



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



Cambios en la dominancia entre pinos y quercíneas en bosques de la Península Ibérica: influencia de la estructura forestal y el régimen de perturbaciones

REBOLLO OROZCO, P.¹, CRUZ-ALONSO, V.^{1,2}, ASTIGARRAGA, J.¹, RUIZ-BENITO, P.^{1,3} y ANDIVIA, E.⁴

¹ Grupo de Ecología y Restauración Forestal, Departamento Ciencias de la Vida. Facultad de Ciencias. Universidad de Alcalá Campus Universitario. Ctra. Madrid-Barcelona, Km. 33,600, 28805, Alcalá de Henares.

² Department of Landscape Arquitecture. Harvard University. 42-48 Quincy St, Cambridge, MA 02138.

³ Grupo de Investigación en Teledetección Ambiental, Departamento de Geología, Geografía y Medio Ambiente, Universidad de Alcalá, Calle Colegios 2, 28801 Alcalá de Henares.

⁴ Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid, C/José Antonio Novais 12, 28040 Madrid.

Resumen

El cambio global está modificando el régimen de perturbaciones al que se enfrentan los ecosistemas forestales, lo que puede alterar su estructura y composición. La velocidad de estos cambios depende de la respuesta de las especies presentes a las distintas condiciones ambientales. En este estudio se han analizado las características estructurales de bosques monoespecíficos y mixtos dominados por géneros ecológicamente contrastados (*Pinus* y *Quercus*) en la Península Ibérica a lo largo de los últimos 30 años. Para ello, se han utilizado las parcelas permanentes del Inventario Forestal Nacional. Además, se ha analizado el efecto del clima, la estructura forestal inicial (área basal, densidad, tamaño medio de los árboles y coeficiente de variación del tamaño) y la ocurrencia de perturbaciones antropogénicas (cortas), bióticas (daños bióticos) y abióticas (incendios, sequías) en los cambios de dominancia entre géneros. En general, ha aumentado el área basal, la densidad y el tamaño medio de los individuos en las últimas tres décadas en todos los bosques estudiados, al mismo tiempo que ha aumentado la presencia de quercíneas. Las cortas, los incendios y las sequías tuvieron un efecto negativo en el aumento de área basal, especialmente en bosques monoespecíficos de pinos. Estos resultados tienen implicaciones para el diseño de medidas de gestión para la adaptación de los bosques ibéricos al cambio global, por ejemplo, mediante el fomento de bosques mixtos de pinos y quercíneas.

Palabras clave

Área basal, cambio global, composición forestal, dinámica forestal, diversidad.

1. Introducción

El cambio global está alterando la estructura, la dinámica y la composición de los bosques en todo el mundo (Allen et al. 2015; Ruiz-Benito et al. 2017). Estos cambios podrían ser especialmente patentes y rápidos en los bosques de la península Ibérica debido a las condiciones climáticas y a legados de gestión y aprovechamiento (Alfaro-Sánchez et al. 2019; Gazol et al, 2021). En las últimas décadas los bosques ibéricos se han enfrentado a un cambio del régimen de perturbaciones (Kautz et al. 2017). Así, ha aumentado la frecuencia y magnitud de incendios forestales (Pausas y Fernández-Muñoz, 2012), de eventos de sequía extremos y olas de calor (Allen et al. 2010) y de daños asociados a plagas y enfermedades forestales (Pureswaran et al. 2015).

El aumento de las perturbaciones a las que los bosques se enfrentan como consecuencia del cambio climático podría afectar de manera distinta a los pinos y las quercíneas debido a sus diferentes estrategias funcionales en el uso del agua, la tolerancia a la luz o la dispersión de semillas (Carnicer et al. 2014; Martin-Gomez et al. 2017). Los pinos (especies isohídricas) cierran, generalmente, sus estomas en respuesta a la sequía antes que las quercíneas (especies anisohídricas), aunque la variabilidad dentro de cada grupo es elevada y especies como *Pinus*

halepensis presenta una alta tolerancia a la sequía y un cierre estomático más tardío que otras especies de su género (Salazar-Tortosa et al. 2018). Por otro lado, las quercíneas son más tolerantes a la sombra (Sánchez-Gómez et al. 2006). En cuanto a su reproducción, las quercíneas dispersan sus bellotas por animales y tienen capacidad de rebrote (Davis y Michaelsen, 1995), mientras las coníferas son en general anemócoras y en pueden producir una dispersión masiva de semillas en respuesta al fuego, especialmente en especies mediterráneas (Calama et al. 2017).

La gestión y el aprovechamiento han modificado los bosques europeos durante siglos (Sabatini et al. 2018; McGrath et al. 2015). Un ejemplo en España son las grandes repoblaciones de coníferas que se realizaron a mediados del siglo XX (Vadell et al. 2016), cuya elevada densidad de individuos ha impedido en muchos casos la regeneración (Ruiz-Benito et al. 2012; Villar-Salvador, 2016), además de exacerbar los efectos negativos de las sequías por la elevada competencia (Sánchez-Salguero et al. 2012) y aumentar el riesgo de incendios (Maestre y Cortina, 2004). En las últimas décadas, la gestión forestal ha promovido en muchas ocasiones la diversificación de rodales monoespecíficos (Bolte et al. 2010). Las masas mixtas han mostrado, en general, una mayor productividad y provisión de servicios ecosistémicos que los monoespecíficas (Gamfeldt et al. 2013; Ruiz-Benito et al. 2014). Además, la diversificación es una estrategia de adaptación para los bosques ante el cambio climático (Vilà-Cabrera et al. 2018), siendo los bosques mixtos más resilientes a las perturbaciones (Jactel et al. 2017). En la península Ibérica, la conversión de repoblaciones monoespecíficas de pinos en rodales mixtos con especies frondosas como las quercíneas es uno de los principales retos a los que se enfrenta la gestión forestal (Villar-Salvador, 2016). Por ello, conocer cómo las masas mixtas de pinos y quercíneas están cambiando en dominancia y composición ante la alteración en el régimen de perturbaciones es clave para poder diseñar medidas de gestión eficaces.

La evaluación de la demografía y los cambios en composición de los bosques requiere de datos a escalas espaciales y temporales amplias que permitan observar cambios en distintos tipos de bosque. En este sentido, el inventario Forestal Nacional (IFN), una red de parcelas en los bosques españoles que se muestran periódicamente permite conocer la evolución de los bosques durante un período aproximado de 30 años (Alberdi et al. 2016; Astigarraga et al. 2020). El IFN proporciona diferentes datos sobre el tamaño de los árboles, la especie o el estado sanitario en el que se encuentran (Alberdi et al. 2016) permitiendo el cálculo de distintas tasas demográficas y la caracterización de las perturbaciones (p. ej. incendios). Utilizando estos datos se pueden evaluar las tendencias demográficas en función de factores como el clima, la estructura forestal o el régimen de perturbaciones.

2. Objetivos

El objetivo de este estudio es analizar los cambios en la estructura y composición de los ecosistemas forestales de la península Ibérica compuestos por especies del género *Pinus* y/o *Quercus* y determinar el efecto de la estructura forestal, el clima y las perturbaciones en los cambios en composición.

3. Metodología

Área de estudio

Este trabajo incluye masas forestales distribuidas por la península Ibérica que abarcan gran parte del gradiente edafoclimático peninsular. En concreto, se analizan las comunidades autónomas de Galicia, el País Vasco, La Rioja, Cataluña, la Comunidad de Madrid, Extremadura y la Región de Murcia. En estas comunidades se encuentran públicamente disponibles los datos del segundo, tercer y cuarto inventario Forestal Nacional (IFN2, IFN3 e IFN4 en adelante) lo que permite tener una perspectiva temporal relativamente amplia de la evolución de estas masas. Las principales especies dominantes de las masas incluidas en este trabajo son *Pinus halepensis*, *P. pinea*, *P. pinaster*, *P.*

nigra, *P. sylvestris* y *P. uncinata* del género *Pinus*; y *Quercus ilex*, *Q. faginea*, *Q. suber*, *Q. pyrenaica*, *Q. petraea*, *Q. robur* y *Q. pubescens* del género *Quercus*.

Selección de masas de pinos y quercíneas

Dentro de la información del IFN, para este trabajo se han seleccionado los muestreos realizados en aquellas parcelas del IFN2 con presencia de árboles adultos de pinos o quercíneas en las comunidades autónomas descritas. Con los datos de composición correspondientes al IFN2 se han seleccionado las parcelas cuya suma de área basal de pinos y quercíneas era mayor o igual al 80%. De este modo, se garantiza que las masas seleccionadas están dominadas por especies de estos géneros. Posteriormente, las distintas parcelas se han clasificado en masas puras monoespecíficas de pinos (100% del área basal correspondiente a pinos), masas puras monoespecíficas de quercíneas (100% del área basal correspondiente a quercíneas), masas mixtas de pinos (> 80% de área basal de pinos, pero área basal de quercíneas igual a 0%), masas mixtas de pinos y quercíneas (> 80% del área basal de pinos y quercíneas) y masas mixtas de quercíneas (> 80% de área basal de quercíneas, pero área basal de pinos igual a 0%). En total, se han estudiado 7609 parcelas (76,6% de la muestra inicial) de las que 3506 son masas monoespecíficas de pinos, 2050 son masas monoespecíficas de quercíneas, 310 son masas mixtas de pinos, 1411 son masas mixtas de pinos y quercíneas y 332 son masas mixtas de quercíneas.

Caracterización de la estructura, dominancia de especies y cambios en la composición

En cada parcela y para cada censo del IFN se ha calculado información relativa a la estructura de las masas y su composición. La estructura forestal se ha caracterizado mediante la densidad de individuos (número de árboles ha^{-1}), el área basal total (suma del área de la sección del tronco a partir del diámetro a la altura de pecho de cada individuo adulto vivo, $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$), el tamaño medio de los individuos vivos (promedio del diámetro a la altura de pecho, cm) y el coeficiente de variación de tamaños (el cociente entre la desviación estándar y el promedio del diámetro a la altura de pecho). Debido al diseño de muestreo en radios variables del IFN (Alberdi et al. 2016), la densidad y el área basal se han calculado extrapolando a la hectárea en función del radio de la subparcela a la que pertenecía el individuo muestreado y sumando todos los individuos en una parcela.

La caracterización de los cambios en composición para cada género se ha realizado mediante el ratio de área basal, definido como el cociente entre el área basal de un determinado género en un inventario y el del inventario anterior, sumando a cada valor de área basal 0.1 para evitar valores iguales a 0 en el denominador:

$$\text{Ratio de área basal} = \frac{\text{IFN final} + 0.1}{\text{IFN inicial} + 0.1}$$

Este ratio indica un aumento en el área basal cuando los valores son > 1 y un descenso en valores < 1. Los cambios en composición se han estandarizado según el número de años transcurridos entre los distintos muestreos en cada parcela.

Caracterización del régimen de perturbaciones y el clima

Para caracterizar el régimen de perturbaciones se han utilizado datos del IFN y datos climáticos. En cada parcela se han seleccionado datos registrados sobre la ocurrencia (presencia o ausencia) de cortas, daños bióticos (por hongos, insectos, muérdago y afines, plantas epífitas, fauna silvestre y ganado) e incendios, considerando presencia si hubo algún individuo afectado en el censo más actual de cada comparación temporal (es decir, IFN2-3 o IFN3-4). Finalmente, las sequías se han caracterizado como la diferencia entre precipitación anual (P) y la evapotranspiración potencial anual (ETP) como indicador de disponibilidad hídrica (P-PET, Zang et al. 2020). La precipitación anual se ha obtenido de Moreno y Hasenauer (2016) utilizando el paquete easyclimate (Cruz-Alonso et al. 2021) en R 4.0.3 (R Core Team, 2020). La ETP anual se obtuvo a partir de la temperatura media mensual (Moreno y Hasenauer, 2016) y la latitud de las parcelas (Thorntwaite, 1948) utilizando el paquete

SPEI (Beguería y Vicente-Serrano, 2017). Después, los datos de ETP mensual se han agregado por años. Se descartaron los casos donde la ETP mensual no estaba disponible para tres o más meses. Los valores de P-PET se calcularon para cada año (1951-2017) y para cada parcela. Con toda la serie temporal de P-PET se identificaron para cada parcela los años más secos (percentil 10%), que se consideraron como años de sequía. El índice de sequía asociado a cada parcela e IFN se calculó con la siguiente fórmula:

$$\text{Sequía} = \sum_{i=1}^n (P - PET)_i$$

donde P-PET refleja la intensidad de la sequía para el año i y n es el número de eventos de sequía ocurridos en los 11 años anteriores a cada IFN. Por último, para caracterizar el clima medio de cada parcela se ha extraído para cada coordenada el índice de aridez de la UNESCO (Trabucco y Zomer, 2018) utilizando QGis (QGis, 2021).

Análisis estadísticos

Para analizar los cambios de estructura, se han realizado análisis exploratorios de las tendencias entre inventarios en la densidad, el área basal, el tamaño medio y el coeficiente de variación del tamaño) para cada tipo de masa estudiada. Además, se han analizado los cambios en la composición mediante el área basal de *Pinus* y *Quercus* en el tiempo. Por último, se han analizado los factores subyacentes a los cambios de composición entre inventarios con cinco modelos lineales mixtos, uno por cada tipo de masa, donde el identificador de la parcela es un efecto aleatorio para tener en cuenta la autocorrelación temporal de medidas repetidas. La variable respuesta fue el logaritmo del ratio de cambio de área basal entre inventarios. Las variables explicativas fueron las perturbaciones recientes (ocurrencia de cortas, daños bióticos e incendios e intensidad de las sequías), el clima (índice de aridez), la estructura forestal y el género (sólo en el caso de las masas mixtas de *Pinus* y *Quercus*). Todos los análisis estadísticos se han realizado en R 4.0.3. (R Core Team, 2020) y los modelos se han ajustado con el paquete *nlme* (Pinheiro et al. 2020).

4. Resultados

Evolución de la estructura forestal entre inventarios

Los resultados muestran en general un aumento en el área basal, la densidad y el tamaño medio de los árboles entre inventarios para los cinco tipos de masas (Fig. 1 a, b y c). Las masas mixtas muestran en general mayor área basal y densidad que las masas monoespecíficas (Fig. 1a, b). En concreto, las masas mixtas de *Pinus* presentan mayor área basal, seguida de las mixtas de *Quercus* y las mixtas de *Pinus* y *Quercus* (Fig. 1a). La densidad en el IFN2 es similar para los tres tipos de masas mixtas, siendo las masas mixtas de *Quercus* las masas forestales más densas en el IFN4. La densidad de las masas monoespecíficas de *Pinus* se mantiene estable en el tiempo, mientras que la densidad de las de *Quercus* crece entre inventarios (Fig. 1b). En cuanto al tamaño medio de los individuos, se observa un aumento del IFN2 al IFN3, estabilizándose los valores en el IFN4 sin grandes diferencias entre los tipos de masas analizadas, aunque con valores más altos en las masas monoespecíficas de *Quercus* (Fig. 1c). El coeficiente de variación del tamaño disminuye del IFN2 al IFN3, aunque vuelve a aumentar levemente en el IFN4. En el IFN2 los valores son muy parejos para todas las masas forestales estudiadas. Sin embargo, en el IFN3 e IFN4 las masas forestales mixtas muestran un mayor coeficiente de variación que las monoespecíficas (Fig. 1d).

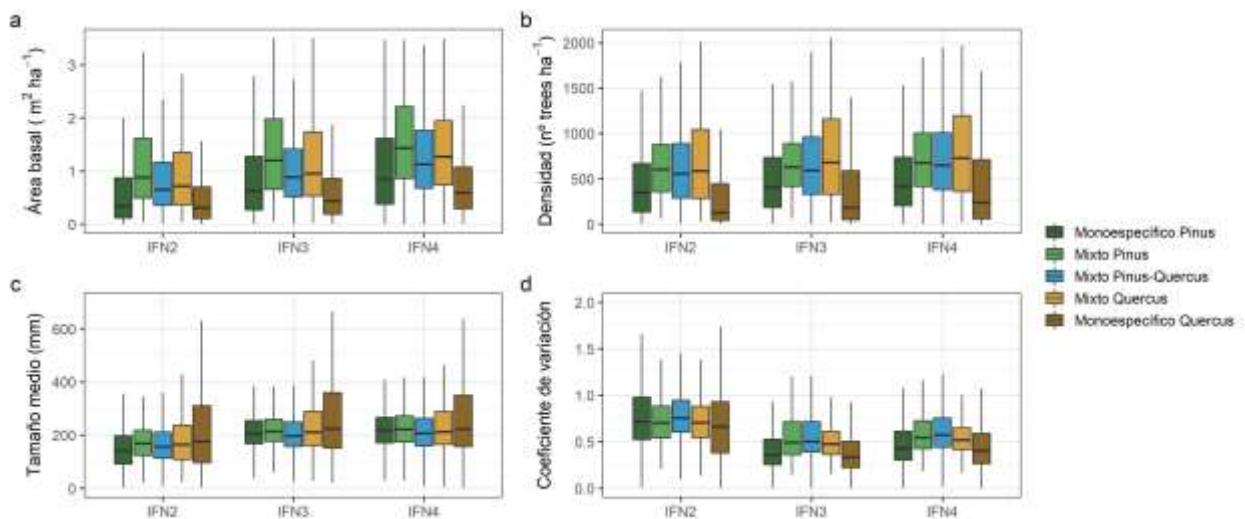


Figura 1. Gráficos de cajas y bigotes de la estructura forestal de las parcelas analizadas en cada uno de los inventarios forestales (IFN2, IFN3, IFN4) para cada tipo de masa forestal (masas monoespecíficas de *Pinus*, masas mixtas de *Pinus*, masas mixtas de *Pinus* y *Quercus*, masas mixtas de *Quercus* y masas monoespecíficas de *Quercus*). La estructura forestal se ha caracterizado mediante (a) el área basal ($m^2 \text{ ha}^{-1}$), (b) la densidad ($n^{\circ} \text{ individuos ha}^{-1}$), (c) el tamaño medio o diámetro medio a la altura del pecho (mm) y (d) el coeficiente de variación del tamaño (adimensional).

Cambios en la dominancia

El ratio de área basal varió a lo largo del tiempo en todos los tipos de masa forestal, especialmente en individuos del género *Pinus* (Fig. 2). El ratio de área basal de las especies de *Pinus* se redujo en el período de IFN34 en masas monoespecíficas de *Pinus* y masas mixtas de *Pinus* (Fig. 2a, b, c). Los individuos del género *Quercus* se mantuvieron más estables en el tiempo, aunque en masas mixtas y monoespecíficas de *Quercus*, se produjo una pequeña reducción en el ratio de área basal de este género (Fig. 2d, e). En las masas mixtas de *Pinus* y *Quercus*, se ha observado una mayor entrada de especies de *Pinus* en el período de IFN34; sin embargo, siguen dominadas por especies de *Pinus* (Fig. 2c)

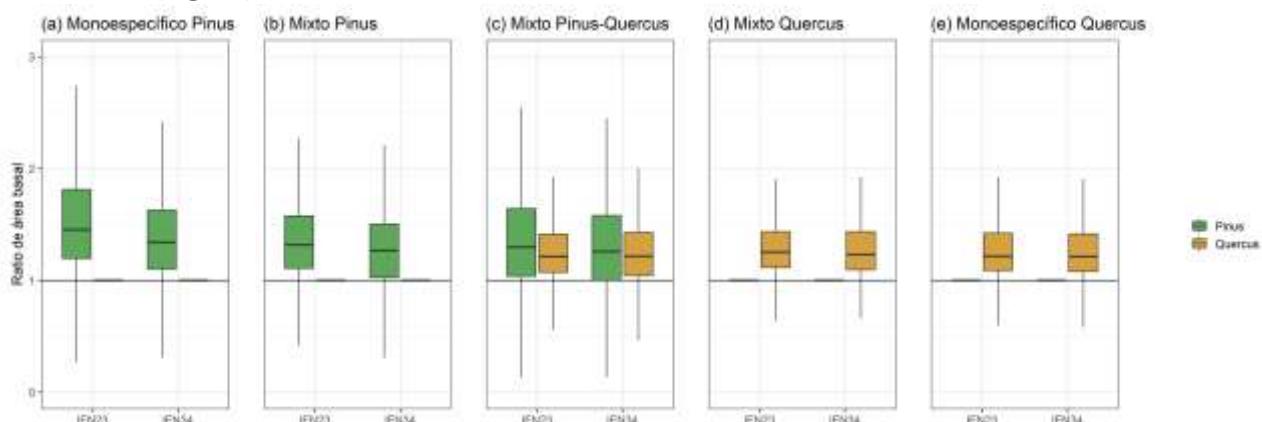


Figura 1. Gráficos de cajas y bigotes de los ratios de área basal de los géneros *Pinus* y *Quercus* en los períodos IFN23 e IFN34 para cada tipo de masa forestal (masas monoespecíficas de *Pinus*, masas mixtas de *Pinus*, masas mixtas de *Pinus* y *Quercus*, masas mixtas de *Quercus* y masas monoespecíficas de *Quercus*).

Efectos de la estructura, el clima y las perturbaciones en los cambios de composición

En general, la estructura forestal influyó en los cambios de área basal en las masas estudiadas (Anexo 1). El efecto de la densidad y el área basal fue significativo en todos los tipos de masa estudiada excepto en las masas mixtas de *Quercus* (Anexo 1). A niveles intermedios de densidad, los

ratios de área basal fueron mayores pero a niveles intermedios de área basal, los ratios disminuyeron. El efecto del tamaño medio y el coeficiente de variación del tamaño fue significativo en masas mixtas de *Pinus* y *Quercus* y en masas monoespecíficas de *Quercus*, mientras índice de aridez no tuvo efectos significativos en los cambios de área basal para ninguna de las masas estudiadas (Anexo 1).

Los individuos del género *Pinus* respondieron de manera más intensa a las perturbaciones que los del género *Quercus*, especialmente en masas monoespecíficas de *Pinus* (ver predicciones del cambio en área basal con y sin cortas, incendios y sequías, Fig. 3; ver magnitud de los parámetros en el Anexo 1). En las masas donde se habían producido cortas y/o incendios, la disminución en el ratio de área basal fue más drástica para el género *Pinus*, llegando a reducirse el área basal entre inventarios en bosques mixtos de *Pinus* cuando hubo cortas y en bosques mixtos de *Pinus* y *Quercus* cuando se produjeron ambas perturbaciones (Fig. 3a, b). Por el contrario, la presencia de daños bióticos provocó un leve aumento en todos los tipos de masas del ratio de área basal de las especies de *Pinus* y *Quercus* con respecto a parcelas que no habían sufrido daños (Fig. 3c). Mayores intensidades de sequía se relacionaron significativamente con menores ratios de área basal en masas monoespecíficas, sin embargo, en masas mixtas el efecto de las sequías no tuvo un gran impacto en el ratio de área basal (Fig. 3d; Anexo 1).

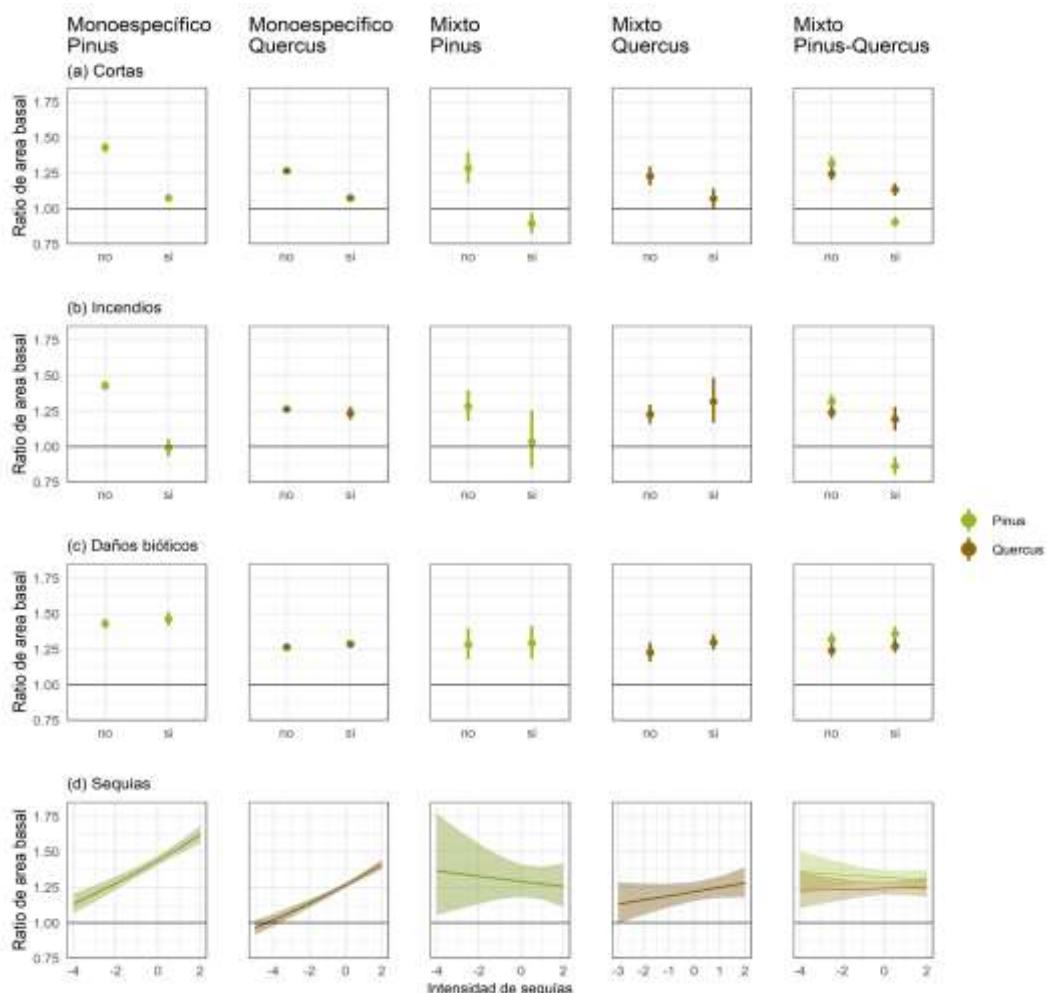


Figura 3: Predicciones del efecto de la ocurrencia de perturbaciones en el ratio de área basal en cada tipo de bosque (bosques monoespecíficos de *Pinus*, bosques mixtos de *Pinus*, bosques mixtos de *Pinus* y *Quercus*, bosques mixtos de *Quercus* y bosques monoespecíficos de *Quercus*). La ocurrencia de perturbaciones distinción entre (a) cortas, (b) incendios, (c) daños bióticos y de (d) la intensidad de las sequías. Valores mayores de 1 indican un aumento en el área basal entre inventarios y valores menores de 1 indican una reducción en el área basal entre inventarios.

5. Discusión

Los resultados de este estudio muestran que en las últimas décadas los ecosistemas forestales de la península Ibérica dominados por especies del género *Pinus* y *Quercus* han evolucionado hacia masas más densas, homogéneas en tamaño y con árboles de mayor tamaño medio. Las masas monoespecíficas siguen dominadas por sus respectivos géneros; sin embargo, el ratio de incremento de área basal de las especies de pinos parece estar disminuyendo. Los cambios en composición dependieron de la estructura de la masa y del régimen de perturbaciones, pero no de la aridez climática. Los pinos fueron más sensibles que las quercíneas a las perturbaciones. Estos resultados son claves para entender y predecir la dinámica forestal de los bosques ibéricos en un contexto de aumento de la frecuencia de perturbaciones.

Cambios en la estructura forestal

Desde 1980, los bosques ibéricos han mostrado un aumento en su área basal, densidad y tamaño medio de los individuos disminuyendo la heterogeneidad estructural de los mismos (Astigarraga et al. 2020). Los resultados de este trabajo corroboran estas tendencias en masas dominadas por pinos y quercíneas (Fig. 1), lo que sugiere que estas masas son relativamente jóvenes y se encuentran en etapas intermedias de desarrollo (Ruiz-Benito et al. 2014). De hecho, Astigarraga et al. (2020) identifica entre un 1.3 y un 3.4% de las masas analizadas como bosques maduros y Sabatini et al. (2018) establece que solo el 0.02% de la superficie forestal de la península Ibérica puede considerarse como bosque primario. Esto pone de manifiesto la importancia de la gestión histórica y sus legados en las dinámicas actuales de las masas forestales de la península. En este sentido, el incremento en área basal y densidad podrían explicarse por el abandono de la gestión forestal y la actividad agrícola, además de los programas de repoblaciones forestales como las reforestaciones de tierras agrarias (Vayreda et al. 2016; Cruz-Alonso et al. 2019; Villar-Salvador, 2016).

El área basal y la densidad fueron mayores en masas mixtas que en monoespecíficas. Trabajos previos han observado un efecto positivo de la diversidad arbórea en la productividad y capacidad de acumulación de biomasa (Liang et al. 2016). El principal mecanismo asociado a la relación positiva entre biodiversidad y productividad en los ecosistemas forestales es la complementariedad (Ruiz-Benito et al 2014; Fichtner et al. 2018). La complementariedad es el resultado de una disminución en la competencia por un determinado recurso como consecuencia de diferencias en los caracteres funcionales de las especies (Forrester y Bauhus, 2016). De hecho, los pinos y las quercíneas muestran importantes diferencias funcionales en el uso del agua, la tolerancia a la sombra, el hábito foliar y la profundidad del sistema radical, sugiriendo distintas estrategias en el uso de los recursos (Carnicer et al. 2014; Martin-Gomez et al. 2017; Martínez-Ferri et al. 2000; Zavala et al. 2000). Por otro lado, los procesos de complementariedad también pueden producirse por diferencias en tamaño (Madrigal-González et al. 2016). En este sentido, las masas mixtas analizadas mostraron los valores más elevados del coeficiente de variación del tamaño de los individuos.

Cambios en la composición y factores subyacentes

A pesar de que el periodo de estudio (casi 30 años) es corto para observar cambios abruptos en la composición de especies, los resultados muestran una reducción en el ratio de área basal especialmente en especies de *Pinus*. Este género, sin embargo, sigue dominando las masas mixtas (Fig. 2). Los pinos generan madera menos densa y crecen más rápido que las quercíneas por lo que cabría esperar una mayor acumulación de área basal de pinos en estos bosques relativamente jóvenes (Poorter et al. 2012). Distintos estudios que muestran una evolución en la composición de los ecosistemas forestales hacia una dominancia de especies frondosas (Vayreda et al. 2016; Ruiz-Benito et al. 2017). Estos cambios compositacionales han sido asociados a la mayor sensibilidad de las gimnospermas al aumento de la temperatura y las sequías como consecuencia del cambio climático (Ruiz-Benito et al. 2017). En nuestro estudio los cambios en composición estuvieron influenciados por

la afección por incendios, que afectaron de manera distinta a pinos y quercíneas (Fig. 3). También pueden deberse a que las masas de pinos promovidas durante décadas de repoblación (Vadell et al. 2016) estén siendo desplazadas por las quercíneas. En general, el impacto de las perturbaciones estudiadas fue mayor en masas monoespecíficas. Estos resultados sugieren que las masas mixtas podrían ser más estables a las perturbaciones (Jactel et al. 2017).

Como era esperable, la realización de cortas redujo el área basal (ratio < 0) en las parcelas estudiadas debido a la extracción de individuos de la masa. Estos efectos fueron mayores en los pinos posiblemente debido a la mayor incidencia de cortas en las masas dominadas por pinos y a su incapacidad de rebrotar (Zavala et al. 2004; Fig. 3). Las cortas pueden facilitar el reclutamiento de individuos y el crecimiento de los que quedan en pie (Mendoza et al. 2009), especialmente en masas muy densas (Ruiz-Benito et al. 2012), pero la biomasa extraída sobrepasa la acumulada, al menos cuando las cortas son recientes como las analizadas en este trabajo. La ocurrencia de incendios también tuvo consecuencias negativas sobre el ratio de área basal de ambos géneros, sin embargo, los efectos fueron mucho mayores en masas dominadas por especies de *Pinus*, especialmente en masas monoespecíficas. Distintos estudios han mostrado una falta de reclutamiento en algunas especies de pinos tras incendios (Puerta-Piñeiro et al. 2012; Carnicer et al. 2014), lo que unido a la capacidad de rebrote de los *Quercus* (Zavala et al. 2004) podría explicar las diferencias en la respuesta entre ambos géneros. La ocurrencia de daños bióticos benefició ligeramente el ratio de área basal en ambos grupos de especies para todos los tipos de masas, siendo este beneficio algo mayor en masas mixtas. Estos resultados pueden deberse a que en parcelas dominadas por un determinado género, es más probable que ciertos tipos de daños bióticos, como la herbivoría y las plagas, afecten masivamente reduciendo así el crecimiento y aumentando la mortalidad de los individuos (Ruiz-Carbayo et al. 2020). En cambio, en sitios donde la dominancia de un género es menor, los daños bióticos afectarán a individuos focales lo que reducirá la competencia para el resto (Jactel et al. 2021). Las masas monoespecíficas de pinos y de quercíneas fueron más sensibles a las sequías, mientras que las sequías apenas afectaron a las masas mixtas. Estos resultados ponen de manifiesto la mayor vulnerabilidad de masas homogéneas de estas especies debido a su mayor competencia por el agua (Ruiz-Benito et al. 2014).

6. Conclusiones

Las masas forestales dominadas por *Pinus* y *Quercus* en la península Ibérica han mostrado un aumento en área basal, densidad y tamaño medio de los individuos a lo largo de los últimos 30 años. Además, su diversidad estructural se ha reducido. El régimen de perturbaciones y la estructura del bosque han modulado los cambios en composición ya que afectaron de forma diferente a ambos géneros. En general, los pinos han mostrado mayor vulnerabilidad a la ocurrencia de perturbaciones. En un escenario de aumento de la frecuencia e intensidad de las perturbaciones, los resultados de este trabajo pueden sugerir un aumento en la dominancia de las especies del género *Quercus* en las masas forestales de la península a lo largo del tiempo. La pérdida de pinos tras incendios o cortas en bosques mixtos puede apuntar a la mayor resiliencia de las quercíneas ante los nuevos regímenes de perturbaciones y al desempeño de medidas de gestión exitosas en la promoción de quercíneas. Además, el efecto negativo de las perturbaciones fue mayor en masas monoespecíficas lo que sugiere que el fomento de las masas mixtas de *Pinus* y *Quercus* podría aumentar la resiliencia de estos ecosistemas forestales ante el cambio global.

7. Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado con la financiación de la Ayuda PID2019-110470RA-100 (ADAPTAMIX) financiada por MCIN/AEI/ 10.13039/501100011033 y REMEDINAL-TE (Comunidad de Madrid, S2018/EMT-4338). PRB cuenta con financiación de la Comunidad de Madrid en el marco del Convenio Plurianual con la Universidad de Alcalá en la línea de actuación “Estímulo a la Excelencia

para Profesores Universitarios Permanentes” (EPU-INV/2020/010). PRB y PRO cuentan con financiación de la Universidad de Alcalá, del proyecto “Ayudas para la realización de Proyectos para potenciar la Creación y Consolidación de Grupos de Investigación” (CG20/CC-005). VCA está financiada por las becas postdoctorales del Real Colegio Complutense 2020.

8. Bibliografía

- ALBERDI, I., SANDOVAL, V., CONDES, S., CAÑELLAS, I., y VALLEJO, R. (2016). El inventario Forestal Nacional español, una herramienta para el conocimiento, la gestión y la conservación de los ecosistemas forestales arbolados. *Revista Ecosistemas*, 25(3), 88-97.
- ALFARO-SÁNCHEZ, R., JUMP, A. S., PINO, J., DÍEZ-NOGALES, O., & ESPELTA, J. M. (2019). Land use legacies drive higher growth, lower wood density and enhanced climatic sensitivity in recently established forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 276, 107630.
- ALLEN, C. D., BRESHEARS, D. D., y McDOWELL, N. G. (2015). On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6, 129.
- ALLEN, C. D., MACALADY, A. K., CHENCHOUNI, H., BACHELET, D., McDOWELL, N., VENNETIER, M., ... y GONZALEZ, P. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management*, 259(4), 660-684.
- ASTIGARRAGA, J., ANDIVIA, E., ZAVALA, M. A., GAZOL, A., CRUZ-ALONSO, V., VICENTE-SERRANO, S. M., y RUIZ-BENITO, P. (2020). Evidence of non-stationary relationships between climate and forest responses: increased sensitivity to climate change in Iberian forests. *Global Change Biology* 26: 5063-5076
- BAQUEDANO, F. J., y CASTILLO, F. J. (2006). Comparative ecophysiological effects of drought on seedlings of the Mediterranean water-saver *Pinus halepensis* and water-spenders *Quercus coccifera* and *Quercus ilex*. *Trees*, 20(6), 689.
- BEGUERÍA, S y VICENTE-SERRANO, SM. (2017). SPEI: Calculation of the Standardised Precipitation-Evapotranspiration Index. R package version 1.7. <https://CRAN.R-project.org/package=SPEI>
- BOLTE, A., AMMER, C., LÖF, M., NABUURS, G. J., SCHALL, P., y SPATHELF, P. (2010). Adaptive forest management: a prerequisite for sustainable forestry in the face of climate change. In Sustainable Forest Management in a Changing World (pp. 115-139). Springer, Dordrecht.
- CALAMA, R., MANSO, R., LUCAS BORJA, M. E., ESPELTA, J. M., PIQUÉ, M., BRAVO OVIEDO, F., ... y PARDOS, M. (2017). Natural regeneration in Iberian pines: A review of dynamic processes and proposals for management. *Forest Systems*, 26:eR02S
- CARNICER, J., COLL, M., PONS, X., NINYEROLA, M., VAYREDA, J., y PEÑUELAS, J. (2014). Large-scale recruitment limitation in Mediterranean pines: the role of *Quercus ilex* and forest

successional advance as key regional drivers. *Global Ecology and Biogeography*, 23(3), 371-384.

CRUZ-ALONSO V, RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ F, PUCHER C, RUIZ-BENITO P, ASTIGARRAGA J, NEUMANN M y RATCLIFFE S (2021). easyclimate: Easy access to high-resolution daily climate data for Europe. <URL: <https://github.com/VeruGHub/easyclimate>>.

CRUZ-ALONSO, V., RUIZ-BENITO, P., VILLAR-SALVADOR, P., y REY-BENAYAS, J. M. (2019). Long-term recovery of multifunctionality in Mediterranean forests depends on restoration strategy and forest type. *Journal of Applied Ecology*, 56(3), 745-757.

DAVIS, F.W. y J. MICHAELSEN. (1995). Sensitivity of fire regime in chaparral ecosystems to climate change. In Global Change and Mediterranean Type Ecosystems. Eds. J.M. Moreno and W.C. Oechel. *Ecological Studies* 117, Springer-Verlag, Berlin, pp 435-456.

FICHTNER, A., HÄRDITLE, W., BRUELHEIDE, H., KUNZ, M., LI, Y., y VON OHEIMB, G. (2018). Neighbourhood interactions drive overyielding in mixed-species tree communities. *Nature communications*, 9(1), 1-8.

FORRESTER, D.I. y BAUHUS, J., (2016). A Review of Processes Behind Diversity–Productivity Relationships in Forests. *Curr. For. Reports* 2, 45–61

GAMFELDT, L., SNÄLL, T., BAGCHI, R., JONSSON, M., GUSTAFSSON, L., KJELLANDER, P., ... y MIKUSIŃSKI, G. (2013). Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature communications*, 4, 1340.

GAZOL, A., HEREŞ, A. M., & YUSTE, J. C. (2021). Land-use practices (coppices and dehesas) and management intensity modulate responses of Holm oak growth to drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 297, 108235.

GREENWOOD, S., RUIZ-BENITO, P., MARTÍNEZ-VILALTA, J., LLORET, F., KITZBERGER, T., ALLEN, C. D., ... y KRAFT, N. J. (2017). Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters*, 20(4), 539-553.

JABOT, F., ETIENNE, R. S., y CHAVE, J. (2008). Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test. *Oikos*, 117(9), 1308-1320.

JACTEL, H., BAUHUS, J., BOBERG, J., BONAL, D., CASTAGNEYROL, B., GARDINER, B., ... y BROCKERHOFF, E. G. (2017). Tree diversity drives forest stand resistance to natural disturbances. *Current Forestry Reports*, 3(3), 223-243.

JACTEL, H., MOREIRA, X., y CASTAGNEYROL, B. (2021). Tree Diversity and Forest Resistance to Insect Pests: Patterns, Mechanisms, and Prospects. *Annual Review of Entomology*, 66, 277-296.

JACTEL, H., MOREIRA, X., y CASTAGNEYROL, B. (2021). Tree Diversity and Forest Resistance to Insect Pests: Patterns, Mechanisms, and Prospects. *Annual Review of Entomology*, 66, 277-296.

- KAUTZ, M., MEDDENS, A. J., HALL, R. J., y ARNETH, A. (2017). Biotic disturbances in Northern Hemisphere forests—a synthesis of recent data, uncertainties and implications for forest monitoring and modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 26(5), 533-552.
- LIANG, J., CROWTHER, T. W., PICARD, N., WISER, S., ZHOU, M., ALBERTI, G., ... y DE-MIGUEL, S. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309), aaf8957.
- LINDNER, M., MAROSCHEK, M., NETHERER, S., KREMER, A., BARBATI, A., GARCIA-GONZALO, J., ... y LEXER, M. J. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest ecology and management*, 259(4), 698-709.
- LOREAU, M., NAEEM, S., INCHAUSTI, P., BENGTSSON, J., GRIME, J.P., HECTOR, A., HOOPER, D.U., HUSTON, M.A., RAFFAELLI, D., SCHMID, B., TILMAN, D. y WARDLE, D. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804-808.
- MADRIGAL-GONZÁLEZ, J., RUIZ-BENITO, P., RATCLIFFE, S., CALATAYUD, J., KÄNDLER, G., LEHTONEN, A., ... y ZAVALA, M. A. (2016). Complementarity effects on tree growth are contingent on tree size and climatic conditions across Europe. *Scientific Reports*, 6, 32233.
- MAESTRE, F. T., y CORTINA, J. (2004). Are Pinus halepensis plantations useful as a restoration tool in semiarid Mediterranean areas? *Forest Ecology and Management*, 198(1-3), 303-317.
- MARTÍN-GÓMEZ, P., AGUILERA, M., PEMÁN, J., GIL-PELEGRIÑ, E., y FERRIO, J. P. (2017). Contrasting ecophysiological strategies related to drought: the case of a mixed stand of Scots pine (*Pinus sylvestris*) and a submediterranean oak (*Quercus subpyrenaica*). *Tree physiology*, 37(11), 1478-1492.
- MARTÍNEZ-FERRI, E., BALAGUER, L., VALLADARES, F., CHICO, J. M., y MANRIQUE, E. (2000). Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiology*, 20(2), 131-138.
- MCGRATH, M. J., LUSSAERT, S., MEYFROIDT, P., KAPLAN, J. O., BÜRGI, M., CHEN, Y., ... y VALADE, A. (2015). Reconstructing European forest management from 1600 to 2010. *Biogeosciences*, 12(14), 4291-4316.
- MENDOZA, I., GÓMEZ-APARICIO, L., ZAMORA, R. y MATÍAS, L. (2009). Recruitment limitation of forest communities in a degraded Mediterranean landscape. *Journal of Vegetation Science*, 20, 367–376.
- MIRITI, M. N. (2006). Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, 94(5), 973-979.
- MORENO, A., y HASENAUER, H. (2016). spatial downscaling of european climate data. *International journal of climatology*, 36(3), 1444-1458.

PAUSAS, J. G., y FERNÁNDEZ-MUÑOZ, S. (2012). Fire regime changes in the Western Mediterranean Basin: from fuel-limited to drought-driven fire regime. *Climatic change*, 110(1-2), 215-226.

PINHEIRO J, BATES D, DEBROY S, SARKAR D, R CORE TEAM (2020). *_nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models_*. R package version 3.1-149

POORTER, L., LIANES, E., MORENO-DE LAS HERAS, M., & ZAVALA, M. A. (2012). Architecture of Iberian canopy tree species in relation to wood density, shade tolerance and climate. *Plant ecology*, 213(5), 707-722.

PUERTA-PIÑERO, C., ESPELTA, J. M., SÁNCHEZ-HUMANES, B., RODRIGO, A., COLL, L., y BROTONS, L. (2012). History matters: previous land use changes determine post-fire vegetation recovery in forested Mediterranean landscapes. *Forest Ecology and Management*, 279, 121-127.

PURESWARAN, D. S., DE GRANDPRÉ, L., PARÉ, D., TAYLOR, A., BARRETTE, M., MORIN, H., ... y KNEESHAW, D. D. (2015). Climate-induced changes in host tree-insect phenology may drive ecological state-shift in boreal forests. *Ecology*, 96(6), 1480-1491.

QGIS (2021). QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org>

R CORE TEAM (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

RUIZ-BENITO, P., GÓMEZ-APARICIO, L., PAQUETTE, A., MESSIER, C., KATTGE, J., y ZAVALA, M. A. (2014). Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. *Global Ecology and Biogeography*, 23(3), 311-322.

RUIZ-BENITO, P., GÓMEZ-APARICIO, L., y ZAVALA, M. A. (2012). Large-scale assessment of regeneration and diversity in Mediterranean planted pine forests along ecological gradients. *Diversity and Distributions*, 18(11), 1092-1106.

RUIZ-BENITO, P., MADRIGAL-GONZALEZ, J., RATCLIFFE, S., COOMES, D. A., KÄNDLER, G., LEHTONEN, A., ... y ZAVALA, M. A. (2014). Stand structure and recent climate change constrain stand basal area change in European forests: a comparison across boreal, temperate, and Mediterranean biomes. *Ecosystems*, 17(8), 1439-1454.

RUIZ-BENITO, P., RATCLIFFE, S., ZAVALA, M. A., MARTÍNEZ-VILALTA, J., VILÀ-CABRERA, A., LLORET, F., Y JUMP, A. S. (2017). Climate-and successional-related changes in functional composition of European forests are strongly driven by tree mortality. *Global Change Biology*, 23, 4162– 4176.

RUIZ-CARBAYO, H., PINO, J., BONAL, R., JAMES, P. M., HAMPE, A., MOLOWNY-HORAS, R., & ESPELTA, J. M. (2020). Insect herbivory in novel *Quercus ilex* L. forests: the role of landscape attributes, forest composition and host traits. *Annals of Forest Science*, 77(2), 1-12.

SABATINI, F. M., BURRASCANO, S., KEETON, W. S., LEVERS, C., LINDNER, M., PÖTZSCHNER, F., ... y KUEMMERLE, T. (2018). Where are Europe's last primary forests?. *Diversity and Distributions*, 24(10), 1426-1439.

SALAZAR-TORTOSA, D., CASTRO, J., VILLAR-SALVADOR, P., VIÑEGLA, B., MATÍAS, L., MICHELSSEN, A., ... y QUEREJETA, J. I. (2018). The "isohydric trap": A proposed feedback between water shortage, stomatal regulation, and nutrient acquisition drives differential growth and survival of European pines under climatic dryness. *Global change biology*, 24(9), 4069-4083.

SÁNCHEZ-COSTA, E., POYATOS, R., y SABATE, S. (2015). Contrasting growth and water use strategies in four co-occurring Mediterranean tree species revealed by concurrent measurements of sap flow and stem diameter variations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 207, 24-37.

SANCHEZ-GOMEZ, D., VALLADARES, F., & ZAVALA, M. A. (2006). Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. *Tree physiology*, 26(11), 1425-1433.

SÁNCHEZ-SALGUERO, R., NAVARRO-CERRILLO, R. M., CAMARERO, J. J., y FERNÁNDEZ-CANCIO, Á. (2012). Selective drought-induced decline of pine species in southeastern Spain. *Climatic Change*, 113(3-4), 767-785.

SCHÖB, C., ARMAS, C., GULER, M., PRIETO, I., y PUGNAIRE, F. I. (2013). Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology*, 101(3), 753-762.

THORNTHWAITE, C. W. (1948). An approach toward a rational classification of climate. *Geographical review*, 38(1), 55-94.

TRABUCCO, A., Y ZOMER, R. J. (2018). Global aridity index and potential evapotranspiration (ETO) climate database v2. *CGIAR Consortium for spatial information (CGIAR-CSI)*.

VADELL, E., DE-MIGUEL, S., y PEMÁN, J. (2016). Large-scale reforestation and afforestation policy in Spain: A historical review of its underlying ecological, socioeconomic and political dynamics. *Land Use Policy*, 55, 37–48.

VAYREDA, J., MARTINEZ-VILALTA, J., GRACIA, M., CANADELL, J. G., y RETANA, J. (2016). Anthropogenic-driven rapid shifts in tree distribution lead to increased dominance of broadleaf species. *Global change biology*, 22(12), 3984-3995.

VERDÚ, M., GÓMEZ-APARICIO, L., y VALIENTE-BANUET, A. (2011). Phylogenetic relatedness as a tool in restoration ecology: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1734), 1761-1767.

VILÀ-CABRERA, A., COLL, L., MARTÍNEZ-VILALTA, J., y RETANA, J. (2018). Forest management for adaptation to climate change in the Mediterranean basin: A synthesis of evidence. *Forest Ecology and Management*, 407, 16-22.

VILLAR-SALVADOR, P. (2016). Restoration of Spanish pine plantations: A main challenge for the 21st century. *Reforesta*, (1), 53-66.

ZANG, C.S., BURAS, A., ESQUIVEL- MUELBERT, A., JUMP, A.S., RIGLING, A. y RAMMIG, A. (2020). Standardized drought indices in ecological research: Why one size does not fit all. *Glob Change Biol*, 26: 322-324.

ZANG, C., H. PRETZSCH, AND A. ROTHE. (2012). Size-dependent responses to summer drought in Scots pine, Norway spruce and common oak. *Trees – Structure and Function* 26:557–569.

ZAVALA, M.A., ESPELTA, J.M. y RETANA, J., (2000). Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of mixed holm oak (*Quercus ilex* L)-Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) forests. *Bot. Rev.* 66, 119–149.

ZAVALA, M. A., & ZEA, E. (2004). Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Plant Ecology*, 171(1-2), 197-207.

9. Anexos

Anexo 1. Tablas de los modelos estadísticos

Tabla 1. Coeficiente estimado, error estándar, p valor y grados de libertad para cada variable del modelo de masas monoespecíficas de *Pinus*. Ab ini = Área basal del inventario inicial en la comparación; ai = índice de aridez; dens = densidad; dbh mean = media del diámetro a la altura del pecho; dbh cv = coeficiente de variación del tamaño; fire rec = incendios en el inventario final en la comparación; manag rec = cortas en el inventario final en la comparación; pest rec = daños bióticos en el inventario final en la comparación y drought rec = intensidad de las sequías en el inventario final en la comparación.

<i>Predictors</i>	log(ABr)			
	<i>Estimates</i>	<i>std. Error</i>	<i>p</i>	<i>df</i>
(Intercept)	0.39	0.01	<0.001	3706.00
ab ini [1st degree]	-16.86	0.69	<0.001	3620.00
ab ini [2nd degree]	8.22	0.65	<0.001	3620.00
ai	-0.01	0.01	0.278	3706.00
dens [1st degree]	11.08	0.79	<0.001	3620.00
dens [2nd degree]	-3.68	0.63	<0.001	3620.00
dbh mean	-0.05	0.04	0.233	3620.00
dbh cv	-0.06	0.04	0.154	3620.00
fire rec [si]	-0.37	0.03	<0.001	3620.00
manag rec [si]	-0.28	0.01	<0.001	3620.00
pest rec [si]	0.02	0.02	0.180	3620.00
drought rec	0.06	0.01	<0.001	3620.00
Random Effects				
σ^2	0.35			
$\tau_{00\ id}$	0.01			
ICC	0.03			
N _{id}	3708			
Observations	7338			
Marginal R ² / Conditional R ²	0.201 / 0.221			

Tabla 2. Coeficiente estimado, error estándar, *p* valor y grados de libertad para cada variable del modelo de masas mixtas de *Pinus*. *Ab ini* = Área basal del inventario inicial en la comparación; *ai* = índice de aridez; *dens* = densidad; *dbh mean* = media del diámetro a la altura del pecho; *dbh cv* = coeficiente de variación del tamaño; *fire rec* = incendios en el inventario final en la comparación; *manag rec* = cortas en el inventario final en la comparación; *pest rec* = daños bióticos en el inventario final en la comparación y *drought rec* = intensidad de las sequías en el inventario final en la comparación.

<i>Predictors</i>	log(ABr)			
	<i>Estimates</i>	<i>std. Error</i>	<i>p</i>	<i>df</i>
(Intercept)	0.32	0.04	<0.001	321.00
ab ini [1st degree]	-4.08	0.63	<0.001	313.00
ab ini [2nd degree]	2.93	0.61	<0.001	313.00
ai	0.01	0.03	0.801	321.00
dens [1st degree]	1.41	0.71	0.048	313.00
dens [2nd degree]	-0.39	0.58	0.496	313.00
dbh mean	0.26	0.15	0.079	313.00
dbh cv	-0.25	0.14	0.063	313.00
fire rec [si]	-0.22	0.10	0.025	313.00
manag rec [si]	-0.36	0.05	<0.001	313.00
pest rec [si]	0.01	0.05	0.870	313.00
drought rec	-0.01	0.03	0.624	313.00
Random Effects				
σ^2	0.28			
$\tau_{00\ id}$	0.03			
ICC	0.08			
N _{id}	323			
Observations	646			
Marginal R ² / Conditional R ²	0.230 / 0.294			

Tabla 3. Coeficiente estimado, error estándar, *p* valor y grados de libertad para cada variable del modelo de masas mixtas de *Pinus* y *Quercus* y la interacción entre las variables y el grupo de especies estudiado. Ab ini = Área basal del inventario inicial en la comparación; ai = índice de aridez; dens = densidad; dbh mean = media del diámetro a la altura del pecho; dbh cv = coeficiente de variación del tamaño; fire rec = incendios en el inventario final en la comparación; manag rec = cortas en el inventario final en la comparación; pest rec = daños bióticos en el inventario final en la comparación y drought rec = intensidad de las sequías en el inventario final en la comparación.

Predictors	log(ABr)			
	Estimates	std. Error	<i>p</i>	df
(Intercept)	0.33	0.02	<0.001	4295.00
sp [Quercus]	-0.11	0.02	<0.001	4295.00
ab ini [1st degree]	-10.08	0.79	<0.001	4295.00
ab ini [2nd degree]	4.75	0.76	<0.001	4295.00
ai	-0.01	0.01	0.415	1437.00
dens [1st degree]	2.16	0.97	0.025	4295.00
dens [2nd degree]	1.63	0.76	0.033	4295.00
dbh mean	-0.37	0.06	<0.001	4295.00
dbh cv	0.33	0.06	<0.001	4295.00
fire rec [si]	-0.42	0.03	<0.001	4295.00
manag rec [si]	-0.37	0.02	<0.001	4295.00
pest rec [si]	0.03	0.02	0.126	4295.00
drought rec	-0.01	0.01	0.511	4295.00
sp [Quercus] * ab ini [1st degree]	7.51	1.12	<0.001	4295.00
sp [Quercus] * ab ini [2nd degree]	-5.50	1.08	<0.001	4295.00
sp [Quercus] * ai	0.01	0.01	0.550	4295.00
sp [Quercus] * dens [1st degree]	-1.91	1.37	0.163	4295.00
sp [Quercus] * dens [2nd degree]	-1.39	1.08	0.198	4295.00
sp [Quercus] * dbh mean	0.27	0.09	0.002	4295.00
sp [Quercus] * dbh cv	-0.24	0.08	0.005	4295.00
sp [Quercus] * fire rec [si]	0.38	0.05	<0.001	4295.00
sp [Quercus] * manag rec [si]	0.28	0.03	<0.001	4295.00

Tabla 4. Coeficiente estimado, error estándar, p valor y grados de libertad para cada variable del modelo de masas mixtas de *Quercus*. Ab ini = Área basal del inventario inicial en la comparación; ai = índice de aridez; dens = densidad; dbh mean = media del diámetro a la altura del pecho; dbh cv = coeficiente de variación del tamaño; fire rec = incendios en el inventario final en la comparación; manag rec = cortas en el inventario final en la comparación; pest rec = daños bióticos en el inventario final en la comparación y drought rec = intensidad de las sequías en el inventario final en la comparación.

<i>Predictors</i>	log(ABr)			
	<i>Estimates</i>	<i>std. Error</i>	<i>p</i>	<i>df</i>
(Intercept)	0.19	0.02	<0.001	342.00
ab ini [1st degree]	-2.54	0.38	<0.001	334.00
ab ini [2nd degree]	-0.02	0.35	0.950	334.00
ai	-0.02	0.02	0.143	342.00
dens [1st degree]	0.32	0.44	0.469	334.00
dens [2nd degree]	-0.33	0.35	0.346	334.00
dbh mean	-0.05	0.06	0.391	334.00
dbh cv	0.05	0.06	0.438	334.00
fire rec [si]	0.07	0.06	0.238	334.00
manag rec [si]	-0.14	0.03	<0.001	334.00
pest rec [si]	0.06	0.03	0.044	334.00
drought rec	0.02	0.02	0.176	334.00
Random Effects				
σ^2	0.11			
$\tau_{00\ id}$	0.00			
ICC	0.02			
N _{id}	344			
Observations	688			
Marginal R ² / Conditional R ²	0.128 / 0.147			

Tabla 5. Coeficiente estimado, error estándar, *p* valor y grados de libertad para cada variable del modelo de masas monoespecíficas de *Quercus*. *Ab ini* = Área basal del inventario inicial en la comparación; *ai* = índice de aridez; *dens* = densidad; *dbh mean* = media del diámetro a la altura del pecho; *dbh cv* = coeficiente de variación del tamaño; *fire rec* = incendios en el inventario final en la comparación; *manag rec* = cortas en el inventario final en la comparación; *pest rec* = daños bióticos en el inventario final en la comparación y *drought rec* = intensidad de las sequías en el inventario final en la comparación.

<i>Predictors</i>	log(ABr)			
	<i>Estimates</i>	<i>std. Error</i>	<i>p</i>	<i>df</i>
(Intercept)	0.24	0.01	<0.001	2177.00
ab ini [1st degree]	-3.28	0.32	<0.001	2088.00
ab ini [2nd degree]	2.01	0.30	<0.001	2088.00
ai	-0.00	0.01	0.474	2177.00
dens [1st degree]	3.00	0.41	<0.001	2088.00
dens [2nd degree]	-1.25	0.31	<0.001	2088.00
dbh mean	-0.16	0.02	<0.001	2088.00
dbh cv	0.15	0.02	<0.001	2088.00
fire rec [si]	-0.02	0.02	0.220	2088.00
manag rec [si]	-0.16	0.01	<0.001	2088.00
pest rec [si]	0.02	0.01	0.081	2088.00
drought rec	0.05	0.01	<0.001	2088.00
Random Effects				
σ^2	0.07			
$\tau_{00\ id}$	0.01			
ICC	0.09			
N _{id}	2179			
Observations	4277			
Marginal R ² / Conditional R ²	0.161 / 0.238			