo crecimiento sostenido en el tiempo es una señal que avisa del posible decaimiento de los árboles en un futuro próximo. Camarero et al. (2015) comprobaron que los abetos en decaimiento mostraban un menor crecimiento secundario que los no afectados entre una y tres décadas antes de visualizarse los síntomas de forma evidente. Es conveniente dilucidar si el descenso progresivo del área conductora acaba generando ejemplares con serios problemas hidráulicos, con leños de baja capacidad para abastecer adecuadamente a la copa en los momentos de mayor demanda hídrica durante el verano.

No todos los estudios concluyen de modo evidente con esa relación entre clima, decaimiento y crecimiento de los árboles. Cailleret et al. (2013), tras estudiar los procesos de declive de la especie en tres poblaciones de la Provenza (sur de Francia), y a pesar de considerar que la sequía podría ser la causa del decaimiento en algunos individuos, destacaron la dificultad para establecer relaciones generales clima-crecimiento de un modo global en todos los casos estudiados.

EL PAPEL DE LOS ORGANISMOS PATÓGENOS

En los procesos de muerte masiva de arbolado forestal es habitual buscar agentes bióticos responsables. Martín y Cobos (1986) describieron un ataque de escolítidos del género *Pityokteines* en abetales de Ansó con graves síntomas de decaimiento. Oliva y Colinas (2007) también citan ataques de estos escolítidos en un estudio sobre la incidencia de agentes bióticos perjudiciales para el abeto en distintas masas pirenaicas. Estos autores también analizaron la incidencia del muérdago (*Viscum album* L.) y de hongos patógenos de raíz, en concreto *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. y especies del género *Armillaria*, con diferente influencia sobre la mortalidad del arbolado; aunque estos hongos parecían estar ampliamente distribuidos, no lo estaban en la medida que había sido reportada en otros abetales en decaimiento europeos, especialmente italianos. Puddu et al. (2003), estudiaron ocho rodales de abeto ubicados en cuatro regiones del sur de Italia, concluyendo que los que tenían síntomas de "muerte grupal" se asociaban con la presencia de *H. annosum*, con numerosos carpóforos en los árboles muertos en pie o con la copa parcialmente seca, y por ello se identificó como la principal causa de la mortalidad. Una conclusión interesante de este estudio fue que la afección era mayor en rodales repoblados a principios del siglo XX sobre antiguos



El descenso en el crecimiento a partir de la década de 1989 se evidencia en esta fotografía de un "core" extraído a un abeto en San Juan de la Peña (Huesca).

pastizales y a baja altitud. Otra interesante conclusión es que las condiciones climáticas en los Apeninos del sur, con elevada influencia mediterránea, podrían estar también detrás del aumento de los ataques del hongo patógeno, siendo la afección menor en

las zonas con mayor disponibilidad hídrica. Müller et al. (2014) concluyeron que el aumento de la temperatura asociada al cambio climático podría justificar en parte el aumento de los ataques de distintas especies del género *Heterobasidion* sobre las coní-

feras europeas, incluyendo el abeto. La relación de estos hongos con la mortalidad del pinsapo (*Abies pinsapo* Boiss.) en el sur de España está documentada (Sánchez et al., 2007). Por tanto, estos hongos patógenos deben ser considerados un factor asociado al decaimiento del abeto, siendo preciso desarrollar estudios epidemiológicos en las zonas afectadas.

DIVERSIDAD GENÉTICA DEL ABETO EN EL PIRINEO

Una baja diversidad genética en las masas forestales puede inducir a una menor capacidad de respuesta ante cambios ambientales, tanto abióticos como bióticos. Las masas de abeto pirenaicas tienen un origen común, y diferente de las del resto del continente europeo. Vicario et al. (1995) proponen que las poblaciones del Pirineos proceden de un refugio glacial pirenaico aislado, mientras que las de los Alpes franceses probablemente se expandieron desde refugios italianos, a partir de los que recuparon montañas más



La situación desde dentro del bosque: abundante madera muerta se acumula por el decaimiento de los ejemplares de *Abies alba*. Selva de Villanúa (Huesca).



EAtaque del hongo Heterobasidion annosum sobre un abeto en San Juan de la Peña. Señales de "llamaradas", típicas de la progresión del hongo en la madera. En la fotografía de menor tamaño, ejemplo de un carpóforo del hongo.

septentrionales en torno al 5000-7500 AC. Konnerth y Bergman (1995) llegan a una conclusión similar en lo relativo a las diferencias entre los abetos del Pirineo y del resto de Europa a partir de un estudio basado en la comparación de isoenzimas. Las poblaciones de los Pirineos españoles pueden considerarse la "retaguardia" de la especie (Hampe y Petit, 2005).

Sancho et al. (2014) analizaron la genética poblacional de diez poblaciones de abeto del Pirineo de Huesca, desde Ansó a Benasque, empleando seis microsatélites nucleares; como contraste se usaron dos abetales centroeuropeos, Tuttlingen (Alemania) y Plöckenstein (frontera entre Austria y la República Checa). El estudio permitió confirmar que las poblaciones españolas tienen una diversidad genética extremadamente baja en comparación con las alemanas, lo que se asociaría con el prolongado aislamiento en su refugio pirenaico. Por lo contrario, las poblaciones españolas de abeto muestran una alta diferenciación genética, entre ellas, si consideramos la escasa distancia que las separa. Esto podría deberse al aislamiento prolongado, la fragmentación y el flujo génico reducido entre

Abeto apeado mostrando más de 400 matas de muérdago en la copa



las poblaciones de abeto. Esta diferenciación genética entre las poblaciones estudiadas en los Pirineos españoles se establece principalmente siguiendo el gradiente este-oeste. Las poblaciones más orientales (Collubert y Benasque) muestran una mayor diversidad genética, mientras que las occidentales (Paco Ezpela, San Juan de la Peña y Oroel) presentaron los valores más bajos.

ASPECTOS ECOLÓGICOS Y FISIOLÓGICOS

Aunque algunas masas de abeto se están viendo afectadas en Europa por unas condiciones climáticas de creciente aridez, también existen otras que destacan por su crecimiento y vigor, a pesar de localizarse en zonas más secas que las habituales para la especie. Un ejemplo es la masa que se desarrolla en la Sierra de Guara (Huesca), con condiciones climáticas sub-mediterráneas y que, hasta la fecha, no presenta ninguna señal de deterioro (observación personal).

Walder et al. (2021) analizan un abetal localizado en Varramista (Toscana, Italia), a una altitud entre 20 y 60 m, en la parte baja de tres valles que se extienden en dirección norte-sur, y que es fruto de antiguas repoblaciones sobre masas previas de *Quercus cerris*, conviviendo actualmente con taxones mediterráneos como *Quercus ilex*. El estudio dendroecológico de estos autores apoya la idea de que el abeto puede ocupar áreas claramente mediterráneas siempre y cuando la precipitación anual iguale o supere los 850 mm, y la sequía estival no se prolongue por encima de los tres meses a lo largo del año, de manera que la especie pueda superar la sequía estival. También la llegada de vientos locales favorables, y una alta capacidad de retención de agua en el suelo permitirían a los abetos superar la aridez estival.

Los casos de Guara y de Varramista obligan a abrir la mente sobre la autoecología del abeto. Alba et al. (2009) ofrecen una interpretación histórica de la dinámica de los bosques de abeto a lo largo del Holoceno. Según su estudio, los abetales españoles ocupan en la actualidad alrededor del 30 % de su potencial geográfico, y serían vestigios



El muérdago es un problema grave a considerar en el decaimiento del abeto, probablemente por su efecto debilitador del abeto y potenciador de un consumo excesivo de agua. En la fotografía, copa de un abeto totalmente ocupada por una mata de muérdago de unos 40 años de edad.

de una distribución con un máximo en el Holoceno medio, cuando las montañas actualmente mediterráneas podrían haber albergado esta especie. El efecto de la degradación por actividades ligadas a la acción humana, y no tanto la evolución del clima, estaría en gran medida detrás de esta contracción actual del área de distribución hacia la cordillera pirenaica.

Tinner et al. (2013) presentaron registros paleoecológicos de la evolución del abeto en la península itálica, que también sugieren una amplitud geográ-

fica mucho más amplia para la especie hace 6000 años, antes del impacto humano sobre la vegetación. Según este artículo, *A. alba* formaba entonces bosques bajo condiciones que excedían el límite superior de temperatura moderna de la especie en aproximadamente 5–7 °C de media en julio. La precipitación anual durante ese período sería comparable a la actual (>700–800 mm), aunque con veranos más secos e inviernos más húmedos. En definitiva, y siempre según Tinner et al. (2003), el abeto ocupaba bosques meso-medi-

terráneos y sub-mediterráneos, donde coexistía con taxones termófilos como *Quercus ilex* o diferentes especies del género *Phillyrea*. En el trabajo citado se concluye que la presión antrópica promovió una fuerte deforestación en los últimos milenios y ésta ha sido la razón de la pérdida de poblaciones de abeto en esos puntos, donde hace 6000 años estaban presentes.

Henne et al. (2013) aportan resultados similares, con evidencias palinológicas de la presencia de abeto a baja altitud en el pasado junto a *Q. ilex*, incluso en hábitats próximos a la costa mediterránea. Atribuyen también la desaparición de esas masas a perturbaciones asociadas a la actividad humana.

Considerando la reducida diversidad genética de los abetales pirenaicos, a consecuencia de su condición de refugio geográfico, cabe preguntarse si existe variabilidad entre ellas como reacción al incremento de la aridez. Matías et al (2016) encontraron diferencias de respuesta a regímenes elevados de temperatura y/o restricción hídrica entre abetos procedentes del Pirineo español occidental y oriental, con una mayor sensibilidad de las primeras.

Mihai et al. (2021) analizaron 60 poblaciones de Europa y cinco sitios experimentales de Rumanía, evaluando la respuesta a la sequía y las relaciones entre clima y crecimiento durante el periodo 1997–2018. Encontraron

diferencias considerables en el crecimiento radial y las características de la madera entre las diferentes procedencias, destacando por su resistencia, capacidad de recuperación y resiliencia las situadas en Bulgaria, Italia, Rumanía y la República Checa.

Oggioni et al (2024) analizaron la influencia de la sequía en el crecimiento, en abetos del Parque Nacional de los Apeninos Tosco-Emilianos (Italia), donde existen individuos autóctonos en las poblaciones septentrionales, y repoblaciones con abetos procedentes de los Alpes Occidentales y de los Apeninos del Sur. Estos últimos demostraron mayor resistencia y resiliencia frente a la sequía que los abetos autóctonos y los procedentes de los Alpes, por lo que los autores propusieron considerar esa población como material vegetal para emplear en áreas afectadas por el calentamiento climático en un futuro.

Guehl y Aussenac (1987) y Gricherd et al (1994) analizaron poblaciones de abeto de procedencias xéricas (en los límites ecológicos de la especie en Francia) y de zonas más frescas y húmedas, detectando que la tolerancia estomática a la sequedad atmosférica era superior en los ejemplares de sitios con veranos de tendencia mediterránea. Peguero-Pina et al. (2011) no encontraron diferencias en la tolerancia a la embolia del xilema asociada a una excesiva tensión

hídrica cuando compararon diferentes abetales de zonas con clima contrastado del norte de Aragón, ni cuando se compararon con los valores registrados en *A. pinsapo*. Por lo tanto, se requiere de una mejor exploración de la variabilidad en la respuesta funcional del abeto y de su posible vínculo con su genética o con su capacidad para responder fenotípicamente a condiciones de mayor aridez.

LA INFORMACIÓN ECOFISIOLÓGICA DISPONIBLE SOBRE EL ABETO

A pesar de la importancia del abeto en las montañas europeas, y aunque existen algunos estudios, como los citados anteriormente, la información fisiológica sobre esta especie es mucho menos abundante que la referida para otras especies forestales como el pino albar, el haya o el roble. Aunque se puedan extraer interesantes conclusiones de los estudios de crecimiento en relación con el clima o de la evolución histórica de las poblaciones, hay lagunas sobre los mecanismos ecofisiológicos que están detrás de la diferente sensibilidad de las poblaciones o de sus ejemplares ante condiciones ambientales distintas.

Guehl y Aussenac (1987) plantearon que la sensibilidad de los estomas del abeto a la humedad atmosférica podría estar en la base de su decaí-

La masa de abeto en la Sierra de Guara es una extraña excepción dentro de la especie en el Pirineo. Con un clima submediterráneo, los ejemplares presentan un excelente aspecto, con muy buenos crecimientos.

miento en Europa. Peguero-Pina et al. (2007) detectaron una gran reducción en los valores de conductancia de los estomas en un abetal con decaimiento severo y con una atmósfera seca, lo que afectaba negativamente al funcionamiento del fotosistema II. Estos autores plantearon que el cierre estomático asociado a la sequedad atmosférica conllevaría un descenso de la asimilación de carbono, lo que justificaría los menores crecimientos en las poblaciones en declive. Una respuesta para ahorrar de agua, que evitaría “la muerte por sed”, podría provocar una baja capacidad de asimilar carbono, induciendo un decaimiento o muerte “por hambre”.

Analizando la resistencia a la se-

quía en base a la tolerancia del xilema a tensiones hídricas excesivas, el abeto es un árbol relativamente resistente, por encima de *Pinus sylvestris* (Cochard, 1992) o *Fagus sylvatica* (Wortemann et al., 2011), con los que convive. Los resultados obtenidos hasta la fecha con aproximaciones como las relaciones clima-crecimiento, sirven de base para detectar poblaciones resistentes, pero sería conveniente ampliar esta información, abundando en aspectos como la respuesta estomática a la sequía atmosférica y a las olas de calor, la tolerancia a la embolia por estrés hídrico u otros que puedan dar pistas sobre los mecanismos de respuesta de la especie a diferentes condiciones ambientales.

CONCLUSIONES

El decaimiento del abeto en distintas partes de su área de distribución es un fenómeno que se remonta a finales del siglo anterior, aunque carece de una explicación única. Es probable que una complejidad de factores y su relación esté en la base del decaimiento forestal, por lo que aspectos como la edad de la masa, su historia, su estructura genética, la susceptibilidad a patógenos o episodios climáticos extremos adversos (sequías, olas de calor), son eslabones de una cadena y predisponen o contribuyen a la posible muerte del arbolado. Esta revisión pretende ofrecer una visión del actual estado de conocimiento de este fenómeno.

REFERENCIAS

- Alba A, López B, Benito Pardos B et al. 2009. Historia paleoecológica y modelo de idoneidad de *Abies alba* Mill. en la cordillera pirenaica. *Pirineos* 164: 93-116.
- Aussenac G. 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Ann. For. Sci.* 59(8): 823-832.
- Cailleret M, Nourtier M, Amm A et al. 2013. Drought induced decline and mortality of silver fir differ among three sites in Southern France. *Ann. For. Sci.* 71(6): 643-657.
- Camarero JJ, Padró A, Martín E et al. 2002. Aproximación dendroecológica al decaimiento del abeto (*Abies alba* Mill.) en el Pirineo Aragonés. *Montes* 70: 26-33.
- Camarero JJ, Bigler C, Linares JC et al. 2011. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *For. Ecol. Manag.* 262: 759-769
- Camarero JJ, Gazol A, Sangüesa G et al. 2015. To die or not to die: early warnings of tree dieback in response to a severe drought. *J. Ecol.* 103: 44-57.
- Cheret V. 1984. Premières hypothèses sur le dépérissement du sapin des Pyrénées centrales (Luchonnais). *Acta Biol. Montana* 4: 157-165.
- Cochard H. 1992. Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiol.* 11(1): 73-83.
- Gazol A, González E, Colangelo M et al. 2023. Pyrenean silver fir forests retain legacies of past disturbances and climate change in their growth, structure and composition. *Forests* 14: 713.
- Guehl JM, Aussenac G. 1987. Photosynthesis decrease and stomatal control of gas exchange in *Abies alba* Mill. in response to vapor pressure difference. *Plant Physiol.* 83(2): 316-322
- Guicherd P. 1994. Water relations of European silver fir (*Abies alba* Mill) in 2 natural stands in the French Alps subject to contrasting climatic conditions. *Ann. For. Sci.* 51(6): 599-611.
- Hampe A, Petit RJ. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecol. Lett.* 8: 461-467.
- Henne PD, Elkin C, Franke J et al. 2015. Reviving extinct Mediterranean forest communities may improve ecosystem potential in a warmer future. *Front. Ecol. Environ.* 13(7): 356-362.
- Hernández L, Camarero JJ, Gil-Pelegrín E et al. 2019. Biotic factors and increasing aridity shape the altitudinal shifts of marginal Pyrenean silver fir populations in Europe. *For. Ecol. Manag.* 432: 558-567.
- Konnert M, Bergman F. 1995. The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, *Pinaceae*) in relation to its migration history. *Plant Syst. Evol.* 196: 19-30.
- Matías L, Gonzalez P, Quero JL et al. 2016. Role of geographical provenance in the response of silver fir seedlings to experimental warming and drought. *Tree Physiol.* 35(10): 1236-1246.
- Martín E, Cobos JM. 1986. Graves ataques de perforadores en los abetares de Ansó (Huesca). *Bol. Sanidad Veg. Plagas* 12: 297-298.
- Mihai G, Alexandru AM, Stoica E et al. 2021. Intraspecific growth response to drought of *Abies alba* in the Southeastern Carpathians. *Forests* 12(4): 387
- Müller M, Sievänen R, Beuker E et al. 2014. Predicting the activity of *Heterobasidion parviporum* on Norway spruce in warming climate from its respiration rate at different temperatures. *For. Pathol.* 44 (4): 325-336
- Oggioni SD, Rossi LMW, Avanzi C et al. 2024. Drought responses of Italian silver fir provenances in a climate change perspective. *Dendrochronologia* 85: 126184.
- Oliva J, Colinas C. 2007. Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: role of management, historic dynamics and pathogens. *For. Ecol. Manag.* 252(1-3): 84-97.
- Peguero JJ, Camarero JJ, Abadía A et al. 2007. Physiological performance of silver-fir (*Abies alba* Mill.) populations under contrasting climates near the south-western distribution limit of the species. *Flora* 202: 226-236.
- Peguero JJ, Sancho D, Cochard H et al. 2011. Hydraulic traits are associated with the distribution range of two closely related Mediterranean firs, *Abies alba* Mill. and *Abies pinsapo* Boiss., *Tree Physiol.* 31(10): 1067-1075.
- Puddu A, Luisi N, Capretti P et al. 2003. Environmental factors related to damage by *Heterobasidion abietinum* in *Abies alba* forests in Southern Italy. *For. Ecol. Manag.* 180: 37-44.
- Sánchez ME, Luchi N, Sánchez JE et al. 2007. La podredumbre radical del pinsapo I: identificación específica del agente causal. *Bol. Sanidad Veg. Plagas* 33: 529-537.
- Sancho D, Peguero JJ, Cremer E et al. 2014. Genetic and environmental characterization of *Abies alba* mill. populations at its western rear edge. *Pirineos* 169: e007.
- Tinner W, Colombaroli D, Heiri O et al. 2013. The past ecology of *Abies alba* provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. *Ecol. Monogr.* 83: 419-439.
- Vicario F, Vendramin GG, Rossi P et al. 1995. Allozyme, chloroplast DNA and RAPD markers for determining genetic relationships between *Abies alba* and the relict population of *Abies nebrodensis*. *Theor. Appl. Genet.* 90: 1012-1018.
- Walder D, Krebs P, Bugmann H et al. 2021. Silver fir (*Abies alba* Mill.) is able to thrive and prosper under meso-Mediterranean conditions. *For. Ecol. Manag.* 498: 119537.
- Wortemann R, Herbetts S, Barigah TS et al. 2011. Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiol.* 31(11): 1175-1182.