



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

Resistencia y recuperación del crecimiento a eventos de sequía en rodales mixtos y monoespecíficos de *Pinus sylvestris* L. y *Quercus pyrenaica* Willd. en el centro de la Península Ibérica

MUÑOZ-GÁLVEZ, F. J.^{1,2}, HERRERO, A.^{1,3}, PÉREZ-CORONA, M.E.¹ y ANDIVIA, E.¹

¹ Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España.

² Grupo de Conservación de Suelos y Agua, Centro de Edafología y Biología Aplicada del Segura (CEBAS-CSIC), Murcia, España.

³ Grupo Fisioclima CO₂, Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Farmacia, Universidad del País Vasco, País Vasco, España.

Resumen

La conversión de rodales monoespecíficos en mixtos es una estrategia de gestión para la adaptación al cambio climático que podría mejorar la productividad y la respuesta a perturbaciones, como las sequías extremas, de las masas forestales. La respuesta de los principales componentes de la resiliencia, resistencia y recuperación, a eventos de sequía extrema se evaluó en rodales mixtos y monoespecíficos de *Pinus sylvestris* y *Quercus pyrenaica* en la Sierra de Guadarrama. Para ello se emplearon técnicas dendrocronológicas y modelos lineales mixtos. Nuestros resultados muestran efectos diversos del tipo de rodal sobre la resistencia y la recuperación de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* a los eventos de sequía extrema. La mezcla de especies maximiza la resistencia de *P. sylvestris* y la recuperación de *Q. pyrenaica*, mientras se reduce la recuperación de *P. sylvestris* y la resistencia de *Q. pyrenaica*. Estos resultados indican una posible compensación entre resistencia y recuperación, así como un efecto especie-específico de la mezcla en los componentes de la resiliencia. Por otro lado, los valores negativos del LogRatio entre resistencia y recuperación sugieren un mayor peso de la recuperación en la resiliencia que la resistencia. Las diferencias especie-específicas registradas en el presente estudio pueden resultar de gran ayuda a la hora de explorar los efectos de la mezcla de especies en la resiliencia a los eventos de sequía.

Palabras clave

Cambio climático, crecimiento, estabilidad, manejo forestal, masas mixtas, adaptación.

1. Introducción

El cambio climático está alterando la composición, estructura y funcionamiento de los bosques (ALLEN et al., 2010, 2015; RUIZ-BENITO et al., 2017a), peligrando así muchos de los servicios ecosistémicos que proveen a las sociedades humanas (NELSON et al., 2013). Los escenarios de cambio climático prevén un aumento de entre 2 y 5 °C durante el siglo XXI, así como una reducción de un 30% en las precipitaciones y el incremento en la intensidad y frecuencia de sequías extremas (IPCC, 2021; SPINONI et al., 2018). Estos cambios afectarán especialmente a zonas donde la disponibilidad hídrica es limitada, como es el caso de los bosques mediterráneos (ASTIGARRAGA et al., 2020; LINARES & TÍSCAR, 2010; LINDNER et al., 2010), propiciando una disminución de la productividad y favoreciendo cambios de estado hacia comunidades con mayor dominancia de formas arbustivas en caso de eventos de mortalidad arbórea (GAZOL et al., 2018; HERRERO & ZAMORA, 2014; MADRIGAL-GONZÁLEZ et al., 2018; RUIZ-BENITO et al., 2017a; SERRA-MALUQUER et al., 2018; VAYREDA et al., 2016). Así, resulta de especial importancia mejorar nuestro conocimiento sobre la respuesta de los bosques a las sequías extremas, a fin de diseñar estrategias que mejoren la resiliencia de los bosques a largo plazo.

La diversidad de especies puede desempeñar un papel importante en los sistemas forestales para mantener su función, estructura y estabilidad frente a las perturbaciones (DE-DIOS-GARCÍA et al.,

2015; DEL RIO et al., 2016; GAMFELDT et al., 2013; GROSSIORD, 2019; VAN DER PLAS et al., 2016). Así, en la práctica forestal se han promovido las masas mixtas como parte de la gestión para la adaptación a los diferentes motores de cambio global (BOLTE et al., 2010). Sin embargo, varios estudios han constatado que la sequía puede disminuir los efectos beneficiosos de la mezcla de especies en el crecimiento y la productividad (JACTEL et al., 2018; TOÍGO et al., 2015). Así, el estudio de la resiliencia del crecimiento, entendida como la capacidad de los individuos de recuperar los niveles de crecimiento previos a la perturbación (HOLLING, 1996; LLORET et al., 2011), puede resultar de gran utilidad a la hora de evaluar el establecimiento de masas mixtas en zonas secas o estacionalmente secas. A pesar de que existen evidencias sobre el efecto positivo de la diversidad sobre la resiliencia ante las sequías extremas (GAZOL & CAMARERO, 2016; LEBOURGEOIS et al., 2013; STECKEL et al., 2020), estos efectos pueden depender del sitio y de las especies implicadas (GRANDA et al., 2018; GROSSIORD et al., 2014; JOURDAN et al., 2019a,b; MERLIN et al., 2015; MÖLDER & LEUSCHNER, 2014; PRETZSCH et al., 2013). La recuperación (i.e. la capacidad de aumentar el crecimiento después de la sequía) y la resistencia (i.e. la capacidad de mantener el crecimiento durante la sequía) son los componentes principales de la resiliencia, y pueden mostrar relaciones de compensación entre ambos (HODGSON et al., 2015; KUNZ et al., 2018; LLORET et al., 2011). Estudiar como la mezcla de especies modula estos componentes puede ayudarnos a explorar los mecanismos subyacentes del efecto de la diversidad sobre la resiliencia del crecimiento a eventos de sequía.

La complementariedad es el principal mecanismo asociado a las relaciones positivas entre la diversidad y la estabilidad de las masas forestales, a través de la facilitación y la reducción de la competencia (AMMER, 2019; LOREAU & MAZANCOURT, 2013). En los bosques mediterráneos son especialmente importantes los efectos de la diversidad sobre la competencia por la captación y eficiencia en el uso del agua (JUCKER et al., 2014; Ruiz-BENITO et al., 2014). En este sentido, la reducción de la competencia mediante la estratificación de las raíces (raíces superficiales vs. profundas), las diferencias en el control estomático (especies isohídricas vs. anisohídricas) (DEL CASTILLO et al., 2016; JUCKER et al., 2014; MARTÍN-GÓMEZ et al., 2017; MARTÍNEZ-FERRI et al., 2000; QUEREJETA et al., 2021; ZAVALA et al., 2000), y los mecanismos de facilitación como la redistribución hídrica (QUEREJETA et al., 2003; ZAPATER et al., 2011) o la liberación nocturna de agua (PRIETO et al., 2012) pueden incrementar la disponibilidad hídrica del suelo o la eficiencia de su uso. Las diferencias morfológicas, fisiológicas y fenológicas entre las especies coexistentes favorecen las diferentes estrategias de adquisición de recursos, mejorando así su rendimiento (CALLAWAY, 1995; FORRESTER, 2014; FORRESTER & BAUHUS, 2016). Por lo tanto, la diversidad funcional de las especies implicadas puede tener un papel fundamental en la complementariedad (RATCLIFFE et al., 2016; RUIZ-BENITO et al., 2017b).

En este estudio analizamos la relación entre la resistencia y la recuperación, los principales componentes de la resiliencia, a las sequías extremas en rodales mixtos y monoespecíficos de *Pinus sylvestris* L. y *Quercus pyrenaica* Willd. usando los índices propuestos por LLORET et al. (2011). Ambas especies presentan características fisiológicas, estructurales y fenológicas distintas, como es el caso del control estomático (siendo *P. sylvestris* más isohídrico y *Q. pyrenaica* más anisohídrico; GEA-IZQUIERDO et al., 2021), la tolerancia a la sombra, la estructura radicular o el hábito foliar (DEL CASTILLO et al., 2016; MARTÍN-GÓMEZ et al., 2017). Ambas especies abarcan grandes extensiones en la Península Ibérica, ocupando *P. sylvestris* zonas con mayor altitud y *Q. pyrenaica* zonas más bajas, formando un ecotono en altitudes intermedias (De DIOS et al., 2019). Esta configuración del paisaje es fruto de la interacción entre su distribución natural y el manejo que se ha efectuado sobre ellas (FRANCO-MÚGICA et al., 1998). Las masas de *Q. pyrenaica* han sido empleadas históricamente como combustible (CAÑELLAS et al., 2011; VALBUENA-CARABAÑA et al., 2010), mientras que las de *P. sylvestris* han sido objeto de políticas de reforestación durante los siglos XIX y XX (VADELL et al., 2016). El manejo pasado y su reciente abandono han dado lugar a extensas masas densas y homogéneas de ambas especies (VAYREDA et al., 2012; VILLAR-SALVADOR, 2016), especialmente

vulnerables a sequías y eventos de mortalidad, incendios y plagas (NAVARRO-CERRILLO et al., 2018; SÁNCHEZ-SALGUERO et al., 2013; VAYREDA et al., 2016). En este contexto, la mezcla de especies podría ser una buena herramienta de manejo para reducir el impacto de las sequías extremas en los bosques mediterráneos.

2. Objetivos

El objetivo principal de este estudio es evaluar la relación entre la resistencia y recuperación del crecimiento a eventos de sequía extrema en rodales mixtos y monoespecíficos de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica*. Los objetivos específicos son los siguientes:

- Evaluar el efecto del tipo de rodal sobre la resistencia y recuperación a eventos de sequía extrema en *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica*.
- Evaluar la evolución con el tiempo de la resistencia y recuperación a eventos de sequía extrema en individuos de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* en rodales mixtos y monoespecíficos.
- Explorar la relación entre resistencia y recuperación a eventos de sequía extrema en individuos de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* en rodales mixtos y monoespecíficos.

Basándonos en la complementariedad esperada entre especies funcionalmente distintas, esperamos una mayor recuperación y resistencia a eventos de sequía extrema en rodales mixtos que en monoespecíficos para ambas especies.

3. Metodología

3.1. Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama, en el centro de la Península Ibérica (40°50'26" N; 3°49'34" W). El clima de la zona es mediterráneo continental, que se caracteriza por inviernos fríos y veranos cálidos y secos, con las precipitaciones concentradas en primavera y otoño. La temperatura media y la precipitación total anual es de 6,6 °C y 135 mm respectivamente (periodo 1961-2018; datos de la estación de Navacerrada, a 25 km del sitio de muestreo más cercano y a 1894m s.n.m.).

3.2. Diseño de muestreo

Seleccionamos seis sitios independientes a una altitud que va desde los 1286 m hasta los 1544 m. s.n.m (Tabla 1). En cada sitio elegimos aleatoriamente 15 rodales de 20 x 20 m (0,04 ha), con una separación de al menos 20 m entre cada uno, siguiendo un diseño de tripletes. Muestreamos cinco rodales monoespecíficos para cada especie (área basal del 100%) y 5 rodales mixtos (área basal de la especie dominante menor del 70%) en cada sitio. Los rodales muestreados no mostraban signos recientes de manejo. El muestreo en campo se llevó a cabo entre noviembre de 2018 y febrero de 2019. Elegimos un árbol en cada rodal monoespecífico y dos (uno de cada especie) en los rodales mixtos (árboles focales a partir de ahora), a los que extrajimos un testigo de madera. Siguiendo este protocolo muestreamos 120 árboles (60 árboles por especie, la mitad en rodales mixtos y la otra mitad en rodales monoespecíficos). Se muestrearon árboles dominantes o codominantes sin señales de decaimiento o de daños físicos. En los rodales mixtos, se eligieron dos árboles de cada especie con un tamaño similar y con una distancia entre ellos menor de 5 m. Se midió el diámetro a la altura del pecho (DBH) de cada árbol muestreado y de todos los individuos en un radio menor de 7m a partir del árbol focal. Muestreos previos en la zona mostraron un área basal y densidad similares entre los rodales de 7 y 10 m de radio. También calculamos el índice de competencia independiente de la distancia descrito por Lorimer (LORIMER, 1983):

$$LCI_i = \sum_{j=1}^n DBH_j / DBH_i$$

donde DBH_i es el diámetro a la altura del pecho del árbol focal i , y DBH_j es el diámetro a la altura del pecho del árbol vecino j .

3.3. Métodos dendroecológicos

Extrajimos un testigo de madera de cada árbol focal a la altura del pecho usando una barrena Pressler (5mm; Haglöl, Suecia). La mayoría de los individuos tenían troncos rectos y cilíndricos y se encontraban en zonas sin fuertes pendientes, lo que reduce el error potencial de usar un solo testigo por árbol (WOODALL, 2008). Los testigos de madera se procesaron siguiendo los métodos dendrocronológicos estándar (FRITTS, 1976). Primero, los testigos de madera se secaron a temperatura ambiente y se pegaron en unos soportes de madera. Después, se lijaron usando lijas de grano progresivamente más fino para maximizar la visibilidad de los anillos. Los testigos de madera se escanearon a una resolución de 1200 ppp (EPSON® Perfection v800) y las anchuras de los anillos de crecimiento se midieron con una precisión de 0,01 mm usando el software ImageJ® (Schneider et al., 2012). Las series de crecimiento de los anillos se convirtieron en incremento del área basal (*Basal Area Increment*, BAI), asumiendo que el crecimiento del tallo es aproximadamente concéntrico:

$$BAI = \pi(r_t^2 - r_{t-1}^2)$$

Donde r_t y r_{t-1} son el radio al final y al inicio de un determinado anillo de crecimiento, respectivamente. El BAI refleja el crecimiento de todo el árbol mejor que el crecimiento unidimensional que representa la anchura del anillo de crecimiento (BIONDI & QEADAN, 2008). También cuantificamos el tamaño anual del árbol como el área basal del individuo para toda la serie de crecimiento. Seleccionamos 1961-2018 como periodo de estudio para maximizar el número de muestras. Se realizó la datación cruzada de las series de crecimiento radial usando el método propuesto por YAMAGUCHI, (1991). Usamos la correlación media entre series (R_{bar}) y la señal poblacional expresada (EPS) para evaluar la fuerza de la señal de crecimiento común entre los árboles muestreados para cada especie (WIGLEY et al., 1984). R_{bar} y EPS fueron de 0.46 y 0.92 para los *P. sylvestris*, y de 0.40 y 0.86 para *Q. pyrenaica*, lo que sugiere una señal común fuerte para las series de crecimiento analizadas. El R_{bar} y EPS se calcularon usando el paquete de R dplR (BUNN, 2010).

Tabla 1. Estructura de los rodales y características de los árboles focales en las zonas de estudio. CAN: Canencia, MIR: Miraflores, MOR: Morcuera, NAV: Navafría, PNA: Peña Alta, SMP: Santa María del Paular. Mix: rodales mixtos, MoP: Rodales monoespecíficos de *P. sylvestris*, MoQ: rodales monoespecíficos de *Q. pyrenaica*. Edad del árbol a 1.3 m (Número de años); DBH: Diámetro a la altura del pecho (cm); LCI: Índice de competencia independiente de la distancia de Lorimer; Densidad: número de árboles por hectárea. Los valores mostrados son la media $\pm$ SD. Se indica la altitud y las coordenadas para cada sitio.

Sitio	Rodal	Edad (años)	DBH (cm)	LCI	Densidad (pies ha ⁻¹)
MIR 1287 m 40.82, -3.79	Mix	67.4 $\pm$ 7.5	23.5 $\pm$ 11.4	10.4 $\pm$ 4.3	994 $\pm$ 178
	MoP	77.0 $\pm$ 6.6	28.1 $\pm$ 7.3	12.9 $\pm$ 2.7	1196 $\pm$ 74
	MoQ	67.8 $\pm$ 6.2	11.7 $\pm$ 6.4	8.5 $\pm$ 4.9	2,274 $\pm$ 492
SMP 1288 m 40.86, -3.89	Mix	62.0 $\pm$ 22.5	18.4 $\pm$ 14.9	17.0 $\pm$ 17.2	1,098 $\pm$ 647
	MoP	86.6 $\pm$ 15.4	34.6 $\pm$ 12.5	9.7 $\pm$ 3.8	923 $\pm$ 354
	MoQ	47.0 $\pm$ 17.6	14.3 $\pm$ 5.5	14.8 $\pm$ 8.6	1,507 $\pm$ 922
CAN 1341 m 40.84, -3.77	Mix	77.2 $\pm$ 12.5	25.6 $\pm$ 14.0	6.0 $\pm$ 1.9	864 $\pm$ 539
	MoP	67.4 $\pm$ 31.2	25.8 $\pm$ 14.3	7.6 $\pm$ 2.2	897 $\pm$ 527
	MoQ	51.6 $\pm$ 14.2	14.6 $\pm$ 8.1	6.7 $\pm$ 3.8	1,546 $\pm$ 884
NAV 1530 m	Mix	73.7 $\pm$ 27.2	14.1 $\pm$ 10.6	19.8 $\pm$ 13.8	2,417 $\pm$ 569
	MoP	105.0 $\pm$ 2.2	32.1 $\pm$ 8.3	13.1 $\pm$ 4.5	1,052 $\pm$ 404

40.98, -3.79	MoQ	52.6 ± 1.9	11.8 ± 4.1	20.8 ± 7.2	3,482 ± 872
PNA	Mix	63.8 ± 20.7	21.5 ± 14.5	13.2 ± 9.6	1,195 ± 312
1536 m	MoP	82.0 ± 31.6	22.9 ± 10.6	13.1 ± 3.8	1,546 ± 587
40.98, -3.80	MoQ	85.0 ± 21.6	12.7 ± 4.8	16.2 ± 12.7	3,366 ± 536
MOR	Mix	63.2 ± 11.9	17.7 ± 14.3	13.0 ± 10.6	1,182 ± 479
1544 m	MoP	73.2 ± 3.3	34.9 ± 9.7	6.4 ± 1.8	546 ± 187
40.84, -3.80	MoQ	64.2 ± 6.3	10.2 ± 5.1	15.8 ± 12.8	3,898 ± 876

3.4. Identificación de eventos de sequía extrema

Se usó la base de datos CRU TS3.10 (HARRIS et al., 2014) para caracterizar el clima en los sitios de estudio para el periodo 1961-2018. Tanto la temperatura como la precipitación anual están altamente correlacionadas ($r = 0.89$ y 0.74 , respectivamente) con los datos locales de la estación meteorológica más cercana (Navacerrada). La disponibilidad de agua (P-PET) se definió como la diferencia entre la precipitación anual (P) y la evapotranspiración potencial (PET). El PET se calculó usando el método de (THORNTHWAITE, 1948). El P-PET se ha utilizado comúnmente para evaluar las relaciones entre clima y crecimiento radial (p.e. Bigler et al., 2006). Calculamos el P-PET desde octubre del año previo hasta septiembre del presente año para tener en cuenta la influencia de las condiciones del año anterior en la temporada de crecimiento (GEA-IZQUIERDO et al., 2014; MADRIGAL-GONZÁLEZ et al., 2017). Seleccionamos como eventos de sequía extrema los años en los que el P-PET está por debajo del percentil 15 de la serie temporal (i.e. por debajo de -251.4mm). Siguiendo ese criterio, seleccionamos 1986, 1989, 1992, 1995, 1999, 2005, 2012 y 2017 como eventos de sequía extrema.

3.5. Resistencia y recuperación a eventos de sequía

Para evaluar las respuestas del crecimiento a los años de sequía seleccionados, calculamos los índices de resistencia (R_t) y recuperación (R_c) (Lloret et al. 2011):

$$R_t = Dr/PreDr$$

$$R_c = PostDr/Dr$$

Donde Dr es el BAI del año de sequía y $PreDr$ y $PostDr$ la media del BAI para los dos años previos y posteriores al evento de sequía seleccionado, respectivamente. En el año 2017 solo calculamos el índice de resistencia ya que la serie de crecimiento termina en 2018. Para evaluar la relación entre resistencia y recuperación calculamos el logaritmo del ratio de ambos índices (LogRatio R_t/R_c). Valores negativos del LogRatio R_t/R_c nos indican que la recuperación es mayor que la resistencia y viceversa cuando los valores del LogRatio R_t/R_c son positivos.

3.6. Análisis de datos

Para evaluar la estabilidad del crecimiento ante eventos de sequía extrema en rodales mixtos y monoespecíficos, ajustamos un modelo lineal mixto para cada componente de la resiliencia (resistencia y recuperación). Dado que evaluamos distintos eventos de sequía, incluimos la identidad del árbol anidada en el rodal y el sitio de muestreo como efecto aleatorio para controlar la autocorrelación resultante de tomar medidas repetidas. Los componentes de la resiliencia fueron transformados logarítmicamente para conseguir la homocedasticidad. Para evaluar cómo se modulan los componentes de la resiliencia a lo largo del tiempo en función del tipo de rodal y la especie, incluimos la interacción triple especie * tipo de rodal * año. También incluimos el tamaño del árbol y el LCI como covariables en el modelo.

Para estudiar el efecto de la especie y el tipo de rodal sobre la relación entre resistencia y recuperación ajustamos un modelo lineal mixto con el LogRatio R_t/R_c como variable explicativa, incluyendo la identidad del árbol anidada en el rodal y el sitio de muestreo como efecto aleatorio. Para evaluar el efecto de la intensidad de las sequías en el LogRatio R_t/R_c , incluimos la interacción triple especie*tipo de rodal*PPET. Incluimos también el tamaño del árbol y el LCI como covariables en el modelo. Para los dos grupos de modelos, construimos todos los modelos alternativos y seleccionamos los más parsimoniosos basándonos en el Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc) (BURNHAM & ANDERSON, 2002), usando dos unidades de diferencia en el AICc como umbral (Zuur et al., 2009). Todos los análisis estadísticos fueron realizados en R (R v3.5.2; (R CORE TEAM, 2018), usando los paquetes *nlme* (Pinheiro et al., 2018) y *MuMIn* (BARTON, 2016).

4. Resultados

4.1 Estructura de los rodales y características de los árboles.

La estructura del rodal, el tamaño de los árboles y la edad de los mismos varió entre los sitios de estudio (Tabla 1). En general, los rodales monoespecíficos de *Q. pyrenaica* fueron más densos y mostraron una mayor área basal que los rodales mixtos y los monoespecíficos de *P. sylvestris*. El LCI no mostró ninguna tendencia clara entre los tipos de rodal (Tabla 1). Ambas especies mostraron una edad y DBH similar (media $\pm$ SD). La proporción media del área basal de *P. sylvestris* en rodales mixtos se situó entre el 35% y el 54%, en PNA y CAN respectivamente.

4.2. Resistencia y recuperación

La resistencia se ve afectada por el tamaño de los individuos, así como por las interacciones especie * tipo de rodal y especie * año (Tabla 2). La resistencia de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* varía en función del tipo de rodal, mostrando *P. sylvestris* mayor resistencia en rodales mixtos que en monoespecíficos y *Q. pyrenaica* más resistencia en rodales monoespecíficos que en mixtos (Figura 1). El efecto del año también varía en función de la especie, aumentando la resistencia en *P. sylvestris* (0.003 ± 0.001) y reduciéndola en *Q. pyrenaica* (-0.002 ± 0.001) conforme nos acercamos al presente (Figura 2). El tamaño afecta de la misma manera a la resistencia de ambas especies, siendo esta menor en los individuos más grandes (-0.033 ± 0.01).

En cuanto a la recuperación, esta se ve afectada por la interacción entre especie * tipo de rodal (Figura 1, Tabla 3). En este sentido *P. sylvestris* muestra una mayor recuperación en rodales monoespecíficos que en mixtos, mientras que *Q. pyrenaica* presenta mayor recuperación en rodales mixtos (Figura 1).

Tabla 2. Resumen de los 10 mejores modelos de resistencia ordenados en función del Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc). El modelo completo contenía el tamaño, el índice de competencia (LCI) y la interacción triple entre la especie, el tipo de rodal y el año. Todos los modelos incluyen la identidad del individuo anidada en el sitio de muestreo como efecto aleatorio. La tabla muestra además el número de parámetros estimados en el modelo (df) y el incremento del AICc ($\Delta AICc$) entre el modelo evaluado y el modelo seleccionado ($\Delta AICc = 0$ en negrita).

Especificación del modelo (Resistencia)	df	AICc	$\Delta AICc$
Tamaño + especie* rodal + especie*año	11	653.5	0
Tamaño + especie *rodal + especie *año + rodal*año	12	655.4	1.9
Tamaño + especie * rodal + especie *año + LCI	12	655.4	1.9
Tamaño + especie *rodal	9	656.3	2.8
Tamaño + especie *rodal*año	13	656.7	3.2
Tamaño + especie *rodal + especie *año + rodal*año + LCI	13	657.2	3.7
Tamaño + especie *rodal + LCI	10	658.1	4.6

Tamaño + especie *rodal + año	10	658.3	4.8
Tamaño + especie *rodal*año + LCI	14	658.5	5.0
Especie *rodal + especie *año + LCI	11	659.3	5.8

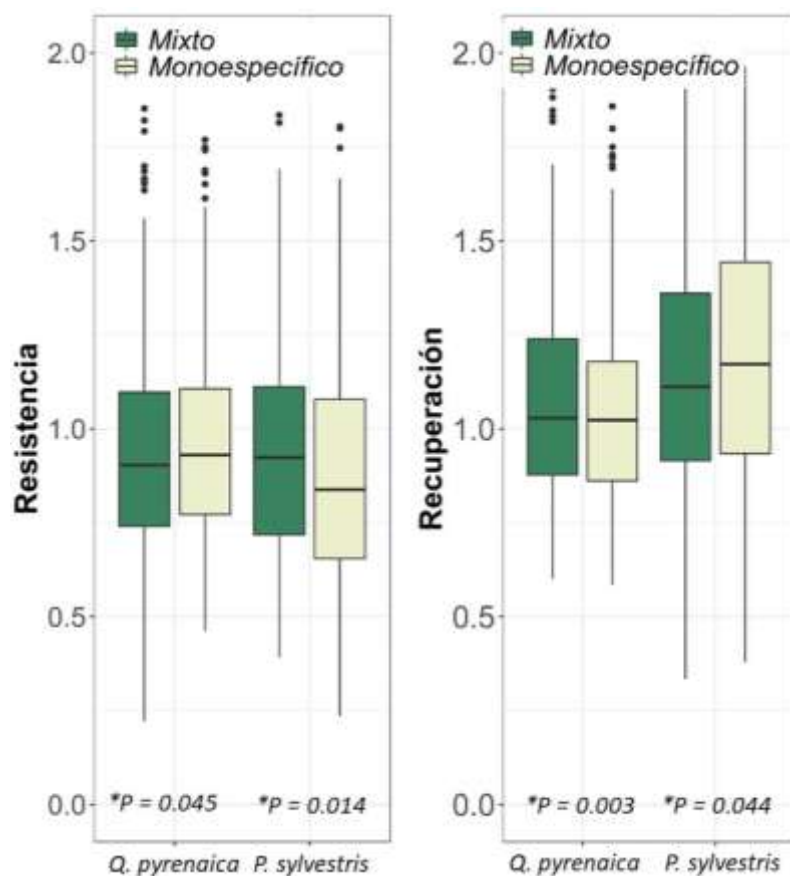


Figura 1. Gráfico de cajas de la resistencia y la recuperación para las especies estudiadas y el tipo de rodal. Se muestra el p valor de la comparación entre tipos de rodal para cada especie. Los asteriscos indican interacciones significativas ($P < 0.05$). Las cajas representan los percentiles 95% y 5%, los bigotes muestran los valores máximos y mínimos y la línea sólida representa la media.

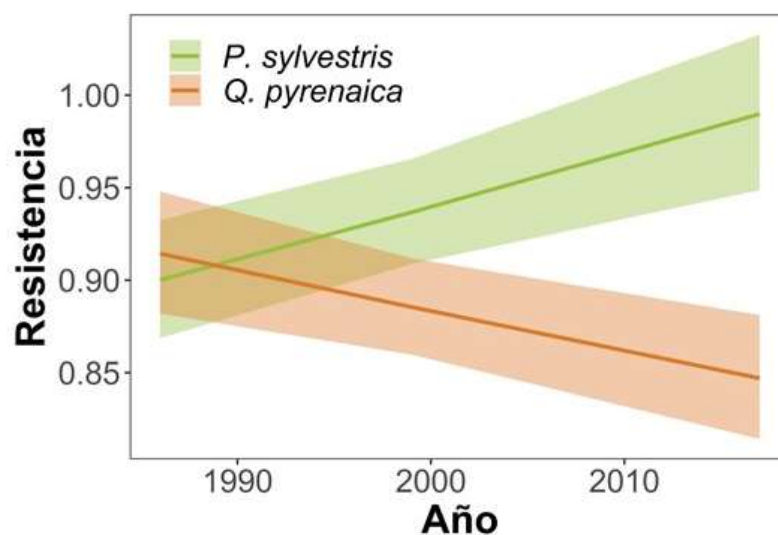


Figura 2. Predicción de la resistencia a los eventos de sequía extrema (intervalo de confianza $\pm 95\%$) en función del año del evento de sequía para *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica*.

Tabla 3. Resumen de los 10 mejores modelos de recuperación ordenados en función del Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc). El modelo completo contenía el tamaño, el índice de competencia (LCI) y la interacción triple entre la especie, el tipo de rodal y el año. Todos los modelos incluyen la identidad del individuo anidada en el sitio de muestreo como efecto aleatorio. La tabla muestra además el número de parámetros estimados en el modelo (df) y el incremento del AICc ($\Delta AICc$) entre el modelo evaluado y el modelo seleccionado ($\Delta AICc = 0$ en negrita).

Especificación del modelo (Recuperación)	df	AICc	$\Delta AICc$
Especie *rodal	8	508.3	0
Especie *rodal + especie *año + LCI	11	506.6	-1.7
Especie *rodal + especie *año	10	506.7	-1.6
Especie *rodal + LCI	9	508.2	-0.1
Especie *rodal + especie *año + rodal*año	11	508.5	0.2
Especie *rodal + especie *año + rodal*año + LCI	12	508.5	0.2
Tamaño + especie *rodal + especie *año + LCI	12	508.6	0.3
Tamaño + especie *rodal + especie *año	11	508.6	0.3
Especie *rodal*año + LCI	13	509.5	1.2
Especie *rodal*año	12	509.5	1.2

Respecto al LogRatio Rt/Rc el modelo más parsimonioso incluye la interacción entre la especie y el tipo de rodal y la especie y el PPET (Tabla 4). Ambas especies presentan valores de LogRatio Rt/Rc mayormente negativos tanto en rodales mixtos como en monoespecíficos (Figura 3), lo cual indica que tienden a recuperarse mejor de las sequías extremas que a resistir a ellas. Aún así, *P. sylvestris* muestra valores de LogRatio Rt/Rc inferiores a *Q. pyrenaica* (Figura 3). El efecto del PPET en el LogRatio Rt/Rc varía en función de la especie, mostrando *P. sylvestris* mayor sensibilidad en el LogRatio Rt/Rc a la disponibilidad hídrica que *Q. pyrenaica* (0.122 ± 0.02 y 0.051 ± 0.02 respectivamente) (Figura 4).

Tabla 4. Resumen de los 10 mejores modelos de Logratio Rt/Rc ordenados en función del Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc). El modelo completo contenía el tamaño, el índice de competencia (LCI) y la interacción triple entre la especie, el tipo de rodal y el PPET. Todos los modelos incluyen la identidad del individuo anidada en el sitio de muestreo como efecto aleatorio. La tabla muestra además el número de parámetros estimados en el modelo (df) y el incremento del AICc ($\Delta AICc$) entre el modelo evaluado y el modelo seleccionado ($\Delta AICc = 0$ en negrita).

Especificación del modelo (LogRatio Rt/Rc)	df	AICc	$\Delta AICc$
Especie *rodal + sp*PPET	10	68.4	0
Especie *rodal + especie *PPET + LCI	11	68.2	-0.2
Especie *rodal*PPET + LCI	13	69.9	1.5
Especie *rodal*PPET	12	70.1	1.7
Tamaño + especie *rodal + especie *PPET	11	70.1	1.7
Especie *rodal + especie *PPET + PPET*rodal + LCI	12	70.2	1.8
Tamaño + especie *rodal + especie*PPET + LCI	12	70.3	1.9
Especie *rodal + especie *PPET + rodal*PPET	11	70.3	1.9
Especie *rodal + LCI	10	70.5	2.1
Especie *rodal	9	70.7	2.3

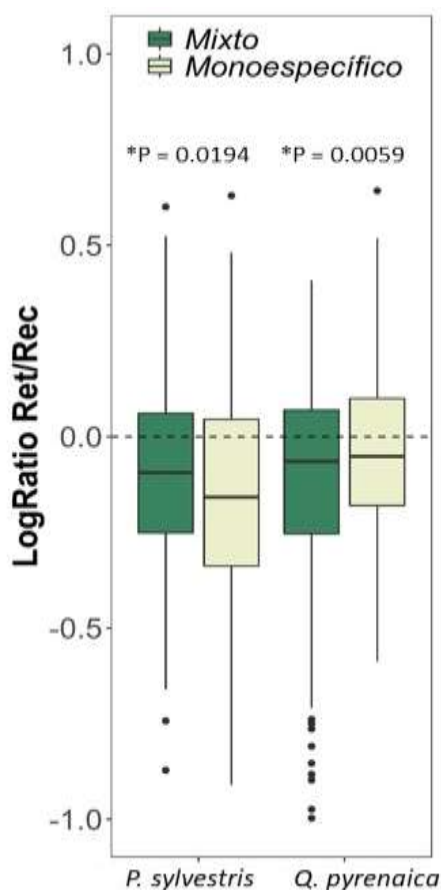


Figura 3. Gráfico de cajas con los valores de LogRatio para *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* en función del tipo de rodal. Se muestra el p valor de la comparación entre tipos de rodal para cada especie. Los asteriscos indican interacciones significativas ($P < 0.05$). Las cajas representan los percentiles 95% y 5%, los bigotes muestran los valores máximos y mínimos y la línea sólida representa la media.

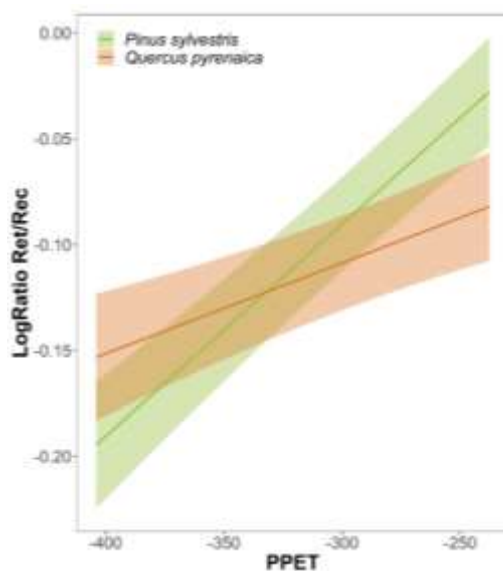


Figura 4. Predicción del LogRatio entre resistencia y recuperación (intervalo de confianza $\pm 95\%$) en función de la disponibilidad hídrica (PPET) para *Pinus sylvestris* y *Quercus pyrenaica*.

5. Discusión

Nuestros resultados muestran efectos diversos del tipo de rodal sobre la resistencia y la recuperación de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* a los eventos de sequía extrema. La mezcla de especies maximiza la resistencia de *P. sylvestris* y la recuperación de *Q. pyrenaica*, al tiempo que reduce la recuperación de *P. sylvestris* y la resistencia de *Q. pyrenaica*. Estos resultados indican un posible *trade-off* entre resistencia y recuperación como resultado de la interacción entre ambas especies, sugiriendo un efecto positivo de los mecanismos de complementariedad solo en uno de los componentes de la resiliencia, dependiendo de la especie considerada. Por otro lado, los valores negativos del LogRatio entre resistencia y recuperación apuntan hacia un mayor peso de la recuperación en la resiliencia que la resistencia. Estas diferencias especie-específicas pueden resultar de gran ayuda a la hora de explorar los efectos de la mezcla de especies en la resiliencia a los eventos de sequía.

Los efectos positivos de la mezcla de especies sobre la resistencia de *P. sylvestris* a las sequías podrían deberse tanto a mecanismos de facilitación como a los relacionados con la disminución de la competencia. En este sentido, la facilitación puede ocurrir mediante la ascensión hídrica que pueden producir las especies de quercíneas bajo condiciones moderadas de sequía (MARTÍN-GÓMEZ et al., 2017; POYATOS et al., 2008). La reducción de la competencia en cambio, puede darse por una explotación diferencial del agua en diferentes profundidades, más superficial en el caso de los pinos y más profundo para las quercíneas (QUEREJETA et al., 2003; ZAPATER et al., 2011). Este mecanismo también puede favorecer la absorción de nutrientes y el crecimiento y funcionamiento de las raíces, gracias a los efectos positivos sobre la descomposición de la materia orgánica y la mineralización de nutrientes que tiene el incremento de la disponibilidad hídrica en el suelo (DEL CASTILLO et al., 2016; PRIETO et al., 2012; RICHARDS et al., 2010; ROTHE & BINKLEY, 2001). Por su parte, estudios recientes muestran que los efectos de la mezcla de especies sobre *Quercus petraea* y *Qercus robur* se reducen en sitios secos cuando coexisten con *P. sylvestris* (STECKEL et al., 2020). En este contexto, *P. sylvestris* se podría beneficiar de su hábito foliar perenne para maximizar la asimilación de carbono y el crecimiento durante el comienzo de la estación de crecimiento, cuando las condiciones de sequía no son tan severas, lo cual podría resultar en una mejora de su resistencia (ANDEREGG et al., 2015; GEA-IZQUIERDO et al., 2021).

Por otro lado, *Q. pyrenaica* se beneficia del efecto de la mezcla de especies en la recuperación ante los eventos de sequía. Esto puede deberse a la reducción de la competencia interespecífica en los rodales mixtos, permitiendo a *Q. pyrenaica* maximizar tanto la absorción de luz como la de nutrientes en ausencia de limitaciones hídricas (LONGUETAUD et al., 2013; MADRIGAL-GONZÁLEZ et al., 2016). Bajo estas condiciones, los robles podrían tomar ventaja de su mayor área foliar y de su mayor tolerancia a la sombra para incrementar su tasa fotosintética y su crecimiento (NIINEMETS & VALLADARES, 2006; Zavala et al., 2000). Además, *Q. pyrenaica* se podría beneficiar de su carácter más anisohídrico (FERNÁNDEZ-DE-UÑA et al., 2017; GEA-IZQUIERDO et al., 2021; MARTÍN-GÓMEZ et al., 2017) para maximizar su uso del agua y su crecimiento después de la sequía. Así, mientras que los mecanismos de facilitación y la reducción de la competencia podrían favorecer el crecimiento de *P. sylvestris* durante condiciones de sequía (i.e. resistencia), la reducción de la competencia intraespecífica podría favorecer el crecimiento post-sequía (i.e. recuperación) en el caso de *Q. pyrenaica*.

El aumento de la resistencia con el tiempo para *P. sylvestris* y su reducción para *Q. pyrenaica*, puede estar relacionado con el aumento en la frecuencia de eventos de sequía (SPINONI et al., 2018) y por el hecho de que la mayor disminución de las precipitaciones se produzca en primavera, siendo las especies caducifolias más vulnerables a estos eventos. El papel del tamaño sobre la resistencia a eventos de sequía también ha sido seleccionado en nuestro modelo, indicando una pérdida de resistencia conforme aumenta el tamaño de los individuos. Esto podría deberse al aumento de los

costes metabólicos por respiración al aumentar la biomasa del individuo, que podría limitar los carbohidratos disponibles para el crecimiento radial. Estos costes podrían verse significativamente aumentados por las altas temperaturas que suelen acompañar a las sequías en los ambientes mediterráneos (ADAMS et al., 2009).

Los valores negativos de LogRatio R_t/R_c indican que ambas especies tienden hacia una mayor recuperación como manera de afrontar las sequías. Sin embargo, *P. sylvestris* muestra valores menos negativos en los rodales mixtos que en los monoespecíficos. Esto podría deberse a un aumento de su resistencia a las sequías, probablemente debido a una mayor disponibilidad hídrica gracias a los mecanismos de complementariedad descritos anteriormente, y/o a una disminución de la recuperación debido al incremento de la competencia interespecífica con *Q. pyrenaica* en condiciones de ausencia de limitaciones hídricas. Por su parte, *Q. pyrenaica* muestra valores más negativos en los rodales mixtos, probablemente debido a una disminución de su resistencia y/o a un aumento de su recuperación. La disminución de su resistencia en los rodales mixtos podría deberse al efecto negativo de la competencia asimétrica ejercido por los individuos de mayor tamaño de *P. sylvestris*. El aumento de la recuperación podría venir explicado por el aumento de los recursos disponibles después de la sequía, permitiendo a la especie expresar su mayor capacidad competitiva en comparación con *P. sylvestris* (i.e. regulación anisohídrica, raíces más profundas y mayor tolerancia a la sombra).

La relación entre resistencia y recuperación se ve afectada por la disponibilidad hídrica, mostrando *P. sylvestris* una mayor variabilidad en esta relación. El carácter isohídrico de esta especie, con un control estomático más estricto, podría explicar el descenso del LogRatio R_t/R_c en condiciones más secas. Por el contrario, el carácter más anisohídrico de *Q. pyrenaica* podría favorecer una menor sensibilidad del LogRatio R_t/R_c en respuesta a la disponibilidad de agua. Esta mayor sensibilidad en la relación entre resistencia y recuperación para *P. sylvestris* podría disminuir su capacidad de resiliencia en comparación con *Q. pyrenaica*, la cual podría verse beneficiada en los rodales mixtos en un escenario de incremento de la aridez.

6. Conclusiones

Nuestros resultados muestran efectos especie-específicos del tipo de rodal sobre la resistencia y la recuperación a eventos de sequía en *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica*. Los mecanismos de complementariedad podrían favorecer la resistencia de *P. sylvestris* en rodales mixtos, mientras que la reducción de la competencia intraespecífica podría mejorar la recuperación de *Q. pyrenaica*. Las diferencias funcionales entre las dos especies explicarían la mejora en diferentes componentes de la resiliencia. Por otro lado, ambas especies tienden a recuperarse mejor de las sequías que a resistir a ellas en términos de crecimiento. Además, esta relación (LogRatio R_t/R_c) se ve influenciada por la disponibilidad hídrica de manera diferencial para ambas especies. Nuestros resultados indican que el LogRatio R_t/R_c puede ayudar a identificar los trade-off o compensaciones entre los principales componentes de la resiliencia.

7. Agradecimientos

Agradecemos el apoyo económico de la Ayuda PID2019-110470RA-100 (ADAPTAMIX) financiada por MCIN/AEI/ 10.13039/501100011033 y por REMEDINAL-TE (Comunidad de Madrid, S2018/EMT-4338), también a la Universidad Complutense de Madrid y al Banco Santander (GR105/18). Agradecemos a Raquel González, Julen Astigarraga y Eva Monserrat por su ayuda durante el trabajo de campo.

8. Bibliografía

- ADAMS, H.D., GUARDIOLA-CLARAMONTE, M., BARRON-GAFFORD, G.A., VILLEGAS, J.C., BRESHEARS, D.D., ZOU, C.B., TROCH, P.A., HUXMAN, T.E., 2009. Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106, 7063–7066. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0901438106>
- ALLEN, C.D., BRESHEARS, D.D., MCDOWELL, N.G., 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6, 1–55. <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>
- ALLEN, C.D., MACALADY, A.K., CHENCHOUNI, H., BACHELET, D., MCDOWELL, N., VENNETIER, M., KITZBERGER, T., RIGLING, A., BRESHEARS, D.D., HOGG, E.H. (TED.), GONZALEZ, P., FENSHAM, R., ZHANG, Z., CASTRO, J., DEMIDOVA, N., LIM, J.H., ALLARD, G., RUNNING, S.W., SEMERCI, A., COBB, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259, 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- AMMER, C., 2019. Diversity and forest productivity in a changing climate. *New Phytol.* 221, 50–66. <https://doi.org/10.1111/nph.15263>
- ANDEREGG, W.R.L., SCHWALM, C., BIONDI, F., CAMARERO, J.J., KOCH, G., LITVAK, M., OGLE, K., SHAW, J.D., SHEVLIAKOVA, E., WILLIAMS, A.P., WOLF, A., ZIACO, E., PACALA, S., 2015. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science* (80-.). 349, 528–531. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- ASTIGARRAGA, J., ANDIVIA, E., ZAVALA, M.A., GAZOL, A., CRUZ-ALONSO, V., VICENTE-SERRANO, S.M., RUIZ-BENITO, P., 2020. Evidence of non-stationary relationships between climate and forest responses: Increased sensitivity to climate change in Iberian forests. *Glob. Chang. Biol.* 26, 5063–5076. <https://doi.org/10.1111/GCB.15198>
- BARTON, K., 2016. MuMIn: multi model inference: model selection and model averaging based on information criteria.
- BIGLER, C., BRÄKER, O.U., BUGMANN, H., DOBBERTIN, M., RIGLING, A., 2006. Drought as an inciting mortality factor in scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9, 330–343. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0126-2>
- BIONDI, F., QEADAN, F., 2008. A Theory-Driven Approach to Tree-Ring Standardization: Defining the Biological Trend from Expected Basal Area Increment. *Tree-Ring Res.* 64, 81–96. <https://doi.org/10.3959/2008-6.1>
- BOLTE, A., AMMER, C., LÖF, M., NABUURS, G.-J., SCHALL, P., SPATHELF, P., 2010. Adaptive forest management: a prerequisite for sustainable forestry in the face of climate change., in: *Sustainable Forest Management in Changing World: An European Perspective*. Springer, Dordrecht, pp. 115–139. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3301-7>
- BUNN, A.G., 2010. Statistical and visual crossdating in R using the dplR library. *Dendrochronologia* 28, 251–258. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2009.12.001>
- BURNHAM, K.P., ANDERSON, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretical approach. Springer, New York, NY, US.

CALLAWAY, R.M., 1995. Positive interactions among plants. *Bot. Rev.* 61, 306–349.

CAÑELLAS, I., RÍO, M., ROIG, S., MONTERO, G., DEL RÍO, M., 2011. Growth response to thinning in *Quercus pyrenaica* Willd. coppice stands in Spanish central mountain. *Ann. For. Sci.* 61, 243–250. <https://doi.org/10.1051/forest:2004017i>

DE-DIOS-GARCÍA, J., PARDOS, M., CALAMA, R., 2015. Interannual variability in competitive effects in mixed and monospecific forests of Mediterranean stone pine. *For. Ecol. Manage.* 358, 230–239. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.09.014>

DE DIOS, R.S., VELÁZQUEZ, J.C., OLLERO, H.S., 2019. Classification and mapping of Spanish mediterranean mixed forests. *IForest* 12, 480–487. <https://doi.org/10.3832/ifor2817-012>

DEL CASTILLO, J., COMAS, C., VOLTAS, J., FERRIO, J.P., 2016. Dynamics of competition over water in a mixed oak-pine Mediterranean forest: Spatio-temporal and physiological components. *For. Ecol. Manage.* 382, 214–224. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.025>

DEL RIO, M., PRETZSCH, H., RUIZ-PEINADO, R., AMPOORTER, E., ANNIGHÖFER, P., 2016. Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris* - *Fagus sylvatica* mixtures across Europe. *ARPN J. Eng. Appl. Sci.* 12, 3218–3221. <https://doi.org/10.1111/ijlh.12426>

FERNÁNDEZ-DE-UÑA, L., ROSSI, S., ARANDA, I., FONTI, P., GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, B.D., CAÑELLAS, I., GEA-IZQUIERDO, G., 2017. Xylem and Leaf Functional Adjustments to Drought in *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica* at Their Elevational Boundary. *Front. Plant Sci.* 8, 1200. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01200>

FORRESTER, D.I., 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *For. Ecol. Manage.* 312, 282–292. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.003>

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

FRANCO MÚGICA, F., GARCÍA ANTÓN, M., SAINZ OLLERO, H., 1998. Vegetation dynamics and human impact in the Sierra de Guadarrama, Central System, Spain. *Holocene* 8, 69–82. <https://doi.org/10.1191/095968398675691171>

FRITTS, H.C., 1976. Tree rings and climate. Academic Press.

GAMFELDT, L., SNÄLL, T., BAGCHI, R., JONSSON, M., GUSTAFSSON, L., KJELLANDER, P., RUIZ-JAEN, M.C., FRÖBERG, M., STENDAHL, J., PHILIPSON, C.D., MIKUSIŃSKI, G., ANDERSSON, E., WESTERLUND, B., ANDRÉN, H., MOBERG, F., MOEN, J., BENGTTSSON, J., 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nat. Commun.* 4. <https://doi.org/10.1038/ncomms2328>

GAZOL, A., CAMARERO, J.J., 2016. Functional diversity enhances silver fir growth resilience to an extreme drought. *J. Ecol.* 104, 1063–1075. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12575>

GAZOL, A., CAMARERO, J.J., VICENTE-SERRANO, S.M., SÁNCHEZ-SALGUERO, R., GUTIÉRREZ, E., DE LUIS, M., SANGÜESA-BARREDA, G., NOVAK, K., ROZAS, V., TÍSCAR, P.A., LINARES, J.C., MARTÍN-HERNÁNDEZ, N., MARTÍNEZ DEL CASTILLO, E., RIBAS, M., GARCÍA-GONZÁLEZ, I., SILLA, F., CAMISÓN, A., GÉNOVA, M., OLANO, J.M., LONGARES, L.A., HEVIA, A., TOMÁS-BURGUERA, M., GALVÁN, J.D., 2018.

Forest resilience to drought varies across biomes. *Glob. Chang. Biol.* 24, 2143–2158. <https://doi.org/10.1111/gcb.14082>

GEA-IZQUIERDO, G., ARANDA, I., CAÑELLAS, I., DORADO-LIÑÁN, I., OLANO, J.M., MARTIN-BENITO, D., 2021. Contrasting species decline but high sensitivity to increasing water stress on a mixed pine–oak ecotone. *J. Ecol.* 109, 109–124. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13450>

GEA-IZQUIERDO, G., VIGUERA, B., CABRERA, M., CAÑELLAS, I., 2014. Drought induced decline could portend widespread pine mortality at the xeric ecotone in managed mediterranean pine-oak woodlands. *For. Ecol. Manage.* 320, 70–82. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.025>

GRANDA, E., GAZOL, A., CAMARERO, J.J., 2018. Functional diversity differently shapes growth resilience to drought for co-existing pine species. *J. Veg. Sci.* 29, 265–275. <https://doi.org/10.1111/jvs.12617>

GROSSIORD, C., 2019. Having the right neighbors: how tree species diversity modulates drought impacts on forests. *New Phytol.* <https://doi.org/10.1111/nph.15667>

GROSSIORD, C., GRANIER, A., RATCLIFFE, S., BOURIAUD, O., BRUELHEIDE, H., CHECKO, E., FORRESTER, D.I., DAWUD, S.M., FINER, L., POLLASTRINI, M., SCHERER-LORENZEN, M., VALLADARES, F., BONAL, D., GESSLER, A., 2014. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 14812–14815. <https://doi.org/10.1073/pnas.1411970111>

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, 623–642. <https://doi.org/10.1002/joc.3711>

HERRERO, A., ZAMORA, R., 2014. Plant responses to extreme climatic events: A field test of resilience capacity at the southern range edge. *PLoS One* 9, 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087842>

HODGSON, D., MCDONALD, J.L., HOSKEN, D.J., 2015. What do you mean, “resilient”? *Trends Ecol. Evol.* 30, 503–506. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.010>

HOLLING, C.S., 1996. Engineering resilience versus ecological resilience., in: Schulze, P. (Ed.), *Engineering within Ecological Constraints*. Washington: National Academy, pp. 31–41.

IPCC, 2021: *Climate Change 2021: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [MASSON-DELMOTTE, V., P. ZHAI, A. PIRANI, S.L. CONNORS, C. PÉAN, S. BERGER, N. CAUD, Y. CHEN, L. GOLDFARB, M.I. GOMIS, M. HUANG, K. LEITZELL, E. LONNOY, J.B.R. MATTHEWS, T.K. MAYCOCK, T. WATERFIELD, O. YELEKÇİ, R. YU, and B. ZHOU (eds.)]. Cambridge University Press. In Press. JACTEL, H., GRITTI, E.S., DRÖSSLER, L., FORRESTER, D.I., MASON, W.L., MORIN, X., PRETZSCH, H., CASTAGNEYROL, B., 2018. Positive biodiversity–productivity relationships in forests: Climate matters. *Biol. Lett.* 14, 12–15. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0747>

JOURDAN, M., KUNSTLER, G., MORIN, X., 2019. How neighbourhood interactions control the temporal stability and resilience to drought of trees in mountain forests. *J. Ecol.* 1–12. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13294>

JOURDAN, M., LEBOURGEOIS, F., MORIN, X., 2019. The effect of tree diversity on the resistance and

recovery of forest stands in the French Alps may depend on species differences in hydraulic features. *For. Ecol. Manage.* 450, 1–41. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117486>

JUCKER, T., BOURIAUD, O., AVACARITEI, D., DĂNILĂ, I., DUDUMAN, G., VALLADARES, F., COOMES, D.A., 2014. Competition for light and water play contrasting roles in driving diversity-productivity relationships in Iberian forests. *J. Ecol.* 102, 1202–1213. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12276>

KUNZ, J., LÖFFLER, G., BAUHUS, J., 2018. Minor European broadleaved tree species are more drought-tolerant than *Fagus sylvatica* but not more tolerant than *Quercus petraea*. *For. Ecol. Manage.* 414, 15–27. <https://doi.org/10.1016/j.FORECO.2018.02.016>

LEBOURGEOIS, F., GOMEZ, N., PINTO, P., MÉRIAN, P., 2013. Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. *For. Ecol. Manage.* 303, 61–71. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.003>

LINARES, J.C., TÍSCAR, P.A., 2010. Climate change impacts and vulnerability of the southern populations of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *Tree Physiol.* 30, 795–806. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq052>

LINDNER, M., MAROSCHEK, M., NETHERER, S., KREMER, A., BARBATI, A., GARCIA-GONZALO, J., SEIDL, R., DELZON, S., CORONA, P., KOLSTRÖM, M., LEXER, M.J., MARCHETTI, M., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 259, 698–709. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.023>

LLORET, F., KEELING, E.G., SALA, A., 2011. Components of tree resilience: Effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos* 120, 1909–1920. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x>

LONGUETAUD, F., PIBOULE, A., WERNSDÖRFER, H., COLLET, C., 2013. Crown plasticity reduces inter-tree competition in a mixed broadleaved forest. *Eur. J. For. Res.* 132, 621–634. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0699-9>

LOREAU, M., DE MAZANCOURT, C., 2013. Biodiversity and ecosystem stability: A synthesis of underlying mechanisms. *Ecol. Lett.* 16, 106–115. <https://doi.org/10.1111/ele.12073>

LORIMER, C.G., 1983. Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. *For. Ecol. Manage.* 6, 343–360.

MADRIGAL-GONZÁLEZ, J., ANDIVIA, E., ZAVALA, M.A., STOFFEL, M., CALATAYUD, J., SÁNCHEZ-SALGUERO, R., BALLESTEROS-CÁNOVAS, J., 2018. Disentangling the relative role of climate change on tree growth in an extreme Mediterranean environment. *Sci. Total Environ.* 642, 619–628. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.06.064>

MADRIGAL-GONZÁLEZ, J., BALLESTEROS-CÁNOVAS, J.A., HERRERO, A., RUIZ-BENITO, P., STOFFEL, M., LUCAS-BORJA, M.E., ANDIVIA, E., SANCHO-GARCÍA, C., ZAVALA, M.A., 2017. Forest productivity in southwestern Europe is controlled by coupled North Atlantic and Atlantic Multidecadal Oscillations. *Nat. Commun.* 8, 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02319-0>

MADRIGAL-GONZÁLEZ, J., RUIZ-BENITO, P., RATCLIFFE, S., CALATAYUD, J., 2016. Complementarity effects on tree growth are contingent on tree size and climatic conditions across Europe. *Sci. Rep.* 6, 11. <https://doi.org/10.1038/srep32233>

- MARTÍN-GÓMEZ, P., AGUILERA, M., PEMÁN, J., GIL-PELEGRÍN, E., 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 Physiol.* 37, 1478–1492. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx101>
- MARTÍNEZ-FERRI, E., BALAGUER, L., VALLADARES, F., CHICO, J.M., MANRIQUE, E., 2000. Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiol.* 20, 131–138. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/20.2.131>
- MERLIN, M., PEROT, T., PERRET, S., KORBOULEWSKY, N., VALLET, P., 2015. Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *For. Ecol. Manage.* 339, 22–33. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.032>
- MÖLDER, I., LEUSCHNER, C., 2014. European beech grows better and is less drought sensitive in mixed than in pure stands: Tree neighbourhood effects on radial increment. *Trees - Struct. Funct.* 28, 777–792. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-0991-4>
- NAVARRO-CERRILLO, R.M., RODRIGUEZ-VALLEJO, C., SILVEIRO, E., HORTAL, A., PALACIOS-RODRÍGUEZ, G., DUQUE-LAZO, J., CAMARERO, J.J., 2018. Cumulative drought stress leads to a loss of growth resilience and explains higher mortality in planted than in naturally regenerated *Pinus pinaster* stands. *Forests* 9, 1–18. <https://doi.org/10.3390/f9060358>
- NELSON, E.J., KAREIVA, P., RUCKELSHAUS, M., ARKEMA, K., GELLER, G., GIRVETZ, E., GOODRICH, D., MATZEK, V., PINSKY, M., REID, W., SAUNDERS, M., SEMMENS, D., TALLIS, H., 2013. Climate change's impact on key ecosystem services and the human well-being they support in the US. *Front. Ecol. Environ.* 11, 483–493. <https://doi.org/10.1890/120312>
- NIINEMETS, Ü., VALLADARES, F., 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecol. Monogr.* 76, 521–547. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0521:TTSDAW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2)
- PINHEIRO, J., BATES, D., DEBROY, S., SARKAR, D., R., 2018. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.
- POYATOS, R., LLORENS, P., PIÑOL, J., RUBIO, C., 2008. Response of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and pubescent oak (*Quercus pubescens* Willd.) to soil and atmospheric water deficits under Mediterranean mountain climate. *Ann. For. Sci.* 65. <https://doi.org/10.1051/forest:2008003>
- PRETZSCH, H., SCHÜTZE, G., UHL, E., 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: Evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biol.* 15, 483–495. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x>
- PRIETO, I., ARMAS, C., PUGNAIRE, F.I., 2012. Water release through plant roots: New insights into its consequences at the plant and ecosystem level. *New Phytol.* 193, 830–841. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.04039.x>
- QUEREJETA, J.I., EGERTON-WARBURTON, L.M., ALLEN, M.F., 2003. Direct nocturnal water transfer from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying. *Oecologia* 134, 55–64. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1078-2>
- QUEREJETA, J.I., REN, W., PRIETO, I., 2021. Vertical decoupling of soil nutrients and water under

climate warming reduces plant cumulative nutrient uptake, water-use efficiency and productivity. *New Phytol.* 230, 1378–1393. <https://doi.org/10.1111/nph.17258>

RATCLIFFE, S., LIEBERGESELL, M., RUIZ-BENITO, P., MADRIGAL GONZÁLEZ, J., MUÑOZ CASTAÑEDA, J.M., KÄNDLER, G., LEHTONEN, A., DAHLGREN, J., KATTGE, J., PEÑUELAS, J., ZAVALA, M.A., WIRTH, C., 2016. Modes of functional biodiversity control on tree productivity across the European continent. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 25, 251–262. <https://doi.org/10.1111/geb.12406>

RICHARDS, A.E., FORRESTER, D.I., BAUHUS, J., SCHERER-LORENZEN, M., 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: A review. *Tree Physiol.* 30, 1192–1208. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq035>

ROTHER, A., BINKLEY, D., 2001. Nutritional interactions in mixed species forests: A synthesis. *Can. J. For. Res.* 31, 1855–1870. <https://doi.org/10.1139/x01-120>

RUIZ-BENITO, P., GÓMEZ-APARICIO, L., PAQUETTE, A., MESSIER, C., KATTGE, J., ZAVALA, M.A., 2014. Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 311–322. <https://doi.org/10.1111/geb.12126>

RUIZ-BENITO, P., RATCLIFFE, S., JUMP, A.S., GÓMEZ-APARICIO, L., MADRIGAL-GONZÁLEZ, J., WIRTH, C., KÄNDLER, G., LEHTONEN, A., DAHLGREN, J., KATTGE, J., ZAVALA, M.A., 2017a. Functional diversity underlies demographic responses to environmental variation in European forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26, 128–141. <https://doi.org/10.1111/geb.12515>

RUIZ-BENITO, P., RATCLIFFE, S., ZAVALA, M.A., MARTÍNEZ-VILALTA, J., VILÀ-CABRERA, A., LLORET, F., MADRIGAL-GONZÁLEZ, J., WIRTH, C., GREENWOOD, S., KÄNDLER, G., LEHTONEN, A., KATTGE, J., DAHLGREN, J., JUMP, A.S., 2017b. Climate- and successional-related changes in functional composition of European forests are strongly driven by tree mortality. *Glob. Chang. Biol.* 23, 4162–4176. <https://doi.org/10.1111/gcb.13728>

SÁNCHEZ-SALGUERO, R., CAMARERO, J.J., DOBBERTIN, M., FERNÁNDEZ-CANCIO, Á., VILÀ-CABRERA, A., MANZANEDO, R.D., ZAVALA, M.A., NAVARRO-CERRILLO, R.M., 2013. Contrasting vulnerability and resilience to drought-induced decline of densely planted vs. natural rear-edge *Pinus nigra* forests. *For. Ecol. Manage.* 310, 956–967. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.050>

SCHNEIDER, C.A., RASBAND, W.S., ELICEIRI, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods.* <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>

SERRA-MALUQUER, X., MENCUCCINI, M., MARTÍNEZ-VILALTA, J., 2018. Changes in tree resistance, recovery and resilience across three successive extreme droughts in the northeast Iberian Peninsula. *Oecologia* 187, 343–354. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4118-2>

SPINONI, J., VOGT, J. V., NAUMANN, G., BARBOSA, P., DOSIO, A., 2018. Will drought events become more frequent and severe in Europe? *Int. J. Climatol.* 38, 1718–1736. <https://doi.org/10.1002/joc.5291>

STECKEL, M., DEL RÍO, M., HEYM, M., ALDEA, J., BIELAK, K., BRAZAITIS, G., ČERNÝ, J., COLL, L., COLLET, C., EHBRECHT, M., JANSONS, A., NOTHDURFT, A., PACH, M., PARDOS, M., PONETTE, Q., REVENTLOW, D.O.J., SITKO, R., SVOBODA, M., VALLET, P., WOLFF, B., PRETZSCH, H., 2020. Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) – Site water supply and fertility modify the mixing effect. *For. Ecol. Manage.* 461, 117908. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117908>

TEAM, R.C., 2018. R: A language and environment for statistical computing.

THORNTHWAITE, C.W., 1948. An Approach toward a Rational Classification of Climate. *Geogr. Rev.* 38, 55–94.

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, 502–512. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12353>

VADELL, E., DE-MIGUEL, S., 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. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2016.03.017>

VALBUENA-CARABAÑA, M., DE HEREDIA, U.L., FUENTES-UTRILLA, P., GONZÁLEZ-DONCEL, I., GIL, L., 2010. Historical and recent changes in the Spanish forests: A socio-economic process. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 162, 492–506. <https://doi.org/10.1016/J.REVPALBO.2009.11.003>

VAN DER PLAS, F., MANNING, P., SOLIVERES, S., ALLAN, E., SCHERER-LORENZEN, M., VERHEYEN, K., WIRTH, C., ZAVALA, M.A., AMPOORTER, E., BAETEN, L., BARBARO, L., BAUHUS, J., BENAVIDES, R., BENNETER, A., BONAL, D., BOURIAUD, O., BRUELHEIDE, H., BUSSOTTI, F., CARNOL, M., CASTAGNEYROL, B., CHARBONNIER, Y., COOMES, D.A., COPPI, A., BASTIAS, C.C., DAWUD, S.M., DE WANDELER, H., DOMISCH, T., FINÉR, L., GESSLER, A., GRANIER, A., GROSSIORD, C., GUYOT, V., HÄTTENSCHWILER, S., JACTEL, H., JAROSZEWICZ, B., JOLY, F., JUCKER, T., KORICHEVA, J., MILLIGAN, H., MUELLER, S., MUYS, B., NGUYEN, D., POLLASTRINI, M., RATCLIFFE, S., RAULUND-RASMUSSEN, K., SELVI, F., STENLID, J., VALLADARES, F., VESTERDAL, L., ZIELÍNSKI, D., FISCHER, M., 2016. Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 3557–3562. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517903113>

VAYREDA, J., MARTINEZ-VILALTA, J., GRACIA, M., CANADELL, J.G., RETANA, J., 2016. Anthropogenic-driven rapid shifts in tree distribution lead to increased dominance of broadleaf species. *Glob. Chang. Biol.* 22, 3984–3995. <https://doi.org/10.1111/gcb.13394>

VAYREDA, J., MARTINEZ-VILALTA, J., GRACIA, M., RETANA, J., 2012. Recent climate changes interact with stand structure and management to determine changes in tree carbon stocks in Spanish forests. *Glob. Chang. Biol.* 18, 1028–1041. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02606.x>

VILLAR-SALVADOR, P., 2016. Restoration of Spanish pine plantations: A main challenge for the 21st century. *Reforesta* 53–66. <https://doi.org/10.21750/refor.1.04.4>

WIGLEY, T.M.L., BRIFFA, K.R., JONES, P.D., 1984. On the Average Value of Correlated Time Series, with Applications in Dendroclimatology and Hydrometeorology. *J. Clim. Appl. Meteorol.* 23, 201–213.

WOODALL, C.W., 2008. When is One Core per Tree Sufficient to Characterize Stand Attributes? Results of a *Pinus ponderosa* Case Study. *Tree-Ring Res.* 64, 55–60. <https://doi.org/10.3959/2007-10.1>

YAMAGUCHI, D.K., 1991. A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Can. J. For. Res.* 21, 414–416.

ZAPATER, M., HOSSANN, C., BRÉDA, N., BRÉCHET, C., BONAL, D., GRANIER, A., 2011. Evidence of hydraulic lift in a young beech and oak mixed forest using 18O soil water labelling. *Trees - Struct. Funct.* 25, 885–894. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0563-9>

ZAVALA, M.A., ESPELTA, J.M., 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.

ZUUR, A.F., IENO, E.N., WALKER, N., SAVELIEV, A.A., SMITH, G.M., 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer.