



VNIVERSIDAD
D SALAMANCA

ESCUELA DE
DOCTORADO

FACULTAD DE BIOLOGÍA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL, PARASITOLOGÍA, ECOLOGÍA, EDAFOLOGÍA Y
QUÍMICA AGRÍCOLA

ÁREA DE ECOLOGÍA

**THE TWO SIDES OF CARBON SINK IN MOUNTAINOUS
MEDITERRANEAN WOODLANDS: CLIMATE AND DIVERSITY IN
NEW FORESTS ASSEMBLAGES**

LAS DOS CARAS DEL SECUESTRO DE CARBONO EN LOS BOSQUES
MEDITERRÁNEOS MONTAÑOSOS: CLIMA Y DIVERSIDAD EN LOS
ENSAMBLAJES FORESTALES NOVELES

Memoria presentada por el Licenciado en Ciencias Ambientales Héctor Hernández Alonso para
optar al título de Doctor en Biología por la Universidad de Salamanca

Salamanca, 2023

Los doctores **Fernando Silla Cortés** —Profesor Titular de la Universidad de Salamanca— y **Jaime Madrigal González** —Investigador Posdoctoral Senior de la Universidad de Valladolid—, certifican que:

La Tesis Doctoral titulada **The Two Sides of Carbon Sink in Mountainous Mediterranean Woodlands: Climate and Diversity in New Forests Assemblages** que presenta Héctor Hernández Alonso para optar al título de Doctor en Biología y Conservación de la Biodiversidad por la Universidad de Salamanca, ha sido realizada bajo su dirección en el Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola (Área de Ecología) de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca y reúne todos los requisitos científicos y formales necesarios para su defensa.

En Salamanca, a de de

Fdo. Fernando Silla Cortés

Fdo. Jaime Madrigal González

FORMATO DE LA TESIS

La presente Tesis Doctoral está elaborada en el formato de compendio de artículos/publicaciones según la normativa aprobada por la Comisión de Doctorado y Posgrado de la Universidad de Salamanca el 15 de febrero de 2013, y consta de las siguientes publicaciones:



1. Differential growth responses in *Pinus nigra*, *P. pinaster* and *P. sylvestris* to the main patterns of climatic variability in the western Mediterranean.

DOI: [10.1016/j.foreco.2021.118921](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118921)



2. The ecological scale mediates whether trees experience drought legacies in radial growth.

DOI: [10.1016/j.fecs.2023.100112](https://doi.org/10.1016/j.fecs.2023.100112)



3. Tree-size heterogeneity modulates the forest age-dependent carbon density in biomass and top soil stocks on Mediterranean woodlands.

DOI: [10.1007/s11104-023-05874-2](https://doi.org/10.1007/s11104-023-05874-2)

INDICADORES DE CALIDAD / QUALITY INDICATORS

Publication 1

Title	Differential growth responses in <i>Pinus nigra</i> , <i>P. pinaster</i> and <i>P. sylvestris</i> to the main patterns of climatic variability in the western Mediterranean
Authors	Héctor Hernández-Alonso ¹ Jaime Madrigal-González ² Fernando Silla ¹
Affiliations	¹ Área de Ecología, Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca, Campus Miguel de Unamuno s/n, 37007 Salamanca, España. ² Climate Change Impacts and Risks in the Anthropocene, Institute for Environmental Sciences, University of Geneva, Switzerland
Journal	Forest Ecology and Management 483(2021), 118921. ISSN 0378-1127
Indicators	5-year Impact factor (2021): 4.584 Rank: Forestry 6/69 (Q1)
DOI	10.1016/j.foreco.2021.118921

Publication 2

Title	The ecological scale mediates whether trees experience drought legacies in radial growth
Authors	Héctor Hernández-Alonso ^{1,2} Jaime Madrigal-González ^{2,1} Fernando Silla ¹
Affiliations	¹ Área de Ecología, Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca, Campus Miguel de Unamuno s/n, 37007 Salamanca, España. ² IuFOR-EIFAB, Campus de Soria, Universidad de Valladolid, 42004 Soria, España
Journal	Forest Ecosystems 10(2023), 100112, ISSN 2197-5620
Indicators	5-year impact factor (2021): 4.466 Rank: Forestry 8/69 (Q1)
DOI	10.1016/j.fecs.2023.100112

Publication 3

Title	Tree-size heterogeneity modulates the forest age-dependent carbon density in biomass and top soil stocks on Mediterranean woodlands
Authors	Héctor Hernández-Alonso ^{1,2,3} Jaime Madrigal-González ^{1,2} Lorién Tornos-Estupiña ¹ Alberto Santiago-Rodríguez ¹ Pilar Alonso rojo ⁴ Albert Morera-Beita ⁵ Fernando Silla ¹
Affiliations	¹ Área de Ecología, Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca, Campus Miguel de Unamuno s/n, 37007 Salamanca, España. ² IuFOR-EIFAB, Campus de Soria, Universidad de Valladolid, 42004 Soria, España ³ Confederación de Centros de Desarrollo Rural, 47009 Valladolid, España. ⁴ Área de Edafología y Química Agrícola, Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca, Campus Miguel de Unamuno s/n, 37007 Salamanca, España. ⁵ Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada, Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia, Costa Rica.
Journal	Plant and Soil 486(2023), 361-373, ISSN 1573-5036
Indicators	5-year impact factor (2021): 5.440 Rank: Agronomy 13/90 (Q1) Rank: Plant Sciences 35/239 (Q1) Rank: Soil Science 11/39 (Q2)
DOI	10.1007/s11104-023-05874-2

AUTORIZACIÓN DE TESIS EN FORMATO DE COMPENDIO DE ARTÍCULOS

Los doctores **Fernando Silla Cortés** —Profesor Titular de la Universidad de Salamanca— y **Jaime Madrigal González** —Investigador Posdoctoral Senior de la Universidad de Valladolid—, autorizan que:

La Tesis Doctoral titulada **The Two Sides of Carbon Sink in Mountainous Mediterranean Woodlands: Climate and Diversity in New Forests Assemblages** sea presentada en la modalidad de compendio de artículos/publicaciones según el Procedimiento para la Presentación de la Tesis Doctoral en la Universidad de Salamanca en el Formato de Compendio de Artículos/Publicaciones acordado por la Comisión de Doctorado y Posgrado el 15 de febrero de 2013.

En Salamanca, a de de

Fdo. Fernando Silla Cortés

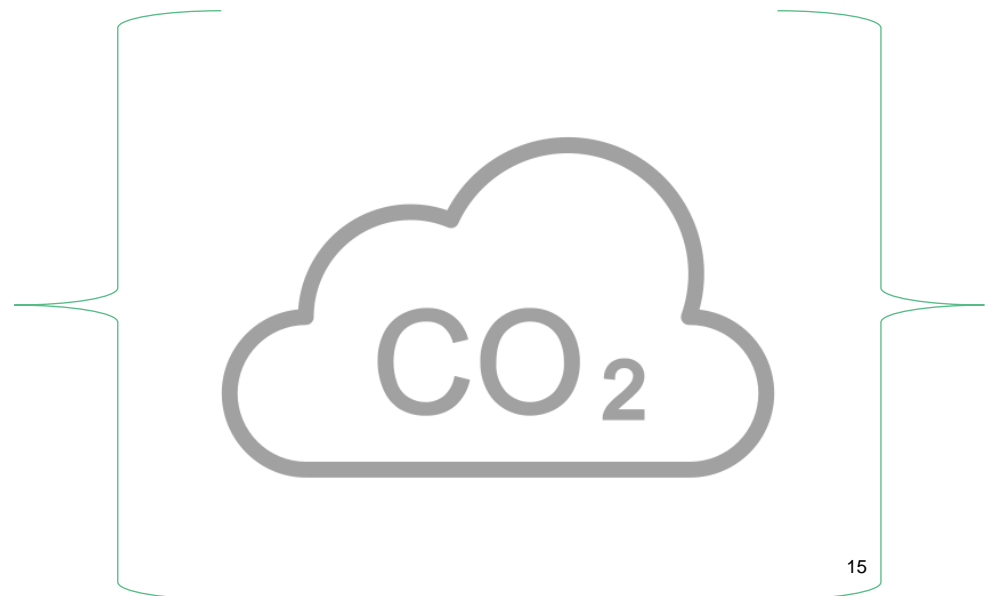
Fdo. Jaime Madrigal González

TABLA DE CONTENIDO

FORMATO DE LA TESIS	I
INDICADORES DE CALIDAD / QUALITY INDICATORS	II
Publication 1	ii
Publication 2	ii
Publication 3	iii
AUTORIZACIÓN DE TESIS EN FORMATO DE COMPENDIO DE ARTÍCULOS	IV
ENGLISH	15
ABSTRACT	16
PREFACE	17
INTRODUCTION	18
Carbon dioxide: the big villain of global warming	18
Carbon fluxes in forests	19
Environmental Stress in Mediterranean forests and its implication for biomass production	19
Temporal and organizational scales in environmental ecology	20
METHODS	21
Tree rings as proxies of tree growth and forest biomass productivity	21
Study site	22
Sampling design	23
AIMS AND HYPOTHESES	27
AIMS OF THE THESIS	29
HYPOTHESES	29

CASTELLANO	31
RESUMEN GENERAL.....	32
PREFACIO.....	33
INTRODUCCIÓN	34
El dióxido de carbono: el gran villano del calentamiento global.....	34
Flujos de carbono en los bosques	35
El estrés ambiental en los bosques Mediterráneos y su implicación para la productividad de la biomasa.....	36
Escalas temporales y organizacionales en la ecología ambiental	37
METODOLOGÍA	38
Los anillos de los árboles como proxies del crecimiento de los árboles y la productividad de la biomasa forestal	38
Área de estudio	39
Diseño de muestreo.....	40
OBJETIVOS E HIPÓTESIS	43
OBJETIVOS.....	45
HIPÓTESIS.....	45
CHAPTER 1 / CAPÍTULO 1.....	47
CHAPTER 2 / CAPÍTULO 2.....	59
CHAPTER 3 / CAPÍTULO 3.....	71
CONCLUSIONS / CONCLUSIONES.....	87
Conclusions.....	88
Conclusiones.....	89
REFERENCES / REFERENCIAS	91

ENGLISH



ABSTRACT

Forests absorb vast amounts of CO₂ each year. Owing to the relatively inexpensive cost of planting trees, afforestation is seen as the most appealing solution to mitigate the rising trend of global temperature. In the future, these tree plantations will be new forests subject to the same ecological principles that are true for the few old-growth forests that remain in the globe. Even though the hope placed in afforestations resides fundamentally in the carbon sink produced by the land use change, it should be questioned whether this forest ability can be modified by biotic and abiotic factors. In classical ecology, stress and diversity both operate simultaneously as the two sides of the same coin to drive ecological functions, like biomass production. The aim of this thesis is to ponder the relative role of both drivers to sink carbon using the secondary forests established in the Sistema Central.

The first chapter focuses on the exploration of species-specific growth responses to the main large-scale climatic patterns that operate in western Europe. Different species showed different affinities to climatic patterns that were contingent on the biogeographic character. However, all species' growth were driven by the East-Atlantic pattern at some extent, highlighting that secondary forests growth can be unstabilized just by the action of one climatic agent.

Chapter two address the eternal debate in ecology: the effect of the scale. Sudden extreme droughts can undermine the ability of trees to grow years beyond the impact itself. Results confirmed that the presence of drought legacy effects is also true in an aggregated scale. By contrast, legacies were absent when computed using climate-growth models that accounted for the inherent individual variability of trees. It symbolizes the matter of addressing ecological processes at the same scale at which they operate; in this case, the tree level.

The third and last chapter demonstrates the importance of structural diversity of forests in carbon sink. The results show that carbon storage in tree biomass and topsoil is dependent on the interactive effects between canopy age and tree-size heterogeneity. Furthermore, results reveal how secondary forests must develop diverse tree-size structures to maximize the temporal effect of ontogeny and development in carbon sink ability.

This thesis increases the current understanding of two opposed biomass accumulation drivers — climatic stress and diversity— at the tree scale. First, it underlines the importance of the scale and individual variability to manage the uncertainties of the carbon cycle in forests. And second, it remarked the importance of diversity, as tree species diversity proved to generate rich climatic growth responses ready to ameliorate the stress of climate, while tree-size heterogeneity demonstrated to interact with the forest developmental grade to sink more Carbon. The knowledge generated in this work using mature secondary forests enable useful guidelines to increase the carbon sink ability of afforestations.

PREFACE

Stratigraphic records show manufactured materials and plastics (Corcoran, 2015), sea-level rose 15 - 25 cm in the last 120 years (IPCC, 2019), modern rates of species extinction increased abruptly over the past 200 years (Ceballos et al., 2015), the stratospheric ozone layer depleted over the last 40 years (Chipperfield et al., 2017), industrial activities cause the pervasive pollution of freshwater bodies (Le Moal et al., 2019)...

Global population surpasses 8,039,425,954 (Worldometer, 2023, consulted June 18, 2023, 12:58h).

Because of human action, the Earth entered an era where profound changes in the environment are creating novel conditions (Sage, 2020). The impact of human activities in nature is, with any doubt, evident worldwide.

*In other words, the Age of Humans is here.
This is the **Anthropocene**.*

*"I wish it need not have happened in my time," said Frodo.
"So do I," said Gandalf, "and so do all who live to see such times. But that is not for them to decide. All we have to decide is what to do with the time that is given us."
— J.R.R. Tolkien, *The Fellowship of the Ring**

INTRODUCTION

Carbon dioxide: the big villain of global warming

Atmospheric carbon dioxide (CO₂) content shows rising trends since the pre-industrial equilibrium from 280 ppm to >400 ppm (NOAA 2023; Seki et al., 2010). Consequently, the global climate has warmed up to 1 °C by the first quarter of the XXI century and will continue to warm at unprecedented rates (Glikson, 2016). Thus, CO₂ is considered as one of the top ten major drivers of global change that impacts biosphere (Sage, 2020). Under such scenario, climate forcing will operate at a planetary-scale and suppose a major constrain to the structure and functioning of forest ecosystems and, with this, the terrestrial carbon cycle (Luo & Weng, 2011). This dysfunction brings a source of uncertainty for terrestrial carbon models (Bonan, 2008). By contrast, forests may play a leading role to buffer the rising trend of CO₂ through carbon sequestration.

Plants remove atmospheric CO₂ and store it in biomass temporarily as a result of photosynthesis. Thus, the plantation of trees to establish new forests for carbon sink purposes has been proposed as an efficient Nature based Solution (NbS) for climate change mitigation (Griscom et al., 2017; Seddon et al., 2021). However, new forests are subject to the same constrains that are threatening old-growth forests, with the difference that in the case of the former, little is still known on how endogenous and exogenous forest attributes interoperate and modulate the way climate control carbon dynamics. Addressing the role of extrinsic and intrinsic forest drivers of carbon might help to understand carbon sink in secondary forests —new forests and afforestations— to improve carbon sequestration strategies.

Forests absorbed 4.1 Pg C/year in the 2000 - 2007 period globally and yet approximately 2.8 Pg C/year were released due to forest land use changes (Pan et al., 2011). Forests represent a low-cost option for carbon sequestration but needs efficient policies to be properly implemented (Gren & Akiilu, 2016). The introduction of forest carbon sink into climate programs can save up to 40% of the total cost projected to achieve EU climate targets (Gren et al., 2012). However, estimations can deviate from the main goal due to uncertainties in carbon models which are inherent to the geohydrological complexity on planet Earth (Gren & Akiilu, 2016). The variability of local weather, micro-relief and stochastic processes are good examples of the principal sources of uncertainty. Forest management is conceived as an effective tool to *control* the complex and endogenous processes that operate in woodlands, helping therefore to fit accurate carbon models (Ruiz-Peinado et al., 2017). In silvicultural and agroforestry systems, tree density, stand basal area and competition are controlled by managers removing trees and keeping beneficial forest structures of even-aged stands to maximize wood production above all. However, it could be often the case that management is neither desirable nor necessary. Strictly from the point of view of Carbon sink, unmanaged forests outperform. They develop uneven-aged structures to maximize biomass and soil Carbon density, deadwood accumulate Carbon as the same time it provides key habitats, and ultimately provide additional ecosystem services (Felipe-Lucia et al., 2018; Jonard et al., 2017; Krajick, 2001; Puhlick et al., 2016). Such complexity is what points unmanaged forest and afforestations to be the most promising assets to drive Carbon sequestration policies, and yet they are big forgotten pieces of the Carbon cycle puzzle. Understanding its functioning is mandatory to reduce Carbon sequestration uncertainties.

During the second half of XX century, the Iberian Peninsula forested lands experienced an increment of 3.5 million Ha (Permán-García et al., 2017). Because of the succession of recurrent natural disasters during the previous century, the Patrimonio Forestal del Estado organism was created on October 9 of 1935 to end more than 100 years of systematic nature degradation and to afforest a vast part of rural lands that were inadequate to crops. Coinciding with the rural depopulation process that started in 1960 (Lorent-Bedmar et al., 2021), some of these afforestations developed into secondary forest mildly- or un-managed due to the lack of the manpower that migrated to cities. What initially started as a strategy of risk and soil erosion management, nowadays symbolizes one of the first NbS actuations carried out before Spanish citizenry was aware of climate change (Erвити & León, 2017). 70 years after its establishment, said secondary forests store extremely valuable information to study the Carbon sink dynamics that will operate in many of the ongoing afforestations planned to remove the exceed of atmospheric CO₂.

Carbon fluxes in forests

Tree biomass and Carbon are strongly linked in forest ecosystems. The former is mainly represented by woody tissues while the latter is part of it. Even when wood density shows intra-annual fluctuations which may define the annual amount of Carbon on biomass (Björklund et al., 2019), at the long-term, Carbon content can be considered a constant proportion of biomass (Gil et al., 2011). As such, being governed by biomass variability, Carbon may appear then controlled by the same drivers of primary productivity.

Forest dynamics, insect outbreaks, climate, diversity, and endogenous factors alike tree size or tree age are among the most important drivers that influence primary productivity and tree growth (Bastos et al., 2016; Forrester & Bauhus, 2016; I-M-Arnold et al., 2016; Molina-Valero et al., 2021; Pregitzer & Euskirchen, 2004; Stephenson et al., 2014; Zscheischler et al., 2014). It is worth noting that Carbon is also emitted back to the atmosphere by the losses represented by the ecosystem respiration—the total respiration of all plants and microbes—and therefore differences between these opposing fluxes will determine whether an ecosystem gain or loss Carbon. In parallel, productivity and respiration are subject to temporal oscillations based on the ontogeny of trees and forests. According to Odum's Hypothesis, carbon gains should theoretically increase during early successional stages until it is stabilized in mid-stages, just to decrease to zero in late successional stages if an absence of major disturbances is assumed (Odum, 1969). Yet, experimental records show that Carbon density balance never is close to zero despite the negative trend is true during late stages (Curtis & Gough, 2018). Furthermore, trees continuously accumulate Carbon throughout their lifespan (Curtis & Gough, 2018; Stephenson et al., 2014), which emphasizes the importance of ontogeny processes in terrestrial carbon fluxes. In addition, tree ontogeny can mediate the effects of environmental factors driving primary productivity, as supported by the empirical evidence on the interplay between forest age and species diversity driving the carbon sink (Aponte et al., 2020; Zeller & Pretzsch, 2019).

A large proportion of soil organic carbon (SOC) derives from the constant deposition of aerial vegetal biomass (Liang et al., 2019; Mayer et al., 2020) indicating a possible causal relationship between forest biomass drivers and SOC. Organic matter inputs are represented by vegetal components like leaves and bark litter; but other non-aerial components like root litter also contribute to retain Carbon. The removal of dead wood, a common practice in fire-prone environments, also may play a significant role in soil carbon flux (Gimmi et al., 2013). SOC is linked to vegetation development as well but is incorporated to the soil at a different lower rate than aerial biomass Carbon accumulates, symbolizing the fragility of soil Carbon compartment to disturbances in a human temporal scale (Jonard et al., 2017).

Environmental Stress in Mediterranean forests and its implication for biomass production

Many stressors constrain forest functioning in the Mediterranean Basin. Defoliators insects damage tree crowns affecting the photosynthetic capacity (Haynes et al., 2009; Sangüesa-Barreda et al., 2014; Toigo et al., 2017) and boring wood insects can trigger declining effects (Sallé et al., 2014), pathogens cause decay and mortality (Duque-Lazo et al., 2018), whereas late frosts destroy leaves and buds causing sharp secondary growth reductions (Sangüesa-Barreda et al., 2021). Furthermore, it is expected that the ongoing climate change will produce shifts in these disturbance regimes (Netherer & Schopf, 2010; Serrano et al., 2021, 2022). Climate itself is probably the main abiotic stressor driving biomass production and modifying regeneration and mortality dynamics. Drought stress represents a major threat for seedlings due to a less conservative water-use to cope with the competition of herbaceous layer and due to the lowering of groundwater level (Mediavilla & Escudero, 2004; Padilla & Pugnaire, 2007; Santamarina et al., 2022). Combined biotic and abiotic stress can enhance mortality in seedlings (Corcobado et al., 2014; San-Eufrasio et al., 2021). In adult trees, drought-mortality effects are rising as a cause of climate warming trends (Astigarraga et al., 2020; O'Brien et al., 2017; Poyatos et al., 2008; Sánchez-Cuesta et al., 2021; Sardans & Peñuelas, 2013). In addition, climate variability plays a main role in the biomass production of trees, driving secondary growth from a daily scale in the case of local climatic elements to a multidecadal scale in the case of large-scale climatic patterns (Vieira et al., 2014).

According to Liebig's Law of the Minimum, growth is dictated by the most limiting factor and not by total resources availability (Liebig & Playfair, 1840; Stine, 2019). Within this principle—initially

developed for agricultural sciences—, dendrochronology study climate-growth relationships (Liebig & Playfair, 1840; Stine, 2019). This control of climate on growth is true if we consider isolated trees or trees planted for wood production where managers can control stand density. However, in natural or unmanaged forests there are other factors apart from climate that may drive and limit therefore tree growth like competition or the size of the tree itself (Gómez-Aparicio et al., 2011; Madrigal-González et al., 2018; Sánchez-Salguero et al., 2015). To ensure obtaining growth series limited by climate, the most common solution is the sampling of dominant and large trees (Mérian et al., 2013). However, depleting growth limiting factors different than climate arise side-effects that must be pondered depending on the question formulated (Nehrbass-Ahles et al., 2014). Trees growing faster are also more vulnerable to collapse and to suffer water transport dysfunctions than slow growing trees (Koch et al., 2004; Sperry et al., 2008). The relatively higher mortality rate associated with fast-growing patterns indicates that trees living in favourable climates may also experience shorter lifespans, while those living in limiting climates will show slower growth rates extending longevity (Martínez-Vilalta et al., 2010; Piovesan & Biondi, 2021). In addition, when climate is extremely limiting for trees —during droughts for example—, they can experience growth declines that undermine tree growth years after the event (Schwalm et al., 2017; Tao et al., 2022). The recent increase in the frequency and magnitude of extreme climatic episodes is pushing trees to grow under stressful conditions regularly (Serra-Maluquer et al., 2021). Moreover, the shared limitation for the same climatic conditions over large spatial and temporal extents is driving the synchronization of tree growth worldwide (Natalini et al., 2015; Shestakova et al., 2016, 2019; Tejedor et al., 2020).

Temporal synchronous patterns between biological processes and environmental changes drive unstable trends over time (Gonzalez & Loreau, 2009). Theory and evidence from population ecology shows that the decline of aggregated biological processes due to the decline of intolerant-stress species can be compensated by the upswing of stress-tolerant species (Ives & Cardinale, 2004). Hence, the effects of synchrony could be buffered by the compensatory effects of diversity (Gonzalez & Loreau, 2009). The presence of compensatory mechanisms to stabilize forest growth remains unexplored in ecosystems formed by long-lived individuals —like most of trees— due to the implicit limitation of detect wide temporal variations from a human point of view. By contrast, the stabilization of the aggregated can be expected if the individual responses to environmental change are different (Loreau & de Mazancourt, 2008). Forests communities composed of trees with different traits should promote stable aggregated tree-growth trends that would help to produce biomass and Carbon sinks constantly over time at a landscape scale (Gea-Izquierdo & Cañellas, 2014; Jucker et al., 2014). In this case the compensation would emerge from the diversity of climatic affinities that tree species present, and that are contingent on niche differentiation as seen, for instance, by the distance between the climatic niche centroid and the point that symbolizes the real population (Perez-Navarro et al., 2022). However, owing to tree growth is also dependent on intrinsic elements —tree size, for example— and other elements different from climate previously mentioned, compensatory dynamics could emerge from elements apart from species diversity like structure heterogeneity (Dănescu et al., 2016; Madrigal-González et al., 2016; Ruiz-Benito et al., 2014; Su et al., 2023; Vayreda et al., 2012).

Temporal and organizational scales in environmental ecology

Choosing the ecological scale to study the consequences of global change on biological communities is of great importance to fit the conclusions drawn in the studied conceptual framework (Levin, 1992). Spatial, temporal, and organizational scales are the predominant levels of ecological pattern variability that must be attended in the study of the environment (Clark et al., 2011). For instance, Carbon accumulates in soil at a lower rate than in vegetal biomass (Cook-Patton et al., 2020). This is true due to either lags on leaf- bark-litter inputs or to soil-preparation techniques when the new forest is planted (Fernández-Ordoño et al., 2010; Ruiz-Peinado et al., 2017). Regarding afforestation, this lag is greater as SOC initially decreases just years after the activity (Paul et al., 2002; Segura et al., 2016). Some forest dynamics are equally detected more accurately in the long term (Di Filippo et al., 2017). Sources of environmental variation are also shifting, and its selection must be done attending to (1) the origin of the underlying mechanisms and (2) trying to maximize the scale overlap between the mechanisms and the ecological data employed (Clark et al., 2011). In certain cases, aggregation of mechanisms and/or ecological data is inevitable to proceed with analyses. For example, tree-rings represent the annual total growth and are usually correlated with monthly climate conditions, despite xylogenesis is a process that operates constantly in the temporal continuum forming several layers of cells at the same time

and it is related to the local climatic elements involved in its formation (Vieira et al., 2020). Parallely, the use of long-term environmental data can serve to reveal biological trends hidden using local climatic elements (Bastos et al., 2016; Hallett et al., 2004). Large scale climatic patterns control the local climatic elements that drive forest growth and can explain regime shifts of growth trends (Camisón et al., 2016; Gallego et al., 2005; Madrigal-González et al., 2017; Moore & Renfrew, 2012; Sánchez-López et al., 2016). When the process to be inferred is known to operate with sudden environmental changes, smaller temporal scales are desired. The sharp effects that extreme events trigger in ecosystem functioning are studied under the premise that the impact is stressful enough to last beyond the temporal scale of the perturbation (Lemoine, 2021; Schwalm et al., 2017). The intrinsic attribute of biological systems to be conditioned by past states —also called *biological* or *ecological memory*— is the determining reason for the appearance of lagged effects (Klesse et al., 2023). Drought disturbances that strongly constrain tree growth produce reduced post-event growth due to a possible cavitation derived from the loss of plant water potential, and due to the relocation of non-structural carbohydrates (NSCs) to maintain photosynthesis (Feng et al., 2021). Moreover, droughts cause the decline of NSCs production during the event (Schönbeck et al., 2018). Growth reductions ultimately lead to the decoupling of biological and climatic processes that impact the Carbon cycle (Sippel et al., 2018). Thus, combining the effects of short- and long-term climatic variability in forest ecosystems may be crucial to understand the challenges of global change.

The consideration of the organizational scale is another crucial step to address ecological questions. Attending to the hierarchical organization of the nature, co-habiting individuals aggregate in populations (Hannan & Freeman, 1977). As such, forest ecosystems can be defined by the combination of multiple trees of different species populations. Given that individuals are the primary entities that exhibit biological variability —like tree growth— it can be recognized that individual growth, and not species growth, react to climate (Clark et al., 2012; Galván et al., 2014). This diffuse and sometimes misleading distinction is of great importance in the light of using tree-ring based approaches to address ecological questions. For instance, while assembling mean chronologies could serve to address a common and shared pattern of growth in a given stand, at the same time it can mask part of the individual biological variability (Clark et al., 2011). Removing individual variability may lead on some occasions to overestimate the real effect of climate on growth (Carrer, 2011; Trouillier et al., 2018); and further, it can influence the size-effect of calculations based on climate-growth metrics like growth projections (Anderegg et al., 2015; Klesse et al., 2018, 2023). To mitigate this possible issue, one solution should remain in the study of ecological processes in the same scale at which they operate (Clark et al., 2012). That is, examining climate-growth relationships from the tree point of view, and scaling-up the collection of individual responses to categorize the forest responses. Thus, accounting for this individual variability would lead to a more ecological-friendly dendroecology (Manzanedo & Pederson, 2019) ready to manage global issues like the uncertainties of Carbon cycle on forest ecosystems.

METHODS

Tree rings as proxies of tree growth and forest biomass productivity

The stem of trees increases in thickness across their lifespan. New layers of cells are produced continuously in the cambium between the primary phloem and xylem. Outside the intertropical regions where climate is mild and stable most of the year, trees produce wood in the *growing season* encompassing the most favoured months. In the Mediterranean region of the northern hemisphere, the peak of stem enlargement coincides with the late-spring and early summer just before the start of the summer drought. Trees use to produce a thin part of wood after the summer dry period though, a layer of wall-thickened cells called late-wood. The thickness of rings is thus related to the ontogeny of the tree as well as factors controlling growth —water availability and temperature during the growing season, nutrients...—, and the total amount of rings represent the age of the tree. If we consider the relatively cheap cost of working with dendrochronological samples regarding budgetary and time-consuming aspects, tree rings are a great deal to assess tree growth. As a tree grows in three dimensions and ring width is a unidimensional unit, growth can be expressed either as the area that the tree surface presents if a circular stem is assumed or the total biomass if we apply allometric equations (Gil et al., 2011; Visser et al., 2023). Aside from growth, tree ring samples can serve to analyse anatomical features quantitatively and address many research questions (von Arx et al., 2016). Mean vessel area, resin ducts in pines

or parenchyma rays are useful traits that relate well with climatic variability (Olano et al., 2022; Pellizzari et al., 2016; Vázquez-González et al., 2020). Special attention should be given to tree-ring density, which should serve to analyse intra- and inter-annual fluctuations and thus contribute to understand better the amount of Carbon stored in the stem instead of assuming that density is constant over time (Björklund et al., 2019). The addition of tree ring density measurements would serve to improve the here presented hypotheses and propose new ones for the future.

Study site

The general study area was located in the north side of the central-west part of the Central System (Spanish and Portuguese: *Sistema Central*) mountain range (Spain), covering the Sierra de Gredos and the Sierra de Francia-Quilamas sub-divisions. The Central System is the main orographic entity of the Iberian plateau and splits it in two parts forming the drainage basins of two of the most important Iberian rivers: the Douro (Spanish: *Duero*, Portuguese: *Douro*) and the Tagus (Spanish: *Tajo*, Portuguese: *Tejo*). The northern and southern sub-plateaus present differences regarding latitude and altitude that delimit drier and warmer Mediterranean climates in the south and wetter and colder conditions in the north. The combination of this dissimilar climatic conditions and the heterogeneity of micro-relief conferred the suitability of the Iberian Peninsula and the Central System to become a key Last Glacial refugia to host a great part of the European vegetation diversity (Willis & Vanandel, 2004). The mountainous landscapes served to produce several genetic divergences that sustained not only the recolonization of the remaining part of the continent, but the configuration of the Mediterranean Basin as a hotspot of biodiversity (Hewitt, 2011; Médail & Diadema, 2009; Vié et al., 2009). As a result, the co-existence of trees with dissimilar climatic affinities is currently possible, what gives Mediterranean mountainous forests assemblages a special research and conservation interest (Figure 1).

The main tree species that are established in the studied forest stands are *Pinus pinaster* Aiton, *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* Dunal, *Pinus sylvestris* L. as well as *Castanea sativa* Mill. and *Quercus pyrenaica* Willd. Other woody species representative in the area are *Betula alba* Roth and *Sorbus aucuparia* L. in the mountain tops; *Salix* spp. and *Alnus glutinosa* Gaertn. in the bottom river valleys; *Frangula alnus* Mill., *Daphne gnidium* L., *Sambucus nigra* L., *Ilex aquifolium* L., *Cytisus* spp and *Erica* spp are common in the understory.

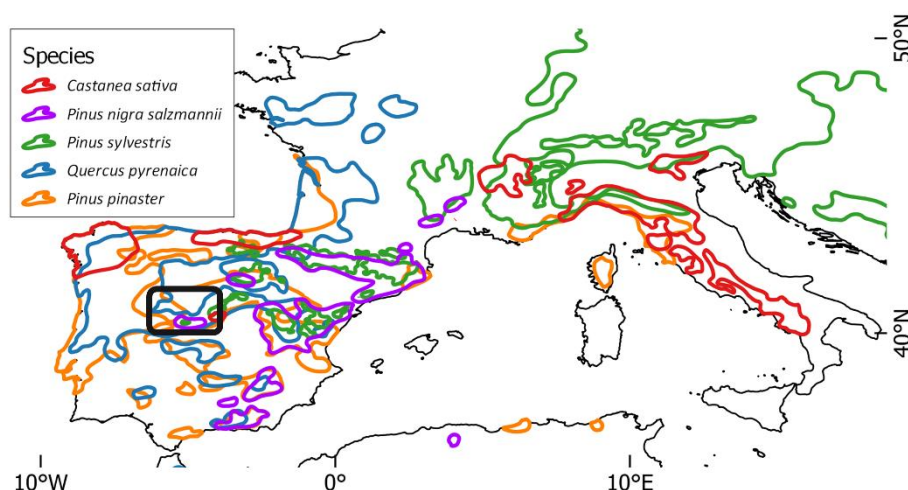


Figure 1. Map of the geographic distribution range in western Europe. Study area is depicted by black square.

The geologic and lithologic configuration is represented by siliceous substrates: granites in the hillsides of both *Sierras* and also metamorphic rocks (slates) in the lowlands of the Sierra de Francia-Quilamas (Martínez-Graña et al., 2017, 2018). Soil types are represented by leptosols and regosols but more developed soils like cambisols are common in plain slopes and old-growth forests (Hojas 576 y 527 del Mapa Geológico de España, MAGNA, 1974; Martínez-Graña et al., 2015).

Climate is Mediterranean, although summers temperatures are milder in the Sierra de Gredos attending to the Köppen-Geiger classification during the 25-year period of 1986-2010 (Kottek et al., 2006, actualized dataset retrieved from: <https://koeppen-geiger.vu-wien.ac.at/present.htm>). Mean annual precipitation and temperature are 500 mm and 11 °C in the Sierra de Gredos, and 1200 mm and 12.5 °C in the Sierra de Francia-Quilamas (Spanish State Meteorological Agency, AEMET). However, some climatic variability between Francia and Quilamas may be present due to altitudinal, aspect and micro-relief differences.

Sampling design

20 sampling plots of 900 m² were established in the Sierra de Gredos and 14 plots of variable size (900 - 3000 m²) in the Sierra de Francia-Quilamas (Figure 2). All sampling plots covered a representative part of forests composition (Table 1). All trees with a Diameter at Breast Height (1.3 m height above the ground, DBH) \geq 5 cm and a height \geq 2 m were considered adult and were measured to address Basal Area (BA) assuming circular stems. Trees were also categorized by species and status (dead or alive). BA were employed to derive tree biomass using allometric equations (Gil et al., 2011), species diversity (Shannon index, H'), tree-size heterogeneity (Gini index of inequality) and to fit linear regressions as well.

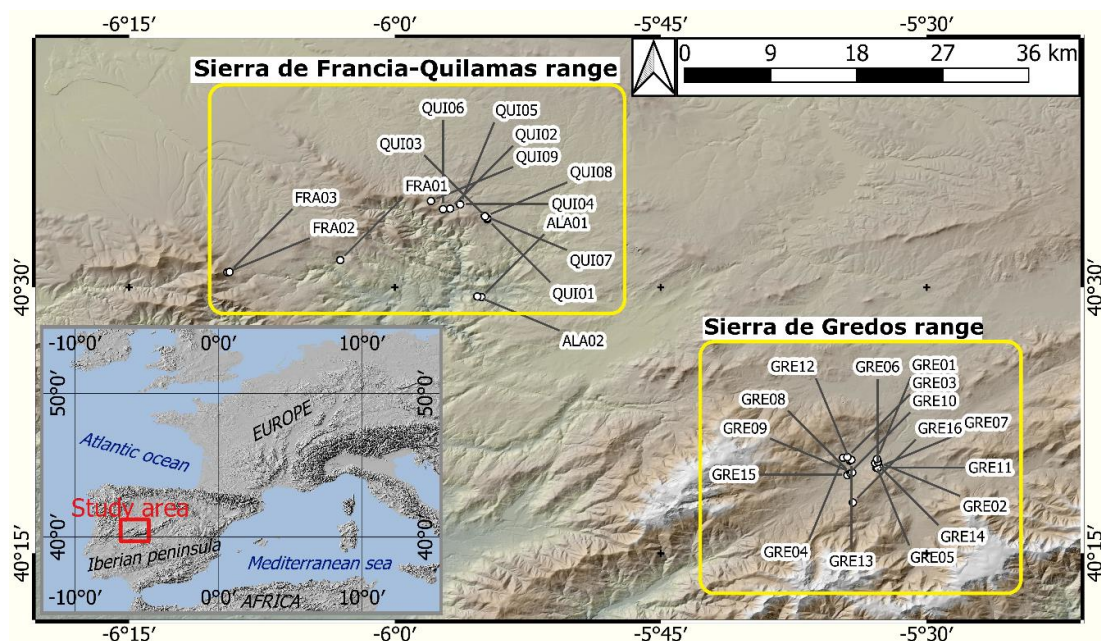


Figure 2. Map of sampling plots.

Increment cores were extracted from all adult trees —or a maximum of 45 trees if the sampling plot had more than 45 adult individuals— were sampled using increment borers (Häglof, Sweden) at 0.2 - 0.4 cm above the ground to record as many rings as possible. Samples were air-dried, glued to a wooden support and sanded with a progressive number of grain size. Later, samples were digitized using a scan (Perfection V550, Epson, Japan) and rings were measured using CooRecorder software (Cybis, Sweden). Tree-ring growth series were crossdated after and before the dating process using visual pointer years and Cofecha software (Holmes, 1983), respectively. In addition, tree age was derived from increment cores and was estimated when a core did not reach the pith using geometric procedures (Duncan, 1989) otherwise. Tree age was employed later to assess canopy age in the form of mean and maximum —mean age of the 3 oldest trees (Di Filippo et al., 2017)— age of sampling plots.

Soils samples and soil bulk density samples were extracted at 0 - 20 cm and 20 - 40 cm depth at random points within sampling plots. Soil samples were grinded and sieved (2 mm size) to remove large particles. Organic matter content was then measured using standard procedures (Walkley, 1947). Bulk density samples were extracted with cylindrical cores (279.9 cm³ volume), oven dried for 48 h and weighted to the nearest 0.01 g to address bulk density. Both procedures served to quantify Carbon density in sampling plots.

Code	Altitude (m a.s.l.)	Mean Tree Age	Density (trees/Ha)	Plot Basal Area (cm ³ /Ha)	Dominant Tree genus
ALA01	625	44	1722,3	21,7	<i>Quercus</i> sp
ALA02	640	37	2200,0	23,7	<i>Castanea</i> sp
FRA01	825	69	541,7	31,1	<i>Quercus</i> sp
FRA02	1355	75	313,3	35,6	<i>Pinus</i> sp
FRA03	1300	96	541,6	32,3	<i>Quercus</i> sp
QUI01	1020	48	637,5	42,7	<i>Pinus</i> sp
QUI02	1090	58	722,2	39,2	<i>Castanea</i> sp
QUI03	1000	57	644,4	18,1	<i>Quercus</i> sp
GRE01	1040	66	187,2	21,0	<i>Castanea</i> sp
GRE02	1080	34	947,1	18,7	<i>Quercus</i> sp
GRE03	1115	45	297,4	23,1	<i>Castanea</i> sp
GRE04	1145	45	605,7	38,3	<i>Castanea</i> sp
GRE05	1080	48	1288,9	56,8	<i>Pinus</i> sp
GRE06	1230	28	877,8	38,8	<i>Pinus</i> sp
GRE07	1200	33	1344,4	56,7	<i>Pinus</i> sp
QUI04	1005	31	2325,0	28,6	<i>Castanea</i> sp
QUI05	1000	53	1450,0	21,6	<i>Quercus</i> sp
QUI06	1150	59	725,0	48,0	<i>Castanea</i> sp
QUI07	1000	66	711,1	44,1	<i>Castanea</i> sp
QUI08	1005	60	2050,0	32,7	<i>Quercus</i> sp
QUI09	1270	79	662,5	24,4	<i>Quercus</i> sp
GRE08	1085	35	911,1	22,3	<i>Quercus</i> sp
GRE09	1075	51	877,8	44,6	<i>Quercus</i> sp
GRE10	1090	46	1611,1	58,8	<i>Pinus</i> sp
GRE11	1195	19	477,8	16,9	<i>Pinus</i> sp
GRE12	1075	33	1144,4	30,5	<i>Quercus</i> sp
GRE13	1095	49	388,9	38,6	<i>Pinus</i> sp
GRE14	1090	59	477,8	36,2	<i>Pinus</i> sp
GRE15	1090	57	522,2	52,8	<i>Pinus</i> sp
GRE16	1440	59	655,6	49,0	<i>Pinus</i> sp
GRE17	1220	62	722,2	62,4	<i>Pinus</i> sp
GRE18	1265	60	1277,8	62,8	<i>Pinus</i> sp
GRE19	1180	57	744,4	28,0	<i>Pinus</i> sp
GRE20	1210	44	2088,9	52,8	<i>Pinus</i> sp

Table 1. Descriptive table of forest stands characteristics.

Aims and Hypotheses

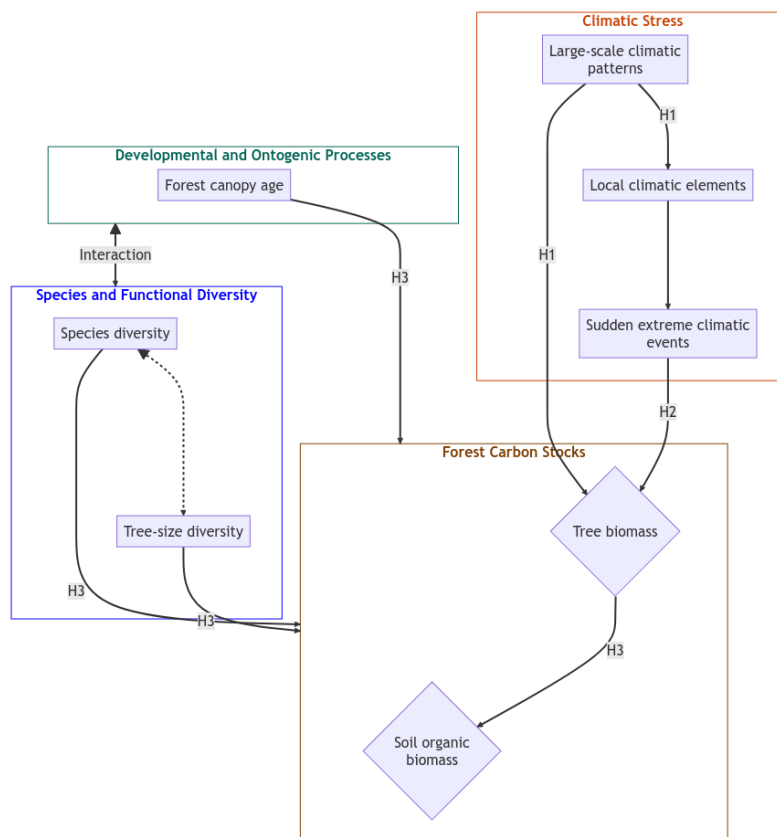


AIMS OF THE THESIS

- I. Understand the effect of short- and long-term climatic environmental stress on biomass production and carbon sequestration in secondary forests.
 - a. To understand what large-scale climatic patterns operate on the Iberian Peninsula and are capable of control the Carbon sink capacity of the main tree species of the Central System during wide temporal periods.
 - b. To assess whether trees and forests suffer short-term legacies in their Carbon sink capacity after the stress imposed by extreme droughts.
- II. To Analyze the relative role that species and structural diversity may have on the established forest ontogeny-Carbon sink.

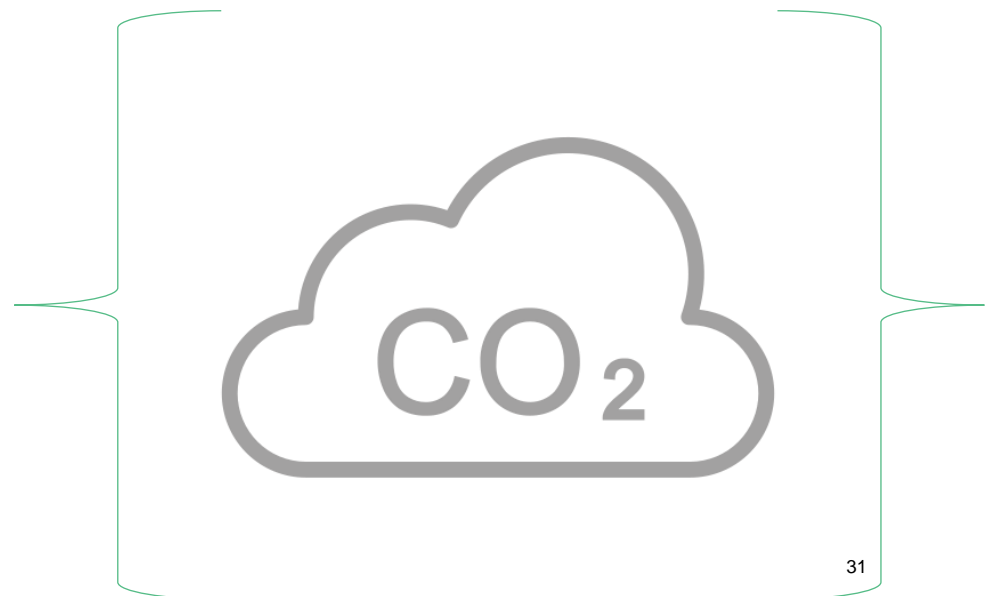
HYPOTHESES

- H1. Biomass accumulation in trees is controlled by climatic patterns, which in turn control the local weather conditions in the study area. However, this control will be species-specific and escalated by its biogeographical origin.
- H2. In the short term, the effects of extreme droughts will produce a legacy in the capacity of trees to accumulate carbon in their biomass in the years immediately following these disturbances; response will also be determined by both the species climatic affinity and the ecological scale at which it is observed.
- H3. Forests accumulate carbon —both in the biomass compartment and in top soil organic matter— depending on the forest degree of development, species diversity, tree-size heterogeneity, and the interaction between both.



Flowchart showing the main Hypotheses addressed. Boxes represent concepts and solid arrows the proposed links or mechanisms to operate among concepts. Dotted arrows symbolize possible covariance structures.

CASTELLANO



RESUMEN GENERAL

Los bosques absorben cantidades ingentes de CO₂ cada año. Debido al coste relativamente barato de plantar árboles, la forestación se considera la solución más atractiva para mitigar la tendencia al alza de la temperatura global. En el futuro, estas plantaciones de árboles serán nuevos bosques sujetos a los mismos principios ecológicos que operan en los pocos bosques primarios que quedan en el planeta. Aunque la esperanza depositada en las repoblaciones forestales reside fundamentalmente en el secuestro de carbono producido por el cambio de uso del suelo, cabe preguntarse si esta capacidad de los bosques puede verse modificada por factores bióticos y abióticos. En la ecología clásica, el estrés y la diversidad operan simultáneamente como las dos caras de una misma moneda para controlar funciones ecológicas, como la producción de biomasa. El objetivo de esta tesis es ponderar el papel relativo de ambos para secuestrar carbono utilizando los bosques secundarios establecidos en el Sistema Central.

El primer capítulo se centra en la exploración de las respuestas de crecimiento específicas de cada especie a los principales patrones climáticos de gran escala que operan en Europa occidental. Las distintas especies mostraron diferentes afinidades a los patrones climáticos que dependían del carácter biogeográfico. Sin embargo, el crecimiento de todas las especies se vio impulsado en cierta medida por el patrón Este-Atlántico, lo que pone de manifiesto que el crecimiento de los bosques secundarios puede verse desestabilizado sólo por la acción de un solo agente climático.

El capítulo dos aborda el eterno debate en ecología: el efecto de la escala. Las sequías extremas repentinas pueden minar la capacidad de crecimiento de los árboles años después del propio impacto. Los resultados confirmaron que la presencia de legados de las sequías en el crecimiento también es cierta en una escala agregada. Por el contrario, los legados fueron ausentes cuando se calcularon utilizando modelos de crecimiento-clima que tenían en cuenta la variabilidad individual inherente de los árboles. Esto simboliza la importancia de abordar los procesos ecológicos a la misma escala a la que operan; en este caso, a nivel de árbol.

El tercer y último capítulo demuestra la importancia de la diversidad estructural de los bosques en su capacidad para secuestrar carbono. Estos resultados mostraron que el almacenamiento de carbono en la biomasa arbórea y en la capa superficial del suelo depende de los efectos interactivos entre la edad del dosel y la heterogeneidad del tamaño de los árboles. Además, los resultados revelaron cómo los bosques secundarios deben desarrollar estructuras de tamaño diversas para maximizar el efecto temporal asociado a la ontogenia forestal y al nivel de desarrollo de los bosques para maximizar los stocks de carbono.

Esta tesis profundiza el conocimiento actual de dos factores opuestos de la acumulación de biomasa —el estrés climático y la diversidad— a escala de árbol. En primer lugar, subraya la importancia de la escala y la variabilidad individual para gestionar las incertidumbres del ciclo del carbono en los bosques. Y, en segundo lugar, remarca la importancia de la diversidad, ya que la diversidad de especies demostró generar respuestas variables del crecimiento al clima que pueden servir para aminorar el estrés climático; mientras que la heterogeneidad en el tamaño de los árboles demostró interactuar con el grado de desarrollo del bosque para secuestrar más carbono. Los conocimientos generados en este trabajo utilizando bosques secundarios maduros permiten generar guías de actuación para incrementar la capacidad de secuestro de carbono de las repoblaciones forestales.

PREFACIO

Los registros estratigráficos muestran materiales manufacturados y plásticos (Corcoran, 2015), el nivel del mar subió entre 15 y 25 cm en los últimos 120 años (IPCC, 2019), las tasas modernas de extinción de especies aumentaron abruptamente en los últimos 200 años (Ceballos et al., 2015), la capa de ozono estratosférico disminuyó hace 40 años (Chipperfield et al., 2017), las actividades industriales causan la contaminación generalizada de las masas de agua dulce (Le Moal et al., 2019)....

La población mundial supera los 8.039.425.954 habitantes (Worldometer, 2023, consultado el 18 de junio de 2023, 12:58h).

Debido a la acción humana, la Tierra entró en una era en la que profundos cambios en el medio ambiente están creando condiciones novedosas (Sage, 2020). El impacto de las actividades humanas en la naturaleza es, sin duda, evidente en todo el mundo.

En otras palabras, la Era de los Humanos está aquí.
Es el *Antropoceno*.

*"I wish it need not have happened in my time," said Frodo.
"So do I," said Gandalf, "and so do all who live to see such times. But that is not for them to decide. All we have to decide is what to do with the time that is given us."
— J.R.R. Tolkien, The Fellowship of the Ring*

INTRODUCCIÓN

El dióxido de carbono: el gran villano del calentamiento global

El contenido de dióxido de carbono (CO_2) atmosférico muestra tendencias al alza desde el equilibrio preindustrial de 280 ppm a >400 ppm (NOAA 2023; Seki et al., 2010). En consecuencia, el clima global se ha calentado hasta 1 °C en el primer cuarto del siglo XXI y seguirá calentándose a ritmos sin precedentes (Glikson, 2016). Así pues, el CO_2 se considera uno de los diez principales impulsores del cambio global que afecta a la biosfera (Sage, 2020). En este escenario, el forzamiento climático operará a escala planetaria y supondrá una importante limitación para la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas forestales y, con ello, para el ciclo del carbono terrestre (Luo y Weng, 2011). Esta disfunción supone una fuente de incertidumbre para los modelos de carbono terrestre (Bonan, 2008). Por el contrario, los bosques pueden desempeñar un papel destacado para amortiguar la tendencia ascendente del CO_2 gracias al secuestro de carbono.

Las plantas eliminan el CO_2 atmosférico y lo almacenan temporalmente en la biomasa como resultado de la fotosíntesis. Así, plantar árboles para establecer nuevos bosques con fines de secuestro de carbono se ha propuesto como una Solución Basada en la Naturaleza (SBN) eficiente para la mitigación del cambio climático (Griscom et al., 2017; Seddon et al., 2021). Sin embargo, estos bosques noveles están sujetos a las mismas limitaciones que amenazan a los bosques viejos, con la diferencia de que, en el caso de los primeros, aún se sabe poco sobre cómo los atributos forestales endógenos y exógenos interoperan y modulan la forma en que el clima controla la dinámica del carbono. Comprender el papel que los drivers forestales extrínsecos e intrínsecos cumplen en el ciclo del carbono podría ayudar a comprender la capacidad de sumidero de carbono de los bosques secundarios —bosques nuevos: forestaciones y repoblaciones forestales- para mejorar las estrategias enfocadas en el secuestro de carbono.

Los bosques absorbieron 4,1 Pg C/año en el periodo 2000 - 2007 en todo el mundo y, sin embargo, se liberaron aproximadamente 2,8 Pg C/año debido a cambios en el uso del suelo forestal (Pan et al., 2011). Los bosques representan una opción de bajo coste para el secuestro de carbono, pero necesitan políticas eficientes para aplicarse correctamente (Gren y Aklilu, 2016). La introducción de sumideros de carbono forestales en los programas climáticos podría ahorrar hasta un 40% del coste total previsto para alcanzar los objetivos climáticos de la UE (Gren et al., 2012). Sin embargo, las estimaciones pueden desviarse del objetivo principal debido a las incertidumbres inherentes a la complejidad geohidrológica del planeta Tierra que presentan los actuales modelos de carbono (Gren y Aklilu, 2016). La variabilidad del clima local, el microrrelieve y los procesos estocásticos son buenos ejemplos de las principales fuentes de incertidumbre. En este sentido, la gestión forestal se concibe como una herramienta eficaz para controlar los procesos endógenos y complejos que operan en los bosques, ayudando así a ajustar modelos de carbono precisos (Ruiz-Peinado et al., 2017). En los sistemas silvícolas y agroforestales, la densidad de árboles, el área basal de la masa y la competencia se controlan mediante la eliminación de árboles y el mantenimiento de estructuras forestales coetáneas para maximizar, sobre todo, la producción de madera. Sin embargo, a menudo puede darse el caso de que la gestión no sea ni deseable ni necesaria. Estrictamente y desde un punto de vista del secuestro de carbono, los bosques no gestionados sobrepasan a los gestionados en esta tarea. Los bosques no gestionados desarrollan estructuras de edad desiguales que maximizan la biomasa y la densidad de carbono del suelo, la madera muerta acumula carbono al mismo tiempo que enriquece la diversidad de microhábitats y, en última instancia, proporciona servicios ecosistémicos adicionales (Felipe-Lucía et al., 2018; Jonard et al., 2017; Krajick, 2001; Puhlick et al., 2016). Tal complejidad es la que señala a los bosques y forestaciones no gestionadas como los activos más prometedores para aplicar políticas más eficaces de secuestro de carbono, y sin embargo, son los grandes olvidados del puzzle del ciclo del carbono. Comprender su funcionamiento es obligatorio para reducir las incertidumbres sobre el secuestro de carbono.

Durante la segunda mitad del siglo XX, los terrenos forestales de la Península Ibérica experimentaron un incremento de 3,5 millones de Ha (Permán-García et al., 2017). Debido a la sucesión de catástrofes naturales recurrentes durante el siglo anterior, el 9 de octubre de 1935 se creó el organismo Patrimonio Forestal del Estado para poner fin a más de 100 años de degradación sistemática de la naturaleza y forestar una gran parte de las tierras rurales que

resultaban inadecuadas para los cultivos. Coincidiendo con el proceso de despoblación rural iniciado en 1960 (Lorent-Bedmar et al., 2021), algunas de estas repoblaciones se convirtieron en bosque secundarios poco o nada gestionados debido a la falta de mano de obra que emigró a las ciudades. Lo que inicialmente comenzó como una estrategia de gestión de riesgos y erosión del suelo, hoy simboliza una de las primeras actuaciones de SBN llevadas a cabo antes de que la ciudadanía española fuera incluso consciente del cambio climático (Ervti y León, 2017). 70 años después de su establecimiento, dichos bosques secundarios almacenan información extremadamente valiosa para estudiar las dinámicas de captación de carbono que operarán en muchas de las repoblaciones forestales que están ya en curso con el objetivo de eliminar los excedentes de CO₂ atmosférico.

Flujos de carbono en los bosques

La biomasa arbórea y el carbono están estrechamente relacionados en los ecosistemas forestales. La primera está representada principalmente por los tejidos leñosos, mientras que el segundo forma parte de ella. Incluso cuando la densidad de la madera muestra fluctuaciones intraanuales que pueden definir la cantidad anual de Carbono en la biomasa (Björklund et al., 2019), a largo plazo, el contenido de carbono puede considerarse una proporción constante de la biomasa (Gil et al., 2011). Al estar gobernado por la variabilidad de la biomasa, el carbono puede aparecer entonces controlado por los mismos impulsores de la productividad primaria.

Las dinámicas forestales, las explosiones demográficas de insectos, el clima, la diversidad y otros factores endógenos como el tamaño o la edad de los árboles se encuentran entre los factores más importantes que influyen en la productividad primaria y el crecimiento de los árboles (Bastos et al., 2016; Forrester & Bauhus, 2016; I-M-Arnold et al., 2016; Molina-Valero et al., 2021; Pregitzer & Euskirchen, 2004; Stephenson et al., 2014; Zscheischler et al., 2014). Cabe señalar que el carbono también se emite de nuevo a la atmósfera por las pérdidas que representa la respiración del ecosistema —es decir, la respiración total de todas las plantas y microorganismos— y, por tanto, las diferencias entre estos dos flujos opuestos determinarán si un ecosistema gana o pierde carbono de forma neta. Paralelamente, la productividad y la respiración están sujetas a oscilaciones temporales basadas en la propia ontogenia de los árboles y los bosques. Teóricamente y según la Hipótesis de Odums, las ganancias de carbono deberían aumentar durante las primeras etapas sucesionales, hasta estabilizarse en etapas medias, disminuyendo hasta cero en las etapas sucesionales tardías si se asume una ausencia de perturbaciones importantes (Odum, 1969). Sin embargo, los registros experimentales muestran que el balance de la acumulación de carbono nunca llega a cero a pesar de que la tendencia negativa es cierta durante las etapas tardías (Curtis & Gough, 2018). Además, los árboles son capaces de acumular carbono continuamente a lo largo de su vida (Curtis & Gough, 2018; Stephenson et al., 2014), lo que enfatiza la importancia de los procesos de ontogenia en los flujos de carbono terrestre. Del mismo modo, la ontogenia de los árboles puede mediar los efectos de los factores ambientales que impulsan la productividad primaria, tal y como apoya la evidencia empírica sobre la interacción entre la edad de los bosques y la diversidad de especies que impulsan el secuestro de carbono (Aponte et al., 2020; Zeller & Pretzsch, 2019).

Una gran proporción del Carbono Orgánico del Suelo (COS) procede de la deposición constante de biomasa vegetal aérea en la fracción superficial del suelo (Liang et al., 2019; Mayer et al., 2020), lo que indica una posible relación causal entre los impulsores de la biomasa forestal y el COS. Los aportes de materia orgánica están representados por componentes vegetales como la hojarasca y los restos de corteza; pero también otros componentes no aéreos como los restos de las raíces que también contribuyen a acumular biomasa bajo el suelo. Por otra parte, la eliminación de la madera muerta, una práctica común en entornos propensos a los incendios, también puede desempeñar un papel significativo en el flujo de carbono del suelo (Gimmi et al., 2013). El COS también está vinculado al desarrollo de la vegetación, pero a una escala más lenta pues se incorpora al suelo a un ritmo inferior al que se acumula en la biomasa aérea, lo que simboliza la fragilidad del compartimento de carbono del suelo frente a las perturbaciones a escala temporal humana (Jonard et al., 2017).

El estrés ambiental en los bosques Mediterráneos y su implicación para la productividad de la biomasa

Muchos son los factores de estrés que limitan el funcionamiento de los bosques en la cuenca Mediterránea. Los insectos defoliadores dañan las copas de los árboles afectando a la capacidad fotosintética (Haynes et al., 2009; Sangüesa-Barreda et al., 2014; Toïgo et al., 2017) y los insectos barrenadores de la madera pueden desencadenar fenómenos de decaimiento (Sallé et al., 2014); los patógenos también causan decaimiento y mortalidad (Duque-Lazo et al., 2018); y las heladas tardías destruyen hojas y yemas causando fuertes reducciones del crecimiento secundario (Sangüesa-Barreda et al., 2021). Además, se espera que el cambio climático en curso produzca cambios en estos regímenes de perturbaciones (Netherer & Schopf, 2010; Serrano et al., 2021, 2022). El propio clima es probablemente el principal factor de estrés abiótico que impulsa la producción de biomasa y modifica las dinámicas tanto de regeneración como de mortalidad. El estrés por sequía representa una amenaza importante para las plántulas debido al uso menos conservador del agua que realizan para hacer frente a la competencia del estrato herbáceo y debido a la disminución del nivel de las aguas subterráneas (Mediavilla & Escudero, 2004; Padilla & Pugnaire, 2007; Santamarina et al., 2022). Y la interacción del estrés biótico y abiótico del mismo modo altera los procesos de mortalidad en plántulas (Corcobado et al., 2014; San-Eufrasio et al., 2021). En el caso de árboles adultos, los efectos de la mortalidad por sequía están aumentando como causa de las tendencias al calentamiento climático (Astigarraga et al., 2020; O'Brien et al., 2017; Poyatos et al., 2008; Sánchez-Cuesta et al., 2021; Sardans & Peñuelas, 2013). En este sentido, la variabilidad climática desempeña un papel principal en la producción de biomasa de los árboles, impulsando el crecimiento secundario desde una escala diaria en el caso de elementos climáticos locales hasta una escala multidecadal en el caso de patrones climáticos a gran escala (Vieira et al., 2014).

Según la Ley del Mínimo de Liebig, el crecimiento viene dictado por el factor más limitante y no por la disponibilidad total de recursos (Liebig y Playfair, 1840; Stine, 2019). Dentro de este principio —inicialmente desarrollado para las ciencias agrícolas—, la dendrocronología estudia las relaciones crecimiento-clima (Liebig y Playfair, 1840; Stine, 2019). Este control del clima sobre el crecimiento es cierto si consideramos árboles aislados o plantados para la producción de madera donde los gestores pueden controlar la densidad del rodal. Sin embargo, en bosques naturales o no gestionados existen otros factores además del clima que pueden impulsar y limitar por tanto el crecimiento de los árboles como la competencia o el propio tamaño del árbol (Gómez-Aparicio et al., 2011; Madrigal-González et al., 2018; Sánchez-Salguero et al., 2015). Para asegurar la obtención de series de crecimiento limitadas solamente por el clima, la solución más común es el muestreo de árboles dominantes y de gran tamaño (Mérian et al., 2013). Sin embargo, infraestimar los factores limitantes del crecimiento distintos al clima genera efectos secundarios que deben ponderarse cuidadosamente en función de la pregunta formulada (Nehrbass-Ahles et al., 2014). Los árboles que crecen más rápido además también son más vulnerables al colapso y a sufrir disfunciones vasculares en el transporte de agua que los árboles de crecimiento lento (Koch et al., 2004; Sperry et al., 2008). La tasa de mortalidad relativamente más elevada asociada a los patrones de crecimiento rápido indica que los árboles que viven en climas favorables también pueden experimentar una vida más corta, mientras que los que viven en climas limitantes mostrarán tasas de crecimiento más lentas que alargarían su longevidad (Martínez-Vilalta et al., 2010; Piovesan & Biondi, 2021). Además, cuando el clima es extremadamente limitante para los árboles —durante las sequías, por ejemplo—, éstos pueden experimentar descensos del crecimiento que pueden durar años después del suceso (Schwalm et al., 2017; Tao et al., 2022). El reciente aumento de la frecuencia y la magnitud de los episodios climáticos extremos está empujando a los árboles a crecer en condiciones estresantes con regularidad (Serra-Maluquer et al., 2021). La limitación compartida de las mismas condiciones climáticas en grandes extensiones espaciales y temporales está impulsando la sincronización del crecimiento de los árboles en todo el mundo (Natalini et al., 2015; Shestakova et al., 2016, 2019; Tejedor et al., 2020).

Los patrones temporales sincrónicos entre los procesos biológicos y los cambios del medioambiente generan tendencias inestables a lo largo del tiempo (González y Loreau, 2009). La teoría y evidencia desde la ecología de poblaciones muestran que el declive de los procesos biológicos agregados debido al declive de especies intolerantes al estrés puede compensarse por el auge de otras especies tolerantes al estrés (Ives y Cardinale, 2004). Por lo tanto, los efectos de la sincronía podrían verse amortiguados por los efectos compensatorios de la

diversidad (González y Loreau, 2009). La presencia de mecanismos compensatorios para estabilizar el crecimiento forestal permanece inexplorada en ecosistemas formados por individuos longevos —como la mayoría de los árboles— debido a la limitación implícita de detectar variaciones temporales desde el punto de vista humano. Por el contrario, la estabilización del agregado puede esperarse si las respuestas individuales al cambio ambiental son diferentes (Loreau y de Mazancourt, 2008). Las comunidades forestales compuestas por árboles con rasgos diferentes deberían promover tendencias estables de crecimiento arbóreo agregado lo que ayudaría a producir biomasa y sumir carbono de forma constante y estable en el tiempo a una escala de paisaje (Gea-Izquierdo & Cañellas, 2014; Jucker et al., 2014). En este caso la compensación surgiría de la diversidad de afinidades climáticas que presentan las especies arbóreas, y que están supeditadas a la diferenciación de nichos como se observa, por ejemplo, por la distancia entre el centroide del nicho climático y el punto que simboliza la población real (Pérez-Navarro et al., 2022). Sin embargo, debido a que el crecimiento arbóreo también depende de elementos intrínsecos —el tamaño del árbol, por ejemplo— y de otros elementos diferentes al clima anteriormente mencionados, podrían surgir dinámicas compensatorias a partir de elementos ajenos a la diversidad de especies como la heterogeneidad de estructuras (Dănescu et al., 2016; Madrigal-González et al., 2016; Ruiz-Benito et al., 2014; Su et al., 2023; Vayreda et al., 2012).

Escalas temporales y organizacionales en la ecología ambiental

La elección de la escala ecológica para estudiar las consecuencias del cambio global en las comunidades biológicas es de gran importancia para encajar las conclusiones extraídas en el marco conceptual estudiado (Levin, 1992). Las escalas espaciales, temporales y organizativas son los niveles predominantes de variabilidad de los patrones ecológicos que deben atenderse en el estudio de la naturaleza (Clark et al., 2011). Por ejemplo, el carbono se acumula en el suelo a un ritmo menor que en la biomasa vegetal (Cook-Patton et al., 2020). Esto es así debido a los desfases en los aportes de hojarasca y restos de corteza o a las técnicas de preparación del suelo en el caso de bosques noveles (Fernández-Ordoño et al., 2010; Ruiz-Peinado et al., 2017). En las forestaciones, este desfase es mayor ya que el COS incluso disminuye inicialmente en los años inmediatamente tras su plantación (Paul et al., 2002; Segura et al., 2016). Algunas dinámicas forestales se detectan igualmente con mayor precisión a largo plazo (Di Filippo et al., 2017). Las fuentes de variabilidad ambiental son igualmente cambiantes, y su selección debe hacerse atendiendo a (1) el origen de los mecanismos subyacentes resultantes de esa variación y (2) tratando de maximizar el solapamiento de escala entre los mecanismos y los datos ecológicos empleados (Clark et al., 2011). En ciertos casos, la agregación de mecanismos y/o datos ecológicos es inevitable para proceder con los análisis. Por ejemplo, los anillos de los árboles representan el crecimiento total anual, pero sin embargo suelen estar correlacionados con las condiciones climáticas mensuales, a pesar de que la xilogénesis es un proceso que opera constantemente en el continuo temporal formando incluso varias capas de células al mismo tiempo y está estrechamente relacionado con los elementos climáticos locales implicados en su formación (Vieira et al., 2020). Paralelamente, el uso de datos ambientales a largo plazo puede servir para revelar tendencias biológicas ocultas mediante elementos climáticos locales (Bastos et al., 2016; Hallett et al., 2004). Los patrones climáticos a gran escala controlan los elementos climáticos locales que impulsan el crecimiento forestal y pueden explicar los cambios de régimen en las tendencias de crecimiento (Camisón et al., 2016; Gallego et al., 2005; Madrigal-González et al., 2017; Moore & Renfrew, 2012; Sánchez-López et al., 2016). Cuando se sabe que el proceso a inferir deriva de cambios ambientales bruscos, se pueden buscar escalas temporales más pequeñas. Los efectos bruscos que los eventos extremos desencadenan en el funcionamiento de los ecosistemas se estudian bajo la premisa de que el impacto es lo suficientemente estresante como para perdurar más allá de la escala temporal de la perturbación (Lemoine, 2021; Schwalm et al., 2017). El atributo intrínseco de los sistemas biológicos de estar condicionados por estados pasados —también llamado *memoria biológica* o *memoria ecológica*— es la razón determinante de la aparición de efectos de legados (Klesse et al., 2023). Las perturbaciones por sequías que constriñen fuertemente el crecimiento de los árboles producen una reducción del crecimiento post-evento debido a una posible cavitación causada por la pérdida del potencial hídrico de la planta, y debido a la reubicación de los carbohidratos no estructurales (CNE) para mantener el aparato fotosintético (Feng et al., 2021). Además de que las sequías provocan la disminución de la producción de CNE durante el propio evento (Schönbeck et al., 2018). Las reducciones del crecimiento conducen en última instancia al desacoplamiento de los procesos biológicos y climáticos que rigen el ciclo del carbono (Sippel et

al., 2018). Por lo tanto, combinar los efectos de la variabilidad climática a corto y largo plazo en los ecosistemas forestales puede ser crucial para comprender los desafíos del cambio global.

La consideración de la escala organizativa es otro paso crucial para abordar las cuestiones ecológicas. Debido a la organización jerárquica de la naturaleza, los individuos que cohabitan se agregan en poblaciones (Hannan y Freeman, 1977). Así, los ecosistemas forestales pueden definirse por la combinación de múltiples árboles de poblaciones de especies diferentes. Dado que los individuos son las entidades primarias sujetas a la variabilidad biológica —como el crecimiento de los árboles— puede reconocerse que el crecimiento individual, y no el de las especies, reacciona al clima (Clark et al., 2012; Galván et al., 2014). Esta distinción difusa y a veces engañosa es de gran importancia para enfocar procedimientos basados en los anillos de los árboles para abordar cuestiones ecológicas. Por ejemplo, mientras que el ensamblaje de cronologías medias podría servir para abordar un patrón común y compartido de crecimiento en un rodal determinado, al mismo tiempo puede enmascarar parte de la variabilidad biológica individual (Clark et al., 2011). Eliminar la variabilidad individual puede llevar en algunas ocasiones a sobreestimar el efecto real del clima sobre el crecimiento (Carrer, 2011; Trouillier et al., 2018); y, además, puede influir en el tamaño del efecto sobre métricas de crecimiento como las proyecciones del crecimiento con el clima (Anderegg et al., 2015; Klesse et al., 2018, 2023). Para mitigar este posible problema, una solución debería seguir siendo el estudio de los procesos ecológicos en la misma escala a la que operan (Clark et al., 2012). Es decir, examinar las relaciones clima-crecimiento desde el punto de vista del árbol, y escalar la variabilidad de respuestas individuales para obtener las respuestas del bosque. De este modo, tener en cuenta esta variabilidad individual conduciría a una dendroecología más ecológica (Manzanedo y Pederson, 2019) capaz de gestionar problemas globales como las incertidumbres del ciclo del carbono en los ecosistemas forestales.

METODOLOGÍA

Los anillos de los árboles como proxies del crecimiento de los árboles y la productividad de la biomasa forestal

El tallo de los árboles aumenta de grosor a lo largo de su vida. En él continuamente se producen nuevas capas de células en el cambium entre el floema primario y el xilema. Fuera de las regiones intertropicales, donde el clima es suave y estable la mayor parte del año, los árboles producen madera en la *estación de crecimiento* que abarca los meses más propicios para ello. En la región Mediterránea del hemisferio norte, el pico del engrosamiento del tallo coincide con el final de la primavera y el principio del verano, justo antes del comienzo de la sequía estival. Sin embargo, los árboles suelen producir una parte delgada de madera tras el periodo de la sequía estival, una capa de células engrosadas llamada madera tardía. El grosor de los anillos está, por tanto, relacionado tanto por la ontogenia del árbol así como por los factores que controlan el crecimiento —disponibilidad de agua y temperatura durante la estación de crecimiento, nutrientes...—. La cantidad total de anillos representa la edad del árbol. Si tenemos en cuenta el coste relativamente barato de trabajar con muestras dendrocronológicas respecto a aspectos presupuestarios monetarios y temporales, los anillos de los árboles son una gran apuesta para evaluar el crecimiento de los árboles. Como un árbol crece en tres dimensiones y la anchura de los anillos es una magnitud unidimensional, el crecimiento puede expresarse como el área que presenta la superficie del árbol si se supone un tallo circular o expresarse como la biomasa total si aplicamos ecuaciones alométricas (Gil et al., 2011; Visser et al., 2023). Aparte del crecimiento, las muestras de anillos de árboles pueden servir para analizar cuantitativamente las características anatómicas y abordar cuestiones diversas (von Arx et al., 2016). El área media de los vasos, los conductos resiníferos de los pinos o los rayos parenquimales son rasgos útiles que se relacionan bien con la variabilidad climática (Olano et al., 2022; Pellizzari et al., 2016; Vázquez-González et al., 2020). Debe prestarse especial atención a la densidad de los anillos de los árboles, que puede servir para analizar las fluctuaciones intra e interanuales de carbono y contribuir así a comprender mejor la cantidad de carbono almacenado en el tallo en lugar de suponer que la densidad es constante a lo largo del tiempo de la vida del árbol (Björklund et al., 2019). La adición de mediciones de la densidad de los anillos de los árboles serviría para mejorar las hipótesis aquí presentadas y proponer otras nuevas para el futuro.

Área de estudio

El área general de estudio se localizó en la vertiente norte de la parte centro-occidental de la cordillera del Sistema Central (España), abarcando las subdivisiones de la Sierra de Gredos y la Sierra de Francia-Quilamas. El Sistema Central es la principal entidad orográfica de la meseta ibérica que la divide en dos partes que forman las cuencas de drenaje de dos de los ríos ibéricos más importantes: el Duero (español: *Duero*, portugués: *Douro*) y el Tago (español: *Tajo*, portugués: *Tejo*). Las submesetas septentrional y meridional presentan diferencias de latitud y altitud que delimitan climas mediterráneos más secos y cálidos en el sur y más húmedos y fríos en el norte. La combinación de estas condiciones climáticas diferenciales y la heterogeneidad del microrrelieve confirieron a la Península Ibérica y al Sistema Central una gran idoneidad para convertirse en un refugio clave durante el Último Máximo Glaciar para albergar gran parte de la diversidad vegetal europea (Willis y Vanandel, 2004). Los paisajes montañosos sirvieron para producir varias divergencias genéticas que sustentaron no sólo la recolonización del resto del continente, sino la configuración de la cuenca mediterránea como un *hotspot* de biodiversidad (Hewitt, 2011; Médail y Diadema, 2009; Vié et al., 2009). Como resultado, actualmente es posible la coexistencia de árboles con afinidades climáticas disímiles, lo que confiere a los conjuntos forestales mediterráneos de montaña un especial interés para la investigación y la conservación (Figura 1).

Las principales especies arbóreas que se establecen en las masas forestales estudiadas son *Pinus pinaster* Aiton, *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* Dunal, *Pinus sylvestris* L. así como *Castanea sativa* Mill. y *Quercus pyrenaica* Willd. Otras especies leñosas representativas de la zona son *Betula alba* Roth y *Sorbus aucuparia* L. en las cumbres de las montañas; *Salix* spp. y *Alnus glutinosa* Gaertn. en los valles fluviales del fondo; *Frangula alnus* Mill., *Daphne gnidium* L., *Sambucus nigra* L., *Ilex aquifolium* L., *Cytisus* spp y *Erica* spp son comunes en el sotobosque.

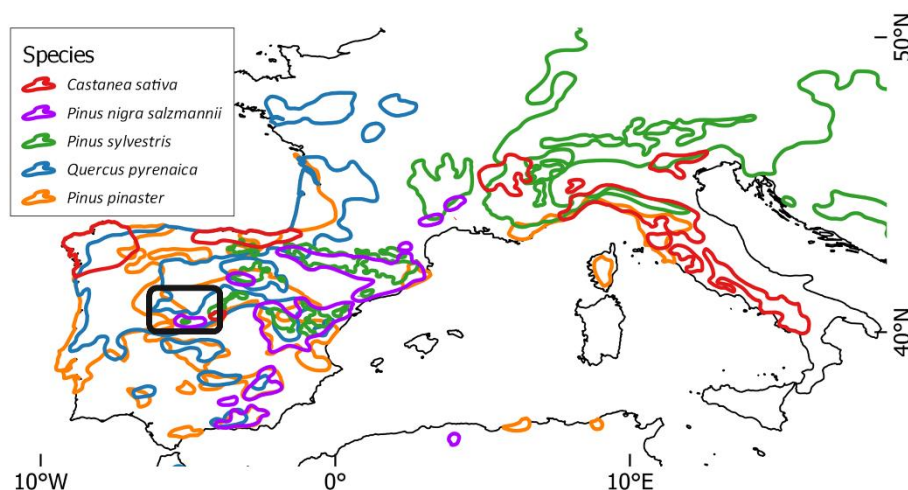


Figura 1. Mapa de distribución geográfica de las principales especies estudiadas en el oeste de Europa. Zona de estudio señalada en negro.

La configuración geológica y litológica está representada por sustratos silíceos: granitos en las laderas de ambas sierras y también rocas metamórficas (pizarras) en las tierras bajas de la Sierra de Francia-Quilamas (Martínez-Graña et al., 2017, 2018). Los tipos de suelo están representados por leptosoles y regosoles, pero suelos más desarrollados como los cambisoles son también comunes en zonas más llanas y en los bosques más antiguos (Hojas 576 y 527 del Mapa Geológico de España, MAGNA, 1974; Martínez-Graña et al., 2015).

El clima es mediterráneo, aunque las temperaturas veraniegas son más suaves en la Sierra de Gredos según la clasificación de Köppen-Geiger durante el periodo de 25 años comprendido entre 1986 y 2010 (Kottek et al., 2006, conjunto de datos actualizados extraídos de: <https://koeppen-geiger.vu-wien.ac.at/present.htm>). La precipitación y la temperatura medias anuales son de 500 mm y 11 °C en la Sierra de Gredos, y de 1200 mm y 12,5 °C en la Sierra de Francia-Quilamas (Agencia Estatal de Meteorología, AEMET). No obstante, puede existir cierta

variabilidad climática entre Francia y Quilamas debido a las diferencias altitudinales, de aspecto y de microrrelieve.

Diseño de muestreo

En total se establecieron 20 parcelas de muestreo de 900 m² en la Sierra de Gredos y 14 parcelas de tamaño variable (900 - 3000 m²) en la Sierra de Francia-Quilamas (*Figura 2*). Todas las parcelas de muestreo cubrían una parte representativa de la composición de los bosques (*Tabla 1*). Todos los árboles con un Diámetro a la Altura del Pecho (1,3 m de altura sobre el suelo, *DAP*) ≥ 5 cm y una altura ≥ 2 m se consideraron adultos y se midieron para calcular su Área Basal (*AB*) asumiendo tallos circulares. Los árboles también se clasificaron por especie y estado (vivos o muertos). La AB se empleó para derivar la biomasa arbórea mediante ecuaciones alométricas (*Gil et al., 2011*), la diversidad de especies (*índice de Shannon, H'*), la heterogeneidad del tamaño de los árboles (*índice de desigualdad de Gini*) y también para ajustar regresiones lineales.

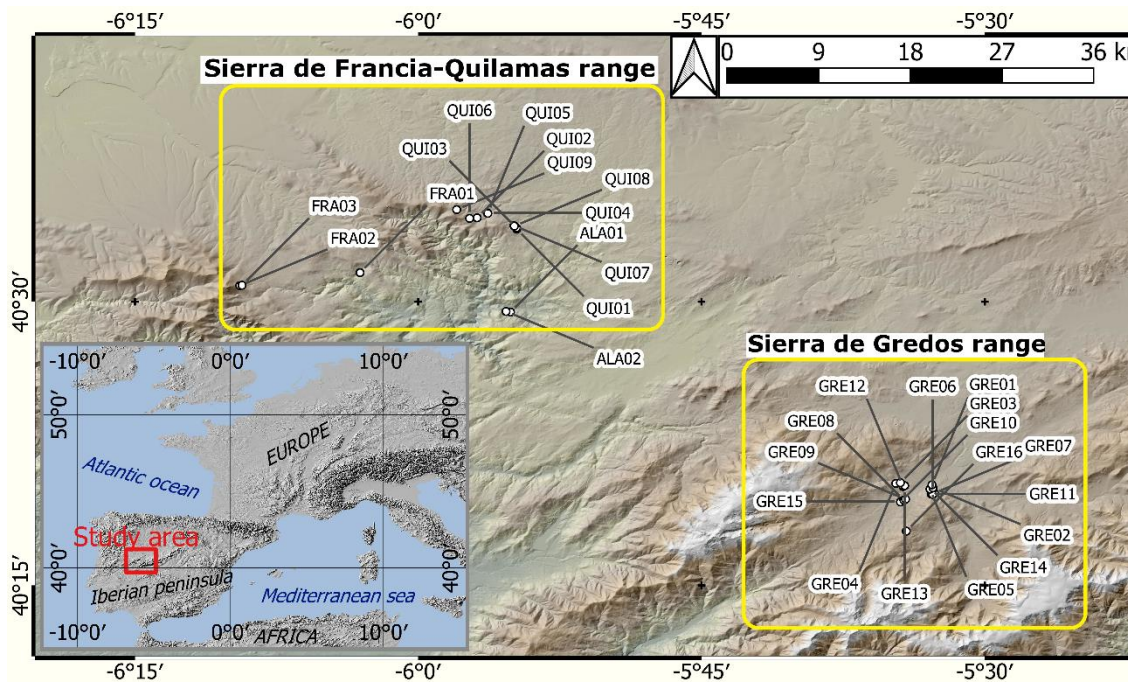


Figura 2. Mapa de las parcelas de muestreo.

Se extrajeron testigos de madera de todos los árboles adultos —o de un máximo de 45 árboles si la parcela de muestreo contaba con más de 45 individuos adultos— se muestrearon con talados dendrocronológicos (Häglof, Suecia) a 0,2 - 0,4 cm sobre del suelo para registrar el mayor número posible de anillos. Las muestras se secaron al aire, se pegaron a un soporte de madera y se lijaron con un tamaño de grano progresivo. Posteriormente, las muestras se digitalizaron con un escáner (Perfection V550, Epson, Japón) y los anillos se midieron con el software Coorecorder (Cybis, Suecia). Las series de crecimiento de los anillos se dataron de forma cruzada después y antes del proceso de datación utilizando años característicos visualmente y el software Cofecha (*Holmes, 1983*), respectivamente. Además, la edad de los árboles se obtuvo como la suma de todos los anillos de crecimiento y ésta se estimó si los testigos no alcanzaron la médula utilizando para ello procedimientos geométricos (*Duncan, 1989*). La edad de los árboles se empleó posteriormente para evaluar la edad del dosel en forma de edad media y máxima —edad media de los 3 árboles más viejos (*Di Filippo et al., 2017*)— de las parcelas de muestreo.

Se extrajeron muestras de suelo y muestras de densidad aparente del suelo a 0 - 20 cm y 20 - 40 cm de profundidad en puntos aleatorios dentro de las parcelas de muestreo. Las muestras de suelo se trituraron y tamizaron (tamaño de luz de 2 mm) para eliminar las partículas más grandes. A continuación, se midió el contenido de materia orgánica siguiendo procedimientos estándar (*Walkley, 1947*). Las muestras de densidad aparente se extrajeron con cilindros (279,9 cm³ de volumen), se secaron en un horno durante 48 h y se pesaron con una precisión de 0,01 g para

calcular la densidad aparente. Ambos procedimientos sirvieron para cuantificar la densidad del carbono en las parcelas de muestreo.

Code	Altitude (m a.s.l.)	Mean Tree Age	Density (trees/Ha)	Plot Basal Area (cm ³ /Ha)	Dominant Tree genus
ALA01	625	44	1722,3	21,7	<i>Quercus</i> sp
ALA02	640	37	2200,0	23,7	<i>Castanea</i> sp
FRA01	825	69	541,7	31,1	<i>Quercus</i> sp
FRA02	1355	75	313,3	35,6	<i>Pinus</i> sp
FRA03	1300	96	541,6	32,3	<i>Quercus</i> sp
QUI01	1020	48	637,5	42,7	<i>Pinus</i> sp
QUI02	1090	58	722,2	39,2	<i>Castanea</i> sp
QUI03	1000	57	644,4	18,1	<i>Quercus</i> sp
GRE01	1040	66	187,2	21,0	<i>Castanea</i> sp
GRE02	1080	34	947,1	18,7	<i>Quercus</i> sp
GRE03	1115	45	297,4	23,1	<i>Castanea</i> sp
GRE04	1145	45	605,7	38,3	<i>Castanea</i> sp
GRE05	1080	48	1288,9	56,8	<i>Pinus</i> sp
GRE06	1230	28	877,8	38,8	<i>Pinus</i> sp
GRE07	1200	33	1344,4	56,7	<i>Pinus</i> sp
QUI04	1005	31	2325,0	28,6	<i>Castanea</i> sp
QUI05	1000	53	1450,0	21,6	<i>Quercus</i> sp
QUI06	1150	59	725,0	48,0	<i>Castanea</i> sp
QUI07	1000	66	711,1	44,1	<i>Castanea</i> sp
QUI08	1005	60	2050,0	32,7	<i>Quercus</i> sp
QUI09	1270	79	662,5	24,4	<i>Quercus</i> sp
GRE08	1085	35	911,1	22,3	<i>Quercus</i> sp
GRE09	1075	51	877,8	44,6	<i>Quercus</i> sp
GRE10	1090	46	1611,1	58,8	<i>Pinus</i> sp
GRE11	1195	19	477,8	16,9	<i>Pinus</i> sp
GRE12	1075	33	1144,4	30,5	<i>Quercus</i> sp
GRE13	1095	49	388,9	38,6	<i>Pinus</i> sp
GRE14	1090	59	477,8	36,2	<i>Pinus</i> sp
GRE15	1090	57	522,2	52,8	<i>Pinus</i> sp
GRE16	1440	59	655,6	49,0	<i>Pinus</i> sp
GRE17	1220	62	722,2	62,4	<i>Pinus</i> sp
GRE18	1265	60	1277,8	62,8	<i>Pinus</i> sp
GRE19	1180	57	744,4	28,0	<i>Pinus</i> sp
GRE20	1210	44	2088,9	52,8	<i>Pinus</i> sp

Tabla 1. Tabla descriptiva de las parcelas de muestreo.

Objetivos e Hipótesis



OBJETIVOS

- I. Entender el efecto del estrés ambiental climático a largo y corto plazo sobre la productividad de biomasa y el secuestro de carbono en bosques secundarios.
 - a. Comprender qué patrones climáticos a gran escala operan en la península y son capaces de ejercer un control sobre la capacidad de sumir carbono en las principales especies arbóreas del Sistema Central durante periodos temporales amplios.
 - b. Conocer si los árboles y los bosques sufren legados a corto plazo en su capacidad de capturar carbono a causa del stress severo impuesto por las sequías.
- II. Analizar el papel relativo que la diversidad de especies y estructural puede tener en la relación establecida entre el secuestro de carbono y los procesos ontogénicos.

HIPÓTESIS

- H1. La acumulación de biomasa en los árboles está *controlada* por los patrones climáticos que a su vez controlan las condiciones de tiempo meteorológico en la zona de estudio. Sin embargo, este control será diferencial para cada especie atendiendo a su origen biogeográfico.
- H2. A corto plazo, los efectos de las sequías severas producen una *deuda* en la capacidad de los árboles para acumular carbono en su biomasa los años inmediatamente posteriores a estas perturbaciones; respuesta también determinada tanto por la especie en cuestión como por la escala en la que se observa.
- H3. Los bosques acumulan carbono —tanto en el compartimento de la biomasa como de la materia orgánica del suelo— en función del grado de desarrollo, la diversidad de especies y estructuras, y la interacción de ambas.

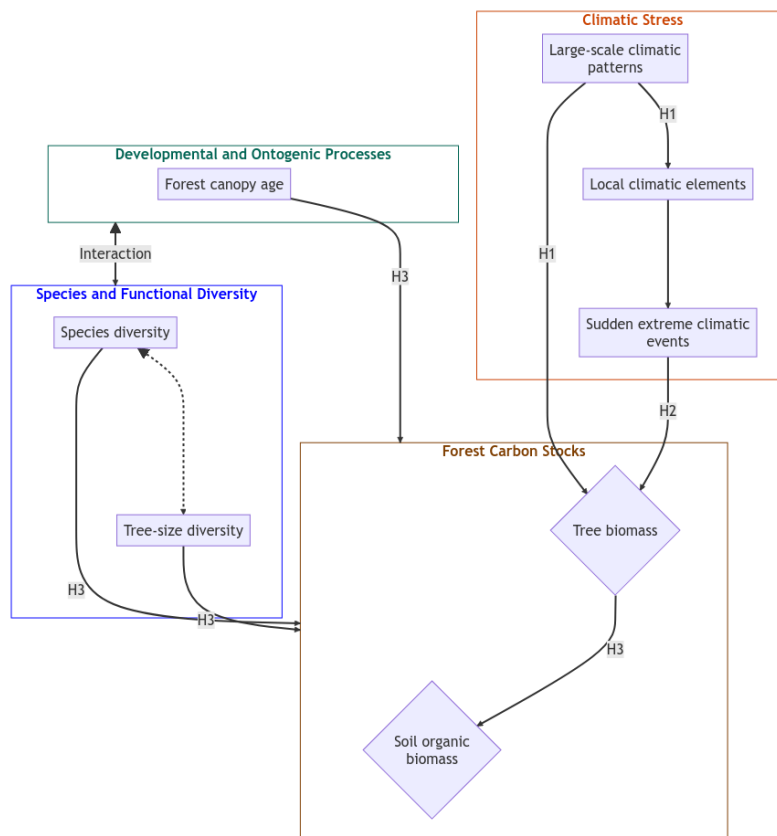


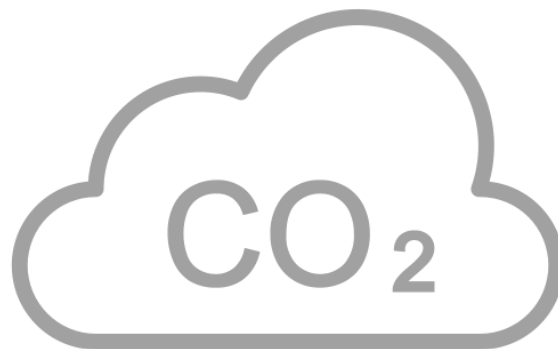
Diagrama de flujo mostrando las principales hipótesis abordadas. Las cajas representan conceptos y las flechas negras muestran los vínculos o mecanismos propuestos para operar entre los conceptos. Las flechas de puntos simbolizan posibles estructuras de covarianza.

1

Differential growth responses in *Pinus nigra*, *P. pinaster* and *P. sylvestris* to the main patterns of climatic variability in the western Mediterranean

Forest Ecology and Management 483(2021), 118921.

[10.1016/j.foreco.2021.118921](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118921)



Respuestas del crecimiento diferenciales en *Pinus nigra*, *P. pinaster* y *P. sylvestris* a la variabilidad de los principales patrones climáticos en el Mediterráneo occidental

Héctor Hernández-Alonso^{1*} | Jaime Madrigal-González² | Fernando Silla¹

¹Área de Ecología, Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca, Campus Miguel de Unamuno s/n, 37007 Salamanca, España.

²Climate Change Impacts and Risks in the Anthropocene, Institute for Environmental Sciences, University of Geneva, Switzerland

Resumen

Los patrones climáticos de gran escala —como la Oscilación Multidecadal del Atlántico (AMO), el patrón del Atlántico-Este (EA), la Oscilación del Atlántico-Norte (NAO) y la Oscilación del Mediterráneo Oeste (WeMO)— están reconocidos por ser unos importantes impulsores del crecimiento de los árboles y la productividad forestal en el suroeste de Europa. Sin embargo, todavía se desconoce si las especies responden a estas influencias climáticas de forma dispar. ¿Responden de igual forma las distintas especies de pinos en el suroeste de Europa? Y, de no ser cierto, ¿responderán las especies de acuerdo a lo que se podría esperar debido a sus caracteres biogeográficos?

En este capítulo analizamos el papel de los patrones climáticos en el crecimiento de los árboles establecidos en un paisaje Mediterráneo montañoso donde tres especies de pinos distintas cohabitan. Para ello, primero identificamos aquellos patrones climáticos que están más relacionados con la variabilidad de la temperatura y precipitación en la zona de estudio durante los meses más fríos del año. Después, evaluamos el papel de los patrones climáticos relevantes como impulsores del Área de Incremento Basal (BAI) usando modelos lineales de efectos mixtos de forma separada para cada una de las especies de pinos. Su idoneidad fue contrastada en una selección de modelos *hacia-atrás* usando $\Delta AICcs$.

Solamente dos de los cuatro patrones climáticos analizados estuvieron significativamente relacionados con la temperatura y precipitación del área de estudio. En detalle, el patrón del Atlántico-Este mostró una relación positiva con la temperatura y la precipitación, mientras que la Oscilación del Atlántico-Norte mostró una relación negativa con la precipitación. La selección de modelos apoyó a ambos patrones —EA y NAO— como impulsores relevantes del BAI de *P. nigra* y *P. sylvestris*, mientras que el crecimiento de *P. pinaster* solo estuvo influido por el patrón EA.

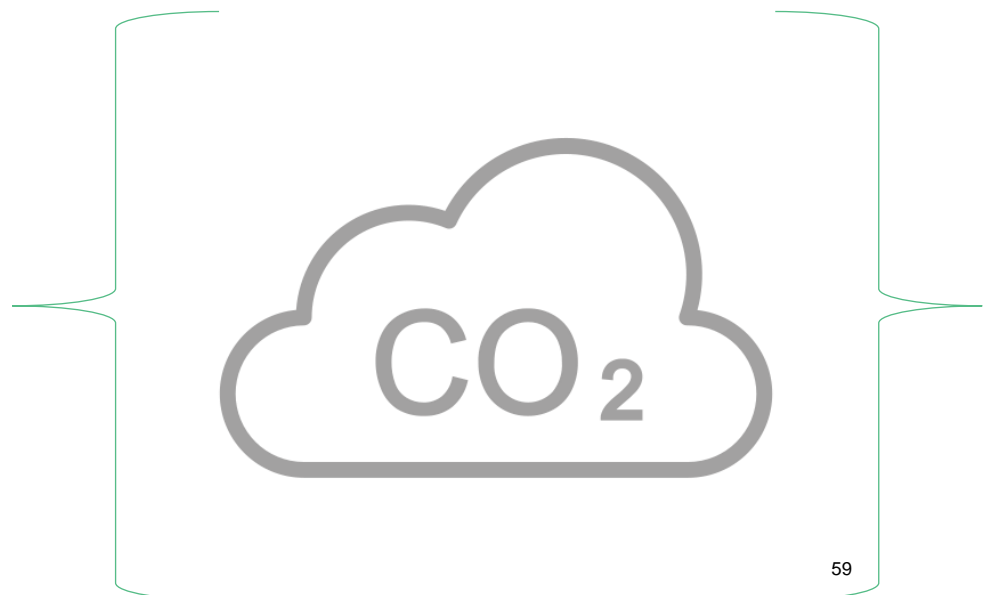
Estos resultados muestran cómo el patrón del Atlántico-Este es el principal elemento climático a gran escala que regula el crecimiento de los árboles en el oeste del Sistema Central de la Península Ibérica. Además, y teniendo en cuenta el carácter biogeográfico de cada una de las especies, nuestros modelos reflejan cómo las altas temperaturas influyen el crecimiento de *P. pinaster*, y que *P. sylvestris* es la especie más dependiente de la variabilidad en la precipitación. Estos resultados subrayan la existencia de respuestas de crecimiento claramente diferenciales a los principales patrones climáticos de gran escala.

2

The ecological scale mediates whether trees experience drought legacies in radial growth

Forest Ecosystems 10(2023), 100112.

[10.1016/j.fecs.2023.100112](https://doi.org/10.1016/j.fecs.2023.100112)



La escala ecológica regula si los árboles sufren legados de las sequías en su crecimiento radial

Héctor Hernández-Alonso^{1,2*} | Jaime Madrigal-González^{2,1} | Fernando Silla¹

¹Área de Ecología, Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca, Campus Miguel de Unamuno s/n, 37007 Salamanca, España.

²IuFOR-EiFAB, Campus de Soria, Universidad de Valladolid, 42004 Soria, España.

Resumen

El impacto de los efectos retardados derivados de perturbaciones en la producción primaria ha sido una preocupación importante para los ecólogos durante la última década. Los eventos climáticos extremos puntuales están reduciendo drásticamente el crecimiento radial de los árboles como se puede observar en las series de crecimiento de anillos. Las muestras dendrocronológicas se obtienen al nivel de árbol, pero se analizan en una escala agregada — esto es, cronologías medias— a pesar de que unir series individuales en una escala regional puede reducir la posibilidad de estudiar la variabilidad de las respuestas individuales de los árboles a las sequías debido a la magnificación de la señal climática.

En este capítulo hemos conducido una investigación experimental en la que 370 árboles de 5 especies se analizaron para cuantificar los potenciales problemas estadísticos y de escala que pueden ocurrir cuando se utilizan métodos basados en regresiones para analizar las respuestas de los ecosistemas a las perturbaciones. Para ello, se calcularon los legados de las sequías tanto en una escala individual como en una agregada. Después, los legados se validaron usando intervalos de confianza y de predicción para identificar aquellos valores situados fuera de la certidumbre recogida en un modelo crecimiento-clima.

Los legados en los árboles validados con intervalos de confianza fueron comunes en todas las especies, pero extremadamente escasos cuando se validaron con intervalos de predicción. En la escala agregada, el análisis detectó reducciones del crecimiento confirmados por los intervalos de la predicción. Sin embargo, el escalado de los legados individuales a una escala agregada resultó en la total ausencia de efectos de sequía en el crecimiento, contrastando con los resultados obtenidos en el análisis de series agregadas.

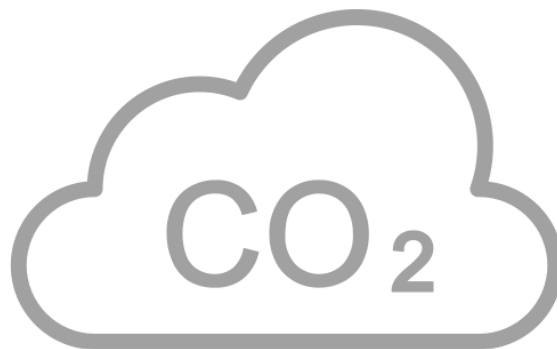
Estos resultados muestran mediante evidencias empíricas cómo agregar datos ecológicos para inferir en procesos que emergen de una escala individual puede llevar a extraer conclusiones distorsionadas. Por ello, alentamos al uso de procedimientos estadísticos y ecológicos adaptados a las escalas individuales para analizar los anillos de crecimiento de forma que se pueda mejorar el entendimiento del funcionamiento de los ecosistemas forestales tras las perturbaciones.

3

Tree-size heterogeneity modulates the forest age-dependent carbon density in biomass and top soil stocks on Mediterranean woodlands

Plant and Soil 486(2023), 361-373.

[10.1007/s11104-023-05874-2](https://doi.org/10.1007/s11104-023-05874-2)



La heterogeneidad en los tamaños de los árboles regula la densidad de carbono dependiente de la edad del dosel en los stocks de carbono de la biomasa y la superficie del suelo en los bosques Mediterráneos

Héctor Hernández-Alonso^{1,2,3*} | Jaime Madrigal-González^{1,2} | Lorién Tornos-Estupiña¹ | Alberto Santiago-Rodríguez¹ | Pilar Alonso-Rojo⁴ | Albert Morera-Beita⁵ | Fernando Silla¹

¹Área de Ecología, Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca, Campus Miguel de Unamuno s/n, 37007 Salamanca, España.

²IuFOR-EiFAB, Campus de Soria, Universidad de Valladolid, 42004 Soria, España

³Confederación de Centros de Desarrollo Rural, 47009 Valladolid, España.

⁴Área de Edafología y Química Agrícola, Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca, Campus Miguel de Unamuno s/n, 37007 Salamanca, España.

⁵Laboratorio de Ecología Tropical Aplicada, Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia, Costa Rica., Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca, Campus Miguel de Unamuno s/n, 37007 Salamanca, España.

Resumen

La acumulación de carbono en los ecosistemas terrestres es inherente al desarrollo de la vegetación y los procesos de envejecimiento de la misma. Mediante la productividad primaria se sintetiza biomasa que es continuamente incorporada al suelo. El efecto de la composición de las comunidades vegetales y otros factores ecológicos es bien conocido por influir en la producción de biomasa. Sin embargo, las interacciones entre el estado de desarrollo de los bosques y los factores ecológicos conocidos por maximizar los stocks de carbono es algo inexplorado. Abordamos este tema bajo la predicción de que los bosques ricos en especies y formados por árboles de tamaño desigual pueden impulsar su potencial para albergar carbono tanto en la biomasa como en la primera capa de suelo a lo largo de su desarrollo.

El estudio se desarrolló en diversos bosques establecidos en el Sistema Central bajo condiciones Mediterráneas. Cuantificamos el contenido de carbono en la biomasa arbórea aérea y subterránea y en la primera capa del suelo (0 – 40 cm) en 30 parcelas de muestreo de tamaño cercano a los 900 m². También calculamos (1) el índice de diversidad de especies Shannon, (2) el índice de desigualdad Gini aplicado a los tamaños de árboles y (3) la edad de los árboles más viejos usando procedimientos dendrocronológicos. La interacción de primer orden entre la edad y ambas medidas de heterogeneidad se usaron como covariables en un modelo de densidad de carbono distinto para cada compartimento.

El acoplamiento edad-diversidad de tamaños de árboles fue el principal factor que regula la densidad de carbono tanto en la biomasa como en el suelo. Esta interacción revela que los ecosistemas maximizan el carbono en bosques viejos compuestos por árboles de diversos tamaños. Asimismo, los modelos no dieron evidencias para considerar un efecto de la diversidad de especies en la densidad de carbono.

Estos resultados subrayan cómo la heterogeneidad en los tamaños de los árboles puede regular el efecto temporal desempeñado por el desarrollo de la vegetación. Los bosques maduros establecidos en ambientes mediterráneos no pueden almacenar carbono simplemente mediante su ontogenia intrínseca, necesitan crecer diversos en estructuras.

Conclusions Conclusiones



Conclusions

1. There is a disparity in the responses of biomass increment to large-scale climatic patterns that is dependent on the geographical character of species. Two large-scale climate patterns—the East-Atlantic pattern and the North Atlantic Oscillation— regulate the local climate of the western Sistema Central during the winter-spring months, which secondarily leads to a control of secondary tree growth. In particular, the East-Atlantic pattern is the only one that influences both precipitation and temperature, and it controls growth the most independently of the species; while the North-Atlantic Oscillation influences in a lesser extent the variability of precipitation, which influences only the growth of the most water-demanding species: *P. nigra* and *P. sylvestris*. This richness in the climatic responses partially suggests a homeostatic effect of species diversity on aboveground biomass carbon sequestration. However, given that all species are influenced by the East-Atlantic at least at some extent, this pattern is the main driver of forest biomass. Therefore, it is the main unstabilizing climatic agent of carbon sink in forests.
2. Since the carbon accumulation process in biomass operates at the tree level, it is important to quantify carbon fluxes at the same scale at which the process in question operates, as models may yield different conclusions. In particular, there is a negative legacy in the year immediately following extreme droughts on aggregate tree growth; legacies that are statistically non-existent when quantified at the individual level. This absence of tree-level legacies suggests that trees are able to keep sequestering carbon after severe droughts according to growth-climate models. But above all, it raises the debate of how individual tree variability can be incorporated into current forest-level carbon sequestration models to fit consistent models that do not magnify neither artificially nor statistically the negative effect of severe drought stress on biomass productivity.
3. Secondary forests cannot maximize carbon stocks only through temporal, developmental, or ontogenetic aspects: they must develop rich structures to maximise carbon density. Regardless of the compartment studied—tree biomass or top soil—Carbon density/Ha is not dependent on species diversity, either because of low species richness or because diversity is only able to influence continuous processes operating at smaller temporal scales—such as Carbon sequestration per year—and cannot drive the total accumulation of Carbon. To this end, promoting structural diversification of forests may be a more effective way to increase the rate of CO₂ uptake in forests.
4. The role currently given to reforestation and afforestation as effective tools to fight the current trend of increasing atmospheric CO₂ concentration is generally based on producing a change in land use from non-forested to forested with the aim of sink carbon. The study of secondary forests in the western sector of the Sistema Central shows that the climate change mitigating ability of forests can be raised if the main ecological aspects operating in these ecosystems are known. Future secondary forests must grow diverse in species and structures to better resist climatic stress and to maximize carbon sequestration.

Conclusiones

1. Existe una disparidad en las respuestas del incremento de biomasa a los patrones climáticos de gran escala que es dependiente del propio carácter geográfico de cada especie. Son dos patrones climáticos de gran escala —el patrón del Atlántico-Este y la Oscilación del Atlántico-Norte— los que regulan el clima local del oeste Sistema Central durante los meses de invierno-primavera, lo que conlleva secundariamente a un control en el crecimiento secundario de los árboles. En concreto, es el patrón del Atlántico-Este, el único que influye tanto la precipitación como la temperatura, aquel que controla el crecimiento de forma más fuerte independientemente de la especie; mientras que la Oscilación del Atlántico-Norte influye, y en menor medida, la variabilidad de la precipitación, influyendo nada más el crecimiento de las especies más demandantes de agua: *P. nigra* y *P. sylvestris*. Esta riqueza en las respuestas climáticas sugiere, parcialmente, un efecto homeostático de la diversidad de especies en el secuestro de carbono de la biomasa aérea. Sin embargo y dado que todas las especies están influidas por el patrón del Atlántico-Este, aunque sea con diferente magnitud, este patrón se conforma como el principal impulsor de la biomasa forestal. Y, por lo tanto, como el principal agente climático desestabilizador del carbono en los bosques.
2. Dado que el proceso de acumulación de carbono en la biomasa ocurre a nivel de árbol, es importante cuantificar los flujos de carbono en la misma escala a la que opera el proceso en cuestión, pues los modelos pueden arrojar conclusiones distintas. En concreto, existe un legado negativo el año inmediatamente posterior a las sequías extremas en el crecimiento agregado de los árboles; un legado que es inexistente —desde el punto de vista estadístico— cuando se cuantifica a nivel de individuo. Esta inexistencia de *legados* a nivel de árbol plantea que los árboles son capaces de seguir capturando carbono después de las sequías severas de acuerdo con los modelos crecimiento-clima. Pero, por encima de todo, plantea el debate de cómo se puede incorporar la variabilidad individual de los árboles en los actuales modelos de secuestro de carbono a nivel de bosque para ajustar modelos fidedignos que no magnifiquen artificial y estadísticamente el efecto negativo del estrés de las sequías severas en la producción de biomasa.
3. Los bosques secundarios no pueden maximizar el Carbono acumulado solamente mediante aspectos temporales, de desarrollo, u ontogénicos: tienen que desarrollarse ricos en diversidad estructural para maximizar los stocks de Carbono. Sin importar el compartimento estudiado —biomasa arbórea o el suelo— la densidad de Carbono/Ha no es dependiente de la diversidad de especies, ya sea por una escasa riqueza, o porque la diversidad solo es capaz de influir en procesos continuos que operan a escalas temporales menores —como el secuestro de C por año— y no en tanto en la acumulación total y definitiva de C en un ecosistema. Para ello, promover la diversificación estructural de los bosques puede ser una actuación más efectiva para aumentar la velocidad de absorción de CO₂ en los bosques.
4. El papel que se otorga actualmente a las repoblaciones forestales como agentes en la lucha contra la actual tendencia de aumento en la concentración de CO₂ atmosférico se fundamenta generalmente en producir un cambio en uso del suelo de *no arbolado* a *arbolado* con el objetivo de secuestrar carbono. Del estudio de los bosques secundarios del sector oeste del Sistema Central se constata que esta faceta mitigadora del cambio climático de los bosques puede ser aún más eficiente si se conocen los aspectos ecológicos básicos que operan en estos ecosistemas. Los futuros bosques secundarios deben de crecer diversos en especies y en estructuras para resistir mejor el estrés climático y para maximizar el secuestro de carbono.

References

Referencias



- 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*, *349*(6247), 528–532. <https://doi.org/10.1126/science.aab1833>
- Aponte, C., Kasel, S., Nitschke, C. R., Tanase, M. A., Vickers, H., Parker, L., Fedrigo, M., Kohout, M., Ruiz-Benito, P., Zavala, M. A., & Bennett, L. T. (2020). Structural diversity underpins carbon storage in Australian temperate forests. *Global Ecology and Biogeography*, *29*(5), 789–802. <https://doi.org/10.1111/geb.13038>
- 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. *Global Change Biology*, *26*(9), 5063–5076. <https://doi.org/10.1111/gcb.15198>
- Bastos, A., Janssens, I. A., Gouveia, C. M., Trigo, R. M., Ciais, P., Chevallier, F., Peñuelas, J., Rödenbeck, C., Piao, S., Friedlingstein, P., & Running, S. W. (2016). European land CO₂ sink influenced by NAO and East-Atlantic Pattern coupling. *Nature Communications*, *7*(1), 10315. <https://doi.org/10.1038/ncomms10315>
- Björklund, J., Arx, G., Nievergelt, D., Wilson, R., Van den Bulcke, J., Günther, B., Loader, N. J., Rydval, M., Fonti, P., Scharnweber, T., Andreu-Hayles, L., Büntgen, U., D'Arrigo, R., Davi, N., De Mil, T., Esper, J., Gärtner, H., Geary, J., Gunnarson, B. E., ... Frank, D. (2019). Scientific Merits and Analytical Challenges of Tree-Ring Densitometry. *Reviews of Geophysics*, *57*(4), 1224–1264. <https://doi.org/10.1029/2019RG000642>
- Bonan, G. B. (2008). Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science*, *320*(5882), 1444–1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Camisón, Á., Silla, F., & Camarero, J. J. (2016). Influences of the atmospheric patterns on unstable climate-growth associations of western Mediterranean forests. *Dendrochronologia*, *40*, 130–142. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2016.09.004>
- Carrer, M. (2011). Individualistic and Time-Varying Tree-Ring Growth to Climate Sensitivity. *PLoS ONE*, *6*(7), e22813. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022813>
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, *1*(5). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chipperfield, M. P., Bekki, S., Dhomse, S., Harris, N. R. P., Hassler, B., Hossaini, R., Steinbrecht, W., Thiéblemont, R., & Weber, M. (2017). Detecting recovery of the stratospheric ozone layer. *Nature*, *549*(7671), 211–218. <https://doi.org/10.1038/nature23681>
- Clark, J. S., Bell, D. M., Hersh, M. H., Kwit, M. C., Moran, E., Salk, C., Stine, A., Valle, D., & Zhu, K. (2011). Individual-scale variation, species-scale differences: inference needed to understand diversity. *Ecology Letters*, *14*(12), 1273–1287. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01685.x>
- Clark, J. S., Bell, D. M., Kwit, M., Stine, A., Vierra, B., & Zhu, K. (2012). Individual-scale inference to anticipate climate-change vulnerability of biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *367*(1586), 236–246. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0183>
- Cook-Patton, S. C., Leavitt, S. M., Gibbs, D., Harris, N. L., Lister, K., Anderson-Teixeira, K. J., Briggs, R. D., Chazdon, R. L., Crowther, T. W., Ellis, P. W., Griscom, H. P., Herrmann, V., Holl, K. D., Houghton, R. A., Larrosa, C., Lomax, G., Lucas, R., Madsen, P., Malhi, Y., ... Griscom, B. W. (2020). Mapping carbon accumulation potential from global natural forest regrowth. *Nature*, *585*(7826), 545–550. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2686-x>
- Corcobado, T., Cubera, E., Juárez, E., Moreno, G., & Solla, A. (2014). Drought events determine performance of *Quercus ilex* seedlings and increase their susceptibility to *Phytophthora cinnamomi*. *Agricultural and Forest Meteorology*, *192–193*, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.02.007>
- Corcoran, P. L. (2015). Benthic plastic debris in marine and fresh water environments. *Environmental Science: Processes & Impacts*, *17*(8), 1363–1369. <https://doi.org/10.1039/C5EM00188A>
- Curtis, P. S., & Gough, C. M. (2018). Forest aging, disturbance and the carbon cycle. *New Phytologist*, *219*(4), 1188–1193. <https://doi.org/10.1111/nph.15227>
- Dănescu, A., Albrecht, A. T., & Bauhus, J. (2016). Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia*, *182*(2), 319–333. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3623-4>
- Di Filippo, A., Biondi, F., Piovesan, G., & Ziaco, E. (2017). Tree ring-based metrics for assessing old-growth forest naturalness. *Journal of Applied Ecology*, *54*(3), 737–749. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12793>

- Duncan, R. P. (1989). An evaluation of errors in tree age estimates based on increment cores in kahikatea (*Dacrydium dacrydioides*). *New Zealand Natural Sciences*, 16, 31–37.
- Duque-Lazo, J., Navarro-Cerrillo, R. M., van Gils, H., & Groen, T. A. (2018). Forecasting oak decline caused by *Phytophthora cinnamomi* in Andalusia: Identification of priority areas for intervention. *Forest Ecology and Management*, 417, 122–136. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.045>
- Erviti, M. C., & León, B. (2017). Climate Change Communication in Spain. In *Oxford Research Encyclopedia of Climate Science*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acrefore/9780190228620.013.460>
- Felipe-Lucia, M. R., Soliveres, S., Penone, C., Manning, P., van der Plas, F., Boch, S., Prati, D., Ammer, C., Schall, P., Gossner, M. M., Bauhus, J., Buscot, F., Blaser, S., Blüthgen, N., de Fritos, A., Ehbrecht, M., Frank, K., Goldmann, K., Hänsel, F., ... Allan, E. (2018). Multiple forest attributes underpin the supply of multiple ecosystem services. *Nature Communications*, 9(1), 4839. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07082-4>
- Feng, F., Lasso, A., Tyree, M., Zhang, S., & Mayr, S. (2021). Cavitation fatigue in conifers: a study on eight European species. *Plant Physiology*, 186(3), 1580–1590. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab170>
- Fernández-Ondoño, E., Rojo Serrano, L., Jiménez, M. N., Navarro, F. B., Díez, M., Martín, F., Fernández, J., Martínez, F. J., Roca, A., & Aguilar, J. (2010). Afforestation improves soil fertility in south-eastern Spain. *European Journal of Forest Research*, 129(4), 707–717. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0376-1>
- Forrester, D. I., & Bauhus, J. (2016). A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. *Current Forestry Reports*, 2(1), 45–61. <https://doi.org/10.1007/s40725-016-0031-2>
- Gallego, M., García, J., & Vaquero, J. (2005). The NAO signal in daily rainfall series over the Iberian Peninsula. *Climate Research*, 29, 103–109. <https://doi.org/10.3354/cr029103>
- Galván, J. D., Camarero, J. J., & Gutiérrez, E. (2014). Seeing the trees for the forest: drivers of individual growth responses to climate in *Pinus uncinata* mountain forests. *Journal of Ecology*, 102(5), 1244–1257. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12268>
- Gea-Izquierdo, G., & Cañellas, I. (2014). Local Climate Forces Instability in Long-Term Productivity of a Mediterranean Oak Along Climatic Gradients. *Ecosystems*, 17(2), 228–241. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9719-3>
- Gil, M. V., Blanco, D., Carballo, M. T., & Calvo, L. F. (2011). Carbon stock estimates for forests in the Castilla y León region, Spain. A GIS based method for evaluating spatial distribution of residual biomass for bioenergy. *Biomass and Bioenergy*, 35(1), 243–252. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2010.08.004>
- Gimmi, U., Poulter, B., Wolf, A., Portner, H., Weber, P., & Bürgi, M. (2013). Soil carbon pools in Swiss forests show legacy effects from historic forest litter raking. *Landscape Ecology*, 28(5), 835–846. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9778-4>
- Glikson, A. (2016). Cenozoic mean greenhouse gases and temperature changes with reference to the Anthropocene. *Global Change Biology*, 22(12), 3843–3858. <https://doi.org/10.1111/gcb.13342>
- Global Monitoring Laboratory. Global Monthly Mean CO₂. (2023). *Trends in Atmospheric Carbon Dioxide*.
- 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. *Global Change Biology*, 17(7), 2400–2414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02421.x>
- Gonzalez, A., & Loreau, M. (2009). The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 393–414. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173349>
- Gren, I.-M., & Aklilu, A. Z. (2016). Policy design for forest carbon sequestration: A review of the literature. *Forest Policy and Economics*, 70, 128–136. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2016.06.008>
- Gren, I.-M., Carlsson, M., Elofsson, K., & Munnich, M. (2012). Stochastic carbon sinks for combating carbon dioxide emissions in the EU. *Energy Economics*, 34(5), 1523–1531. <https://doi.org/10.1016/j.eneco.2012.07.002>
- Griscom, B. W., Adams, J., Ellis, P. W., Houghton, R. A., Lomax, G., Miteva, D. A., Schlesinger, W. H., Shoch, D., Siikamäki, J. V., Smith, P., Woodbury, P., Zganjar, C., Blackman, A., Campari, J., Conant, R. T., Delgado, C., Elias, P., Gopalakrishna, T., Hamsik, M. R., ... Fargione, J. (2017). Natural climate solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(44), 11645–11650. <https://doi.org/10.1073/pnas.1710465114>

- Hallett, T. B., Coulson, T., Pilkington, J. G., Clutton-Brock, T. H., Pemberton, J. M., & Grenfell, B. T. (2004). Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature*, 430(6995), 71–75. <https://doi.org/10.1038/nature02708>
- Hannan, M. T., & Freeman, J. (1977). The Population Ecology of Organizations. *American Journal of Sociology*, 82(5), 929–964. <https://doi.org/10.1086/226424>
- Haynes, K. J., Liebhold, A. M., & Johnson, D. M. (2009). Spatial analysis of harmonic oscillation of gypsy moth outbreak intensity. *Oecologia*, 159(2), 249–256. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1207-7>
- Hewitt, G. M. (2011). Mediterranean Peninsulas: The Evolution of Hotspots. In *Biodiversity Hotspots* (pp. 123–147). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_7
- Holmes, R. (1983). Computer-Assisted Quality Control in Tree-Ring Dating and Measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 43(51–67).
- IPCC. (2019). Summary for Policymakers. In: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. In *The Ocean and Cryosphere in a Changing Climate* (pp. 3–36). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157964.001>
- Ives, A. R., & Cardinale, B. J. (2004). Food-web interactions govern the resistance of communities after non-random extinctions. *Nature*, 429(6988), 174–177. <https://doi.org/10.1038/nature02515>
- Jonard, M., Nicolas, M., Coomes, D. A., Caignet, I., Saenger, A., & Ponette, Q. (2017). Forest soils in France are sequestering substantial amounts of carbon. *Science of The Total Environment*, 574, 616–628. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.028>
- Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., & Coomes, D. A. (2014). Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. *Ecology Letters*, 17(12), 1560–1569. <https://doi.org/10.1111/ele.12382>
- Klesse, S., Babst, F., Evans, M. E. K., Hurley, A., Pappas, C., & Peters, R. L. (2023). Legacy effects in radial tree growth are rarely significant after accounting for biological memory. *Journal of Ecology*, 111(6), 1188–1202. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14045>
- Klesse, S., DeRose, R. J., Guiterman, C. H., Lynch, A. M., O'Connor, C. D., Shaw, J. D., & Evans, M. E. K. (2018). Sampling bias overestimates climate change impacts on forest growth in the southwestern United States. *Nature Communications*, 9(1), 5336. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07800-y>
- Koch, G. W., Sillett, S. C., Jennings, G. M., & Davis, S. D. (2004). The limits to tree height. *Nature*, 428(6985), 851–854. <https://doi.org/10.1038/nature02417>
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., & Rubel, F. (2006). World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15(3), 259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Krajick, K. (2001). Defending Deadwood. *Science*, 293(5535), 1579–1581. <https://doi.org/10.1126/science.293.5535.1579>
- Le Moal, M., Gascuel-Oudou, C., Ménesguen, A., Souchon, Y., Étrillard, C., Levain, A., Moatar, F., Pannard, A., Souchu, P., Lefebvre, A., & Pinay, G. (2019). Eutrophication: A new wine in an old bottle? *Science of The Total Environment*, 651, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.139>
- Lemoine, N. P. (2021). Unifying ecosystem responses to disturbance into a single statistical framework. *Oikos*, 130(3), 408–421. <https://doi.org/10.1111/oik.07752>
- Levin, S. A. (1992). The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73(6), 1943–1967. <https://doi.org/10.2307/1941447>
- Liang, C., Amelung, W., Lehmann, J., & Kästner, M. (2019). Quantitative assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter. *Global Change Biology*, 25(11), 3578–3590. <https://doi.org/10.1111/gcb.14781>
- Liebig, J., & Playfair, L. P. (1840). *Organic chemistry in its applications to agriculture and physiology*. Printed for Taylor and Walton. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.24326>
- Llorent-Bedmar, V., Cobano-Delgado Palma, V. C., & Navarro-Granados, M. (2021). The rural exodus of young people from empty Spain. Socio-educational aspects. *Journal of Rural Studies*, 82, 303–314. <https://doi.org/10.1016/j.jrurstud.2021.01.014>

- I-M-Arnold, A., Grüning, M., Simon, J., Reinhardt, A.-B., Lamersdorf, N., & Thies, C. (2016). Forest defoliator pests alter carbon and nitrogen cycles. *Royal Society Open Science*, 3(10), 160361. <https://doi.org/10.1098/rsos.160361>
- Loreau, M., & de Mazancourt, C. (2008). Species Synchrony and Its Drivers: Neutral and Nonneutral Community Dynamics in Fluctuating Environments. *The American Naturalist*, 172(2), E48–E66. <https://doi.org/10.1086/589746>
- Luo, Y., & Weng, E. (2011). Dynamic disequilibrium of the terrestrial carbon cycle under global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(2), 96–104. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.11.003>
- 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. *Science of The Total Environment*, 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. *Nature Communications*, 8(1), 2222. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02319-0>
- Madrigal-González, J., Ruiz-Benito, P., Ratcliffe, S., Calatayud, J., Kändler, G., Lehtonen, A., Dahlgren, J., Wirth, C., & Zavala, M. A. (2016). Complementarity effects on tree growth are contingent on tree size and climatic conditions across Europe. *Scientific Reports*, 6(1), 32233. <https://doi.org/10.1038/srep32233>
- MAGNA. (n.d.). Mapa geológico de España. In 1974.
- Manzanedo, R. D., & Pederson, N. (2019). TOWARDS A MORE ECOLOGICAL DENDROECOLOGY. *Tree-Ring Research*, 75(2), 152. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-75.2.152>
- Martínez-Graña, A., Goy, J., González-Delgado, J., Cruz, R., Sanz, J., Cimarra, C., & de Bustamante, I. (2018). 3D Virtual Itinerary in the Geological Heritage from Natural Areas in Salamanca-Ávila-Cáceres, Spain. *Sustainability*, 11(1), 144. <https://doi.org/10.3390/su11010144>
- Martínez-Graña, A., Goy, J., Zazo, C., Silva, P., & Santos-Francés, F. (2017). Configuration and Evolution of the Landscape from the Geomorphological Map in the Natural Parks Batuecas-Quilamas (Central System, SW Salamanca, Spain). *Sustainability*, 9(8), 1458. <https://doi.org/10.3390/su9081458>
- Martínez-Graña, A. M., Goy, J. L., & Zazo, C. (2015). Dominant soil map in ‘Las Batuecas-Sierra De Francia’ and ‘Quilamas’ nature parks (Central System, Salamanca, Spain). *Journal of Maps*, 11(3), 371–379. <https://doi.org/10.1080/17445647.2014.960014>
- Martínez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Vayreda, J., & Retana, J. (2010). Interspecific variation in functional traits, not climatic differences among species ranges, determines demographic rates across 44 temperate and Mediterranean tree species. *Journal of Ecology*, 98(6), 1462–1475. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01718.x>
- Mayer, M., Prescott, C. E., Abaker, W. E. A., Augusto, L., Cécillon, L., Ferreira, G. W. D., James, J., Jandl, R., Katzensteiner, K., Laclau, J.-P., Laganière, J., Nouvellon, Y., Paré, D., Stanturf, J. A., Vanguelova, E. I., & Vesterdal, L. (2020). Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management*, 466, 118127. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118127>
- Médail, F., & Diadema, K. (2009). Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36(7), 1333–1345. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02051.x>
- Mediavilla, S., & Escudero, A. (2004). Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. *Forest Ecology and Management*, 187(2–3), 281–294. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.006>
- Mérian, P., Pierrat, J.-C., & Lebourgeois, F. (2013). Effect of sampling effort on the regional chronology statistics and climate–growth relationships estimation. *Dendrochronologia*, 31(1), 58–67. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2012.07.001>
- Molina-Valero, J. A., Camarero, J. J., Álvarez-González, J. G., Cerioni, M., Hevia, A., Sánchez-Salguero, R., Martín-Benito, D., & Pérez-Cruzado, C. (2021). Mature forests hold maximum live biomass stocks. *Forest Ecology and Management*, 480, 118635. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118635>
- Moore, G. W. K., & Renfrew, I. A. (2012). Cold European winters: interplay between the NAO and the East Atlantic mode. *Atmospheric Science Letters*, 13(1), 1–8. <https://doi.org/10.1002/asl.356>

- Natalini, F., Correia, A. C., Vázquez-Piqué, J., & Alejano, R. (2015). Tree rings reflect growth adjustments and enhanced synchrony among sites in Iberian stone pine (*Pinus pinea* L.) under climate change. *Annals of Forest Science*, 72(8), 1023–1033. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0521-6>
- Nehrbass-Ahles, C., Babst, F., Klesse, S., Nötzli, M., Bouriaud, O., Neukom, R., Dobbertin, M., & Frank, D. (2014). The influence of sampling design on tree-ring-based quantification of forest growth. *Global Change Biology*, 20(9), 2867–2885. <https://doi.org/10.1111/gcb.12599>
- Netherer, S., & Schopf, A. (2010). Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—General aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 831–838. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.034>
- O'Brien, M. J., Engelbrecht, B. M. J., Joswig, J., Pereyra, G., Schuldt, B., Jansen, S., Kattge, J., Landhäuser, S. M., Levick, S. R., Preisler, Y., Väänänen, P., & Macinnis-Ng, C. (2017). A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. *Journal of Applied Ecology*, 54(6), 1669–1686. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12874>
- Odum, E. P. (1969). The Strategy of Ecosystem Development. *Science*, 164(3877), 262–270. <https://doi.org/10.1126/science.164.3877.262>
- Olano, J., Hernández-Alonso, H., Sangüesa-Barreda, G., Rozas, V., García-Cervigón, A., & García-Hidalgo, M. (2022). Disparate response to water limitation for vessel area and secondary growth along *Fagus sylvatica* southwestern distribution range. *Agricultural and Forest Meteorology*, 323, 109082. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.109082>
- PADILLA, F. M., & PUGNAIRE, F. I. (2007). Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology*, 21(3), 489–495. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01267.x>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 333(6045), 988–993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Paul, K. I., Polglase, P. J., Nyakuengama, J. G., & Khanna, P. K. (2002). Change in soil carbon following afforestation. *Forest Ecology and Management*, 168(1–3), 241–257. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00740-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00740-X)
- Pellizzari, E., Camarero, J. J., Gazol, A., Sangüesa-Barreda, G., & Carrer, M. (2016). Wood anatomy and carbon-isotope discrimination support long-term hydraulic deterioration as a major cause of drought-induced dieback. *Global Change Biology*, 22(6), 2125–2137. <https://doi.org/10.1111/gcb.13227>
- Perez-Navarro, M. A., Broennimann, O., Esteve, M. A., Bagaria, G., Guisan, A., & Lloret, F. (2022). Comparing climatic suitability and niche distances to explain populations responses to extreme climatic events. *Ecography*, 2022(11). <https://doi.org/10.1111/ecog.06263>
- Permán-García, J., Iriarte-Goñi, I., & Lario-Leza, F. J. (2017). *La restauración forestal de España: 75 años de una ilusión*. (978th-84th-491st-1495th–3rd ed.).
- Piovesan, G., & Biondi, F. (2021). On tree longevity. *New Phytologist*, 231(4), 1318–1337. <https://doi.org/10.1111/nph.17148>
- 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. *Annals of Forest Science*, 65(3), 306–306. <https://doi.org/10.1051/forest:2008003>
- Pregitzer, K. S., & Euskirchen, E. S. (2004). Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Global Change Biology*, 10(12), 2052–2077. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00866.x>
- Puhlick, J. J., Weiskittel, A. R., Fernandez, I. J., Fraver, S., Kenefic, L. S., Seymour, R. S., Kolka, R. K., Rustad, L. E., & Brissette, J. C. (2016). Long-term influence of alternative forest management treatments on total ecosystem and wood product carbon storage. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(11), 1404–1412. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0193>
- 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. *Global Ecology and Biogeography*, 23(3), 311–322. <https://doi.org/10.1111/geb.12126>
- Ruiz-Peinado, R., Bravo-Oviedo, A., López-Senespleda, E., Bravo, F., & Del Rio, M. (2017). Forest management and carbon sequestration in the Mediterranean region: A review. *Forest Systems*, 26(2), eR04S. <https://doi.org/10.5424/fs/2017262-11205>

- Sage, R. F. (2020). Global change biology: A primer. *Global Change Biology*, 26(1), 3–30. <https://doi.org/10.1111/gcb.14893>
- Sallé, A., Nageleisen, L.-M., & Lieutier, F. (2014). Bark and wood boring insects involved in oak declines in Europe: Current knowledge and future prospects in a context of climate change. *Forest Ecology and Management*, 328, 79–93. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.027>
- Sánchez-Cuesta, R., Ruiz-Gómez, F. J., Duque-Lazo, J., González-Moreno, P., & Navarro-Cerrillo, R. M. (2021). The environmental drivers influencing spatio-temporal dynamics of oak defoliation and mortality in dehesas of Southern Spain. *Forest Ecology and Management*, 485, 118946. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118946>
- Sánchez-López, G., Hernández, A., Pla-Rabes, S., Trigo, R. M., Toro, M., Granados, I., Sáez, A., Masqué, P., Pueyo, J. J., Rubio-Inglés, M. J., & Giral, S. (2016). Climate reconstruction for the last two millennia in central Iberia: The role of East Atlantic (EA), North Atlantic Oscillation (NAO) and their interplay over the Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews*, 149, 135–150. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.07.021>
- Sánchez-Salguero, R., Linares, J. C., Camarero, J. J., Madrigal-González, J., Hevia, A., Sánchez-Miranda, Á., Ballesteros-Cánovas, J. A., Alfaro-Sánchez, R., García-Cervigón, A. I., Bigler, C., & Rigling, A. (2015). Disentangling the effects of competition and climate on individual tree growth: A retrospective and dynamic approach in Scots pine. *Forest Ecology and Management*, 358, 12–25. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.08.034>
- San-Eufrasio, B., Castillejo, M. Á., Labella-Ortega, M., Ruiz-Gómez, F. J., Navarro-Cerrillo, R. M., Tienda-Parrilla, M., Jorrín-Novo, J. V., & Rey, M.-D. (2021). Effect and Response of *Quercus ilex* subsp. *ballota* [Desf.] Samp. Seedlings From Three Contrasting Andalusian Populations to Individual and Combined Phytophthora cinnamomi and Drought Stresses. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.722802>
- Sangüesa-Barreda, G., Camarero, J. J., García-Martín, A., Hernández, R., & de la Riva, J. (2014). Remote-sensing and tree-ring based characterization of forest defoliation and growth loss due to the Mediterranean pine processionary moth. *Forest Ecology and Management*, 320, 171–181. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.008>
- Sangüesa-Barreda, G., Di Filippo, A., Piovesan, G., Rozas, V., Di Fiore, L., García-Hidalgo, M., García-Cervigón, A. I., Muñoz-Garachana, D., Baliva, M., & Olano, J. M. (2021). Warmer springs have increased the frequency and extension of late-frost defoliations in southern European beech forests. *Science of The Total Environment*, 775, 145860. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145860>
- Santamarina, S., Montesinos, D., Alfaro-Saiz, E., & Acedo, C. (2022). Drought affects the performance of native oak seedlings more strongly than competition with invasive crested wattle seedlings. *Plant Biology*, 24(7), 1297–1305. <https://doi.org/10.1111/plb.13416>
- Sardans, J., & Peñuelas, J. (2013). Plant-soil interactions in Mediterranean forest and shrublands: impacts of climatic change. *Plant and Soil*, 365(1–2), 1–33. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1591-6>
- Schönbeck, L., Gessler, A., Hoch, G., McDowell, N. G., Rigling, A., Schaub, M., & Li, M. (2018). Homeostatic levels of nonstructural carbohydrates after 13 yr of drought and irrigation in *Pinus sylvestris*. *New Phytologist*, 219(4), 1314–1324. <https://doi.org/10.1111/nph.15224>
- Schwalm, C. R., Anderegg, W. R. L., Michalak, A. M., Fisher, J. B., Biondi, F., Koch, G., Litvak, M., Ogle, K., Shaw, J. D., Wolf, A., Huntzinger, D. N., Schaefer, K., Cook, R., Wei, Y., Fang, Y., Hayes, D., Huang, M., Jain, A., & Tian, H. (2017). Global patterns of drought recovery. *Nature*, 548(7666), 202–205. <https://doi.org/10.1038/nature23021>
- Seddon, N., Smith, A., Smith, P., Key, I., Chausson, A., Girardin, C., House, J., Srivastava, S., & Turner, B. (2021). Getting the message right on nature-based solutions to climate change. *Global Change Biology*, 27(8), 1518–1546. <https://doi.org/10.1111/gcb.15513>
- Segura, C., Jiménez, M. N., Nieto, O., Navarro, F. B., & Fernández-Ondoño, E. (2016). Changes in soil organic carbon over 20 years after afforestation in semiarid SE Spain. *Forest Ecology and Management*, 381, 268–278. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.035>
- Seki, O., Foster, G. L., Schmidt, D. N., Mackensen, A., Kawamura, K., & Pancost, R. D. (2010). Alkenone and boron-based Pliocene pCO₂ records. *Earth and Planetary Science Letters*, 292(1–2), 201–211. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2010.01.037>
- Serra-Maluquer, X., Granda, E., Camarero, J. J., Vilà-Cabrera, A., Jump, A. S., Sánchez-Salguero, R., Sangüesa-Barreda, G., Imbert, J. B., & Gazol, A. (2021). Impacts of recurrent dry and wet years alter long-term tree growth trajectories. *Journal of Ecology*, 109(3), 1561–1574. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13579>

- Serrano, M. S., Pérez, F. J., & Gómez-Aparicio, L. (2021). Disentangling the interactive effects of climate change and *Phytophthora cinnamomi* on coexisting Mediterranean tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*, 298–299, 108295. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108295>
- Serrano, M. S., Romero, M. Á., Homet, P., & Gómez-Aparicio, L. (2022). Climate change impact on the population dynamics of exotic pathogens: The case of the worldwide pathogen *Phytophthora cinnamomi*. *Agricultural and Forest Meteorology*, 322, 109002. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.109002>
- Shestakova, T. A., Gutiérrez, E., Kirilyanov, A. V., Camarero, J. J., Génova, M., Knorre, A. A., Linares, J. C., Resco de Dios, V., Sánchez-Salguero, R., & Voltas, J. (2016). Forests synchronize their growth in contrasting Eurasian regions in response to climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(3), 662–667. <https://doi.org/10.1073/pnas.1514717113>
- Shestakova, T. A., Gutiérrez, E., Valeriano, C., Lapshina, E., & Voltas, J. (2019). Recent loss of sensitivity to summer temperature constrains tree growth synchrony among boreal Eurasian forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 268, 318–330. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.01.039>
- Sippel, S., Reichstein, M., Ma, X., Mahecha, M. D., Lange, H., Flach, M., & Frank, D. (2018). Drought, Heat, and the Carbon Cycle: a Review. *Current Climate Change Reports*, 4(3), 266–286. <https://doi.org/10.1007/s40641-018-0103-4>
- SPERRY, J. S., MEINZER, F. C., & McCULLOH, K. A. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment*, 31(5), 632–645. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01765.x>
- Stephenson, N. L., Das, A. J., Condit, R., Russo, S. E., Baker, P. J., Beckman, N. G., Coomes, D. A., Lines, E. R., Morris, W. K., Rüger, N., Álvarez, E., Blundo, C., Bunyavejchewin, S., Chuyong, G., Davies, S. J., Duque, Á., Ewango, C. N., Flores, O., Franklin, J. F., ... Zavala, M. A. (2014). Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, 507(7490), 90–93. <https://doi.org/10.1038/nature12914>
- Stine, A. R. (2019). Global Demonstration of Local Liebig's Law Behavior for Tree-Ring Reconstructions of Climate. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, 34(2), 203–216. <https://doi.org/10.1029/2018PA003449>
- Su, L., Heydari, M., Omidipour, R., Soheili, F., Cheraghi, J., Manuel Villa, P., & Prévosto, B. (2023). Stand structural diversity and elevation rather than functional diversity drive aboveground biomass in historically disturbed semiarid oak forests. *Forest Ecology and Management*, 543, 121139. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121139>
- Tao, W., Mao, K., He, J., Smith, N. G., Qiao, Y., Guo, J., Yang, H., Wang, W., Liu, J., & Chen, L. (2022). Daytime warming triggers tree growth decline in the Northern Hemisphere. *Global Change Biology*, 28(16), 4832–4844. <https://doi.org/10.1111/gcb.16238>
- Tejedor, E., Serrano-Notivol, R., Luis, M., Saz, M. A., Hartl, C., St. George, S., Büntgen, U., Liebhold, A. M., Vuille, M., & Esper, J. (2020). A global perspective on the climate-driven growth synchrony of neighbouring trees. *Global Ecology and Biogeography*, 29(7), 1114–1125. <https://doi.org/10.1111/geb.13090>
- Toïgo, M., Barraquand, F., Barnagaud, J.-Y., Piou, D., & Jactel, H. (2017). Geographical variation in climatic drivers of the pine processionary moth population dynamics. *Forest Ecology and Management*, 404, 141–155. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.024>
- Trouillier, M., van der Maaten-Theunissen, M., Harvey, J., Würth, D., Schnittler, M., & Wilmking, M. (2018). Visualizing Individual Tree Differences in Tree-Ring Studies. *Forests*, 9(4), 216. <https://doi.org/10.3390/f9040216>
- Vayreda, J., Martínez-Vilalta, J., Gracia, M., & Retana, J. (2012). Recent climate changes interact with stand structure and management to determine changes in tree carbon stocks in panish forests. *Global Change Biology*, 18(3), 1028–1041. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02606.x>
- Vázquez-González, C., Zas, R., Erbilgin, N., Ferrenberg, S., Rozas, V., & Sampedro, L. (2020). Resin ducts as resistance traits in conifers: linking dendrochronology and resin-based defences. *Tree Physiology*, 40(10), 1313–1326. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa064>
- Vié, J., Hilton-Taylor, C., & Stuart, S. (2009). *Wildlife in a Changing World – An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species*.
- Vieira, J., Carvalho, A., & Campelo, F. (2020). Tree Growth Under Climate Change: Evidence From Xylogenesis Timings and Kinetics. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00090>
- Vieira, J., Rossi, S., Campelo, F., Freitas, H., & Nabais, C. (2014). Xylogenesis of *Pinus pinaster* under a Mediterranean climate. *Annals of Forest Science*, 71(1), 71–80. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0341-5>

- Visser, H., van der Maaten-Theunissen, M., & Maaten, E. van der. (2023). BAI BAI bias – An evaluation of uncertainties in calculating basal area increments from cores. *Dendrochronologia*, 78, 126066. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2023.126066>
- von Arx, G., Crivellaro, A., Prendin, A. L., Čufar, K., & Carrer, M. (2016). Quantitative Wood Anatomy—Practical Guidelines. *Frontiers in Plant Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00781>
- Walkley, A. (1947). A CRITICAL EXAMINATION OF A RAPID METHOD FOR DETERMINING ORGANIC CARBON IN SOILS—EFFECT OF VARIATIONS IN DIGESTION CONDITIONS AND OF INORGANIC SOIL CONSTITUENTS. *Soil Science*, 63(4), 251–264.
- WILLIS, K., & VANANDEL, T. (2004). Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. *Quaternary Science Reviews*, 23(23–24), 2369–2387. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2004.06.002>
- Worldometer. (2023). *Elaboration of data by United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division*. World Population Prospects: The 2022 Revision.
- Zeller, L., & Pretzsch, H. (2019). Effect of forest structure on stand productivity in Central European forests depends on developmental stage and tree species diversity. *Forest Ecology and Management*, 434, 193–204. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.024>
- Zscheischler, J., Mahecha, M. D., von Buttlar, J., Harmeling, S., Jung, M., Rammig, A., Randerson, J. T., Schölkopf, B., Seneviratne, S. I., Tomelleri, E., Zaehle, S., & Reichstein, M. (2014). A few extreme events dominate global interannual variability in gross primary production. *Environmental Research Letters*, 9(3), 035001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/3/035001>