



2022
Lleida

27 · 1
junio · juny
juliol · juliol

Cataluña
Catalunya

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

El papel de la identidad de las especies en las interacciones entre individuos a lo largo de un gradiente climático

VALOR, T.^{1,2}, COLL, LL.^{1,2}, BIELAK, K.³, BINDER, F.⁴, DEL RIO, M.^{5,6}, FORRESTER, D.⁷, HILMERS, T.⁸, PRETZSCH, H.⁸, SITKOVA, Z.⁹, TOGNETTI, R.¹⁰, AMEZTEGUI, A.^{1,2}

¹ Joint Research Unit CTFC – AGROTECNIO – CERCA Center, Ctra St. Llorenç de Morunys km 2, 25280 Solsona.

² Departament d'Enginyeria Agroforestal (EAGROF), Universitat de Lleida, Av. Alcalde Rovira Roure 191, 25198 Lleida.

³ Department of Silviculture, Institute of Forest Sciences, Warsaw University of Life Sciences, Nowoursynowska 159/34, 02776 Warsaw, Poland.

⁴ Bavarian State Institute of Forestry (LWF), Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1, 85354 Freising, Germany.

⁵ INIA, Forest Research Centre, Ctra. La Coruña km 7,5, 28040 Madrid, Spain.

⁶ iuFOR, Sustainable Forest Management Research Institute, University of Valladolid & INIA, Palencia, Spain.

⁷ Swiss Federal Institute of Forest, Snow and Landscape Research WSL, Zürcherstrasse 111, 8903 Birmensdorf, Switzerland.

⁸ Chair of Forest Growth and Yield Science, School of Life Sciences Weihenstephan, Technical University of Munich, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, 85354 Freising, Germany.

⁹ National Forest Centre, Forest Research Institute Zvolen, T.G.Masaryka 22, 960 01 Zvolen, Slovakia.

¹⁰ Dipartimento di Agricoltura, Ambiente e Alimenti, Università degli Studi del Molise, Via Francesco De Sanctis, 86100 Campobasso, Italy.

Resumen

Comprender el papel de la identidad de las especies en las interacciones entre individuos es fundamental para evaluar la productividad y estabilidad de los bosques mixtos a lo largo del tiempo. Sin embargo, poco se sabe acerca de cómo varían el efecto y la respuesta de distintas especies interactuantes a lo largo de gradientes ambientales. El objetivo de este estudio es analizar el rol de la identidad de las especies en las interacciones entre *Fagus sylvatica* L., *Picea abies* (L.) Karst y *Abies alba* Mill. a lo largo de un amplio gradiente climático. Se dispone de los datos de una amplia red de parcelas experimentales de las regiones montañosas de Europa, con información sobre la posición y el crecimiento (a nivel de árbol individual) de las especies de estudio. Mediante modelos estadísticos de vecindad espacialmente explícitos, respondemos las siguientes preguntas: (1) ¿Cuál es el efecto absoluto y la importancia relativa del clima, el tamaño y la competencia en el crecimiento de las especies objetivo? (2) ¿Varía la respuesta y/o el efecto competitivo de las especies interactuantes en función del clima? (3) ¿Cuál es el signo y la fuerza de las interacciones entre pares de especies a lo largo del gradiente climático? El conocimiento generado contribuye a la gestión de bosques mixtos, facilitando su adaptación a las condiciones ambientales actuales y futuras.

Palabras clave

Competencia interespecífica, competencia intraespecífica, modelos de vecindad.

1. Introducción

Una de las estrategias identificadas para la adaptación al cambio climático de los bosques en la gestión forestal es el fomento y conservación de masas mixtas. Los bosques mixtos se consideran más resilientes y resistentes a las perturbaciones bióticas y (JACTEL & BROCKERHOFF, 2007; MORIN ET AL., 2014). Sin embargo, una cuestión que todavía requiere atención es entender bajo qué condiciones climáticas o de disponibilidad de recursos y composición de especies las mezclas son más eficientes en el uso de recursos que las masas monoespecíficas (COLL ET AL., 2018).

El efecto neto de la diversidad en la productividad está determinado por una interacción compleja de procesos de competencia (efecto negativo de una especie sobre otra), facilitación (efecto positivo de una especie sobre otra) y reducción de la competencia (cuando la competencia inter-específica es menor que la intra-específica) (VANDERMEER, 1989). La facilitación y la reducción de la

competencia se denominan colectivamente complementariedad porque la interdependencia de estos procesos en las masas mixtas dificulta la separación de sus efectos individuales (FORRESTER & BAUHUS, 2016). El efecto de la complementariedad se estudia normalmente comparando el crecimiento de una especie en una masa mixta vs. pura (p. ej., PRETZSCH & SCHÜTZE, 2008; VALLET & PÉROT, 2011) o a nivel de árbol individual, comparando el crecimiento de una especie con diferentes proporciones de vecinos funcionalmente diferentes (p. ej., BOTTERO ET AL., 2021; GILLEROT ET AL., 2021). Estos trabajos muestran que el signo de la complementariedad varía a lo largo de gradientes espaciales y temporales de disponibilidad de recursos o de condiciones climáticas, y depende en gran medida del conjunto de especies involucradas (p. ej., FORRESTER & BAUHUS, 2016; MINA ET AL., 2018; TOÏGO ET AL., 2015). De hecho, las diferencias funcionales entre las especies parecen ser una condición clave para que la producción de una masa mixta sea mayor que la de una pura (ZHANG ET AL., 2012). Sin embargo, rara vez se identifica o cuantifica la importancia absoluta y relativa de los procesos de competencia, reducción de la competencia y facilitación en la productividad (BARRY ET AL., 2018; pero véase PRETZSCH, 2022). En este trabajo, abordamos parcialmente este problema centrándonos solo en la competencia y la reducción de la competencia, y no en la facilitación. Las especies estudiadas son la píceas (*Picea abies* L), el abeto (*Abies alba* Mill) y el haya (*Fagus sylvatica* L.), que cubren gran parte de las zonas montañosas de Europa Central y Oriental. Coexisten en la interfaz entre los bosques de hayas de tierras bajas y los tipos de bosques alpinos dominados por abetos en elevaciones más altas, cubriendo una amplia gama de condiciones de sitio, elevaciones y climas (HILMERS ET AL., 2020). Investigaciones anteriores muestran que la naturaleza de los efectos de complementariedad varían, entre otros, según la calidad del rodal, el clima y la densidad (BRUNNER & FORRESTER, 2020; FORRESTER ET AL., 2013; HOUPERT ET AL., 2018; MINA ET AL., 2018).

La competencia, el tamaño del árbol y el clima se encuentran entre los factores más influyentes del crecimiento de un árbol. El efecto individual de cada uno de estos factores en el crecimiento de diferentes especies ha sido objeto de numerosos estudios (p. ej., BEGOVIĆ ET AL., 2020; DAS, 2012; LEBOURGEOIS ET AL., 2005). De igual modo, el efecto del tamaño del árbol en la sensibilidad al clima de diferentes especies también ha sido objeto de estudio (DE LUIS ET AL., 2009; MÉRIAN & LEBOURGEOIS, 2011). Sin embargo, se sabe menos acerca de cómo el tamaño de los árboles y especialmente el clima interactúan con la capacidad competitiva de una especie. La capacidad competitiva se puede estudiar tanto en términos de su respuesta competitiva (capacidad para tolerar la supresión del crecimiento por parte de los árboles vecinos) como de su efecto competitivo (capacidad para suprimir el crecimiento de otros individuos mediante el agotamiento de los recursos) (GOLDBERG, 1990). Aunque se ha demostrado que la respuesta competitiva de diferentes especies puede variar a lo largo de gradientes climáticos y de tamaños de árboles (CARNWATH & NELSON, 2016; GÓMEZ-APARICIO ET AL., 2011), hasta donde sabemos, ningún estudio ha analizado en árboles adultos cómo varían los efectos competitivos de las especies interactuantes a lo largo de un gradiente climático, aunque sí se ha estudiado en especies herbáceas (GOLDBERG ET AL., 1999) o juveniles (FICHTNER ET AL., 2017). Sin embargo, para entender como interacciona la capacidad competitiva de las especies con el clima se requieren enfoques de modelización complejos que permitan (1) incorporar los factores clave que afectan directamente el crecimiento de los árboles (es decir, la competencia, el clima y el tamaño de los árboles) y, al mismo tiempo, permitan (2) tener en cuenta los posibles efectos indirectos del clima y el tamaño de los árboles en la respuesta y el efecto competitivo de las especies interactuantes.

Los índices de competencia que dependen de la distancia a menudo asumen que la intensidad de la competencia varía linealmente con la distancia y el tamaño de los competidores, y no tienen en cuenta las posibles diferencias en los efectos competitivos interespecíficos (p. ej., DANIELS, 1976). En cambio, los modelos de vecindad permiten que los parámetros varíen de forma no lineal y que el efecto competitivo de una especie pueda diferir del de otra (CANHAM ET AL., 2004), es decir, el efecto per cápita de una especie sobre otra (FRECKLETON & WATKINSON, 2001). Los modelos de vecindad han permitido cuantificar en árboles adultos la fuerza de los efectos de la competencia intraespecífica e interespecífica para una variedad de pares de especies (CANHAM ET AL., 2004; COATES ET AL., 2009; DAS,

2012; GÓMEZ-APARICIO ET AL., 2011; URIARTE ET AL., 2004). Sin embargo, todos estos estudios asumen que los coeficientes de competencia interespecíficos son independientes de las condiciones climáticas o de la disponibilidad de recursos. En este trabajo, estimamos los coeficientes competitivos para la píce, el abeto y el haya a lo largo de un gradiente de disponibilidad hídrica y esperamos que varíen en concordancia con lo observado en los estudios de complementariedad realizados con estas especies. Siguiendo el marco de complementariedad-disponibilidad de recursos propuesto por FORRESTER & BAUHUS, (2016), esperamos coeficientes interespecíficos más bajos que los intraespecíficos cuando la disponibilidad de un recurso determinado sea baja, siempre que las interacciones interespecíficas conduzcan a un aumento en la disponibilidad, uso o eficiencia en el uso de ese recurso.

2. Objetivos

El objetivo principal es responder a las siguientes preguntas de investigación: (1) ¿Cuál es el efecto absoluto y la importancia relativa del clima, el tamaño y la competencia en el crecimiento de las especies objetivo? (2) ¿Varía la respuesta y/o el efecto competitivo de las especies interactuantes en función del clima? (3) ¿Cuál es el signo y la fuerza de las interacciones entre pares de especies a lo largo del gradiente climático?

3. Metodología

2.1 Área de estudio

Este estudio se basa en los datos de diámetros de árboles de 39 parcelas permanentes de monitoreo que cubren la mayor parte de las regiones montañosas de Europa donde se encuentran los bosques mixtos de píce, abeto y haya (

Figura 1). Con el fin de analizar el crecimiento de las especies objetivo, de cada parcela se seleccionaron dos o un máximo de tres censos consecutivos en los que el área basal no cambió en más del 10% entre censos. La altitud de las parcelas seleccionadas varía de 425 a 1463 m, la temperatura media anual de 4.4 a 7.0 °C y la precipitación anual de 706 a 2021 mm.



Figura 1. Ubicación de las 39 parcelas de seguimiento (puntos negros) en bosques mixtos de montaña de píceas, abetos y hayas.

2.2 Base de datos

En las parcelas seleccionadas se conoce la posición y el diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los árboles en cada censo. El análisis del crecimiento se limitó a aquellos árboles de las especies objetivo situados a más de 10 m del límite de las parcelas para evitar posibles efectos de borde. Para cada árbol objetivo, se calculó el crecimiento en diámetro (en centímetros por año) entre dos censos dividiendo el aumento total en DAP (en centímetros) por el número de años entre dos censos. El número de árboles objetivo seleccionados por especie y su crecimiento medio en diámetro se muestran en la Tabla 1.

Todos los árboles dentro de la parcela con un DAP $\geq 7,5$ cm y una distancia ≤ 10 m a un árbol objetivo se consideraron sus vecinos. Para todas las especies de árboles objetivo, el número promedio de vecinos por árbol objetivo fue similar, al igual que el DAP promedio de los vecinos (Tabla 1).

Tabla 1 Características de las parcelas, árboles objetivo y vecinos al inicio del período de crecimiento (primer censo) por especie objetivo. Media \pm desviación estándar (mínimo-máximo). DAP, diámetro a la altura del pecho. SPEI_{Feb-Jul}, Índice de precipitación evapotranspiración estandarizado de febrero a julio. nSPEI_{Feb-Jul}, SPEI_{Feb-Jul} normalizado.

		Píce	Abeto	Haya
Núm. árboles objetivo		2897	1145	1717
	DAP (cm)	24.6 \pm 18.0 (3.2-113.7)	27.4 \pm 18.4 (4.5-116.2)	18.6 \pm 14.6 (2.9-89.9)
	Crecimiento en DAP (cm año ⁻¹)	0.31 \pm 0.23 (-0.62-1.68)	0.34 \pm 0.30 (-0.05-2.07)	0.22 \pm 0.19 (-0.198- 1.67)
Núm. promedio de vecinos por árbol objetivo		30 \pm 15 (3-74)	30 \pm 16 (6-86)	34 \pm 14 (3-91)
	DAP (cm)	22.0 \pm 14.3 (7.5-116.1)	23.0 \pm 7.7 (7.5-116.5)	21.8 \pm 17.3 (7.5-116.5)
Núm. parcelas		38	34	31
	Área basal (m ² ha ⁻¹)	36.0 \pm 11.5 (19.5-69.0)	36.4 \pm 11.3 (20.0-69.0)	35.8 \pm 12.6 (19.5-69.0)
	Densidad (pies ha ⁻¹)	517 \pm 202 (205-986)	562 \pm 221 (226-1128)	560 \pm 208 (205-1128)
No. intervalos		72	61	57
	SPEI _{Feb-Jul}	0.06 \pm 0.40 (-0.43-1.03)	0.07 \pm 0.28 (-0.43-1.03)	0.02 \pm 0.28 (-0.43-1.03)
	nSPEI _{Feb-Jul}	0.34 \pm 0.28 (0.00-1.00)	0.34 \pm 0.19 (0.00-1.00)	0.31 \pm 0.19 (0.00-1.00)

Los datos de precipitación y temperatura media mensual para el período 1901-2016 de las parcelas de estudio se obtuvieron de las estaciones meteorológicas más cercanas y del conjunto de datos de cuadrícula CRU TS3.10 (HARRIS ET AL., 2014). Utilizamos el Índice de Evaporación de Precipitación Estandarizado (SPEI) (VICENTE-SERRANO ET AL., 2010) para evaluar los efectos diferenciales de la disponibilidad hídrica del suelo en diferentes escalas de tiempo sobre el crecimiento de los árboles. Mediante un análisis de componentes principales (PCA) se seleccionó el SPEI de febrero a julio (SPEI_{Feb-Jul}) para modelar el crecimiento de los árboles. Para cada parcela e intervalos entre censos, se calculó la media del SPEI_{Feb-Jul} y luego se normalizó. Esto produjo un índice de 0 a 1, donde 0 y 1 representaron el mínimo y el máximo, respectivamente, de la media SPEI_{Feb-Jul} (nSPEI_{Feb-Jul}) (Tabla 1).

2.3 Análisis de datos

A partir de un conjunto de modelos candidatos (ver 2.3.1 Modelos de referencia y 2.3.2 Modelos alternativos), utilizamos métodos de máxima verosimilitud y el criterio de información de Akaike corregido (AICc) para seleccionar el mejor modelo de crecimiento para cada especie objetivo (ver 2.3.3 Estrategia de modelización) y estimar los parámetros del modelo que maximizan la probabilidad de observar los datos de crecimiento medidos en el campo (ver 2.3.4 Estimación de parámetros).

2.3.1 Modelos de referencia

Los principales factores que determinan el crecimiento de un árbol incluyen el tamaño del árbol, las características del vecindario y las condiciones climáticas. En consecuencia, para cada especie objetivo, el crecimiento se modeló en función de varios componentes multiplicativos: (1) crecimiento en diámetro potencial (PDG), es decir, el crecimiento estimado cuando todos los demás factores tienen valores óptimos, (2) efecto del tamaño, es decir, el efecto del tamaño del árbol objetivo en el crecimiento del árbol, (3) efecto del clima y (4) el efecto de la competencia, que tiene en cuenta la identidad de las especies vecinas, el número y el tamaño de los vecinos, y su distancia al árbol objetivo:

$$\text{Crecimiento} = \text{PDG} \times \text{Efecto del tamaño} \times \text{Efecto del clima} \times \text{Efecto de la competencia} [\text{Eq. 1}]$$

Los efectos de tamaño, clima y competencia son escalares que van de 0 a 1 y, por lo tanto, reducen el crecimiento del diámetro potencial estimado. Es decir, si el tamaño del árbol objetivo, la competencia y el clima están en niveles que maximizan el crecimiento del árbol (si sus efectos son iguales a 1), entonces el crecimiento observado es igual al crecimiento potencial estimado. Siguiendo estudios clásicos que utilizaron este enfoque (CANHAM ET AL., 2006; COATES ET AL., 2009; GÓMEZ-APARICIO ET AL., 2011), el efecto de los principales factores que determinan el crecimiento de un árbol se modelaron según las ecuaciones mostradas en la Tabla 2. Se describe con más detalle el índice de competencia o modelo de vecindad utilizado (NCI) (Tabla 2, Eq.5), que cuantifica el efecto neto de $j=1, \dots, n$ árboles vecinos de $i=1, \dots, s$ especies en el crecimiento de un árbol objetivo z . Además, asumimos que los efectos de los vecinos en el árbol objetivo z varían entre especies. En consecuencia, el efecto neto de un vecino se multiplicó por un índice de competencia específico de especie (λ), que varía de 0 a 1, y representa las diferencias entre especies en sus efectos competitivos sobre el árbol objetivo.

Tabla 2. Descripción de las ecuaciones utilizadas para modelar el efecto del tamaño del árbol, el clima y la competencia en el crecimiento de píceas, abetos y hayas.

Factores y ecuaciones	Descripción
[Eq. 2] $\text{Efecto del tamaño} = \exp \left[-\frac{1}{2} \left(\frac{\ln(\text{DBH}/X1_0)}{X1_b} \right)^2 \right]$	<ul style="list-style-type: none"> • Función lognormal. • $X1_0$, tamaño de árbol objetivo en el que se produce el crecimiento máximo. • $X1_b$, parámetro que controla la amplitud de la función.
[Eq. 3] $\text{Efecto del clima} = \exp \left[-\frac{1}{2} \left(\frac{n\text{SPEI}_{\text{Feb-Jul}} - X2_0}{X2_b} \right)^2 \right]$	<ul style="list-style-type: none"> • Función gaussiana univariante. • $X2_0$, $n\text{SPEI}_{\text{Feb-Jul}}$ en el que se produce el máximo potencial de crecimiento. • $X2_b$, parámetro que controla la amplitud de la función.

[Eq. 4] *Efecto de la competencia* = $\exp[-a(NCI)^b]$

- Función de Weibull. Si $b=1$, función exponencial negativa y si $b > 1$, la función es sigmoideal.

[Eq. 5] $NCI = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^n \lambda_{iz} \frac{DBH_{ij}^\alpha}{distance_{ij}^\beta}$

- NCI, índice de competencia ver Eq. 5.
 - α y β = parámetros que determinan la forma del efecto del tamaño del vecino y la distancia al árbol objetivo.
 - λ = efecto per cápita de una especie sobre otra. Varía de 0 a 1.
-

2.3.2 Modelos alternativos

Mediante la introducción de variaciones en la ecuación del efecto de la competencia, probamos varias hipótesis. En primer lugar, para probar si la respuesta competitiva varía en función de las condiciones climáticas y el tamaño del árbol objetivo, y siguiendo a GÓMEZ-APARICIO ET AL., (2011), permitimos que el término de decaimiento exponencial (a) de la Eq. 4 variara en función de $nSPEI_{Feb-Jul}$ y el tamaño del árbol

$$a = a' \times nSPEI_{Feb-Jul}^\delta \times DBH^\gamma \quad [Eq. 6]$$

si δ o γ son 0, entonces la respuesta de la competencia no varía en función de las condiciones climáticas (es decir, $nSPEI_{Feb-Jul}$) y DAP (respectivamente). Si δ o $\gamma < 0$, entonces la respuesta de la competencia disminuye con $nSPEI_{Feb-Jul}$ y/o DAP. Finalmente, si δ o $\gamma > 0$, entonces la respuesta a la competencia aumenta con $nSPEI_{Feb-Jul}$ y DAP.

En segundo lugar, para examinar si los efectos competitivos de las especies varían en función de las condiciones climáticas, en la Eq. 5, se permitió que λ variara en función de $nSPEI_{Feb-Jul}$ con una función gaussiana univariante:

$$\lambda_{iz} = \lambda_{iz}' \times \exp \left[-\frac{1}{2} \left(\frac{nSPEI_{Feb-Jul} - X3_0}{X3_b} \right)^2 \right] \quad [Eq. 7]$$

donde $X3_0$ es la media $nSPEI_{Feb-Jul}$ en la que se producen los efectos máximos de competencia entre especies, y $X3_b$ es un parámetro estimado que controla la amplitud de la función. $X3$ puede ser el mismo para todas las especies o específico de la especie.

2.3.3 Estrategia de modelización

Se utilizó el criterio de información de Akaike corregido (AICc) para seleccionar el mejor modelo de referencia, que fue para cada especie objetivo, el modelo con el valor AIC más bajo, lo cual indica un apoyo empírico más fuerte para un modelo (BURNHAM & ANDERSON, 2002). El modelo de referencia completo se comparó con modelos de referencia que ignoraron o bien la influencia del clima, o la competencia, o el tamaño o los tres factores (es decir, el modelo nulo). Los mejores modelos de referencia se compararon con el modelo alternativo completo y con modelos alternativos que ignoraron la influencia del clima y/o el tamaño del árbol en la respuesta competitiva y/o la influencia del clima en los efectos competitivos de las especies o los tres (es decir, el modelo de referencia seleccionado). Para cada especie objetivo, se comparó el mejor modelo de referencia con el mejor modelo alternativo y en base al AICc obtenido se seleccionó el mejor.

2.3.4 Estimación de parámetros

Los valores de crecimiento se modelaron con una distribución de error gamma definida por un parámetro de forma n que variaba desde exponencial hasta en forma de campana, pero sesgada a la izquierda. Usamos el algoritmo de *simulated annealing*, un procedimiento de optimización global, para determinar los parámetros más probables (es decir, los parámetros que maximizan el *loglikelihood*) dados nuestros datos observados (GOFFE ET AL., 1994). La pendiente de la regresión (con una intersección cero) del crecimiento radial observado sobre el crecimiento radial predicho se usó para medir el sesgo y el R^2 de la regresión se usó como una medida de bondad de ajuste. Utilizamos intervalos de apoyo asintóticos de dos unidades para evaluar la fuerza de la evidencia para las estimaciones de parámetros de máxima verosimilitud individuales (EDWARDS, 1992). Todos los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico R 4.0.3 y la función "anneal" del paquete Likelihood.

4. Resultados

4.1 Comparación de modelos y evaluación

Los modelos que mejor explicaron el crecimiento de las especies objetivo incluyeron el efecto de la competencia y del tamaño del árbol, mientras que el efecto del clima solo se incluyó en el modelo de píceas (Tabla 3, AICc en negrita).

El efecto negativo de la competencia tuvo una mayor influencia en el crecimiento de las especies objetivo que los otros factores, ya que los valores de AICc disminuyeron de una forma más drástica cuando se incluyó este factor (Tabla 3, AICc en cursiva). Los mejores modelos indicaron que la respuesta competitiva de las especies no parece variar con el clima, pero sí, en el caso de la píceas, con el tamaño del árbol (Tabla 3, AICc en negrita). Además, el efecto competitivo de las especies vecinas (es decir, λ) sobre la píceas y el abeto también se vio modificado por el clima (Tabla 3, AICc en negrita). En el caso del haya, ninguna de las variaciones propuestas en la ecuación para modelar el efecto de la competencia mejoró el modelo que omitió estas variaciones.

Para cada especie, los mejores modelos fueron imparciales, es decir, las pendientes no fueron significativamente diferentes de 1 y explicaron entre el 30 % y el 48 % de la varianza según la especie objetivo (Tabla 3, AICc en negrita).

Tabla 3. Comparación de los modelos de referencia y alternativos para entender el crecimiento de las especies objetivo utilizando el Criterio de información de Akaike corregido (AICc). El mejor modelo es aquel con el AICc resaltado en negrita. En cursiva se resalta el AICc del mejor modelo de referencia y entre paréntesis el mejor modelo alternativo. En "Variaciones del efecto de la competencia" se especifica con sí o no qué términos se incluyen en el mejor modelo alternativo, y en negrita si el término forma parte del mejor modelo.

Modelo	Efectos	Picea	Abeto	Haya
Competencia específica de la especie y clima	Tamaño Competencia Clima	-712.2 (-1078.5)	-28.5	-1736.9
Competencia específica de la especie	Tamaño Competencia	-516.7	-61.8 (-75.8)	-1851.0 (-1836)
No clima – No competencia	Tamaño	-142.5	390.6	-1035.7
Nulo	Ninguno	-72.5	488.4	-724.8
Variaciones del efecto de la competencia				
Respuesta del árbol	Clima	No	No	No

objetivo	Tamaño	Si	No	No
Efecto de las especies vecinas	Clima	Si	Si	Si
Número de parámetros		14	11	8
Pendiente		1.00	0.99	1.00
R ²		0.30	0.40	0.48

4.2 Efecto del tamaño de los árboles, el clima y la competencia

La variación del crecimiento potencial en función del DAP reveló tres patrones diferentes según la especie objetivo (Figura 2a). Para la píceas y el haya, la tasa de crecimiento potencial alcanzó el máximo a un DAP similar 32,5 cm y 36,6 cm, respectivamente. Después del pico, el crecimiento se ralentizó en ambas especies, pero la tasa de disminución con el tamaño del árbol fue mucho más rápida en el haya que en la píceas (Figura 2a). En cambio, en el abeto la tasa de crecimiento potencial aumentó monótonamente con el tamaño del árbol.

El efecto del clima (es decir, $nSPEI_{Feb-Jul}$) tuvo un efecto positivo en el crecimiento de la píceas, alcanzando éste el máximo hacia el extremo húmedo del gradiente (Figura 2b).

Para las tres especies objetivo, el crecimiento potencial disminuyó abruptamente a medida que aumentó la competencia (Figura 2 c y d). El abeto fue menos sensible a la competencia que el haya (Figura 2c). En cambio, la respuesta competitiva de la píceas dependió del tamaño del árbol, siendo los árboles más pequeños mucho más sensibles a la competencia que los árboles más grandes (Figura 2d).

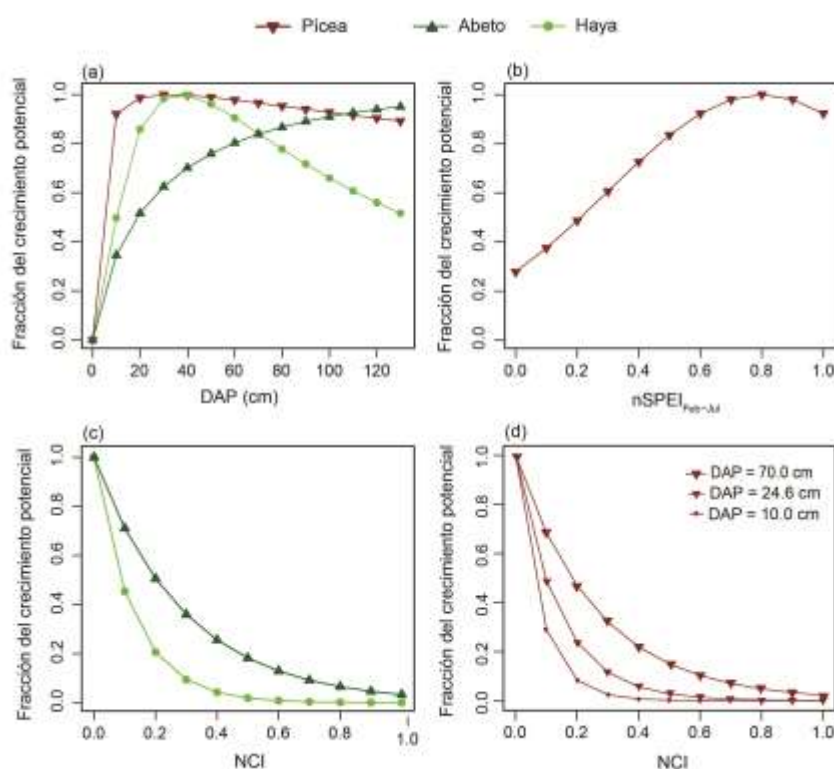


Figura 2. Relaciones entre los valores predichos por los modelos y el crecimiento potencial basados en el mejor modelo de crecimiento de cada especie objetivo (Tabla 3, AICc en negrita). Predicciones del efecto del (a) tamaño del árbol objetivo (DAP) sobre el crecimiento de las especies objetivo, (b) del índice estandarizado de precipitación-evapotranspiración normalizado de febrero a julio ($nSPEI_{Feb-Jul}$) sobre el crecimiento de la píceas, (c) del índice de competencia (NCI) sobre el

crecimiento del abeto y del haya y para la píce (d) del NCI con la respuesta competitiva dependiente del tamaño del árbol. Los efectos de tamaño y clima se calcularon sin considerar la competencia.

4.3 Variaciones en los efectos competitivos de las especies a lo largo del gradiente climático

La fuerza del efecto competitivo de la píce y el haya, y en menor medida del abeto, cambió a lo largo del gradiente de disponibilidad hídrica cuando compitieron contra la píce y el abeto, pero no cuando lo hicieron contra el haya (Figura 3). En promedio, el haya y la píce, fueron competidores mucho más fuertes que el abeto (Figura 3, $\lambda_{\text{haya}} \approx \lambda_{\text{píce}} > \lambda_{\text{abeto}}$).

El efecto competitivo de las especies sobre la píce (es decir, λ) fue mayor en condiciones templadas que en los dos extremos del gradiente, donde disminuyó especialmente en el caso del haya (Figura 3a). En condiciones templadas, el haya fue un fuerte competidor de la píce mientras que el abeto fue un competidor débil de ésta (Figura 3a, $\lambda_{\text{haya}} > \lambda_{\text{píce}} > \lambda_{\text{abeto}}$). Por el contrario, en los dos extremos del gradiente el orden en la jerarquía competitiva de las especies cambió: el haya pasó a ser un competidor débil de la píce mientras que el efecto competitivo del abeto sobre la píce fue similar o ligeramente superior al de la propia píce (Figura 3a, $\lambda_{\text{abeto}} \geq \lambda_{\text{píce}} > \lambda_{\text{haya}}$).

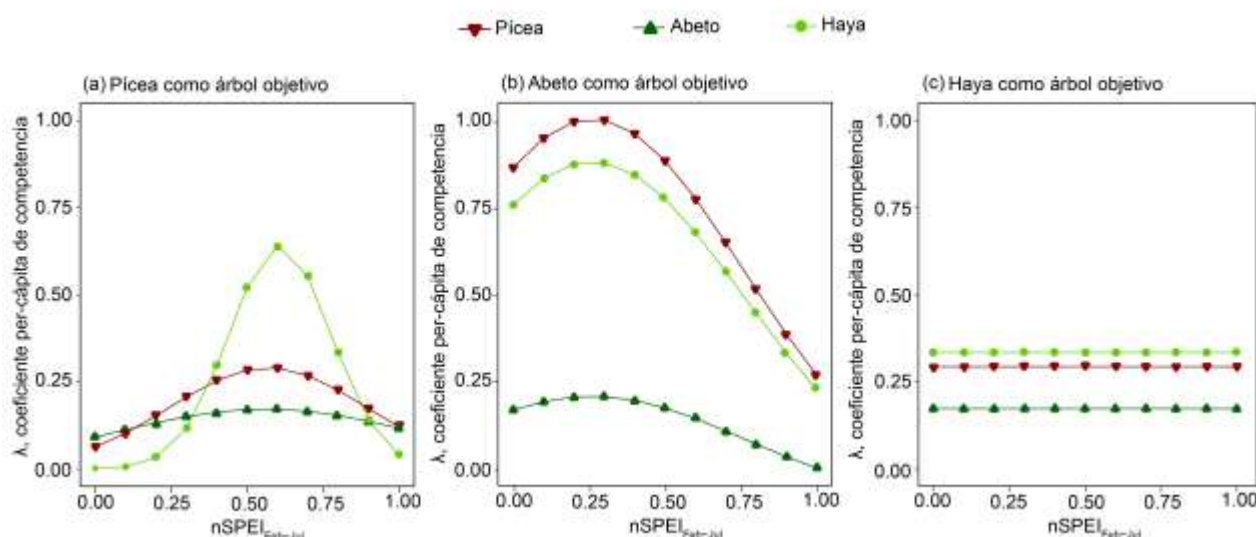


Figura 3. Variación del coeficiente per cápita de competencia (λ) de las especies sobre un árbol objetivo de (a) píce, (b) abeto y (c) haya a lo largo del gradiente $nSPEI_{\text{Feb-Jul}}$. $nSPEI_{\text{Feb-Jul}}$, índice normalizado de precipitación evapotranspiración estandarizada de febrero a julio.

Para el abeto, a diferencia de la píce, la competencia interespecífica siempre fue mayor que la intraespecífica, ambas aumentando su fuerza a medida que la disponibilidad hídrica disminuyó, como indican los coeficientes *per cápita* estimados (Figura 3b). Además, el orden en la jerarquía competitiva de las especies no cambió a lo largo del gradiente climático (Figura 3b, $\lambda_{\text{píce}} > \lambda_{\text{haya}} > \lambda_{\text{abeto}}$).

Los efectos competitivos de las especies sobre el haya fueron constantes a lo largo del gradiente (Figura 3c). El haya siempre tuvo un efecto competitivo más fuerte sobre sus conspecíficos que la píce o el abeto, que fue su competidor más débil (Figura 3c, $\lambda_{\text{haya}} > \lambda_{\text{píce}} > \lambda_{\text{abeto}}$).

5. Discusión

Efecto del tamaño del árbol, el clima y la competencia en el crecimiento potencial

La competencia tuvo un efecto mucho mayor en el crecimiento de las tres especies que el tamaño del árbol o el clima (primera pregunta de investigación). Sin embargo, encontramos diferencias en la respuesta competitiva de las especies estudiadas. El abeto fue menos sensible a la competencia que el haya, mientras que, en la píce, la competencia escaló más rápidamente con el tamaño de los vecinos y disminuyó más abruptamente con la distancia, por lo que fue la especie más sensible. A pesar de que las especies estudiadas tienen un temperamento comparable, nuestros resultados probablemente estén relacionados con los requisitos de luz de estas especies, ya que la píce es más exigente que las otras dos especies (VALLADARES & NIINEMETS, 2008). Además, la respuesta competitiva de la píce varió con el tamaño del árbol, siendo los árboles más pequeños más susceptibles a la competencia que los árboles más grandes, lo que respalda aún más la idea de una relación entre la tolerancia a la sombra de las especies y la respuesta competitiva.

Los efectos de mezcla a nivel de rodal a veces están más relacionados con las diferencias en el tamaño de los árboles que con las diferencias entre especies (FORRESTER, 2019) por eso es importante entender la relación entre tamaño y crecimiento de las especies estudiadas. La relación entre el tamaño del árbol y el crecimiento varió entre las especies, al igual que en otros estudios (CANHAM ET AL., 2006; MULLER-LANDAU ET AL., 2006; GÓMEZ-APARICIO ET AL., 2011). El abeto y el haya mostraron un patrón que se encuentra comúnmente en la literatura, es decir, una disminución en el crecimiento después de alcanzar un pico de crecimiento (CANHAM ET AL., 2006; COATES ET AL., 2009; GÓMEZ-APARICIO ET AL., 2011). Por otro lado, el descenso tras el pico de crecimiento fue mucho más pronunciado en el haya que en el abeto, lo que sugiere que el tamaño del árbol es de mayor importancia en el haya que en las otras dos coníferas. En relación al efecto del clima en el crecimiento, el SPEI tuvo un efecto positivo en el crecimiento de los abetos, en consonancia con otros estudios (p. ej., HILMERS ET AL., 2019; ZANG ET AL., 2014). Sin embargo, el crecimiento del haya no se vio afectado por las condiciones climáticas (BOSELA ET AL., 2018; HILMERS ET AL., 2019), y tampoco el del abeto, lo que contrasta con estudios recientes que han encontrado un aumento de su crecimiento inducido por la temperatura (BOSELA ET AL., 2018; HILMERS ET AL., 2019). Una posible explicación es que las parcelas seleccionadas, aunque cubren una amplia gama de elevaciones, no están limitadas por el agua para el abeto y el haya.

Respuesta y efecto competitivo de las especies a lo largo del gradiente climático

La respuesta competitiva de las especies fue constante a lo largo del gradiente de disponibilidad hídrica, pero no los efectos competitivos que variaron dependiendo de la identidad de la especie objetivo (segunda pregunta de investigación). La falta de variación de la respuesta competitiva de las especies con el clima, respalda la idea de su relación con el grado de tolerancia a la sombra. En cambio, el efecto competitivo varió con el clima, lo que sugiere que el efecto competitivo está más relacionado con la capacidad para competir por los recursos subterráneos. Sin embargo, para el abeto y el haya esto no parece plausible porque (1) el clima no fue determinante para su crecimiento, y (2) el orden de las especies en el rango de las habilidades competitivas (respuesta y efecto) coincidió (p.ej. el abeto es el competidor más débil y el menos sensible a la competencia), por lo que los rasgos funcionales involucrados en la respuesta y el efecto competitivo de las especies deberían ser los mismos. Si asumimos que la respuesta competitiva está relacionada con el grado de tolerancia a la sombra de las especies, entonces los rasgos relacionados con el efecto competitivo también deberían estarlo. En el caso de la píce, en cambio, el orden en el rango de las especies en la respuesta y el efecto competitivo no fue tan coincidente, sobre todo en las condiciones más secas del gradiente. Esto sugiere que cuando las especies compiten contra la píce, los rasgos relacionados con la respuesta y el efecto competitivo de las especies difiere, y por tanto es probable que los rasgos funcionales involucrados en los efectos competitivos estén más relacionados con la

capacidad de competir por los recursos subterráneos que por la luz. Además, la disponibilidad hídrica tuvo un efecto positivo en el crecimiento de la píce.

Teniendo en cuenta el recurso más escaso para cada especie objetivo, se discute a continuación el signo de las interacciones entre pares de especies a lo largo del gradiente climático (tercera pregunta de investigación).

Interacciones entre píce y haya a lo largo del gradiente

El crecimiento del haya se vio beneficiado de la mezcla con la píce a lo largo del gradiente, mientras que para la píce el efecto del haya fue positivo sólo en los extremos climáticos. En el caso del haya, y siguiendo el marco propuesto por FORRESTER & BAUHUS, (2016), las interacciones positivas podrían estar relacionadas principalmente, con mejoras relacionadas con disponibilidad, uso o eficiencia en el uso de la luz. En este sentido, se ha observado que el haya desarrolla copas más grandes cuando se mezcla con la píce que en monocultivos (DIELER & PRETZSCH, 2013; PRETZSCH & SCHÜTZE, 2005). En el caso de la píce, y para el gradiente estudiado, el agua parece ser más limitante para su crecimiento que la luz, aunque a medida que aumenta la disponibilidad hídrica la competencia por la luz debería ser también relevante. La píce y el haya tienen sistemas de raíces profundas similares, pero el haya puede extraer agua de una profundidad media mayor que el abeto durante los períodos de escasez de agua, mejorando la disponibilidad hídrica para la píce en la capa superior del suelo (BRINKMANN ET AL., 2018). No obstante, dado que la disponibilidad hídrica no parece afectar el crecimiento del haya, la explicación anterior podría parecer contradictoria. Sin embargo, al calcular el SPEI medio entre dos censos, existen cambios temporales en la disponibilidad hídrica, como eventos de sequía, donde el haya puede haber obtenido agua de una fuente diferente a la de la píce. Otros estudios también observaron que la píce se benefició de la mezcla con el haya en sitios de baja calidad o en años de bajo crecimiento (PRETZSCH ET AL., 2010; DEL RÍO ET AL., 2014). En cambio, el efecto positivo del haya sobre la píce cambió a negativo a medida que aumentó la disponibilidad hídrica. Otros autores han observado para esta mezcla efectos negativos del haya en sitios fértiles y en años de alto crecimiento (PRETZSCH ET AL., 2010; DEL RÍO ET AL., 2014). Cuando hay suficiente agua disponible en las capas superiores del suelo, la píce y el haya parecen utilizar las mismas fuentes de agua (BRINKMANN ET AL., 2018), pero la capacidad superior del haya en rodales mixtos para competir por el espacio de las raíces a través de adaptaciones morfológicas y fisiológicas de su sistema radicular (CURT & PRÉVOSTO, 2003) puede perjudicar a la píce. Sin embargo, la intensidad del efecto competitivo del haya disminuyó después de alcanzar un valor SPEI intermedio, lo que sugiere que la competencia subterránea disminuye cuando la disponibilidad hídrica supera un cierto umbral, como también se observó en HOUPERT ET AL., (2018).

Interacciones entre píce y abeto a lo largo del gradiente

La píce tuvo un efecto negativo sobre el abeto a lo largo del gradiente, mientras que para la píce el efecto del abeto fue positivo menos en el extremo seco del gradiente. En el caso del abeto, las interacciones negativas con la píce deberían estar relacionadas principalmente con la luz, ya que el agua no parece ser un recurso limitado. La falta de una interacción positiva se explica por la mayor tolerancia a la sombra del abeto, que la hace menos sensible a las diferencias en la morfología de la copa entre especies (BOURDIER ET AL., 2016). Además, el abeto podría compensar el efecto negativo de la píce gracias a su baja sensibilidad a la competencia. En el caso de la píce, el efecto negativo del abeto en el extremo seco del gradiente es consistente con estudios previos (FORRESTER ET AL., 2013; VITALI ET AL., 2018; BOTTERO ET AL., 2021). FORRESTER ET AL., (2013) sugieren que el abeto, con un sistema de raíces más profundo que la píce, puede mejorar el acceso y la absorción de los recursos del suelo cuando disminuye la disponibilidad hídrica, por lo que la mejor capacidad del abeto para acceder al agua proporcionaría una ventaja competitiva sobre la píce. A medida que aumentó la disponibilidad hídrica, el abeto se convirtió en un competidor débil de la píce, probablemente debido a las diferentes profundidades de sus raíces.

Interacciones entre haya y abeto a lo largo del gradiente

El haya se vio beneficiada de la mezcla con el abeto a lo largo del gradiente, mientras que ésta tuvo un efecto negativo sobre el abeto a lo largo del gradiente. En ambos casos, los efectos de las interacciones deberían estar relacionados con mejoras en la disponibilidad, uso o eficiencia en el uso de la luz. En el caso del haya, el efecto positivo del abeto se explica posiblemente, al igual que ocurrió cuando se mezcló con la píce, por el desarrollo de copas más grandes en mezclas de haya-abeto que en masas puras. En el caso del abeto, el efecto negativo del haya podría ser compensado a través de su mayor respuesta competitiva.

Variación de la intensidad del efecto competitivo de las especies a lo largo del gradiente

En el caso de la píce observamos que los efectos de la competencia interespecífica alcanzaron su punto máximo en la posición del gradiente donde su productividad fue mayor. Esto es consistente con la hipótesis de GRIME (1973) de que la intensidad de la competencia aumenta a lo largo de un gradiente de productividad. Los resultados sugieren que la competencia (efecto negativo) pero también la reducción de la competencia (efecto positivo) serán más relevantes donde se reúnen las condiciones óptimas para el crecimiento de la especie objetivo, en lugar de en las condiciones más alejadas de su óptimo, donde el crecimiento ya es lento y seguramente ni los efectos negativos ni los positivos serán lo suficientemente grandes como para alterar la baja tasa de crecimiento. Esto es consistente con los resultados del meta análisis realizado por MAESTRE ET AL., (2009), donde se muestra que las interacciones positivas pueden ser mas pronunciadas en condiciones ambientales moderadas y con varios estudios que han encontrado poca evidencia de un efecto positivo de la diversidad de especies en la resiliencia de diferentes especies a años secos (GILLEROT ET AL., 2021; VITALI ET AL., 2018). Para probar esta observación con el abeto, usamos las estimaciones de los parámetros que incluían el efecto climático ("Competencia específica de la especie con el clima") y encontramos que el crecimiento del abeto también fue más alto donde la intensidad de la competencia fue mayor (no se muestra).

6. Conclusiones

La naturaleza del efecto de mezcla, es decir si el efecto es positivo o negativo, depende de la identidad de las especies interactuantes y de cuál es el recurso más escaso para el crecimiento de la especie objetivo a lo largo del gradiente. La fuerza de los efectos competitivos, independientemente de su naturaleza, parecen ser más importantes cuándo se reúnen las condiciones óptimas para el crecimiento de la especie objetivo.

7. Agradecimientos

Este trabajo se realizó en el marco de una acción COST (European Cooperation in Science and Technology) Acción CLIMO (Climate-Smart Forestry in Mountain Regions— CA15226) financiada por el Programa Marco de Investigación e Innovación de la UE HORIZONTE 2020. Nos gustaría agradecer a Mar Pallarés la realización de la figura 1. Teresa Valor está contratada con una ayuda "Juan de la Cierva-Formación" (FJC2018-036673-I).

8. Bibliografía

BARRY, K. E.; MOMMER, L.; VAN RUIJVEN, J.; WIRTH, C.; WRIGHT, A. J.; BAI, Y.; CONNOLLY, J.; DE DEYN, G. B.; DE KROON, H.; ISBELL, F.; MILCU, A.; ROSCHER, C.; SCHERER-LORENZEN, M.; SCHMID, B.; WEIGELT, A.; 2018. *The Future of Complementarity: Disentangling Causes from Consequences*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.10.013>

BEGOVIĆ, K.; RYDVAL, M.; MIKAC, S.; ČUPIĆ, S.; SVOBODOVA, K.; MIKOLÁŠ, M.; KOZÁK, D.; KAMENIAR, O.;

FRANKOVIČ, M.; PAVLIN, J.; LANGBEHN, T.; SVOBODA, M.; 2020. Climate-growth relationships of Norway Spruce and silver fir in primary forests of the Croatian Dinaric mountains. *Agric. For. Meteorol.*, 288–289, 108000. <https://doi.org/10.1016/J.AGRFORMET.2020.108000>

BOSELA, M.; LUKAC, M.; CASTAGNERI, D.; SEDMÁK, R.; BIBER, P.; CARRER, M.; KONÔPKA, B.; NOLA, P.; NAGEL, T. A.; POPA, I.; ROIBU, C. C.; SVOBODA, M.; TROTSIUK, V.; BÜNTGEN, U.; 2018. Contrasting effects of environmental change on the radial growth of co-occurring beech and fir trees across Europe. *Sci. Total Environ.*, 615, 1460–1469. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2017.09.092>

BOTTERO, A.; FORRESTER, D. I.; CAILLERET, M.; KOHNLE, U.; GESSLER, A.; MICHEL, D.; BOSE, A. K.; BAUHUS, J.; BUGMANN, H.; CUNTZ, M.; GILLEROT, L.; HANEWINKEL, M.; LÉVESQUE, M.; RYDER, J.; SAINTE-MARIE, J.; SCHWARZ, J.; YOUSEFPOUR, R.; ZAMORA-PEREIRA, J. C.; RIGLING, A.; 2021. Growth resistance and resilience of mixed silver fir and Norway spruce forests in central Europe: Contrasting responses to mild and severe droughts. *Glob. Chang. Biol.*, 00, gcb.15737. <https://doi.org/10.1111/GCB.15737>

BOURDIER, T.; CORDONNIER, T.; KUNSTLER, G.; PIEDALLU, C.; LAGARRIGUES, G.; COURBAUD, B.; 2016. Tree size inequality reduces forest productivity: an analysis combining inventory data for ten European species and a light competition model. *PLoS One*, 11(3), e0151852.

BRINKMANN, N.; SEEGER, S.; WEILER, M.; BUCHMANN, N.; EUGSTER, W.; KAHMEN, A.; 2018. Employing stable isotopes to determine the residence times of soil water and the temporal origin of water taken up by *Fagus sylvatica* and *Picea abies* in a temperate forest. *New Phytol.*, 219(4), 1300–1313.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R.; 2002. *Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach*. 488.

CANHAM, C. D.; LEPAGE, P. T.; COATES, K. D.; 2004. *A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding*. <https://doi.org/10.1139/X03-232>

CANHAM, C. D.; PAPAİK, M. J.; MARIĆ, M.; URIARTE, M.; MCWILLIAMS, W. H.; JENKINS, J. C.; TWERY, M. J.; 2006. NEIGHBORHOOD ANALYSES OF CANOPY TREE COMPETITION ALONG ENVIRONMENTAL GRADIENTS IN NEW ENGLAND FORESTS. *Ecol. Appl.*, 16(2), 540–554. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016)

CARNWATH, G. C.; NELSON, C. R.; 2016. The effect of competition on responses to drought and interannual climate variability of a dominant conifer tree of western North America. *J. Ecol.*, 104(5), 1421–1431. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12604>

COATES, K. D.; CANHAM, C. D.; LEPAGE, P. T.; 2009. Above- versus below-ground competitive effects and responses of a guild of temperate tree species. *J. Ecol.*, 97(1), 118–130. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2745.2008.01458.X>

COLL, L.; AMEZTEGUI, A.; COLLET, C.; LÖF, M.; MASON, B.; PACH, M.; VERHEYEN, K.; ABRUDAN, I.; BARBATI, A.; BARREIRO, S.; 2018. Knowledge gaps about mixed forests: What do European forest managers want to know and what answers can science provide? *For. Ecol. Manage.*, 407,

106–115.

CURT, T.; PRÉVOSTO, B.; 2003. Root biomass and rooting profile of naturally regenerated beech in mid-elevation Scots pine woodlands. *Plant Ecol.*, 167(2), 269–282. <https://doi.org/10.1023/A:1023904912712>

DANIELS, R. F.; 1976. Simple Competition Indices and Their Correlation with Annual Loblolly Pine Tree Growth. *For. Sci.*, 22(4), 454–456. <https://doi.org/10.1093/FORRESTSCIENCE/22.4.454>

DAS, A.; 2012. The effect of size and competition on tree growth rate in old-growth coniferous forests. *Can. J. For. Res.*, 42(11), 1983–1995. <https://doi.org/10.1139/x2012-142>

DE LUIS, M.; NOVAK, K.; ČUFAR, K.; RAVENTÓS, J.; 2009. Size mediated climate-growth relationships in pinus halepensis and pinus pinea. *Trees - Struct. Funct.*, 23(5), 1065–1073. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0349-5>

DEL RÍO, M.; SCHÜTZE, G.; PRETZSCH, H.; 2014. Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biol.*, 16(1), 166–176. <https://doi.org/10.1111/plb.12029>

DIELER, J.; PRETZSCH, H.; 2013. Morphological plasticity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed-species stands. *For. Ecol. Manage.*, 295, 97–108. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.049>

EDWARDS, A. W. F. (ANTHONY W. F.; 1992. *Likelihood*. 275.

FICHTNER, A.; HÄRDTLE, W.; LI, Y.; BRUELHEIDE, H.; KUNZ, M.; VON OHEIMB, G.; 2017. From competition to facilitation: how tree species respond to neighbourhood diversity. *Ecol. Lett.*, 20(7), 892–900. <https://doi.org/10.1111/ele.12786>

FORRESTER, D. I.; 2019. Linking forest growth with stand structure: Tree size inequality, tree growth or resource partitioning and the asymmetry of competition. *For. Ecol. Manage.*, 447, 139–157. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2019.05.053>

FORRESTER, D. I.; BAUHUS, J.; 2016. A Review of Processes Behind Diversity–Productivity Relationships in Forests. *Curr. For. Reports*, 2(1), 45–61. <https://doi.org/10.1007/s40725-016-0031-2>

FORRESTER, D. I.; KOHNLE, U.; ALBRECHT, A. T.; BAUHUS, J.; 2013. Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *For. Ecol. Manage.*, 304, 233–242. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.038>

FRECKLETON, R. P.; WATKINSON, A. R.; 2001. Asymmetric competition between plant species. *Funct. Ecol.*, 15(5), 615–623. <https://doi.org/10.1046/J.0269-8463.2001.00558.X>

GILLEROT, L.; FORRESTER, D. I.; BOTTERO, A.; RIGLING, A.; LÉVESQUE, M.; 2021. Tree Neighbourhood Diversity Has Negligible Effects on Drought Resilience of European Beech, Silver Fir and

Norway Spruce. 24(1), 20–36. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00501-y>

GOFFE, W. L.; FERRIER, G. D.; ROGERS, J.; 1994. Global optimization of statistical functions with simulated annealing. *J. Econom.*, 60(1–2), 65–99. [https://doi.org/10.1016/0304-4076\(94\)90038-8](https://doi.org/10.1016/0304-4076(94)90038-8)

GOLDBERG, D. E.; 1990. Components of resource competition in plant communities. *Perspect. Plant Compet.*, 27–49.

GOLDBERG, D. E.; RAJANIEMI, T.; GUREVITCH, J.; STEWART-OATEN, A.; 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology*, 80(4), 1118–1131.

GÓMEZ-APARICIO, L.; GARCÍA-VALDÉS, R.; RUÍZ-BENITO, P.; ZAVALA, M. A.; 2011. Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for forest management under global change. *Glob. Chang. Biol.*, 17(7), 2400–2414. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2486.2011.02421.X>

GRIME, J. P.; 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242(5396), 344–347.

HARRIS, I.; JONES, P. D.; OSBORN, T. J.; LISTER, D. H.; 2014. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations - the CRU TS3.10 Dataset. *Int. J. Climatol.*, 34(3), 623–642. <https://doi.org/10.1002/joc.3711>

HILBORN, R.; MANGEL, M.; 1997. *The ecological detective: Press, confronting models with data.* (Princeton).

HILMERS, T.; AVDAGI, A.; BARTKOWICZ, L.; BIELAK, K.; BINDER, F.; BONINA, A.; DOBOR, L.; FORRESTER, D. I.; HOBI, M. L.; IBRAHIMSPAHI, A.; JAWORSKI, A.; KLOPI, M.; MATOVI, B.; NAGEL, T. A.; PETR, R.; DEL RIO, M.; STAJI, B.; UHL, E.; ZLATANOV, T.; ... PRETZSCH, H.; 2019. The productivity of mixed mountain forests comprised of *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, and *Abies alba* across Europe. *For. An Int. J. For. Res.*, 92(5), 512–522. <https://doi.org/10.1093/FORESTRY/CPZ035>

HILMERS, T.; AVDAGI, A.; BARTKOWICZ, L.; BIELAK, K.; BINDER, F.; BONINA, A.; DOBOR, L.; FORRESTER, D. I.; HOBI, M. L.; IBRAHIMSPAHI, A.; JAWORSKI, A.; KLOPI, M.; MATOVI, B.; NAGEL, T. A.; PETR, R.; DEL RIO, M.; STAJI, B.; UHL, E.; ZLATANOV, T.; ... PRETZSCH, H.; 2020. The productivity of mixed mountain forests comprised of *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, and *Abies alba* across Europe. *June*, 512–522. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpz035>

HOUPERT, L.; ROHNER, B.; FORRESTER, D. I.; MINA, M.; HUBER, M. O.; 2018. Mixing Effects in Norway Spruce–European Beech Stands Are Modulated by Site Quality, Stand Age and Moisture Availability. *For. 2018*, Vol. 9, Page 83, 9(2), 83. <https://doi.org/10.3390/F9020083>

JACTEL, H.; BROCKERHOFF, E. G.; 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecol. Lett.*, 10(9), 835–848. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2007.01073.X>

LEBOURGEOIS, F.; BRÉDA, · N; ULRICH, · E; GRANIER, · A; BRÉDA, N.; ULRICH, E.; 2005. Climate-tree-

growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). 19, 385–401. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0397-9>

MAESTRE, F. T.; CALLAWAY, R. M.; VALLADARES, F.; LORTIE, C. J.; 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *J. Ecol.*, 97(2), 199–205. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x>

MÉRIAN, P.; LEBOURGEOIS, F.; 2011. Size-mediated climate–growth relationships in temperate forests: A multi-species analysis. *For. Ecol. Manage.*, 261(8), 1382–1391. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2011.01.019>

MINA, M.; HUBER, M. O.; FORRESTER, D. I.; THÜRIG, E.; ROHNER, B.; 2018. Multiple factors modulate tree growth complementarity in Central European mixed forests. *J. Ecol.*, 106(3), 1106–1119. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12846>

MORIN, X.; FAHSE, L.; DE MAZANCOURT, C.; SCHERER-LORENZEN, M.; BUGMANN, H.; 2014. Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. *Ecol. Lett.*, 17(12), 1526–1535. <https://doi.org/10.1111/ELE.12357>

MULLER-LANDAU, H. C.; CONDIT, R. S.; CHAVE, J.; THOMAS, S. C.; BOHLMAN, S. A.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; DAVIES, S.; FOSTER, R.; GUNATILLEKE, S.; GUNATILLEKE, N.; HARMS, K. E.; HART, T.; HUBBELL, S. P.; ITOH, A.; KASSIM, A. R.; LAFRANKIE, J. V.; LEE, H. S.; LOSOS, E.; MAKANA, J.-R.; ... ASHTON, P.; 2006. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecol. Lett.*, 9(5), 575–588. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2006.00904.X>

PRETZSCH, H.; 2022. Facilitation and competition reduction in tree species mixtures in Central Europe: Consequences for growth modeling and forest management. *Ecol. Modell.*, 464(November 2021), 109812. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109812>

PRETZSCH, H.; BLOCK, J.; DIELER, J.; DONG, P. H.; KOHNLE, U.; NAGEL, J.; SPELLMANN, H.; ZINGG, A.; 2010. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Ann. For. Sci.*, 67(7), 712. <https://doi.org/10.1051/forest/2010037>

PRETZSCH, H.; SCHÜTZE, G.; 2005. Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands. *Plant Biol. (Stuttg.)*, 7(6), 628–639. <https://doi.org/10.1055/S-2005-865965>

PRETZSCH, H.; SCHÜTZE, G.; 2008. Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. *Eur. J. For. Res.* 2008 1282, 128(2), 183–204. <https://doi.org/10.1007/S10342-008-0215-9>

TOÏGO, M.; VALLET, P.; PEROT, T.; BONTEMPS, J.-D.; PIEDALLU, C.; COURBAUD, B.; 2015. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *J. Ecol.*, 103(2), 502–512. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12353>

URIARTE, M.; CANHAM, C. D.; THOMPSON, J.; ZIMMERMAN, J. K.; 2004. A neighborhood analysis of

tree growth and survival in a hurricane-driven tropical forest. *Ecol. Monogr.*, 74(4), 591–614. <https://doi.org/10.1890/03-4031>

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü.; 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 39, 237–257.

VALLET, P.; PÉROT, T.; 2011. Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: Evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *J. Veg. Sci.*, 22(5), 932–942. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01288.x>

VANDERMEER, J. H.; 1989. *The Ecology of Intercropping*. <https://doi.org/10.1017/CB09780511623523>

VICENTE-SERRANO, S. M.; BEGUERÍA, S.; LÓPEZ-MORENO, J. I.; 2010. A Multiscalar Drought Index Sensitive to Global Warming: The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index. *J. Clim.*, 23(7), 1696–1718. <https://doi.org/10.1175/2009JCLI2909.1>

VITALI, V.; FORRESTER, D. I.; BAUHUS, J.; 2018. Know Your Neighbours: Drought Response of Norway Spruce, Silver Fir and Douglas Fir in Mixed Forests Depends on Species Identity and Diversity of Tree Neighbourhoods. 21(6), 1215–1229. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0214-0>

ZANG, C.; HARTL-MEIER, C.; DITTMAR, C.; ROTHE, A.; MENZEL, A.; 2014. Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: Climatic drivers and levels of variability. *Glob. Chang. Biol.*, 20(12), 3767–3779. <https://doi.org/10.1111/gcb.12637>

ZHANG, Y.; CHEN, H. Y. H.; REICH, P. B.; 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *J. Ecol.*, 100(3), 742–749.