



8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a
los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**



8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales

Cataluña | Catalunya - 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022

ISBN 978-84-941695-6-4

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Organiza



Estudio del efecto de la mezcla de especies sobre el uso del agua y el estrés por sequía en el bosque Mediterráneo mediante la modelización basada en procesos

DE CÁCERES, M.¹, MENCUCCINI, M.^{1,2}, MARTIN-STPAUL, N.³, LIMOUSIN, J-M.⁴, COLL, L.^{5,6}, POYATOS, R.^{1,7}, CABON, A.⁸, GRANDA, V.¹, FORNER, A.⁹, VALLADARES, F.^{9,10}, y MARTÍNEZ-VILALTA, J. ^{1,7}

¹ CREAF, E08193 Bellaterra (Cerdanyola del Vallès).

² ICREA, Pg. Lluís Companys 23, 08010 Barcelona.

³ URFM, INRA, 84000, Avignon, France.

⁴ CEFÉ, Univ Montpellier, CNRS, Univ Paul Valéry Montpellier 3, EPHE, IRD, F- 34293 Montpellier, France.

⁵ Department of Agriculture and Forest Engineering (EAGROF), University of Lleida, Lleida 25198

⁶ Joint Research Unit CTFC – AGROTECNIO, Ctra. de St. Llorenç de Morunys, km 2, 25280, Solsona.

⁷ Universitat Autònoma de Barcelona, E08193 Bellaterra (Cerdanyola del Vallès).

⁸ University of Utah, School of Biological Sciences, US.

⁹ LINC-Global, Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN, CSIC), Serrano 115 dpto, E-28006 Madrid.

¹⁰ Departamento de Biología y Geología, Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n, E-28933 Móstoles.

Resumen

Entender como el uso del agua y el estrés por sequía cambian en relación a la variabilidad composicional, estructural y ambiental de los bosques mixtos es clave para entender su funcionamiento y dinámica. Las evidencias empíricas en este aspecto indican una enorme variedad de respuestas a la mezcla de especies, pero la replicación de medidas es costosa. Una aproximación complementaria consiste en emplear experimentos *in silico* mediante modelos de procesos basados en rasgos funcionales, que tienen la ventaja de permitir la interpretación de los efectos de la mezcla de especies en función de las diferencias entre rasgos. En este estudio empleamos un modelo de procesos y parcelas del Inventario Forestal Español en Cataluña para estudiar los efectos de la mezcla entre la encina (*Quercus ilex* L.) y distintas especies del bosque Mediterráneo. Nuestros resultados indican que los efectos de la mezcla sobre el uso del agua y el estrés por sequía varían en función de las diferencias en rasgos funcionales clave, en particular la eficiencia y resistencia hidráulicas, y que los efectos de distintos atributos pueden verse compensados entre ellos, aunque la estructura horizontal y la aridez climática pueden modular los efectos de la mezcla.

Palabras clave

Estrés por sequía, balance hídrico, hidráulica de plantas, modelo de procesos.

1. Introducción

Las plantas terrestres pierden agua cuando sus estomas se abren para adquirir CO₂, por lo que necesitan reponer el agua perdida para evitar la desecación. Aunque la disponibilidad de agua está determinada en gran medida por factores abióticos como el clima y el suelo, la estructura del rodal también juega un papel clave en el uso del agua y las respuestas a la sequía de las plantas, incluida la mortalidad (BRADFORD & BELL, 2017). Las interacciones entre plantas para la adquisición y el uso de recursos hídricos pueden ser positivas en determinadas situaciones (NEUMANN & CARDON, 2012), pero suelen ser competitivas, lo que conduce a un alivio del estrés al excluir competidores (GIUGGIOLA et al., 2018). Las interacciones relacionadas con el agua son particularmente complejas en los bosques mixtos, donde no solo la estructura del rodal sino también la composición de las especies juega un papel relevante (FORRESTER & PRETZSCH, 2015). Comprender cómo el uso del agua y el estrés por sequía de las plantas leñosas cambian en relación con la variabilidad composicional, estructural y ambiental de los bosques mixtos es clave para

comprender su funcionamiento y dinámica, así como para diseñar prácticas de manejo adecuadas (GROSSIORD, 2020).

La enorme variación intra- e inter-específica en el uso del agua y la respuesta a la sequía, junto con la enorme variación espacial y temporal de la disponibilidad de agua, dificultan el estudio de interacciones en bosques mixtos. El uso de agua y las respuestas a la sequía están influenciadas por múltiples rasgos de las raíces (e.g. distribución), tallos (e.g. la eficiencia y resistencia del xilema) y hojas (e.g. intercambio de gases y la fenología). En los bosques mixtos, las diferencias en la cantidad y distribución de raíces finas implican un acceso diferenciado a los compartimentos de agua del suelo y a distintos niveles de estrés por sequía (SCHUME et al., 2004; ZAPATER et al., 2013), mientras que las diferencias en la altura de copa también pueden mediar en las interacciones del agua al generar tasas de transpiración desiguales por unidad de área foliar (MANOLI et al., 2017). Si bien las diferencias de rasgos tienen principalmente un origen filogenético, están moduladas por la aclimatación a las condiciones ambientales locales (LIMOUSIN et al., 2012) incluyendo las interacciones planta-planta (SCHUME et al., 2004).

Las diferencias entre especies en el uso del agua y respuesta a la sequía se estudian a menudo comparando su tasas de crecimiento o transpiración en rodales mixtos (HÖLSCHER et al., 2005; ZAPATER et al., 2013). Sin embargo, esta comparación no aborda adecuadamente el efecto de la mezcla de especies en el funcionamiento a nivel de especie o rodal. Por *efecto de mezcla*, nos referimos a cualquier diferencia en el rendimiento a nivel de rodal o a nivel de especie en la mezcla en comparación con la media del rendimiento correspondiente en rodales puros (FORRESTER & PRETZSCH, 2015). El estudio empírico de los efectos de la mezcla necesita: (i) comparar rodales monoespecíficos y mixtos en la misma localidad; (ii) comparar tratamientos de mezcla alternativos en plantaciones experimentales; o (iii) comparar sitios con diferentes grados de mezcla y condiciones ambientales. Estudios empíricos de este tipo han demostrado que los efectos de la mezcla relacionados con el agua son complejos y dependen en gran medida de la composición de especies, la estructura y las condiciones ambientales de los rodales objetivo (FORRESTER et al., 2016; GROSSIORD, 2020). Se ha encontrado que la mezcla de especies aumenta la transpiración a nivel de rodal en plantaciones, principalmente como resultado de diámetros y áreas de albura mayores (KUNERT et al., 2012), pero estudios en bosques naturales y en plantaciones experimentales indican que el aumento de las tasas de transpiración a nivel de rodal es causada principalmente por efectos de la identidad de especies (GEBAUER et al., 2012; LÜBBE et al., 2016). Se ha demostrado que la heterogeneidad horizontal en la humedad del suelo es mayor en los rodales mixtos; y que el efecto de la mezcla sobre el patrón temporal de agotamiento y recarga del agua del suelo no es aditivo con respecto al de los rodales monoespecíficos (SCHUME et al., 2004). Claramente, la sensibilidad a la sequía puede verse afectada por la mezcla de diferentes formas, dependiendo de la identidad de los competidores (GROSSIORD et al., 2015; JONARD et al., 2011). En particular, las especies con un alto uso de agua pueden aumentar el estrés por sequía de las especies coexistentes durante los años secos (GEBAUER et al., 2012; GROSSIORD et al., 2013), contrariamente a la creencia de que la mezcla es beneficiosa para resistir el estrés por sequía (FORRESTER et al., 2016).

Dados los costes de replicación de estudios observacionales y experimentales, la evidencia empírica puede complementarse utilizando *modelos de ecosistemas forestales* (MEFs), siempre que representen adecuadamente la interacción entre plantas leñosas para los recursos aéreos y subterráneos (PRETZSCH et al., 2017; RÖTZER et al., 2017; SIMIONI et al., 2016). Por ejemplo, usando simulaciones MEFs GONZÁLEZ DE ANDRÉS et al. (2017) encontraron que las mezclas de haya y pino alivian la fuerte competencia intraespecífica de las hayas por el agua y aumentaron la interceptación de la luz por los pinos. Las evaluaciones basadas en MEFs de las interacciones de las plantas tienen la gran ventaja de permitir la evaluación de experimentos *in silico* completamente equilibrados que incluyen combinaciones de múltiples especies, estructuras de rodales y

condiciones ambientales (FORRESTER et al., 2018; FORRESTER & TANG, 2015). Más importante aún, cuando se parametrizan usando rasgos medibles, los MEF pueden dar cuenta de la variabilidad de rasgos intraespecíficos y pueden usarse para analizar el efecto neto de las compensaciones entre rasgos (CHRISTOFFERSEN et al., 2016).

2. Objetivos

El objetivo del presente trabajo es evaluar la utilidad de los MEFs para comprender los efectos de la mezcla en el uso del agua y el estrés por sequía en base a diferencias funcionales. Específicamente, usamos un nuevo MEF basado en rasgos funcionales para responder: (a) ¿Qué rasgos de las plantas son más relevantes para determinar los efectos de la mezcla sobre el uso del agua y el estrés por sequía? (b) ¿Se puede disminuir o compensar la influencia de un rasgo dado en el resultado de la mezcla de especies por la influencia de otro? (c) ¿En qué medida los efectos de la mezcla a nivel de especies y de rodal están modulados por el contexto ambiental y estructural del bosque?

Como caso de estudio, tomamos los encinares mediterráneos, donde la competencia por el agua del suelo es particularmente severa durante los meses de verano. Evaluamos los efectos de la mezcla de especies sobre la transpiración, la fotosíntesis y el estrés por sequía estival en parcelas del Inventario Forestal Nacional de Cataluña co-dominadas por encina (*Quercus ilex* L.; QI) y distintas especies competidoras, donde el conjunto de parcelas seleccionadas para cada especie competitiva incluye una gama de combinaciones de aridez climática e índice de área foliar del rodal (LA_{stand}). Nuestras expectativas *a priori* son que (i) los efectos de la mezcla impulsados por el agua a nivel de especie tienen un signo opuesto para las dos especies que interactúan; (ii) el resultado de la mezcla sobre el uso del agua y el estrés por sequía a nivel de especie puede explicarse principalmente por las diferencias en los rasgos involucrados en la adquisición de recursos y en los rasgos que determinan la eficiencia y la resistencia hidráulicas; (iii) los efectos de la mezcla sobre la transpiración a nivel del rodal deberían ser generalmente bajos en los encinares mixtos, porque el agua que no utiliza una especie debería ser utilizada por la otra; (iv) si bien las variaciones en la aridez climática o LA_{stand} son muy relevantes para determinar el uso del agua y el estrés por sequía en general, no esperamos que sean clave para los efectos de mezcla, ya que estos se definen con respecto a rodales monoespecíficos en las mismas condiciones.

3. Metodología

3.1 Descripción del modelo

El modelo MEDFATE ha sido diseñado para simular los balances hídricos del suelo y de las plantas en rodales forestales heterogéneos en cuanto a estructura y composición. El presente modelo amplía el modelo de DE CÁCERES et al. (2015) al aumentar el detalle en los procesos que determinan la transpiración de las plantas (hidráulica de las plantas, fotosíntesis, regulación de los estomas, extinción de la radiación y balance energético). La estructura del rodal se representa en términos de altura total, índice de área foliar y proporción de copa de un conjunto de cohortes de plantas leñosas pertenecientes a la misma o distintas especies. El suelo se representa mediante un conjunto de capas verticales y cada cohorte puede tener una distribución de raíces diferente. MEDFATE requiere datos meteorológicos diarios y la mayoría de los procesos hidrológicos se evalúan en pasos diarios. Sin embargo, la extinción de la radiación, las ecuaciones de balance de energía y los flujos de agua mediados por la hidráulica de la planta se evalúan en pasos horarios. Aunque la extinción de la radiación y los balances de energía de las hojas iluminadas por el sol / sombra se estiman dividiendo el dosel en capas, las ecuaciones de balance de energía a nivel del dosel se evalúan asumiendo una sola capa que intercambia energía con la atmósfera y el suelo. La función de *supply* de SPERRY & LOVE (2015) se utiliza para representar la correspondencia entre las tasas de flujo instantáneo en estado estacionario y los potenciales hídricos a través del sistema

suelo-planta-atmósfera, que incluye segmentos de la rizosfera, raíces, tallos y hojas. El modelo permite considerar dos compartimentos de agua simplásticos (en hojas y tallos) y un compartimento apoplástico del tallo. El compartimento apoplástico del tallo está acoplado a los flujos de agua a través de dos funciones *supply* que representan las vías del suelo a la planta y de la planta a la atmósfera, respectivamente (Fig. 1). La fotosíntesis bruta de la cohorte se aproxima utilizando el modelo de hojas en sol/sombra de DE PURY & FARQUHAR (1997). La regulación estomática sigue el modelo de optimalidad de SPERRY et al. (2017), donde se determina una conductancia estomática óptima comparando el riesgo de daño hidráulico con la ganancia fotosintética. Mientras que la conductancia hidráulica de raíces y hojas se recupera completamente cuando las lluvias restauran el agua edáfica, la recuperación de la conductancia del tallo es más lenta, a través de la formación de nuevos conductos xilemáticos en función del potencial hídrico en el compartimento simplástico (CABON et al., 2020). La salida del modelo incluye los componentes del balance hídrico del suelo, así como valores horarios de transpiración (E), fotosíntesis neta (A_n) y estrés por sequía para cada cohorte de plantas, cuantificado por el contenido relativo de agua (RWC) en los compartimentos de la planta y la conductancia relativa de toda la planta ($k_{plant,rel}$). En <https://emf-creaf.github.io/medfatebook/index.html> se puede encontrar una formulación detallada del modelo, que se incluye dentro del paquete 'medfate' R (De Cáceres et al. 2015), disponible en CRAN (<https://cran.r-project.org/package=medfate>).

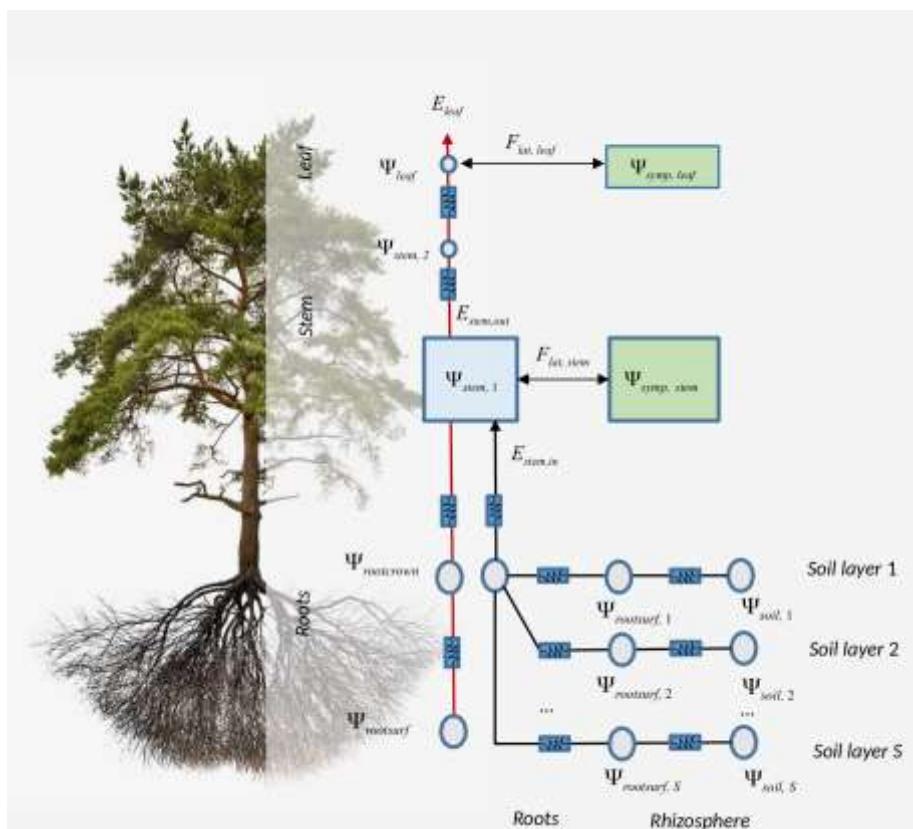


Figura 1. Representación esquemática del submodelo hidráulico en MEDFATE. Las flechas negras representan la vía hidráulica suelo-planta y la flecha roja representa la vía planta-atmósfera.

3.2 Especies objetivo

La encina (*Quercus ilex* L., QI) es una especie arbórea de hoja perenne común en la cuenca del Mediterráneo occidental, donde se encuentra en una amplia gama de condiciones ambientales y estructuras forestales coexistiendo con otras especies: (i) Dado su crecimiento lento y tolerancia a la sombra, QI se encuentra con frecuencia como sotobosque o sub-dosel de bosques dominados por

pinos; (ii) QI coexiste con frecuencia con otras especies de *Quercus* (sub-)mediterráneos; (iii) Los bosques QI a menudo incluyen árboles y arbustos más pequeños, más o menos resistentes a la sequía que QI. Aquí estudiamos las interacciones relacionadas con el agua entre QI y ocho especies representantes de las tres situaciones mencionadas anteriormente: *Pinus halepensis* Mill., *Pinus nigra* ssp. *salzmannii* J.F. Arnold y *Pinus sylvestris* L. para el caso (i); *Quercus pubescens* Mill. y *Quercus faginea* Lam. para el caso (ii); *Arbutus unedo* L., *Phillyrea latifolia* L. y *Buxus sempervirens* L. para el caso (iii). Las ocho especies seleccionadas difieren de QI en varios rasgos relacionados con el uso del agua y respuesta a la sequía. Para una edad similar, los pinos son normalmente más altos y tienen raíces más superficiales. Además, pueden considerarse especies relativamente ahorradoras de agua, porque sus acículas exhiben un control estomático más estricto que QI (BORGHETTI et al., 1998). Entre ellos, *Pinus halepensis* tiene una madera más densa con una conductividad hidráulica específica más baja que *P. nigra* y *P. sylvestris* (MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2004). *Quercus pubescens* y *Q. faginea* son especies de raíces profundas como QI. Ambas especies son de hoja caduca de invierno y tienen una conductividad específica de la madera más alta que QI (TOGNETTI et al., 1998), pero sus hojas son más vulnerables hidráulicamente (CORCUERA et al., 2002). Como QI, *Phillyrea latifolia* y *Arbutus unedo* tienen sistemas de raíces dimórficos y dependen de la absorción de agua profunda durante la sequía de verano (BARBETA et al., 2015). Además, *P. latifolia* exhibe poca regulación estomática y tiene un xilema menos vulnerable que *A. unedo* y QI. Por lo tanto, es capaz de mantener el transporte de agua a potenciales hídricos más negativos durante la sequía de verano (BARBETA et al., 2012). Finalmente, *Buxus sempervirens* es una especie de hoja perenne de crecimiento lento, sombra y tolerante a la sequía que tiene un sistema hidráulico menos eficiente pero también menos vulnerable que QI (RODRÍGUEZ-CALCERRADA et al., 2013). Las ocho especies leñosas fueron seleccionadas debido a la disponibilidad de rasgos funcionales en cinco parcelas forestales experimentales co-dominadas por QI y ubicadas en España y el sureste de Francia. DE CÁCERES et al. (2021) incluye la descripción de los sitios experimentales, los valores de los parámetros específicos de cada especie, los resultados de la evaluación del modelo en dichas parcelas y un análisis de sensibilidad respecto a los parámetros del modelo.

3.3 Selección de parcelas de inventario y parametrización del modelo

Para el estudio de simulación se seleccionaron parcelas del Tercer Inventario Nacional Forestal Español (IFN3) (VILLANUEVA, 2004) dentro de Cataluña. Para cada una de las ocho especies, primero seleccionamos el conjunto de parcelas SFI3 donde tanto QI como la especie competidora ocurrían con una altura media > 1.5 m y juntas representaban al menos el 50% de LAi_{stand} . Con el objetivo de muestrear uniformemente sobre gradientes ambientales y estructurales del rodal, realizamos un remuestreo aleatorio estratificado de la selección de parcela inicial en un espacio bidimensional definido por el índice de humedad de verano (*moisture index*; MI_{summer}) y LAi_{stand} . MI_{summer} se estimó como la relación entre la precipitación media de verano y la evapotranspiración potencial media de verano durante el periodo 1986-2015. Usamos combinaciones de intervalos de LAi_{stand} y MI_{summer} para definir los estratos y muestreamos aleatoriamente una parcela por estrato.

Las propiedades físicas del suelo se obtuvieron de la base de datos SoilGrids (HENGL et al., 2017). Inicialmente consideramos cuatro capas de suelo hasta una profundidad total de 4 m, pero las capas más profundas se fusionaron en una capa rocosa (95% de rocas) siguiendo la profundidad del horizonte R. Como los protocolos de muestreo de SFI3 no incluían parámetros fisiológicos, utilizamos datos de las parcelas experimentales para obtener estimaciones de rasgos de plantas, complementando otras fuentes (DE CÁCERES et al. 2021). Se estimaron varios rasgos a nivel de especie, incluida el área foliar específica (SLA), el valor de Huber (H_v), la densidad de la madera (WD), las tasas de carboxilación fotosintética máximas y el transporte de electrones a 25 °C (V_{max298} y J_{max298}), máxima conductancia hidráulica de la hoja ($K_{leaf,max}$), máxima conductividad hidráulica del xilema del tallo ($K_{stem,max}$), conductancia máxima de la hoja al vapor de agua ($G_{w,max}$) y los parámetros

de las curvas de vulnerabilidad hidráulica. Para otro conjunto de parámetros, se disponía de estimaciones específicas para cada especie en cada parcela del IFN3: la altura del árbol (H) y el diámetro del árbol a la altura del pecho, que se utilizó para obtener estimaciones de la biomasa foliar y la proporción de copa (CR) a través de alometrías específicas de especies (DE CÁCERES et al. 2021). Las profundidades correspondientes al 50% y 95% acumulados de raíces finas (Z_{50} y Z_{95}) se derivaron de relaciones empíricas derivadas de Cabon et al., (2018). Las conductancias hidráulicas máximas de distintos segmentos ($k_{root,max}$, $k_{stem,max}$ y $k_{rhizo,max}$) y la capacidad de almacenamiento de agua del tronco (W_{stem}) también variaron de una parcela forestal a otra como resultado de su dependencia respecto al tamaño de las plantas.

3.4 Simulaciones y análisis estadísticos

Ejecutamos MEDFATE en cada parcela seleccionada utilizando datos meteorológicos diarios correspondientes a un período de 10 años (1996-2005), centrados en las fechas del muestreo del IFN3 en Cataluña, y obtenidos por interpolación de datos de estaciones meteorológicas mediante el paquete de R 'meteoland' (DE CÁCERES et al., 2018). Para cada parcela realizamos tres simulaciones, donde las proporciones de LAI de QI y su competidor se establecieron en 100-0% (rodal QI puro), 50-50% (rodal mixto) o 0-100% (rodal puro dominado por el competidor), pero donde LAI_{stand} se mantuvo igual al valor estimado a partir de los datos del IFN3. Las variables de respuesta fueron las sumas anuales para E y A_n ; y medias de verano para $k_{plant,rel}$ y RWC_{leaf} , tanto a nivel de especie (QI y su competidor) como a nivel de rodal. Los valores E y A_n se expresaron por unidad de área foliar a nivel de especie y por unidad de área terrestre a nivel de rodal. El efecto de la mezcla (*mixing effect; ME*) a nivel de especie se definió como la diferencia en la variable de respuesta en el rodal mixto con respecto al valor en el rodal puro de la misma especie. Cuantificamos el efecto de mezcla a nivel de rodal mediante (FORRESTER & PRETZSCH, 2015):

$$ME = p_{1,2} - 0,5 \cdot (p_1 + p_2)$$

donde p_1 y p_2 son los valores de respuesta a nivel del rodal para rodales puros de las dos especies, respectivamente, y $p_{1,2}$ es el valor correspondiente para el rodal mixto. Cuando $ME = 0$, el rendimiento de la mezcla es exactamente como la media de los valores en rodales puros (es decir, efectos aditivos puros). Si $ME > 0$ la respuesta es más alta de lo esperado por efectos aditivos puros, con unidades dependiendo de la variable de respuesta, mientras que ocurre lo contrario si $ME < 0$.

Los resultados de la simulación para las parcelas individuales (respuestas en rodales puros y rodales mixtos, así como los ME resultantes) se representaron primero en diagramas de dispersión con ejes LAI_{stand} y MI_{summer} para cada especie competidora. Luego promediamos los ME para cada especie competidora, para enfocarnos en la variación debida a la identidad del competidor, y representamos estas medias en los ejes de un diagrama de ordenación PCA de diferencias de rasgos. Por último, utilizamos modelos lineales para estimar hasta qué punto los resultados de las simulaciones se explicaban por las diferencias de características de las plantas, la aridez climática (MI_{summer}) y la estructura del rodal (LAI_{stand}). Los modelos lineales se ajustaron tanto a la respuesta ("absoluta") en rodales mixtos como al ME , utilizando como factores explicativos la diferencia en cada rasgo de la planta, MI_{summer} , LAI_{stand} y la relación $LAI_{stand} / MI_{summer}$ que representa su interacción. Dividimos la R^2 de modelos lineales en la contribución de cada factor utilizando la métrica Img desarrollada por LINDEMAN et al. (1980) y disponible en el paquete R *relaimpo*.

4. Resultados

La Fig. 2 muestra el biplot del PCA de la matriz de diferencias de rasgos entre el competidor y QI. El primer eje se define por una mayor resistencia hidráulica del xilema (en comparación con QI), menor altura de planta y menor capacidad de almacenamiento. El segundo eje se define por una

mayor conductancia hidráulica y una mayor conductancia estomática. Gran parte de la variación en las diferencias de rasgos proviene de la identidad de las especies competidoras, pero se puede observar la dispersión dentro de las especies debido a las diferencias en rasgos que incluyen variación a nivel de parcela.

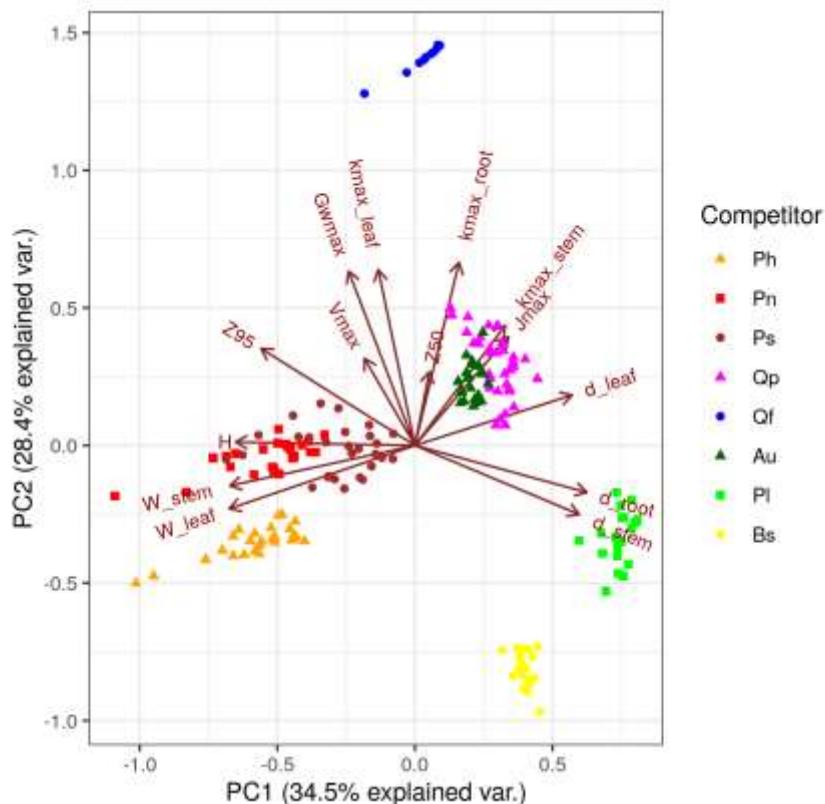


Figura 2. Biplot de análisis de componentes principales de las diferencias de valor de rasgo entre QI y su competidor en cada parcela. Los pesos (loadings) de la diferencia de rasgos están representados por flechas y SF13 están representadas por puntos. Au - *Arbutus unedo*; Bs: *Buxus sempervirens*; Ph - *Pinus halepensis*; Ps - *P. sylvestris*; Pn - *P. nigra*; Pl: *Filadelfia latifolia*; Qp - *Quercus pubescens*; Qf - *Q. faginea*.

La Fig. 3. muestra la transpiración, la fotosíntesis y el estrés por sequía simulados en rodales simulados puros y mixtos de QI y *Pinus halepensis* para las parcelas seleccionadas de esta especie competidora. Las cuatro variables de respuesta se vieron fuertemente afectadas por LAI_{stand} , tanto en rodales puros como mixtos, mientras que la aridez climática era influyente en combinación con valores altos de LAI_{stand} . Los efectos de mezcla correspondientes a la Fig. 3 se muestran en la Fig. 4, donde encontramos que la mezcla con *P. halepensis* incrementó la transpiración anual (E) para QI, con respecto a los rodales monoespecíficos (Fig. 4a), mientras que disminuyó su fotosíntesis (A_n ; Fig. 4b) y estrés de verano ($k_{plant,rel}$ y RWC_{leaf} ; Fig. 4c-d), con LAI_{stand} modulando la intensidad del efecto de mezcla. Se observaron efectos de mezcla opuestos para *P. halepensis*, con respecto a los rodales de pino puro. Los efectos de la mezcla a nivel del rodal en E y A_n fueron cualitativamente similares a los efectos correspondientes a nivel de especie en QI (Fig. 4a-b).

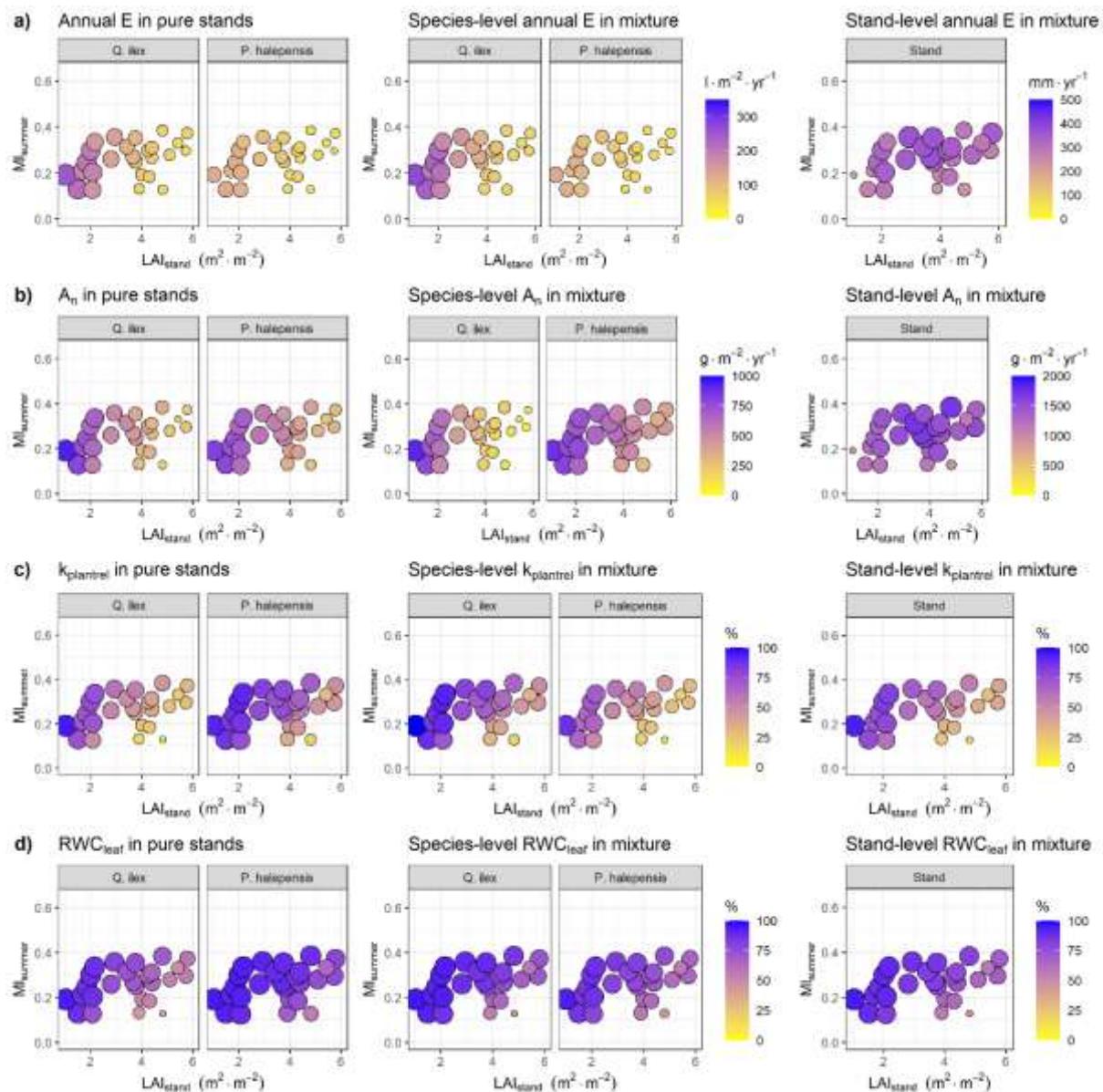


Figura 3. Uso del agua, fotosíntesis y estrés por sequía estival a nivel de especies y de rodal para rodales puros y mixtos (50-50% LAI) de *Q. ilex* y *Pinus halepensis*: (a) transpiración anual (E), (b) fotosíntesis neta anual (A_n), (c) conductancia relativa de toda la planta (k_{plant,rel}) y (d) contenido relativo de agua en hoja (RWC_{leaf}). Los valores E y A_n a nivel de especie se calculan por unidad de área foliar, mientras a nivel de rodal se presentan por unidad de área de suelo. Los ejes de cada panel son el índice de área foliar del rodal (LAI_{stand}) y el índice de humedad de verano (MI_{summer}). El tamaño y el color del punto indican la magnitud de la respuesta.

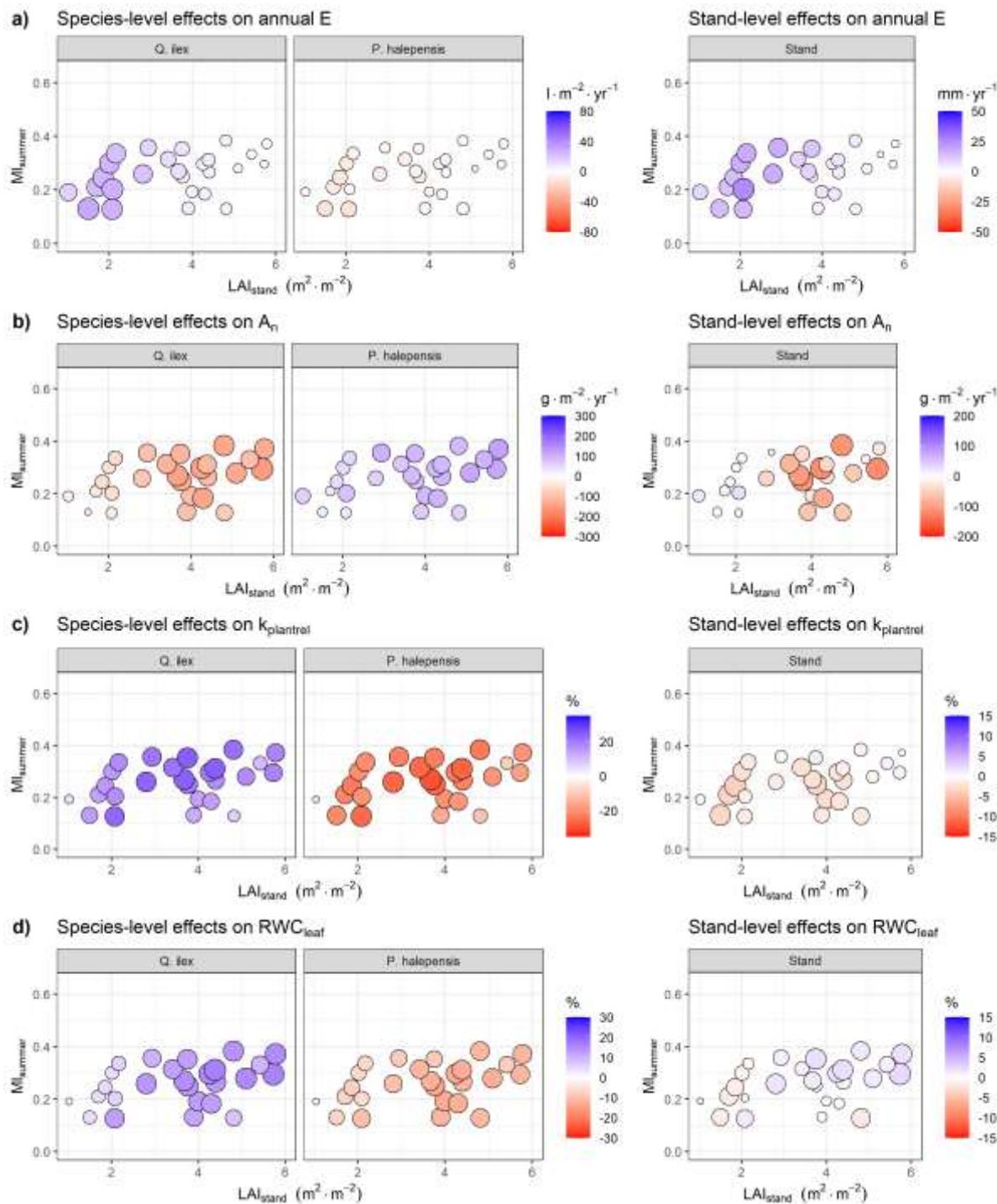


Figura 4. Efectos de la mezcla ('mixing effects') a nivel de especie y de rodal de *QI* con *Pinus halepensis* sobre (a) la transpiración anual (E), (b) la fotosíntesis neta anual (A_n), (c) la conductancia relativa de toda la planta ($k_{plant,rel}$) y (d) contenido relativo de agua de la hoja (RWC_{leaf}). Los valores E y A_n a nivel de especie se calculan por unidad de área foliar, mientras que a nivel de rodal se presentan por unidad de área de suelo. Los ejes de cada panel son el índice de área foliar del rodal (LAI_{stand}) y el índice de humedad de verano (MI_{summer}). El tamaño y el color del punto indican la magnitud y el signo del efecto de mezcla, respectivamente.

La Fig. 5 representa los efectos de mezcla promedio entre QI y cada especie competidora, usando símbolos ubicados en las coordenadas del espacio de ordenación de la Fig. 2. La transpiración anual (E) aumentó para QI bajo mezcla (en relación con rodales de QI puro) con todas las especies competidoras excepto con los dos robles, aunque se obtuvieron efectos positivos más leves con los pinos (Fig. 5a). La fotosíntesis neta (A_n) para QI aumentó o disminuyó durante la mezcla como resultado de las diferencias en la posición de la copa dentro del dosel, es decir, aumentó cuando se mezcló con árboles más bajos y disminuyó cuando se mezcló con árboles más altos (Fig. 5b). Los patrones de respuesta de los dos indicadores de estrés por sequía fueron similares a nivel de especie (Fig. 5c-d): el estrés por sequía disminuyó (es decir, $k_{plant,rel}$ y RWC_{leaf} aumentó) para QI en mezclas con los tres pinos, *Buxus sempervirens* y *Arbutus unedo*; mientras que aumentó en mezclas con robles y *Phillyrea latifolia*. El efecto de la mezcla sobre el estrés por sequía de las especies competidoras fue siempre de signo opuesto al de QI. A nivel del rodal, siempre se predijo un efecto de mezcla promedio positivo en E , que oscila entre $+4,8 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ (+1,6%) con *P. nigra* y $+26,0 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ (+8,2%) con *B. sempervirens* (Fig. 7a). Efectos de la mezcla en el nivel del rodal en cuanto a la fotosíntesis tuvo un signo diferente dependiendo de la mezcla específica, desde $-66,1 \text{ gm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ (-4,7%) con *P. latifolia* hasta $+88,5 \text{ gm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ (+ 7,7%) con *Q. faginea* (Fig. 5b). Los efectos de la mezcla a nivel del rodal sobre el estrés por sequía fueron bastante pequeños (Figs. 5c-d).

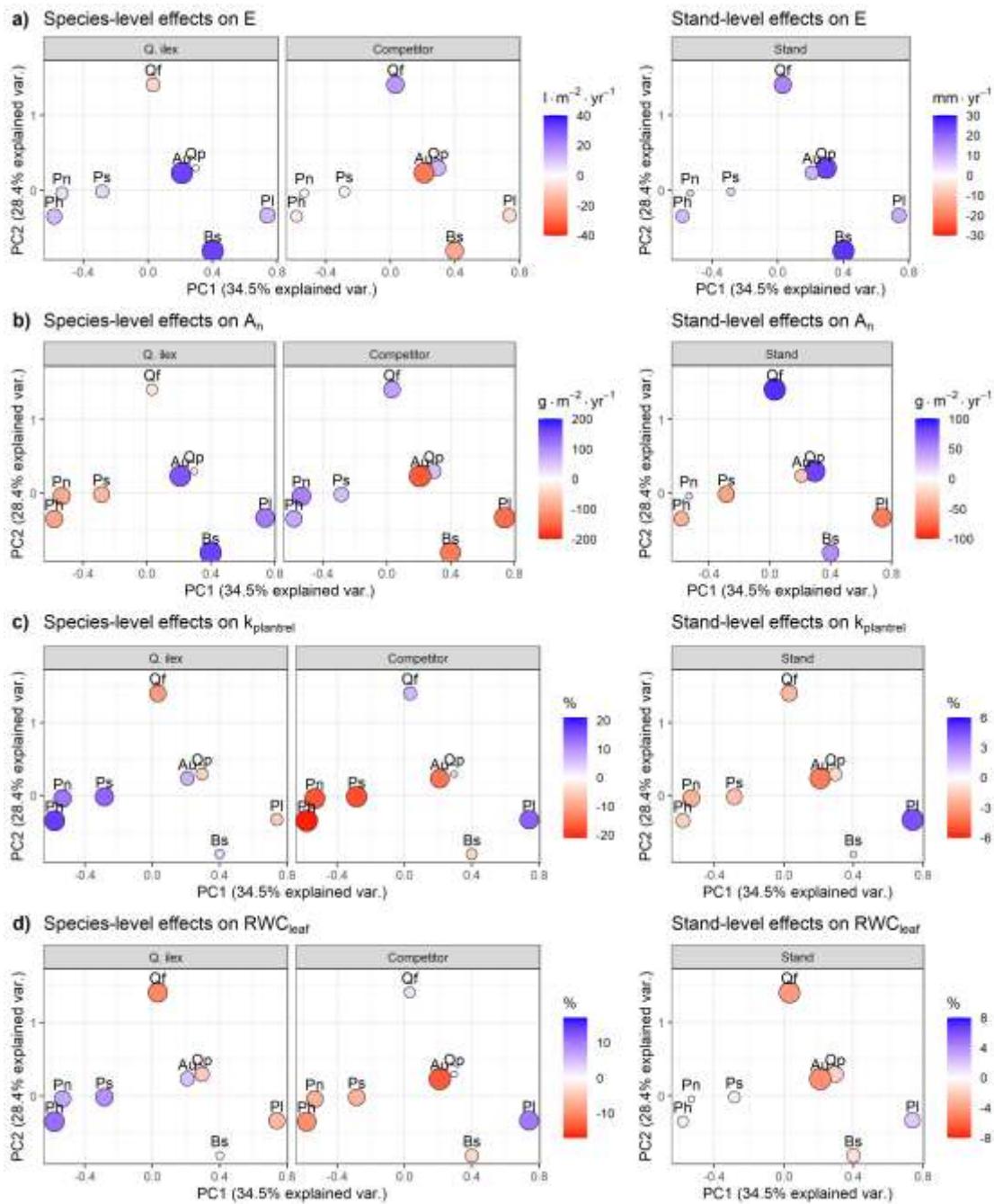


Figura 5. Efecto de la mezcla sobre (a) la transpiración anual (E), (b) la fotosíntesis neta anual (A_n), (c) la conductancia relativa de toda la planta ($k_{plant, rel}$) y (d) el contenido relativo de agua de la hoja (RWC_{leaf}) a nivel de especie y rodal, dependiendo de la identidad de la especie del competidor (*Au* - *Arbutus unedo*; *Bs* - *Buxus sempervirens*; *Ph* - *Pinus halepensis*; *Ps* - *P. sylvestris*; *Pn* - *P. nigra*; *Pl* - *Phillyrea latifolia*; *Qp* - *Quercus pubescens*; *Qf* - *Q. faginea*). Los puntos están ubicados en las coordenadas medias de las especies competidoras en el espacio de ordenación de las diferencias de rasgos (Fig. 2), mientras que el tamaño y el color de los puntos indican la magnitud y el signo del efecto de mezcla. Los valores mostrados son promedios de distintas parcelas.

La Fig. 6 muestra la proporción de variación de los resultados de la simulación explicada por las diferencias de rasgos, la estructura del rodal y la aridez climática, donde el R^2 de los modelos lineales se divide en la contribución de factores individuales o en grupos de factores ('diferencias de rasgos' y 'estructura y aridez'). Como era de esperar, el uso de agua, la fotosíntesis y el estrés por

sequía en rodales mixtos dependieron en gran medida de la estructura del rodal, la aridez climática y su interacción, aunque las diferencias en los rasgos también fueron relevantes (Fig. 6a). Por el contrario, los efectos de la mezcla se explicaron en gran medida por las diferencias de rasgos (Fig. 6b). A nivel de especie, las diferencias en resistencia al embolismo del xilema parecieron más importantes para mezclar los efectos en las cuatro variables de respuesta, mientras que las diferencias en la eficiencia hidráulica también influyeron mucho en E , las diferencias en altura fueron importantes para A_n y las diferencias en la capacidad de almacenamiento para el estrés por sequía. Los efectos de mezcla sobre E también se vieron influenciados por las diferencias en la eficiencia y resistencia del xilema. LAI_{stand} y la aridez climática también fueron relevantes para modular los efectos de mezcla a nivel del rodal para E y A_n . La estructura del rodal y la aridez climática casi no influyeron en los efectos de la mezcla a nivel de rodal (o de especie) sobre el estrés por sequía (Fig. 6b).

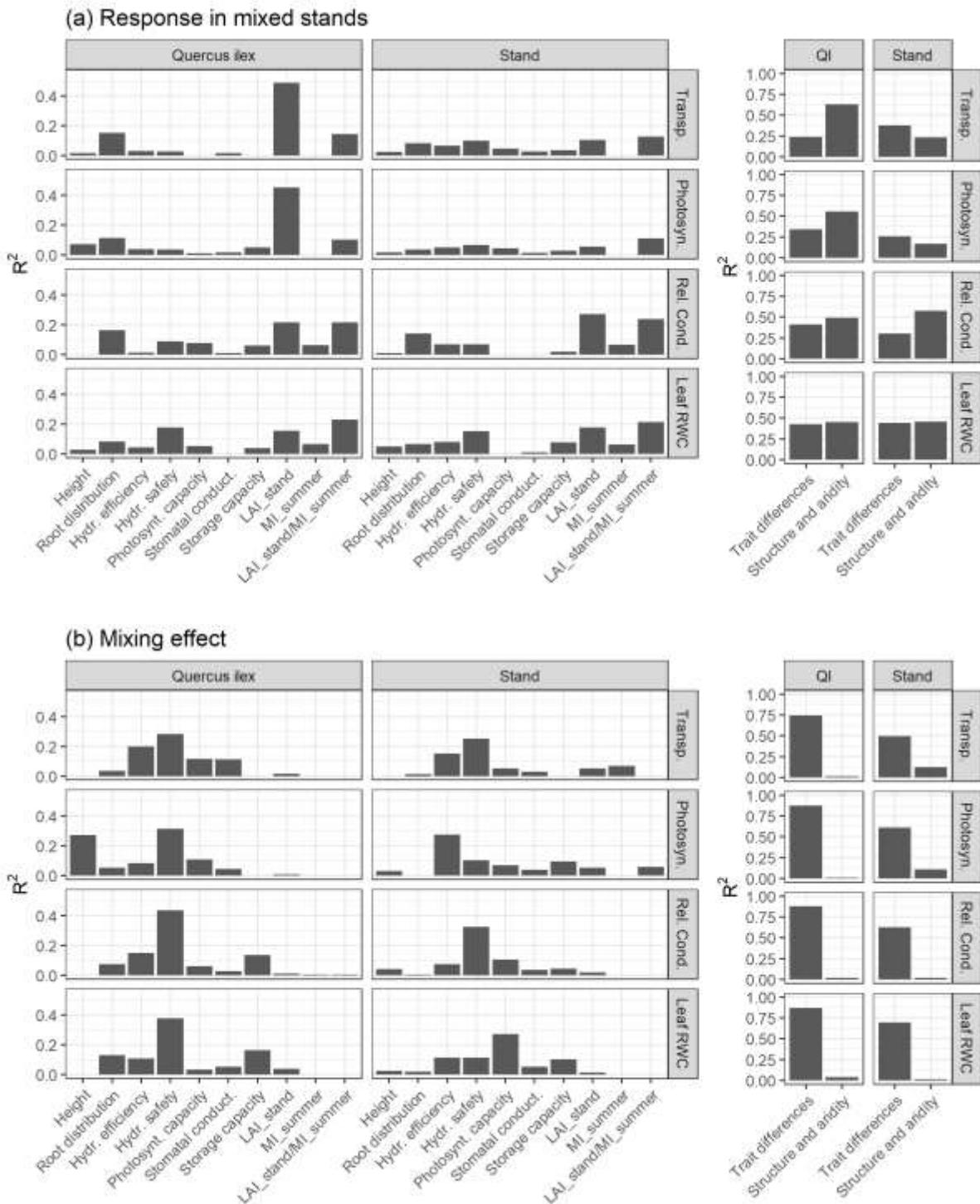


Figura 6.(a) Porcentaje de variación (R^2) del rendimiento a nivel de especie (QI) y a nivel de rodal en rodales mixtos, en términos de transpiración, fotosíntesis, conductancia relativa de toda la planta y contenido relativo de agua de la hoja, explicado por diferencias en los rasgos, la estructura (LAI_{stand}) y aridez climática (MI_{summer}); (b) Porcentaje de variación de los efectos de mezcla a nivel de especie y de rodal explicados por los mismos factores. Los paneles de la izquierda indican la variación explicada por factores individuales, mientras que los paneles de la derecha indican la variación explicada por los dos grupos de factores.

5. Discusión

El resultado de la mezcla a nivel de especie a menudo tuvo efectos opuestos para QI y las especies competidoras y los efectos dependieron en gran medida de la identidad de especie competitiva (GROSSIORD et al., 2019). Nuestro estudio ilustra cómo diferentes combinaciones de posición de la copa, eficiencia hidráulica y resistencia al embolismo pueden conducir a una gran variedad de resultados. Obtuvimos efectos de mezcla relativamente pequeños en combinaciones de QI con *Q. faginea* y *Q. pubescens*, porque las tres especies compartían valores similares para varios rasgos clave. La mezcla de efectos de QI con *P. halepensis*, *P. nigra* y *P. sylvestris* ilustra casos en los que las diferencias en un rasgo pueden anular el efecto de las diferencias en otro. Los pinos tienen copas generalmente más altas que las de QI, por lo que su mejor posición para cosechar luz provocó una disminución en A_n para QI bajo mezcla y, tomando solo las diferencias de altura, también se esperaría una disminución en E para QI. Sin embargo, el sistema hidráulico de QI, más eficiente y menos vulnerable, aumentó la E para QI en mezclas con pinos, anulando el efecto de las diferencias de posición de las copas. Además, la mayor capacidad de extracción de QI condujo a un aumento del estrés por sequía de los pinos. Esto está en aparente contradicción con los efectos positivos observados de la mezcla del roble sobre el crecimiento de *Pinus pinea* L. como resultado de una reducción de la competencia intraespecífica (DE-DIOS-GARCÍA et al., 2015), pero también observamos un efecto de mezcla positivo sobre A_n para pinos, compatible con efectos positivos sobre el crecimiento. Nuestros resultados están de acuerdo con la relación sucesional tradicional entre QI y pinos y los impactos diferenciales de sequías severas en robles y pinos coexistentes (AGUADÉ et al., 2015). Encontramos interacciones complejas en mezclas de QI con *Buxus sempervirens*, *Phillyrea latifolia* y *Arbutus unedo*. La mezcla de especies en los tres casos produjo un aumento en E y A_n para QI, explicado por las diferencias en la altura de las copas y la disminución de auto-sombreado de QI. Este efecto se vio reforzado por un sistema hidráulico menos eficiente en el caso de *B. sempervirens* y el agotamiento más rápido del agua del suelo llevó a un ligero aumento del estrés por sequía para *B. sempervirens*. Sin embargo, los niveles absolutos de estrés por sequía aún fueron bastante bajos para *B. sempervirens*, de acuerdo con la capacidad de esta especie para resistir sequías intensas (RODRÍGUEZ-CALCERRADA et al., 2013). La mayor vulnerabilidad de las hojas y la distribución de raíces menos profundas de *A. unedo* también llevaron a nuestro modelo a predecir un mayor estrés por sequía de *A. unedo* bajo mezcla con QI, de acuerdo con las tasas más altas de senescencia foliar observadas en rodales mixtos sujetos a sequía (SPERLICH et al., 2015). La eficiencia hidráulica de *P. latifolia* es similar a QI pero su xilema es más resistente. En este caso, si bien la mezcla con QI también disminuyó E para *P. latifolia*, la absorción de agua del suelo continuó durante más tiempo durante el verano (BARBETA et al., 2012), lo que llevó a un aumento del estrés por sequía para QI. Nuestros resultados concuerdan cualitativamente con la evidencia empírica de las respuestas diferenciales de desprendimiento de hojas, crecimiento y mortalidad de *A. unedo*, *P. latifolia* y QI a la sequía experimental (OGAYA & PEÑUELAS, 2006; OGAYA & PEÑUELAS, 2007a).

A nivel del rodal, encontramos que los efectos de mezcla promedio fueron positivos para la transpiración en todos los pares de especies, lo que indicaría complementariedad en el uso de los recursos (LÜBBE et al., 2016), aunque los efectos de mezcla fueron modestos en términos relativos. De acuerdo con esta idea, se ha observado que la complementariedad en las estrategias de uso ligero es la base de los aumentos en la productividad de los bosques mixtos tanto en estudios empíricos como en estudios de modelización (PRETZSCH, 2014; FORRESTER et al., 2018), pero que este efecto puede reducirse severamente bajo una mayor competencia por el agua (JUCKER et al., 2014). En nuestro caso, los efectos de mezcla a nivel de rodal para A_n tuvieron un signo distinto según el par de especies considerado, y en algunos casos los efectos positivos desaparecieron en los bosques con mayor LAI_{stand} . Si agregamos a estos resultados el hecho de que los efectos de mezcla promedio a nivel de rodal en $k_{plant,rel}$ y RWC_{leaf} fueron a menudo negativos (Fig.5), nuestro

estudio apoya globalmente la idea de que la mezcla de especies no siempre tiene efectos positivos a nivel de rodal cuando el agua es un factor limitante (GROSSIORD, 2019).

Al analizar la importancia relativa de diferentes factores en los efectos de la mezcla (Fig.6), encontramos que las diferencias en los rasgos, particularmente la resistencia y eficiencia del xilema, tenían una influencia dominante en los efectos de mezcla tanto a nivel de especie como a nivel de rodal para los cuatro resultados variables consideradas. En contraste, no encontramos que la estructura del rodal o la aridez climática tuvieran un papel relevante en la modulación de los efectos de mezcla, de acuerdo con FORRESTER et al. (2016). Sin embargo, la importancia relativa de los diferentes grupos de rasgos en la determinación de los efectos de la mezcla debe interpretarse con cautela, debido al número relativamente bajo de pares de especies examinados.

Nuestros resultados pueden haber sido afectados por suposiciones no probadas, representación inadecuada de procesos y / o parametrizaciones inexactas. En particular, asumimos que las cohortes de plantas extendían sus raíces horizontalmente a través de toda la parcela, mientras que los MEF que permiten interacciones 3-D para el agua muestran dinámicas distintas de la humedad del suelo bajo árboles de distinta especie y tamaño (RÖTZER et al., 2017). Con respecto a la parametrización, abordamos la parametrización de las resistencias de las raíces y la rizosfera haciéndolas proporcionales a las resistencias aéreas, sin tener en cuenta que existen diferencias en la asignación de la biomasa de las raíces incluso entre los robles (COTILLAS et al., 2016). Abordamos la variabilidad intraespecífica de algunos rasgos en relación con las condiciones ambientales locales y la densidad del rodal, pero omitimos la variabilidad conocida en otros, como el área foliar específica (OGAYA & PEÑUELAS, 2007b) o el valor de Huber (ROSAS et al., 2019). Además, se asumió que la distribución de raíces era igual en simulaciones de rodales monoespecíficos y mixtos, mientras que se sabe que los árboles adaptan dinámicamente los sistemas de raíces (MACKAY et al., 2019).

6. Conclusiones

MEDFATE tiene varias características que lo hacen adecuado para estudiar el papel de la composición y la estructura en las interacciones relacionadas con el agua y los impactos de la sequía en las masas forestales. Sus predicciones en el caso de los bosques de encinas coinciden en general con el conocimiento existente sobre las interacciones relacionadas con el agua entre las especies involucradas. Además, nuestros resultados indican que el uso del agua y el estrés por sequía en los bosques mixtos con limitaciones de agua están fuertemente determinados por las diferencias en las características de las plantas, con un papel destacado de la eficiencia y resistencia del xilema. Sin embargo, el resultado complejo de la mezcla de especies depende de efectos compensadores impulsados por múltiples diferencias de rasgos y puede ser modulado por la estructura del rodal y la aridez climática. Nuevos desarrollos en la modelización forestal basada en procesos deberían permitir volver a examinar este tema al tiempo que se tienen en cuenta procesos adicionales, como el balance de carbono, el crecimiento y la aclimatación.

7. Agradecimientos

Esta investigación contó con el apoyo del Ministerio de Economía y Competitividad a través del proyecto DRESS (CGL2017-89149-C2-2-R) y una ayuda Ramon y Cajal (RyC-2012-11109). Los sitios experimentales de Puéchabon y Font-Blanche fueron apoyados anualmente por la infraestructura de investigación AnaEE-France (ANR-11-INBS-0001) a través del SOERE F-ORE-T. JMV se benefició de un premio ICREA Academia. RP agradece el apoyo de las subvenciones españolas CGL2014-55883-JIN y RTI2018-095297-J-I00. El trabajo de AF y FV fue apoyado por el proyecto COMEDIAS (CGL2017-83170). Los autores agradecen al Dr. Ismael Aranda por la contribución de datos del sitio de Armallones.

8. Bibliografía

- AGUADÉ, D.; POYATOS, R.; ROSAS, T.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; 2015. Comparative drought responses of *Quercus ilex* L. and *Pinus sylvestris* L. in a montane forest undergoing a vegetation shift. *Forests* 6, 2505 – 2529.
- BARBETA, A.; MEJÍA-CHANG, M.; OGAYA, R.; VOLTAS, J.; DAWSON, T.E.; PEÑUELAS, J.; 2015. The combined effects of a long-term experimental drought and an extreme drought on the use of plant-water sources in a Mediterranean forest. *Glob. Chang. Biol.* 21, 1213 – 1225.
- BARBETA, A., OGAYA, R., PEÑUELAS, J., 2012. Comparative study of diurnal and nocturnal sap flow of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia* in a Mediterranean holm oak forest in Prades (Catalonia, NE Spain). *Trees - Struct. Funct.* 26, 1651 – 1659.
- BRADFORD, J.B.; BELL, D.M.; 2017. A window of opportunity for climate-change adaptation: easing tree mortality by reducing forest basal area. *Front. Ecol. Environ.* 15, 11 – 17.
- BORGHETTI, M.; CINNIRELLA, S.; MAGNANI, F.; SARACINO, A.; 1998. Impact of long-term drought on xylem embolism and growth in *Pinus halepensis* Mill. *Trees* 12, 187 – 195.
- CABON, A.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; MARTÍNEZ-DE-ARAGÓN, J.; POYATOS, R.; DE CÁCERES, M.; 2018. Applying the eco-hydrological equilibrium hypothesis to model root distribution in water-limited forests. *Ecohydrology* 11, e2015.
- CHRISTOFFERSEN, B.O.; GLOOR, M.; FAUSET, S.; et al.; 2016. Linking hydraulic traits to tropical forest function in a size-structured and trait-driven model (TFS v.1-Hydro). *Geosci. Model Dev. Discuss.* 0, 1 – 60.
- CORCUERA, L.; CAMARERO, J.J.; GIL-PELEGRÍN, E.; 2002. Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees - Struct. Funct.* 16, 465 – 472.
- COTILLAS, M.; ESPELTA, J.M.; SÁNCHEZ-COSTA, E.; SABATÉ, S.; 2016. Aboveground and belowground biomass allocation patterns in two Mediterranean oaks with contrasting leaf habit: an insight into carbon stock in young oak coppices. *Eur. J. For. Res.* 135, 243 – 252.
- DE CÁCERES, M.; MARTIN-STPAUL, N.; TURCO, M.; CABON, A.; GRANDA, V.; 2018. Estimating daily meteorological data and downscaling climate models over landscapes. *Environ. Model. Softw.* 108, 186 – 196.
- DE CÁCERES, M.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; COLL, L.; LLORENS, P.; CASALS, P.; POYATOS, R.; PAUSAS, J.G.; BROTONS, L.; 2015. Coupling a water balance model with forest inventory data to predict drought stress: the role of forest structural changes vs. climate changes. *Agric. For. Meteorol.* 213, 77 – 90.
- DE CÁCERES, M.; MENCUCCINI, M.; MARTIN-STPAUL, N.; LIMOUSIN, J-M.; COLL, L.; POYATOS, R.; CABON, A.; GRANDA, V.; FORNER, A.; VALLADARES, F.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; 2021.

Unravelling the effect of species mixing on water use and drought stress in Mediterranean forests: a modelling approach. *Agric. For. Meteorol.* 296, 108233.

DE-DIOS-GARCÍA, J.; PARDOS, M.; CALAMA, R.; 2015. Interannual variability in competitive effects in mixed and monospecific forests of Mediterranean stone pine. *For. Ecol. Manage.* 358, 230 – 239.

DE PURY, D.G.G.; FARQUHAR, G.D.; 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell Environ.* 20, 537 – 557.

FORRESTER, D.I.; AMMER, C.; ANNIGHÖFER, P.J.; et al.; 2018. Effects of crown architecture and stand structure on light absorption in mixed and monospecific *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests along a productivity and climate gradient through Europe. *J. Ecol.* 106, 746 – 760.

FORRESTER, D.I.; PRETZSCH, H.; 2015. Tamm Review: On the strength of evidence when comparing ecosystem functions of mixtures with monocultures. *For. Ecol. Manage.* 356, 41 – 53.

FORRESTER, D.I.; BONAL, D.; DAWUD, S.; GESSLER, A.; GRANIER, A.; POLLASTRINI, M.; GROSSIORD, C.; 2016. Drought responses by individual tree species are not often correlated with tree species diversity in European forests. *J. Appl. Ecol.* 53, 1725 – 1734.

FORRESTER, D.I., TANG, X., 2015. Analysing the spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests and the effects of stand density using the 3-PG model. *Ecol. Modell.* 319, 233 – 254.

GEBAUER, T.; HORNA, V.; LEUSCHNER, C.; 2012. Canopy transpiration of pure and mixed forest stands with variable abundance of European beech. *J. Hydrol.* 442–443, 2 – 14.

GIUGGIOLA, A.; ZWEIFEL, R.; FEICHTINGER, L.M.; VOLLENWEIDER, P.; BUGMANN, H.; HAENI, M.; RIGLING, A.; 2018. Competition for water in a xeric forest ecosystem – Effects of understory removal on soil micro-climate, growth and physiology of dominant Scots pine trees. *For. Ecol. Manage.* 409, 241 – 249.

CONZÁLEZ DE ANDRÉS, E.; SEELY, B.; BLANCO, J.A.; IMBERT, J.B.; LO, Y.H.; CASTILLO, F.J.; 2017. Increased complementarity in water-limited environments in Scots pine and European beech mixtures under climate change. *Ecohydrology* 10, 1 – 14.

GROSSIORD, C.; 2020. Having the right neighbors: how tree species diversity modulates drought impacts on forests. *New Phytol.* 228, 42 – 49.

GROSSIORD, C.; FORNER, A.; GESSLER, A.; GRANIER, A.; POLLASTRINI, M.; VALLADARES, F.; BONAL, D.; 2015. Influence of species interactions on transpiration of Mediterranean tree species during a summer drought. *Eur. J. For. Res.* 134, 365 – 376.

GROSSIORD, C.; GRANIER, A.; GESSLER, A.; POLLASTRINI, M.; BONAL, D.; 2013. The influence of tree species mixture on ecosystem-level carbon accumulation and water use in a mixed boreal plantation. *For. Ecol. Manage.* 298, 82 – 92.

HENGL, T.; MENDES DE JESUS, J.; HEUVELINK, G.B.M.; et al.; 2017. SoilGrids250m: Global Gridded Soil Information Based on Machine Learning. *PLoS One* 12, e0169748.

HOLSCHER, D.; KOCH, O.; KORN, S.; LEUSCHNER, C.; 2005. Sap flux of five co-occurring tree species in a temperate broad-leaved forest during seasonal soil drought. *Trees* 19, 628 – 637.

JONARD, F.; ANDRÉ, F.; PONETTE, Q.; VINCKE, C.; JONARD, M.; 2011. Sap flux density and stomatal conductance of European beech and common oak trees in pure and mixed stands during the summer drought of 2003. *J. Hydrol.* 409, 371 – 381.

JUCKER, T.; BOURIAUD, O.; AVACARITEI, D.; DANILA, I.; DUDUMAN, G.; VALLADARES, F.; COOMES, D.A.; 2014. Competition for light and water play contrasting roles in driving diversity-productivity relationships in Iberian forests. *J. Ecol.* 102, 1202 – 1213.

KUNERT, N.; SCHWENDENMANN, L.; POTVIN, C.; HÖLSCHER, D.; 2012. Tree diversity enhances tree transpiration in a Panamanian forest plantation. *J. Appl. Ecol.* 49, 135 – 144.

LIMOUSIN, J.M.; RAMBAL, S.; OURCIVAL, J.M.; RODRIGUEZ-CALCERRADA, J.; PEREZ-RAMOS, I.M.; RODRIGUEZ-CORTINA, R.; MISSON, L.; JOFFRE, R.; 2012. Morphological and phenological shoot plasticity in a Mediterranean evergreen oak facing long-term increased drought. *Oecologia* 169, 565 – 577.

LINDEMAN, R.H.; MERENDA, P.F.; GOLD, R.Z.; 1980. *Introduction To Bivariate And Multivariate Analysis*. Scott Foresman & Company, Glenview IL.

LÜBBE, T.; SCHULDT, B.; CONERS, H.; LEUSCHNER, C.; 2016. Species diversity and identity effects on the water consumption of tree sapling assemblages under ample and limited water supply. *Oikos* 125, 86 – 97.

MACKAY, D.S.; SAVOY, P.R.; GROSSIORD, C.; TAI, X.; PLEBAN, J.R.; WANG, D.R.; McDOWELL, N.G.; ADAMS, H.D.; SPERRY, J.S.; 2019. Conifers depend on established roots during drought: results from a coupled model of carbon allocation and hydraulics. *New Phytol.* 225, 679 – 692.

MANOLI, G.; HUANG, C.-W.; BONETTI, S.; DOMEĆ, J.-C.; MARANI, M.; KATUL, G.; 2017. Competition for light and water in a coupled soil-plant system. *Adv. Water Resour.* 108, 216 – 230.

MARTÍNEZ-VILALTA, J.; SALA, A.; PIÑOL, J.; 2004. The hydraulic architecture of Pinaceae – a review. *Plant Ecol.* 171, 3 – 13.

NEUMANN, R.B.; CARDON, Z.G.; 2012. The magnitude of hydraulic redistribution by plant roots: A review and synthesis of empirical and modeling studies. *New Phytol.* 194, 337 – 352.

OGAYA, R.; PEÑUELAS, J., 2006. Contrasting foliar responses to drought in *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biol. Plant.* 50, 373 – 382.

OGAYA, R.; PEÑUELAS, J., 2007a. Tree growth, mortality, and above-ground biomass accumulation in a holm oak forest under a five-year experimental field drought. *Plant Ecol.* 189, 291 – 299.

OGAYA, R.; PEÑUELAS, J., 2007b. Leaf mass per area ratio in *Quercus ilex* leaves under a wide range of climatic conditions. The importance of low temperatures. *Acta Oecologica* 31, 168 – 173.

PRETZSCH, H.; 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *For. Ecol. Manage.* 327, 251 – 264.

PRETZSCH, H.; RÖTZER, T.; FORRESTER, D.I.; 2017. Modelling Mixed-Species Forest Stands, in: Mixed-Species Forests. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 383 – 431.

RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; LETTS, M.G.; ROLO, V.; ROSET, S.; RAMBAL, S.; 2013. Multiyear impacts of partial throughfall exclusion on *Buxus sempervirens* in a Mediterranean forest. *For. Syst.* 22, 202 – 213.

ROSAS, T.; MENCUCCINI, M.; BARBA, J.; COCHARD, H.; SAURA-MAS, S.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; 2019. Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient. *New Phytol.* 223, 632 – 646.

RÖTZER, T.; HÄBERLE, K.H.; KALLENBACH, C.; MATYSSEK, R.; SCHÜTZE, G. PRETZSCH, H.; 2017. Tree species and size drive water consumption of beech/spruce forests - a simulation study highlighting growth under water limitation. *Plant Soil* 418, 337 – 356.

SCHUME, H.; JOST, G.; HAGER, H.; 2004. Soil water depletion and recharge patterns in mixed and pure forest stands of European beech and Norway spruce. *J. Hydrol.* 289, 258 – 274.

SIMIONI, G.; MAIRE, G.; HUC, R.; 2016. Influence of vegetation spatial structure on growth and water fluxes of a mixed forest: Results from the NOTG 3D model. *Ecol. Modell.* 328, 119 – 135.

SPERLICH, D.; CHANG, C.T.; PEÑUELAS, J.; GRACIA, C.; SABATÉ, S.; 2015. Seasonal variability of foliar photosynthetic and morphological traits and drought impacts in a Mediterranean mixed forest. *Tree Physiol.* 35, 501 – 520.

SPERRY, J.S.; LOVE, D.M.; 2015. What plant hydraulics can tell us about responses to climate-change droughts. *New Phytol.* 207, 14 – 27.

SPERRY, J.S.; VENTURAS, M.D.; ANDEREGG, W.R.L.; MENCUCCINI, M.; MACKAY, D.S.; WANG, Y.; LOVE, D.M.; 2017. Predicting stomatal responses to the environment from the optimization of photosynthetic gain and hydraulic cost. *Plant Cell Environ.* 40, 816 – 830.

TOGNETTI, R.; LONGOBUCCO, A.; RASCHI, A.; 1998. Vulnerability of xylem to embolism in relation to plant hydraulic resistance in *Quercus pub escens* and *Quercus ilex* in a Mediterranean coppice stand in central Italy. *New Phytol.* 139, 437 – 447.

VILLANUEVA, J.A.; 2004. Tercer inventario forestal nacional (1997–2007). Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural, ICONA, Madrid.

ZAPATER, M.; BREDA, N.; BONAL, D.; PARDONNET, S.; GRANIER, A.; 2013. Differential response to soil drought among co-occurring broad-leaved tree species growing in a 15- to 25-year-old mixed stand. *Ann. For. Sci.* 70, 31 – 39.