



**2025** | **16-20**  
GIJÓN | JUNIO

9º CONGRESO **FORESTAL** ESPAÑOL

**9CFE-1955**

---

Organiza





## Efecto de la aridez sobre la multifuncionalidad de los bosques ibéricos de *Pinus* y *Quercus*

CRISTINA C. BASTIAS (1), GINÉS RODRÍGUEZ CASTILLA (1), PABLO SALAZAR (1), AURELIO DÍAZ HERRAIZ (1)(3), NURIA GONZÁLEZ HERRANZ (1), PALOMA RUIZ-BENITO (4), VIDAL BARRÓN (5), JOSÉ LUIS QUERO PÉREZ (2) #, RAFAEL VILLAR (1)

#

1. Área de Ecología, Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal, Campus de Rabanales, Universidad de Córdoba, España.
2. Departamento de Ingeniería Forestal, Campus de Rabanales, Universidad de Córdoba, España.
3. Instituto Federal de Educación, Ciencia y Tecnología del Amazonas, Campus Humaitá, Amazonas, Brasil.
4. Grupo de Ecología y Restauración Forestal, Departamento de Ciencias de la Vida, Universidad de Alcalá, España.
5. Departamento de Agronomía, Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos y de Montes, Universidad de Córdoba, España.

# Jose Luis Quero Pérez y Rafael Villar comparten la coautoría senior

### Resumen

Los bosques mediterráneos desempeñan un papel fundamental en la provisión de múltiples funciones y servicios ecosistémicos que están amenazados por el cambio climático. Este estudio examina cómo las diferencias en la identidad de las especies arbóreas (*Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Quercus faginea* y *Quercus ilex*) modulan los efectos de la aridez en la multifuncionalidad de los bosques. Se analizaron 55 parcelas seleccionadas del Inventario Forestal Nacional de España, evaluando 11 indicadores funcionales clave, que incluyen la productividad primaria, regeneración forestal, biodiversidad, descomposición y reciclaje de nutrientes. Los resultados muestran que los bosques dominados por *Pinus* experimentaron una reducción significativa en su multifuncionalidad con el aumento de la aridez, mientras que los bosques de *Quercus* demostraron mayor estabilidad funcional bajo condiciones áridas. La productividad primaria emergió como un factor crucial en esta relación, aunque su impacto no siempre fue sinérgico con otras funciones del ecosistema. Además, la aridez provocó una disminución de las asociaciones funcionales positivas (sinergias) y un aumento de las compensaciones negativas entre funciones ecosistémicas, especialmente en los bosques de *Pinus*. Estos resultados subrayan la necesidad de estrategias de manejo diferenciadas para enfrentar los desafíos del cambio climático.

**Palabras clave:** biodiversidad, biomasa, productividad, regeneración, servicios ecosistémicos

### 1. Introducción

La multifuncionalidad de los ecosistemas comprende procesos interconectados diversos que resultan en un amplio espectro de funciones y servicios que contribuyen significativamente al bienestar humano (BYRNES ET AL., 2014; ZAVALETA ET AL., 2010). En los bosques, estas funciones abarcan desde la producción de madera, la regeneración forestal y la conservación de la biodiversidad hasta el reciclaje de nutrientes, estando vinculadas a servicios esenciales como la captura de carbono, la regulación climática, el control de plagas o la provisión de hábitats (BROCKERHOFF ET AL., 2017; GADOW ET AL., 2021;



MORI ET AL., 2017). Sin embargo, las presiones ambientales recientes, como el cambio climático, representan desafíos significativos tanto para la biodiversidad (SHI ET AL., 2021) como para las capacidades de los bosques de mantener su multifuncionalidad y provisión de servicios (HU ET AL., 2021; HUANG ET AL., 2017; MAESTRE ET AL., 2012).

Modelos teóricos sugieren que el aumento de la aridez podría conducir a una reducción en la multifuncionalidad de los ecosistemas (BERDUGO ET AL., 2022; BOTTA ET AL., 2019). No obstante, la evidencia empírica que respalde esta relación es limitada en los bosques, donde su complejidad estructural inherente y el papel crucial que juega la identidad de las especies dificultan establecer patrones claros entre la aridez y la multifuncionalidad (BÖLÖNI ET AL., 2021; CARMONA-YÁÑEZ ET AL., 2023). Comprender cómo los ecosistemas forestales responden a cambios ambientales es esencial para mejorar nuestra capacidad de predecir su funcionamiento futuro y los servicios que proveen (TRUMBORE ET AL., 2015). Esta importancia es aún mayor en la región mediterránea, donde las condiciones climáticas únicas colocan a los bosques bajo un alto riesgo frente al cambio global (PEÑUELAS ET AL., 2017).

La región mediterránea de la Península Ibérica, caracterizada por temporadas secas prolongadas, olas de calor y precipitaciones limitadas y fluctuantes, enfrenta un riesgo significativo de desertificación en los próximos años (GIORGI Y LIONELLO, 2008; IPCC, 2018). En tierras áridas, definidas por zonas de suelo desnudo con vegetación dispersa, la evidencia empírica emergente sugiere que la relación entre aridez y multifuncionalidad de los ecosistemas no sigue patrones lineales, sino que puede presentar dinámicas abruptas. Por ejemplo, estudios globales han demostrado cambios discontinuos en atributos funcionales y estructurales de los ecosistemas, como la productividad y riqueza vegetal o el carbono orgánico del suelo, cuando la aridez supera ciertos umbrales (BERDUGO ET AL., 2020). Aunque estos patrones han sido observados en tierras áridas y semiáridas, en los bosques los efectos de la aridez se han evaluado principalmente en funciones específicas, careciendo de un enfoque integrador que permita comprender cómo afecta la aridez a la multifuncionalidad forestal en su conjunto.

Se ha demostrado que la aridez reduce funciones ecosistémicas clave como la biomasa y la productividad forestal (HERRAIZ ET AL., 2023; SALAZAR ET AL., 2021; ZHAO Y RUNNING, 2010). Tradicionalmente, se ha asumido que la mejora de la productividad primaria beneficia automáticamente a otras funciones del ecosistema (ITO, 2011). Sin embargo, estudios recientes sugieren que esta perspectiva puede simplificar en exceso las complejas interacciones que existen entre las funciones dentro de los ecosistemas forestales (BAETEN ET AL., 2019; GAMFELDT ET AL., 2013; VAN DER PLAS ET AL., 2018). Desde una perspectiva de manejo y funcionamiento, sigue siendo una incógnita hasta qué punto la multifuncionalidad depende de la productividad primaria en condiciones de cambio climático y cómo esta interactúa con otras funciones ecosistémicas.

Una de las posibles explicaciones de la reducción en la multifuncionalidad inducida por la aridez es un cambio en las interacciones entre funciones ecosistémicas, manifestándose en forma de sinergias o compensaciones (MORÁN-ORDÓÑEZ ET AL., 2020). Las sinergias se producen cuando varias funciones aumentan simultáneamente, mientras que las compensaciones ocurren cuando la mejora de una función se produce a expensas de otra (BENNETT ET AL., 2009). Por ejemplo, un intercambio bien documentado se refiere a la eficiencia en el uso del



agua frente a la captura de carbono, que puede ser más marcado en ecosistemas áridos debido a las adaptaciones de las especies al clima seco (KANG Y KANG, 2019). Además, la aridez puede provocar una debilitación o pérdida de ciertas funciones ecosistémicas, lo que resulta en una interrupción de las asociaciones funcionales que impacta negativamente en la multifuncionalidad. Este desacoplamiento funcional puede reducir la eficiencia y aumentar la vulnerabilidad de los ecosistemas, limitando su capacidad para proporcionar múltiples servicios ecosistémicos (DELGADO-BAQUERIZO ET AL., 2013).

En la Península Ibérica, los géneros de árboles más representativos en los bosques mediterráneos son *Pinus* y *Quercus* (CASTRO, 1997). Ambos tienen una importancia ecológica y funcional distinta. Los bosques de *Pinus* se han valorado tradicionalmente por sus servicios de aprovisionamiento, como la producción de madera y la captura de carbono, debido a su rápido crecimiento y densos doseles (TORRES ET AL., 2021). Por otro lado, los bosques de *Quercus*, con hojas descomponibles, patrones de ramificación complejos y sistemas radiculares profundos, destacan en la conservación de la biodiversidad, la regulación hídrica y el reciclaje de nutrientes (RAMOS ET AL., 2014). Aunque ambos géneros muestran una notable resiliencia frente a condiciones ambientales adversas, difieren en sus respuestas ecofisiológicas a la sequía. Mientras que *Quercus* se considera parcialmente tolerante a la sequía, *Pinus* tiende a evitarla, mostrando respuestas más rápidas y limitaciones de adaptabilidad funcional frente a cambios climáticos (CARNICER ET AL., 2013; FERRIO ET AL., 2003; ZWEIFEL ET AL., 2007).

## 2. Objetivos

Este estudio investiga cómo la identidad de las especies y la aridez afectan la capacidad de multifuncionalidad de los bosques mediterráneos. Para ello, se seleccionaron 55 parcelas del tercer Inventario Forestal Nacional Español dominadas por cuatro especies (*Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Quercus faginea* y *Quercus ilex*), distribuidas a lo largo de gradientes de aridez. En cada parcela se midieron 11 indicadores funcionales que abarcan la productividad primaria, regeneración forestal, biodiversidad, descomposición y reciclaje de nutrientes (CRUZ-ALONSO ET AL., 2019; GAMFELDT ET AL., 2013; VAN DER PLAS ET AL., 2018, 2016; YUAN ET AL., 2020). Este trabajo busca responder tres preguntas principales: ¿cómo afecta la aridez a la multifuncionalidad en diferentes tipos de bosques mediterráneos?, ¿es la productividad primaria una función clave que modula la relación entre aridez y multifuncionalidad?, ¿cambian las sinergias y compensaciones entre funciones ecosistémicas en sitios húmedos y secos? Se plantea como hipótesis que la aridez provoca una reducción en la multifuncionalidad, modulada parcialmente por la productividad primaria, y que esta disminución es más pronunciada en los bosques de *Pinus* que en los de *Quercus*, debido a su mayor resistencia a la sequía y su capacidad de adaptación.

## 3. Metodología

### Selección de Parcelas

El Inventario Forestal Nacional (IFN) es una iniciativa integral a nivel nacional que evalúa parcelas de 25 m de radio en regiones boscosas de toda España, con una densidad de una parcela por kilómetro cuadrado (ALBERDI ET AL., 2016; VILLAESCUSA Y DÍAZ, 1998). Para este estudio, se utilizaron como base las parcelas seleccionadas en el tercer IFN español, realizado entre 1997 y 2007, dependiendo de la región. Inicialmente, se identificaron todas las parcelas del IFN dominadas



por una de las cuatro especies arbóreas de interés: *Pinus halepensis* Mill., *Pinus pinaster* Ait., *Quercus faginea* Lam. y *Quercus ilex* L. subsp. *ballota*, incluidas en la lista de especies más representativas y ampliamente distribuidas en España (MONTERO ET AL., 2005).

La dominancia de una especie en una parcela se determinó según la biomasa arbórea de la especie focal, que debía representar al menos el 50% de la biomasa total de la parcela (entre el 76 y el 100% para *P. halepensis*; el 56 y el 100% para *P. pinaster*; el 86 y el 100% para *Q. ilex* y el 77 y el 100% para *Q. faginea*). La biomasa arbórea de cada parcela se calculó mediante ecuaciones alométricas basadas en el diámetro a la altura del pecho (MONTERO ET AL., 2005). Otros criterios de selección incluyeron: (i) accesibilidad fácil o media, (ii) ausencia de intervenciones de manejo recientes y (iii) densidades inferiores a 1500 árboles por hectárea para evitar parcelas excesivamente densas. Muchas áreas reforestadas con especies de *Pinus* bajo el Plan Nacional de Corrección Hidrológico-Forestal de 1933 presentaron densidades extremadamente altas y, debido a la falta de manejo posterior, esto pudo haber afectado la estabilidad forestal (PÉREZ-SOBA, 2017).

De este subconjunto inicial, se realizó una segunda selección para incluir parcelas con diferentes niveles de aridez, permitiendo un trabajo de campo específico. Para equilibrar el esfuerzo y tamaño de muestreo, las parcelas se categorizaron en cuatro niveles distintos de aridez, desde baja hasta alta (Fig. 1). El índice de aridez de cada parcela se calculó utilizando la fórmula modificada del Índice de Aridez de Martonne:

$I_{Am} = \{[MAP] / [MAT + 10]\} + \{[12 \times DMP] / [DMT + 10] / 2$  (STEPHEN, 2005), donde MAP representa la precipitación media anual acumulada, MAT la temperatura media anual, DMP la precipitación en el mes más seco y DMT la temperatura en el mes más seco. Estos parámetros climáticos se derivaron de un promedio de 30 años (1970-2000) obtenido de WorldClim 2.1 (FICK Y HIJMANS, 2017). Para evitar interpretaciones contraintuitivas, donde valores más altos de  $I_{Am}$  indican mayor disponibilidad hídrica, se realizó la siguiente transformación:  $IA = 250 - I_{Am}$ . Esta transformación invierte la relación original de  $I_{Am}$ , mantiene una correlación lineal entre ambos ( $r=1$ ) y no influye en los resultados (SALAZAR ET AL., 2021).

En resumen, se seleccionaron entre tres y cinco parcelas dentro de cada nivel de aridez para cada tipo de bosque, resultando en 14 parcelas de *Pinus halepensis*, 14 de *Pinus pinaster*, 12 de *Quercus faginea* y 15 de *Quercus ilex* (Fig. 1). Se priorizó seleccionar parcelas del mismo tipo de bosque y nivel de aridez dentro del mismo parque nacional/natural o región climática, manteniendo una distancia mínima de al menos 1 km, para evitar pseudo-replicaciones (VILLAESCUSA Y DÍAZ, 1998). La distancia promedio entre parcelas dentro de la misma región climática por especie fue: 1,7 km para *P. halepensis*, 7,3 km para *P. pinaster*, 2,25 km para *Q. faginea* y 3,8 km para *Q. ilex*.



**Figura 1.** Distribución de las especies y ubicación de las parcelas de estudio para las cuatro especies arbóreas (*P. halepensis*, *P. pinaster*, *Q. faginea* y *Q. ilex*) en España. El gradiente de aridez para cada especie se categoriza del grado más bajo al más alto de aridez de la siguiente manera: 1 (azul), 2 (verde), 3 (naranja) y 4 (rojo). Los datos de distribución de las especies (en rosa) se obtuvieron de la base de datos EUFORGEN (EUFORGEN, 2003) para todas las especies excepto *Q. faginea*, cuyos datos provinieron del Centro Común de Investigación de la Comisión Europea (BECK ET AL., 2020).

### **Caracterización de funciones ecosistémicas y multifuncionalidad**

Se utilizaron once indicadores funcionales de los ecosistemas (EFs, por sus siglas en inglés) para caracterizar la multifuncionalidad en cada parcela. Los EFs (entre paréntesis) estaban relacionados con la productividad primaria (biomasa forestal, productividad forestal, biomasa del sotobosque y productividad del sotobosque), la regeneración forestal (abundancia y riqueza de regeneración de árboles), la biodiversidad (riqueza de especies del sotobosque y de artrópodos), la descomposición (madera muerta, abundancia de hojarasca) y el reciclaje de nutrientes (fertilidad del suelo). Todos los EFs medidos tienen vínculos establecidos con servicios ecosistémicos de apoyo, aprovisionamiento o regulación (Tabla 1) y son consistentes con estudios forestales previos (CRUZ-ALONSO ET AL., 2019; GAMFELDT ET AL., 2013; VAN DER PLAS ET AL., 2018, 2016; YUAN ET AL., 2020). Una descripción detallada de los métodos utilizados para cuantificar cada EF se presenta en la Tabla 1.

Particularmente, el indicador funcional del ecosistema "fertilidad del suelo" se obtuvo a partir de análisis de componentes principales (PCA), utilizando



mediciones de carbono orgánico del suelo (C-org), macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg) y micronutrientes (Fe, Zn, Mn y Cu) a nivel de tipo de bosque. El PCA permite capturar la máxima variabilidad de los datos del suelo en diferentes dimensiones principales. Se utilizaron los dos ejes principales del PCA, ya que absorbieron más del 50% de la variabilidad del suelo.

En general, los resultados de estos PCAs indicaron que la primera dimensión (PC1SOIL) se correlacionó positivamente (coeficientes de Spearman  $> 0,40$ ) con el carbono orgánico del suelo y los macronutrientes, particularmente N, en todos los bosques. La dimensión PC1SOIL explicó entre el 35 y el 41% de la variabilidad de la fertilidad del suelo según el tipo de bosque. En cambio, la segunda dimensión (PC2SOIL), que explicó entre el 22 y el 32% de la fertilidad del suelo, se correlacionó principalmente con micronutrientes del suelo, especialmente Cu, Zn y Mn. Los valores de las dos primeras dimensiones del PCA se extrajeron y se utilizaron como indicadores funcionales de "fertilidad del suelo". Se utilizó el paquete 'stats' de R para los análisis PCA (R CORE TEAM, 2021).

Antes de calcular los índices de multifuncionalidad, se realizaron correlaciones de Spearman entre los once EFs para detectar posibles colinearidades, particularmente aquellas negativas, que podrían sesgar el desempeño de la multifuncionalidad ecosistémica (BYRNES ET AL., 2014; MANNING ET AL., 2018). Como ningún par de EFs presentó una correlación negativa fuerte (es decir, coeficientes de correlación de Spearman  $< -0,7$  en todos los casos), todos los EFs se incluyeron en la cuantificación de los índices de multifuncionalidad para todos los tipos de bosque.

### **Cuantificación de la multifuncionalidad**

Se aplicaron dos enfoques diferentes para cuantificar la multifuncionalidad (BYRNES ET AL., 2014):

**1. Enfoque de promedio:** Este método consistió en promediar los valores estandarizados (media 0 y desviación estándar 1) de múltiples funciones (variando entre 0 y 1) en un único índice a nivel de parcela (HOOPER Y VITOUSEK, 1998). Esta estandarización permite la comparación entre indicadores funcionales heterogéneos asociados con distintas funciones ecosistémicas, teniendo en cuenta sus diferentes rangos y unidades de medida, y conservando la variabilidad relativa de cada función ecosistémica. Aunque este método asume que todas las funciones son comparables en importancia ecológica, lo que sigue siendo debatido en investigaciones ecológicas, su aplicación general es directa y ampliamente aceptada en la literatura sobre multifuncionalidad de los ecosistemas (e.g., CARMONA-YÁÑEZ ET AL., 2023; LI ET AL., 2024; LUO ET AL., 2023; MAESTRE ET AL., 2012; MOUILLOT ET AL., 2011).

**2. Enfoque multivariado:** Se utilizó un análisis de componentes principales (PCA) con todos los EFs para condensar la información funcional en dos nuevas variables (los dos ejes principales del PCA). Estas dimensiones, que representan el espacio euclidiano multivariado de la funcionalidad ecosistémica, permiten identificar funciones que varían conjuntamente en respuesta a las condiciones ambientales. Sin embargo, este enfoque tiene limitaciones, ya que a menudo se basa en los dos primeros ejes que capturan la mayor parte de la variación funcional, lo que puede excluir porciones del espacio multifuncional vinculadas a ejes menores que reflejan respuestas únicas de funciones específicas al gradiente ambiental (aridez). Se utilizó el paquete 'multifunc' de R para la cuantificación de la



multifuncionalidad (BYRNES ET AL., 2014).

**Tabla 1.** Lista de indicadores funcionales utilizados para caracterizar la multifuncionalidad forestal, junto con su vínculo con funciones y servicios ecosistémicos (GARLAND ET AL., 2021). La tabla contiene los métodos utilizados para calcular cada indicador, basados en el trabajo de campo realizado para este estudio específico, excepto la productividad forestal, que se calculó utilizando datos del inventario forestal nacional.



Productividad primaria	Biomasa forestal	La biomasa forestal (Mg/ha) se calculó utilizando ecuaciones alométricas específicas por especie de Montero et al. (2005). Véase (ALBERDI ET AL., 2016; SALAZAR ET AL., 2021) para más detalles.	Captura y almacenamiento de carbono
Productividad forestal	La productividad forestal (Mg/ha/año) se calculó como la diferencia en la biomasa arbórea entre el tercer Inventario Forestal Nacional (2006-2007) y los datos obtenidos en campo (2021-2022), dividida por los años transcurridos entre ambos muestreos.		Captura y almacenamiento de carbono, producción primaria
Biomasa del sotobosque leñoso	La altura y el porcentaje de cobertura de las plantas leñosas del sotobosque (DAP < 7.5 cm) se midieron en cuadrados de 1 m x 1 m a lo largo de tres transectos lineales de 20 metros de longitud. Los transectos estaban separados 10 metros, y uno de ellos cruzaba el centro de la parcela principal. La biomasa del sotobosque (Mg/ha) se calculó utilizando ecuaciones alométricas específicas por especie de Montero et al. (2020).		Captura y almacenamiento de carbono, producción primaria
Regeneración forestal	Abundancia de regeneración arbórea	El número de individuos arbóreos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) inferior a 7.5 cm se contó dentro de un círculo de 5 metros de radio ubicado en el centro de la parcela. Expresado como número de individuos reclutados/m <sup>2</sup>	Recuperación del bosque
Riqueza de regeneración arbórea	El número de especies arbóreas con un diámetro a la altura del pecho (DAP) inferior a 7.5 cm se contó dentro de un círculo de 5 m de radio ubicado en el centro de la parcela. Expresado como número de especies reclutadas/m <sup>2</sup>		Recuperación del bosque
Biodiversidad	Riqueza del sotobosque leñoso	El número de especies vegetales del sotobosque se identificó en cada cuadrado de 1 m x 1 m a lo largo de los tres transectos lineales de 20 metros de longitud. Expresado como número de especies del sotobosque/m <sup>2</sup>	Recursos alimenticios, provisión de hábitats, polinización
Riqueza de artrópodos	El muestreo de fauna de artrópodos se realizó entre mayo y octubre, asegurando días soleados. Los artrópodos fueron recolectados de la vegetación y la superficie del suelo a lo largo de los tres transectos lineales de 20 metros y 1 m <sup>2</sup> a ambos lados de los transectos dentro de la parcela principal (los mismos utilizados para la cuantificación de biomasa y riqueza del sotobosque). Los artrópodos edáficos se recolectaron utilizando un aspirador manual, mientras que los de la vegetación fueron capturados con un Insecta-Zooka BioQuip®. Posteriormente, los artrópodos se preservaron en alcohol para su identificación a nivel de morfoespecie y obtener la riqueza de artrópodos a nivel de parcela. Expresado como		Polinización, control de plagas



### Análisis estadístico

Se evaluó la variación en la multifuncionalidad ecosistémica inducida por la aridez entre bosques de *Pinus* y *Quercus* utilizando dos análisis complementarios. Primero, se realizó un ANOVA de dos factores, utilizando el índice de multifuncionalidad (derivado del enfoque de promedio) como variable respuesta, y la interacción entre los factores tipo de bosque (*Pinus* vs. *Quercus*) y aridez (cuatro niveles) como predictores. Debido al tamaño de muestra de 55 parcelas, esta metodología podría generar una pérdida significativa de grados de libertad. Por lo tanto, se complementó con un modelo lineal que trató la aridez como una variable continua, permitiendo una mayor flexibilidad para capturar las variaciones en la multifuncionalidad inducidas por la aridez en diferentes tipos de bosque.

Para cada tipo de bosque, se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis para evaluar el efecto de la aridez (categorías) en cada función ecosistémica y en los índices de multifuncionalidad (promedio y PCA). Cuando se detectaron efectos significativos, se realizaron pruebas post hoc de Dunn con corrección de Holm para identificar variaciones significativas entre categorías de aridez dentro de cada tipo de bosque.

Posteriormente, se aplicaron correlaciones de Spearman entre los 11 EFs para examinar cambios en la fuerza y dirección de las covariaciones en función del nivel de aridez y género de las especies. Las estructuras de covariación funcional se representaron gráficamente mediante redes de vínculos no dirigidos para cada género (*Pinus* y *Quercus*) en los niveles más húmedos y más secos. Las asociaciones significativas entre EFs se clasificaron como sinergias (positivas) o compensaciones (negativas). Se calcularon las densidades de aristas (ED) como la proporción entre el número de correlaciones significativas y todas las posibles interacciones entre EFs. Las diferencias entre matrices de correlación se evaluaron mediante la norma de Frobenius, utilizando permutaciones aleatorias para determinar la significancia estadística.

Se utilizó el paquete 'igraph' de R para generar las redes funcionales (CSÁRDI ET AL., 2024), y todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R versión 4.1.2 (R CORE TEAM, 2021).

### 3. Resultados

#### Variación en la multifuncionalidad forestal y la productividad a lo largo del gradiente de aridez por tipo de bosque

Se observó un efecto significativo de interacción entre la aridez y el tipo de bosque en la multifuncionalidad forestal, independientemente de si la aridez se trató como una variable categórica o continua (Tabla 2). En general, la multifuncionalidad del ecosistema varió significativamente entre bosques de *Pinus* y *Quercus* a lo largo del gradiente de aridez.

**Tabla 2.** Cambios en la multifuncionalidad forestal, incluyendo el efecto principal y la interacción entre el tipo de bosque y la aridez. Resultados de pruebas ANOVA de dos factores que incluyen todas las parcelas ( $n = 56$ ) dominadas por cuatro especies forestales diferentes clasificadas en dos géneros (*Pinus* y *Quercus*) a lo largo de cuatro niveles de aridez (variables categóricas). La tabla presenta la suma de cuadrados, los grados de libertad (d.f.), el valor F, la significancia estadística para cada variable. También se proporciona el valor de R-cuadrado ajustado y el P-



valor para el modelo general.

Tipo de bosque	0.034	1	8.647	0.005	0.45	<0.000
Aridez	0.137	3	11.60		<0.000	
Tipo de bosque × aridez	0.108	3	9.185		<0.000	

Cada función ecosistémica respondió de manera diferente al aumento de la aridez, dependiendo del tipo de bosque (ver efecto general en la Tabla 3). En los bosques dominados por *Pinus*, se observó una disminución significativa en la biomasa y productividad forestal a medida que aumentaban los niveles de aridez (Tabla 3). Paralelamente, la regeneración forestal (abundancia y riqueza) mostró disminuciones notables con la aridez, particularmente significativas en las parcelas de *P. halepensis* (Tabla 3). La riqueza del sotobosque y de artrópodos disminuyó con la aridez en ambos bosques de *Pinus* (Tabla 3). Además, el  $PC_{2SOIL}$  (positivamente correlacionado con Cu e incluso Zn en bosques de *P. pinaster*) también se redujo significativamente entre las condiciones más húmedas y más secas, mientras que el  $PC_{1SOIL}$  (positivamente correlacionado con N y C orgánico en el caso de *P. halepensis*) no varió con la aridez en ningún bosque de *Pinus* (Tabla 3).

**Tabla 3.** Efectos del gradiente de aridez en cada función ecosistémica por tipo de bosque (prueba de suma de rangos de Kruskal-Wallis). Se presentan el tamaño de muestra (n), el estadístico chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) y la significancia estadística de la prueba (P-valor). Las funciones ecosistémicas significativamente o marginalmente afectadas por la aridez están en **negrita** o *italica*, respectivamente.

Variable	<i>Pinus halepensis</i>			<i>Pinus pinaster</i>			<i>Quercus faginea</i>			<i>Quercus ilex</i>		
	n	$\chi^2$	P	n	$\chi^2$	P	n	$\chi^2$	P	n	$\chi^2$	P
Biomasa forestal	14	<b>10.7</b>	<b>0.013</b>	14	<b>9.41</b>	<b>0.024</b>	12	7.51	0.057	16	7.37	0.061
Productividad forestal	14	<b>9.89</b>	<b>0.019</b>	14	<b>9.43</b>	<b>0.024</b>	12	0.74	0.863	16	0.81	0.847
Biomasa del sotobosque leñoso	14	<b>8.37</b>	<b>0.039</b>	14	4.23	0.238	12	6.08	0.108	16	<b>10.70</b>	<b>0.013</b>
Riqueza del sotobosque leñoso	14	6.82	0.078	14	1.29	0.73	12	0.82	0.843	16	<b>11.20</b>	<b>0.011</b>



Abundancia de regeneración arbórea	14	9.33	0.025	14	7.29	0.063	12	7.33	0.062	16	3.02		0.389	
Riqueza de regeneración arbórea	14	10.80	0.012	14	1.34	0.719	12	5.95	0.114	16	6.28		0.101	
Riqueza de artrópodos	14	6.47	0.091	14	11.20	0.011	12	3.94	0.268	16	9.70		0.021	
Madera muerta	14	1.49	0.686	14	0.73	0.865	12	0.43	0.933	16	1.81		0.613	
Hojarasca	14	3.46	0.326	14	1.87	0.600	12	4.38	0.223	16	0.56		0.904	
Fertilidad del suelo (PC <sub>1SOIL</sub> )			14	1.30	0.730	14	4.61	0.200	12	2.28	0.510	16	11.00	0.011
Fertilidad del suelo (PC <sub>2SOIL</sub> )			14	8.06	0.044	14	7.66	0.05	12	6.08	0.110	16	7.77	0.051

Cuando todas las funciones ecosistémicas se integraron en un único valor de multifuncionalidad, se obtuvo una disminución significativa y gradual en la multifuncionalidad del ecosistema con la aridez en ambos bosques de *Pinus* utilizando el enfoque de promedio (Chi-sq = 11; P = 0,01 para *P. halepensis* y Chi-sq= 7,72; P = 0,05 para *P. pinaster*; Fig. 2). Sin embargo, este patrón no fue tan claro para las especies de *Quercus* (Fig. 2). A diferencia de los bosques de *Pinus*, los bosques dominados por *Quercus* mostraron un patrón en forma de campana en las relaciones multifuncionalidad-aridez, con picos de multifuncionalidad en niveles intermedios de aridez (Fig. 2 y Fig. 3C-D), siendo significativo en parcelas de *Q. ilex* (Fig. 2C-D).

**Figura 2.** Efecto de la aridez en la multifuncionalidad del ecosistema para cada tipo de bosque. La multifuncionalidad del ecosistema se calculó a partir de 11 funciones ecosistémicas utilizando el enfoque de promedio (ver sección Materiales y Métodos). Se presentan el estadístico chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) y la significancia estadística (P-valor) de la prueba de suma de rangos de Kruskal-Wallis. Letras diferentes indican diferencias significativas según la prueba post hoc de Dunn. Los diagramas de caja indican la mediana, los percentiles 75% y 25%, y los valores más grandes y pequeños que son valores atípicos.

### Relaciones multifuncionales en *Pinus*

Considerando el enfoque multivariado, el PC<sub>1MULTIFUNCTIONALITY</sub>, correlacionado positivamente con biomasa y productividad forestal, abundancia y riqueza de regeneración, y riqueza de artrópodos, explicó ~41% de la variación funcional en



los bosques de *Pinus* y disminuyó significativamente con la aridez (Chi-sq = 11,2; P = 0,01 para *P. halepensis* y Chi-sq = 9,49; P = 0,02 para *P. pinaster*; Fig. 3A-B). En contraste, el PC<sub>2MULTIFUNCTIONALITY</sub>, relacionado principalmente con madera muerta y biomasa del sotobosque y que explicó entre el 15-25% de la variación funcional, no varió con la aridez (Chi-sq = 3,03; P = 0,39 para *P. halepensis* y Chi-sq= 4,61; P = 0,20 para *P. pinaster*; Fig. 3A-B). En ambos enfoques, promedio y multivariado, las mayores reducciones en la multifuncionalidad forestal en los bosques de *Pinus* se observaron entre parcelas bajo las condiciones más húmedas y más secas (Fig. 2 y Fig. 3A-B). **Figura 3.** Análisis de componentes principales (PCA) utilizando las once funciones ecosistémicas focales para cada tipo de bosque. Se muestra la variación de los dos primeros componentes principales funcionales para las funciones ecosistémicas estudiadas (PC<sub>1MULTIFUNCTIONALITY</sub> y PC<sub>2MULTIFUNCTIONALITY</sub>) a lo largo de los niveles de aridez para cada tipo de bosque. Se presenta la contribución de cada función ecosistémica individual al primer componente principal. Se incluyen el estadístico chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) y la significancia estadística (P-valor) de la prueba de suma de rangos de Kruskal-Wallis. Letras diferentes indican diferencias significativas según la prueba post hoc de Dunn. Los diagramas de caja indican la mediana, los percentiles 75% y 25%, y los valores más grandes y pequeños que son valores atípicos.

### Relaciones multifuncionales en *Quercus*

A diferencia de los bosques de *Pinus*, los bosques dominados por *Quercus* mostraron un patrón en forma de campana en las relaciones multifuncionalidad-aridez, con picos de multifuncionalidad en niveles intermedios de aridez (Fig. 2 y Fig. 3C-D), siendo significativo en *Q. ilex* (Fig. 2C-D).

Para las especies de *Quercus*, considerando el enfoque multivariado, el PC<sub>1MULTIFUNCTIONALITY</sub>, que explicó el 36% de la variación funcional del ecosistema y estuvo positivamente correlacionado con biomasa y riqueza del sotobosque en bosques de *Q. ilex*, aumentó significativamente en los dos niveles más secos (Fig. 3D). En estos mismos bosques, el PC<sub>2MULTIFUNCTIONALITY</sub>, positivamente relacionado con la riqueza de artrópodos, disminuyó abruptamente en las condiciones más secas (nivel 4 de aridez, Fig. 3). De manera similar, en bosques dominados por *Q. faginea*, el PC<sub>1MULTIFUNCTIONALITY</sub>, positivamente vinculado a la regeneración forestal, disminuyó en las condiciones más secas (Fig. 3C).

Encontramos una relación positiva y significativa entre la multifuncionalidad y la productividad forestal en ambos bosques de pino ( $R^2 = 0,54$ , P = 0,001 para *P. halepensis*;  $R^2 = 0,44$ , P = 0,005 para *P. pinaster*) y bosques de *Q. ilex* ( $R^2 = 0,35$ , P = 0,009), excepto en los rodales dominados por *Q. faginea* (Fig. 4). En los bosques de pino, los rodales más productivos y multifuncionales se encontraban en los sitios más húmedos, observándose una disminución en los sitios más secos. Por el contrario, en los bosques dominados por *Q. ilex*, la relación entre multifuncionalidad y productividad era independiente del nivel de aridez.

**Figura 4.** Relación entre la productividad forestal y la multifuncionalidad a lo largo de un gradiente de aridez para cada tipo de bosque. La multifuncionalidad se calcula a partir de las once funciones ecosistémicas utilizando el enfoque de promedio. Cada punto representa una parcela única y está coloreado en función de su nivel de aridez. Se presenta la regresión lineal cuando la relación productividad-multifuncionalidad es significativa, junto con intervalos de confianza del 95% en gris. Se muestran el R-cuadrado ajustado y el P-valor.

**Asociaciones funcionales en niveles de aridez contrastados por tipo de bosque**



A nivel de género, se observó una reducción en la covariación funcional en las parcelas bajo las condiciones más secas en comparación con las más húmedas para ambos bosques (*Pinus* y *Quercus*). En *Pinus*, la densidad de aristas fue del 66% (44 correlaciones significativas de 66 combinaciones posibles) bajo condiciones húmedas, incluyendo 20 correlaciones positivas y 24 negativas (Fig. 5). Con el aumento de la aridez, la densidad de aristas disminuyó al 28,78%, con solo 19 correlaciones significativas, incluyendo nueve positivas y 10 negativas.

En los bosques de *Quercus*, la densidad de aristas disminuyó del 30,30% al 18,18% entre las condiciones más húmedas y más secas. Bajo las condiciones más húmedas, las funciones relacionadas con la productividad primaria, regeneración forestal y fertilidad del suelo mostraron correlaciones predominantemente positivas. En cambio, funciones como la riqueza del sotobosque y la regeneración estaban negativamente correlacionadas con la madera muerta y la fertilidad del suelo.

Las comparaciones de matrices de covariación funcional entre niveles contrastados de aridez y géneros forestales fueron significativas. Los resultados de la distancia de Frobenius indicaron una mayor disimilitud en *Pinus* (7,1) que en *Quercus* (5,5) debido a los cambios en la aridez. Además, la disimilitud entre matrices de diferentes géneros fue menor en condiciones secas (5,4) en comparación con las condiciones húmedas (7,6), aunque ambas fueron significativas (Fig. 5).

**Figura 5.** Redes de covariación entre los once indicadores funcionales del ecosistema bajo las condiciones más húmedas (nivel 1) y más secas (nivel 4) de aridez para los bosques de *Pinus* (A-B) y *Quercus* (C-D). Los indicadores funcionales son representativos de cinco grupos amplios de funciones ecosistémicas: productividad primaria (naranja), regeneración forestal (amarillo), biodiversidad (gris), descomposición (verde) y ciclo de nutrientes (morado). Las líneas azules que conectan los indicadores funcionales indican correlaciones significativas positivas de Spearman ( $n = 6$  para las condiciones más húmedas y  $n = 8$  y  $7$  para *Pinus* y *Quercus*, respectivamente, bajo las condiciones más secas), mientras que las líneas rojas indican correlaciones significativas negativas. Las flechas negras indican el efecto direccional para la comparación de matrices (red de vínculos) utilizando la distancia de la 'norma de Frobenius'. Los valores representan la distancia de Frobenius, con valores más altos que indican una mayor disimilitud de matrices, y los asteriscos denotan el nivel de significancia estadística (\*\*\*) P-valor < 0.001; \*\* P-valor < 0.01; \* P-valor < 0.05) cuando las matrices son aleatorizadas y comparadas con los valores observados.

## 5. Discusión

Nuestro estudio aborda la necesidad de una nueva generación de estudios observacionales orientados a la gestión forestal, centrados en investigar el impacto de la identidad de las especies en la multifuncionalidad de los ecosistemas bajo diversas condiciones ambientales (BAETEN ET AL., 2019; CARMONA-YÁÑEZ ET AL., 2023), con un énfasis particular en factores como la disponibilidad de agua (RATCLIFFE ET AL., 2017). El conocimiento de los factores que influyen en la dependencia de la multifuncionalidad forestal en bosques dominados por *Pinus* y *Quercus* resulta especialmente relevante en los bosques mediterráneos por dos razones. En primer lugar, tras décadas de explotación antes del siglo XX en la



cuenca mediterránea, los esfuerzos de reforestación posteriores se han centrado principalmente en crear rodales monoespecíficos, donde la identidad de las especies desempeña un papel crucial en el funcionamiento del ecosistema mediterráneo (PERMÁN GARCÍA ET AL., 2017). En segundo lugar, las respuestas específicas de las especies a lo largo de gradientes de aridez son clave para comprender las variaciones estructurales y funcionales de los ecosistemas bajo el cambio climático (ASTIGARRAGA ET AL., 2024). Por tanto, nuestro estudio es crítico para comprender las posibles consecuencias de la identidad de las especies y la aridez en la multifuncionalidad.

A través de una evaluación integral de las funciones ecosistémicas, tanto en los niveles aéreo como subterráneo, en bosques mediterráneos dominados por *Pinus* y *Quercus*, nuestros hallazgos revelan respuestas específicas de los géneros en la multifuncionalidad del ecosistema frente a gradientes de aridez. Apoyando nuestra hipótesis inicial, encontramos que los bosques dominados por *Pinus* exhibieron una mayor sensibilidad de la multifuncionalidad al aumento de la aridez, vinculada fuertemente a la productividad primaria, en comparación con los bosques dominados por *Quercus*. Además, nuestro estudio sugiere que la disminución observada en la multifuncionalidad está asociada con una pérdida de asociaciones funcionales del ecosistema debido a la aridez, más acentuada en bosques de *Pinus* que en los de *Quercus*.

Nuestro estudio evidenció una disminución en la multifuncionalidad del ecosistema desde las condiciones más húmedas hasta las más secas en los bosques de *P. halepensis* y *P. pinaster*. En contraste, los rodales de *Quercus* bajo diferentes condiciones climáticas no mostraron diferencias claras en la multifuncionalidad. En su lugar, su multifuncionalidad parece estar más influenciada por las características ecológicas inherentes de las especies de *Quercus*, con alta adaptabilidad ambiental, o por otros factores contextuales no considerados en este estudio (e.g., propiedades del suelo) más que por la aridez per se. Teóricamente, se hipotetiza que la multifuncionalidad del ecosistema disminuye con la aridez, y de manera brusca a ciertos niveles de aridez, donde ocurren caídas abruptas en la productividad vegetal, la fertilidad del suelo y la cobertura y riqueza vegetal (BERDUGO ET AL., 2020). En el contexto del debate sobre si la relación aridez-multifuncionalidad será gradual o abrupta (BERDUGO ET AL., 2020; CHERLET ET AL., 2018; MAESTRE ET AL., 2016), nuestros hallazgos se alinean más con un patrón de disminución gradual. Las diferencias entre nuestro estudio y otros que muestran cambios abruptos pueden atribuirse a la escala de análisis. Mientras que BERDUGO ET AL. (2020, 2022) examinaron esta relación utilizando un enfoque temporal (asincronía), nuestra investigación se centra en cambios de multifuncionalidad a lo largo de un gradiente espacial de aridez mediterránea. Esta perspectiva espacial tiende a revelar cambios más graduales, siempre que el dominio forestal permanezca similar. Además, nuestros resultados respaldan que la multifuncionalidad en bosques dominados por *Pinus* estaría fuertemente afectada por la reducción de la productividad forestal, que puede considerarse un indicador inicial de declive de la vegetación debido al cambio climático bajo una perspectiva de asincronía (BERDUGO ET AL., 2020). En los bosques de *Quercus*, también encontramos que la productividad primaria mejora la multifuncionalidad del ecosistema cuando está dominado por *Q. ilex*; sin embargo, la productividad varió entre rodales de *Q. ilex* bajo niveles contrastantes de aridez. Nuestros hallazgos son consistentes con BAETEN ET AL. (2019), quienes reportaron que las especies altamente productivas



generalmente exhiben mayor multifuncionalidad. De manera similar, LAN ET AL. (2023) demostraron que la biomasa arbórea tiene un fuerte efecto positivo en la multifuncionalidad forestal.

Las estrategias ecofisiológicas contrastantes hacen que los bosques dominados por *Pinus* sean más vulnerables a la supresión del crecimiento y a una consiguiente disminución en la multifuncionalidad bajo condiciones de escasez hídrica, mostrando una mayor susceptibilidad a periodos secos prolongados en comparación con los bosques de *Quercus* (FERRIO ET AL., 2003; HERRAIZ ET AL., 2023). Una excepción a este patrón fue *Q. faginea*, que no mostró variación en la mayoría de las funciones individuales, la multifuncionalidad o la productividad con la aridez. Esto puede atribuirse a las características ecológicas de *Q. faginea*, una especie caducifolia con requerimientos ecológicos más estrictos que generalmente se encuentra en laderas orientadas al norte o pequeños valles en el sur de España, hábitats que pueden mitigar los efectos de la aridez más eficazmente que otros (ALÍA ET AL., 2009; QUIJADA MUÑOZ ET AL., 2010).

## 6. Conclusiones

Nuestro estudio evidenció variaciones inducidas por la aridez en la multifuncionalidad de los ecosistemas entre bosques mediterráneos ibéricos dominados por *Pinus* y *Quercus*. Los bosques de *Pinus* resultaron ser más susceptibles a una disminución de la multifuncionalidad con el aumento de la aridez en comparación con los bosques dominados por *Quercus*. Esto se explicó principalmente por una pérdida de asociaciones entre múltiples funciones ecosistémicas bajo condiciones más áridas. Específicamente, la productividad primaria emergió como un impulsor clave de la multifuncionalidad en los bosques de *Pinus* y *Quercus ilex*. Sin embargo, su impacto no siempre fue sinérgico con otras funciones ecosistémicas; en algunos casos, también mostró compensaciones con la biodiversidad del sotobosque, el reciclaje de nutrientes y la regeneración forestal, incluso en condiciones óptimas de agua.

Nuestros resultados destacan la necesidad de incorporar la identidad de las especies en la comprensión del funcionamiento forestal a lo largo de gradientes ambientales. Las pérdidas y compensaciones observadas en las funciones ecosistémicas a lo largo de gradientes de aridez proporcionan información crucial para la conservación y restauración efectivas. Estos hallazgos subrayan la importancia de realizar estudios adicionales que examinen los cambios en la multifuncionalidad bajo condiciones climáticas y estructurales variables, con el fin de desarrollar estrategias de manejo forestal más resilientes y sostenibles frente al cambio climático.

## 7. Agradecimientos

Este estudio fue apoyado por los proyectos ‘Funcionalidad y servicios ecosistémicos de los bosques andaluces y normarroquies: relaciones con la diversidad vegetal y edáfica ante el cambio climático (DIVFUN; P18-RT-3455)’ financiado por la Junta de Andalucía (España), y el Proyecto ‘Multifuncionalidad de los bosques ibéricos con el cambio climático’ (FOR\_FUN; PID2020-115809RB-I00) financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación de España. Agradecemos al MAPA (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación) y al MITECO (Ministerio de Transición Ecológica) el acceso y la disponibilidad en acceso abierto del Inventario Forestal Español (<https://www.mapa.gob.es/es/desarrollo-rural/temas/politica-forestal/inventario->



cartografia/inventario-forestal-nacional/default.aspx). CCB contó con el apoyo de una beca postdoctoral de la Junta de Andalucía (España) y del Programa Fondo Social Europeo 2014-2020 (DOC\_01035). CCB también cuenta con el apoyo de la Universidad de Córdoba con fondos de la Junta de Andalucía y de la Unión Europea (Fondo Regional) en el marco del proyecto FURBALUZ (PP2F-L1-08). PRB está financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación (subproyecto LARGE, N° PID2021-123675OB-C41) y por la Comunidad de Madrid en el marco del Convenio Plurianual con la Universidad de Alcalá (Estímulo a la Excelencia para Profesores Universitarios Permanentes, EPU-INV/2020/010).

Este trabajo procede en gran parte del artículo en vías de publicación en *Ecological Indicators*: CRISTINA C. BASTIAS, GINÉS RODRÍGUEZ CASTILLA, PABLO SALAZAR, AURELIO DÍAZ HERRAIZ, NURIA GONZÁLEZ HERRANZ, PALOMA RUIZ-BENITO, VIDAL BARRÓN, JOSÉ LUIS QUERO PÉREZ & RAFAEL VILLAR. (2025). Differential aridity-induced variations in ecosystem multifunctionality between Iberian Pinus and Quercus Mediterranean forests. *Ecological Indicators* (en revisión).

## 8. Bibliografía

ALBERDI, I., SANDOVAL, V., CONDES, S., CAÑELLAS, I., VALLEJO, R., 2016. The Spanish National Forest Inventory, a tool for the knowledge, management and conservation of forest ecosystems. *ECOS* 25, 88–97. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2016.25-3.10>

ALÍA, R., GARCÍA DEL BARRIO, J.M., IGLESIAS, S., MANCHA, J.A., DE MIGUEL Y DEL ÁNGEL, J., NICOLÁS, J., 2009. Regiones de procedencia de especies forestales en España, Organismo Autónomo Parques Nacionales. ed. Madrid.

ASTIGARRAGA, J., ESQUIVEL-MUELBERT, A., RUIZ-BENITO, P., RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ, F., ZAVALA, M.A., VILÀ-CABRERA, A., SCHELHAAS, M.-J., KUNSTLER, G., WOODALL, C.W., CIENCIALA, E., DAHLGREN, J., GOVAERE, L., KÖNIG, L.A., LEHTONEN, A., TALARCZYK, A., LIU, D., PUGH, T.A.M., 2024. Relative decline in density of Northern Hemisphere tree species in warm and arid regions of their climate niches. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 121, e2314899121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2314899121>

BAETEN, L., BRUELHEIDE, H., PLAS, F., KAMBACH, S., RATCLIFFE, S., JUCKER, T., ALLAN, E., AMPOORTER, E., BARBARO, L., BASTIAS, C.C., BAUHUS, J., BENAVIDES, R., BONAL, D., BOURIAUD, O., BUSSOTTI, F., CARNOL, M., CASTAGNEYROL, B., CHARBONNIER, Y., CHEĆKO, E., COOMES, D.A., DAHLGREN, J., DAWUD, S.M., DE WANDELER, H., DOMISCH, T., FINÉR, L., FISCHER, M., FOTELLI, M., GESSLER, A., GROSSIORD, C., GUYOT, V., HÄTTENSCHWILER, S., JACTEL, H., JAROSZEWICZ, B., JOLY, F., KORICHEVA, J., LEHTONEN, A., MÜLLER, S., MUYS, B., NGUYEN, D., POLLASTRINI, M., RADOGLÓU, K., RAULUND-RASMUSSEN, K., RUIZ-BENITO, P., SELVI, F., STENLID, J., VALLADARES, F., VESTERDAL, L., VERHEYEN, K., WIRTH, C., ZAVALA, M.A., SCHERER-LORENZEN, M., 2019a. Identifying the tree species compositions that maximize ecosystem functioning in European forests. *Journal of Applied Ecology* 56, 733–744. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13308>

BAETEN, L., BRUELHEIDE, H., VAN DER PLAS, F., KAMBACH, S., RATCLIFFE, S., JUCKER, T., ALLAN, E., AMPOORTER, E., BARBARO, L., BASTIAS, C.C., BAUHUS, J., BENAVIDES, R., BONAL, D., BOURIAUD, O., BUSSOTTI, F., CARNOL, M., CASTAGNEYROL, B., CHARBONNIER, Y., CHEĆKO, E., COOMES, D.A., DAHLGREN, J., DAWUD, S.M., DE WANDELER, H., DOMISCH, T., FINÉR, L., FISCHER, M., FOTELLI,



- M., GESSLER, A., GROSSIORD, C., GUYOT, V., HÄTTENSCHWILER, S., JACTEL, H., JAROSZEWICZ, B., JOLY, F., KORICHEVA, J., LEHTONEN, A., MÜLLER, S., MUYS, B., NGUYEN, D., POLLASTRINI, M., RADOGLU, K., RAULUND-RASMUSSEN, K., RUIZ-BENITO, P., SELVI, F., STENLID, J., VALLADARES, F., VESTERDAL, L., VERHEYEN, K., WIRTH, C., ZAVALA, M.A., SCHERER-LORENZEN, M., 2019b. Identifying the tree species compositions that maximize ecosystem functioning in European forests. *Journal of Applied Ecology* 56, 733–744. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13308>
- BASTIAS, C.C., CARVALHO, B., MATESANZ, S., DE LA CRUZ-AMO, L., BRAVO-OVIEDO, A., VIOLLE, C., VALLADARES, F., BENAVIDES, R., 2021. Early positive biodiversity effects on total biomass in experimental tree seedling assemblages with and without water limitation. *Journal of Vegetation Science* 32, e13096. <https://doi.org/10.1111/jvs.13096>
- BECK, P., CAUDULLO, G., MAURI, A., DE, R.D., DURRANT, T., SAN-MIGUEL-AYANZ, J., 2020. Tree species distribution data and maps for Europe [WWW Document]. JRC Publications Repository. <https://doi.org/10.2760/489485>
- BENNETT, E.M., PETERSON, G.D., GORDON, L.J., 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters* 12, 1394–1404. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01387.x>
- BERDUGO, M., DELGADO-BAQUERIZO, M., SOLIVERES, S., HERNÁNDEZ-CLEMENTE, R., ZHAO, Y., GAITÁN, J.J., GROSS, N., SAIZ, H., MAIRE, V., LEHMANN, A., RILLIG, M.C., SOLÉ, R.V., MAESTRE, F.T., 2020. Global ecosystem thresholds driven by aridity. *Science* 367, 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.aay5958>
- BERDUGO, M., VIDIELLA, B., SOLÉ, R.V., MAESTRE, F.T., 2022. Ecological mechanisms underlying aridity thresholds in global drylands. *Functional Ecology* 36, 4–23. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13962>
- BOTTA, F., DAHL-JENSEN, D., RAHBEK, C., SVENSSON, A., NOGUÉS-BRAVO, D., 2019. Abrupt Change in Climate and Biotic Systems. *Current Biology* 29, R1045–R1054. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.066>
- BROCKERHOFF, E.G., BARBARO, L., CASTAGNEYROL, B., FORRESTER, D.I., GARDINER, B., GONZÁLEZ-OLABARRIA, J.R., LYVER, P.O., MEURISSE, N., OXBROUGH, A., TAKI, H., THOMPSON, I.D., VAN DER PLAS, F., JACTEL, H., 2017. Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodiversity and Conservation* 26, 3005–3035. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1453-2>
- BYRNES, J.E.K., GAMFELDT, L., ISBELL, F., LEFCHECK, J.S., GRIFFIN, J.N., HECTOR, A., CARDINALE, B.J., HOOPER, D.U., DEE, L.E., EMMETT DUFFY, J., 2014. Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: challenges and solutions. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 111–124. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12143>
- CARMONA-YÁÑEZ, M.D., LUCAS-BORJA, M.E., ZEMA, D.A., JING, X., KOOCH, Y., GARRIDO GALLEGU, P., PLAZA-ALVAREZ, P.A., ZHOU, G., DELGADO-BAQUERIZO, M., 2023. Influence of management and stand composition on ecosystem multifunctionality of Mediterranean tree forests. *Trees* 37, 1801–1816. <https://doi.org/10.1007/s00468-023-02462-w>
- CARNICER, J., BARBETA, A., SPERLICH, D., COLL, M., PENUELAS, J., 2013. Contrasting trait syndromes in angiosperms and conifers are associated with different responses of tree growth to temperature on a large scale. *Frontiers in*



Plant Science 4, 409. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00409>

CASTRO, E.B., 1997. Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica. Planeta.

CHERLET, M., HUTCHINSON, C., REYNOLDS, J., HILL, J., SOMMER, S., VON, M.G., 2018. World Atlas of Desertification [WWW Document]. JRC Publications Repository. <https://doi.org/10.2760/06292>

CRUZ-ALONSO, V., RUIZ-BENITO, P., VILLAR-SALVADOR, P., REY-BENAYAS, J.M., 2019. Long-term recovery of multifunctionality in Mediterranean forests depends on restoration strategy and forest type. *Journal of Applied Ecology* 56, 745–757. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13340>

CSÁRDI, G., NEPUSZ, T., TRAAG, V., HORVÁT, S., ZANINI, F., NOOM, D., MÜLLER, K., 2024. igraph: Network Analysis and Visualization in R. R package version 2.0.3.

DELGADO-BAQUERIZO, M., MAESTRE, F.T., GALLARDO, A., BOWKER, M.A., WALLENSTEIN, M.D., QUERO, J.L., OCHOA, V., GOZALO, B., GARCÍA-GÓMEZ, M., SOLIVERES, S., GARCÍA-PALACIOS, P., BERDUGO, M., VALENCIA, E., ESCOLAR, C., ARREDONDO, T., BARRAZA-ZEPEDA, C., BRAN, D., CARREIRA, J.A., CHAIEB, M., CONCEIÇÃO, A.A., DERAK, M., ELDRIDGE, D.J., ESCUDERO, A., ESPINOSA, C.I., GAITÁN, J., GATICA, M.G., GÓMEZ-GONZÁLEZ, S., GUZMAN, E., GUTIÉRREZ, J.R., FLORENTINO, A., HEPPEL, E., HERNÁNDEZ, R.M., HUBER-SANNWALD, E., JANKJU, M., LIU, J., MAU, R.L., MIRITI, M., MONERRIS, J., NASERI, K., NOUMI, Z., POLO, V., PRINA, A., PUCHETA, E., RAMÍREZ, E., RAMÍREZ-COLLANTES, D.A., ROMÃO, R., TIGHE, M., TORRES, D., TORRES-DÍAZ, C., UNGAR, E.D., VAL, J., WAMITI, W., WANG, D., ZAADY, E., 2013. Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. *Nature* 502, 672–676. <https://doi.org/10.1038/nature12670>

EUFORGEN, 2003. Distribution maps. In European Forest Genetic Resources Programme. Bioversity.

FERRIO, J.P., FLORIT, A., VEGA, A., SERRANO, L., VOLTAS, J., 2003.  $\delta^{13}\text{C}$  and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Oecologia* 137, 512–518. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1372-7>

FICK, S.E., HIJMANS, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37, 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

GADOW, K.V., GONZÁLEZ, J., ZHANG, C., PUKKALA, T., ZHAO, X., 2021. Sustaining forest ecosystems, in: M. Tomé, T. Seifert, M. Kurttila (Eds.), *Managing Forest Ecosystems*. Springer, p. 429.

GAMFELDT, L., SNÄLL, T., BAGCHI, R., JONSSON, M., GUSTAFSSON, L., KJELLANDER, P., RUIZ-JAEN, M.C., FRÖBERG, M., STENDAHL, J., PHILIPSON, C.D., MIKUSIŃSKI, G., ANDERSSON, E., WESTERLUND, B., ANDRÉN, H., MOBERG, F., MOEN, J., BENGTSSON, J., 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nat Commun* 4, 1340. <https://doi.org/10.1038/ncomms2328>

GARLAND, G., BANERJEE, S., EDLINGER, A., MIRANDA OLIVEIRA, E., HERZOG, C., WITTEWER, R., PHILIPPOT, L., MAESTRE, F.T., VAN DER HEIJDEN, M.G.A., 2021. A closer look at the functions behind ecosystem multifunctionality: A review. *Journal of Ecology* 109, 600–613. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13511>

GIORGI, F., LIONELLO, P., 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change, Mediterranean climate: trends, variability and change* 63, 90–104. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2007.09.005>



HERRAIZ, A.D., SALAZAR-ZARZOSA, P.C., MESAS, F.J., ARENAS-CASTRO, S., RUIZ-BENITO, P., VILLAR, R., 2023. Modelling aboveground biomass and productivity and the impact of climate change in Mediterranean forests of South Spain. *Agricultural and Forest Meteorology* 337, 109498. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109498>

HOOPER, D.U., VITOUSEK, P.M., 1998. Effects of Plant Composition and Diversity on Nutrient Cycling. *Ecological Monographs* 68, 121–149. <https://doi.org/10.2307/2657146>

HU, W., RAN, J., DONG, L., DU, Q., JI, M., YAO, S., SUN, YUAN, GONG, C., HOU, Q., GONG, H., CHEN, R., LU, J., XIE, S., WANG, Z., HUANG, H., LI, XIAOWEI, XIONG, J., XIA, R., WEI, M., ZHAO, D., ZHANG, Y., LI, J., HUANG, J., LI, Y., FU, C., CHEN, F., FU, Q., DAI, A., SHINODA, M., MA, Z., GUO, W., LI, Z., ZHANG, L., LIU, Y., YU, H., HE, Y., XIE, Y., GUAN, X., JI, M., LIN, L., WANG, S., YAN, H., WANG, G., 2017. Dryland climate change: Recent progress and challenges. *Reviews of Geophysics* 55, 719–778. <https://doi.org/10.1002/2016RG000550>

IPCC, 2018. Global warming of 1.5 C An IPCC Special Report.

KANG, W., KANG, S., 2019. On the use of alternative water use efficiency parameters in dryland ecosystems: a review. *Journal of Ecology and Environment* 43. <https://doi.org/10.1186/s41610-019-0122-7>

LAN, J., LEI, X., HE, X., GAO, W., GUO, H., 2023. Multiple mechanisms drive biodiversity-ecosystem service multifunctionality but the dominant one depends on the level of multifunctionality for natural forests in northeast China. *Forest Ecology and Management* 542, 121101. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121101>

LI, W., SHI, F., YI, S., FENG, T., WANG, C., LI, Z., ZHENG, W., ZHAI, B., 2024. Soil multifunctionality predicted by bacterial network complexity explains differences in wheat productivity induced by fertilization MANAGEMENT. *EUROPEAN JOURNAL OF AGRONOMY* 153, 127058. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.EJA.2023.127058](https://doi.org/10.1016/j.eja.2023.127058)

LUO, J., LIAO, G., BANERJEE, S., GU, S., LIANG, J., GUO, X., ZHAO, H., LIANG, Y., LI, T., 2023. Long-term organic fertilization promotes the resilience of soil multifunctionality driven by bacterial communities. *Soil Biology and Biochemistry* 177, 108922. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108922>

MAESTRE, F.T., ELDRIDGE, D.J., SOLIVERES, S., KEFI, S., DELGADO-BAQUERIZO, M., BOWKER, M.A., GARCIA-PALACIOS, P., GAITAN, J., GALLARDO, A., LAZARO, R., BERDUGO, M., 2016. Structure and Functioning of Dryland Ecosystems in a Changing World, in: Futuyma, D.J. (Ed.), *ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY, EVOLUTION, AND SYSTEMATICS*, VOL 47. Annual Reviews, Palo Alto, pp. 215–237. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032311>

MAESTRE, F.T., QUERO, J.L., GOTELLI, N.J., ESCUDERO, A., OCHOA, V., DELGADO-BAQUERIZO, M., GARCIA-GOMEZ, M., BOWKER, M.A., SOLIVERES, S., ESCOLAR, C., GARCIA-PALACIOS, P., BERDUGO, M., VALENCIA, E., GOZALO, B., GALLARDO, A., AGUILERA, L., ARREDONDO, T., BLONES, J., BOEKEN, B., BRAN, D., CONCEICAO, A.A., CABRERA, O., CHAIEB, M., DERAK, M., ELDRIDGE, D.J., ESPINOSA, C.I., FLORENTINO, A., GAITAN, J., GATICA, M.G., GHILOUFI, W., GOMEZ-GONZALEZ, S., GUTIERREZ, J.R., HERNANDEZ, R.M., HUANG, X., HUBER-SANNWALD, E., JANKJU, M., MIRITI, M., MONERRIS, J., MAU, R.L., MORICI, E., NASERI, K., OSPINA, A., POLO, V., PRINA, A., PUCHETA, E., RAMIREZ-COLLANTES, D.A., ROMAO, R., TIGHE, M., TORRES-DIAZ, C., VAL, J., VEIGA, J.P., WANG, D., ZAADY, E., 2012. Plant Species Richness and Ecosystem Multifunctionality in Global Drylands. *Science* 335, 214–



218. <https://doi.org/10.1126/science.1215442>

MANNING, P., VAN DER PLAS, F., SOLIVERES, S., ALLAN, E., MAESTRE, F.T., MACE, G., WHITTINGHAM, M.J., FISCHER, M., 2018. Redefining ecosystem multifunctionality. *Nat Ecol Evol* 2, 427–436. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0461-7>

MONTERO, G., RUIZ-PEINADO, R., MUÑOZ, M., 2005. Producción de biomasa y fijación de CO<sub>2</sub> por los bosques españoles. Instituto Nacional de Investigación y Técnica Agraria y Alimentaria, Madrid.

MONTERO, G., LOPEZ-LEIVA, C., RUIZ-PEINADO, R., LOPEZ-SENEPLEDA, E., ONRUBIA, R., & PASOLODOS, M. (2020). Producción de biomasa y fijación de carbono por los matorrales españoles y por el horizonte orgánico superficial de los suelos forestales. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Secretaría General Técnica.

MORI, A.S., LERTZMAN, K.P., GUSTAFSSON, L., 2017. Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology. *Journal of Applied Ecology* 54, 12–27. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12669>

MOUILLOT, D., VILLÉGER, S., SCHERER-LORENZEN, M., MASON, N.W.H., 2011. Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. *PLOS ONE* 6, e17476. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017476>

PEÑUELAS, J., SARDANS, J., FILELLA, I., ESTIARTE, M., LLUSIÀ, J., OGAYA, R., CARNICER, J., BARTRONS, M., RIVAS-UBACH, A., GRAU, O., PEGUERO, G., MARGALEF, O., PLA-RABÉS, S., STEFANESCU, C., ASENSIO, D., PREECE, C., LIU, L., VERGER, A., BARBETA, A., ACHOTEGUI-CASTELLS, A., GARGALLO-GARRIGA, A., SPERLICH, D., FARRÉ-ARMENGOL, G., FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M., LIU, D., ZHANG, C., URBINA, I., CAMINO-SERRANO, M., VIVES-INGLA, M., STOCKER, B.D., BALZAROLO, M., GUERRIERI, R., PEAUCELLE, M., MARAÑÓN-JIMÉNEZ, S., BÓRNEZ-MEJÍAS, K., MU, Z., DESCALS, A., CASTELLANOS, A., TERRADAS, J., 2017. Impacts of Global Change on Mediterranean Forests and Their Services. *Forests* 8, 463. <https://doi.org/10.3390/f8120463>

PÉREZ-SOBA, I., 2017. Capítulo 2: La planificación estratégica de la repoblación forestal en España hasta 1939: Los precedentes del Plan General de Repoblación, in: *La Restauración Forestal de España: 75 Años de Una Ilusión*. Ministerio de Agricultura Y pesaca, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid, pp. 43–77.

PERMÁN GARCÍA, J., IRIARTE GOÑI, I., LARIO LEZA, F.J., 2017. La restauración forestal de España: 75 años de una ilusión. Ministerio de Agricultura Y pesaca, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.

QUIJADA MUÑOZ, J., DELGADO MARZO, J., GONZÁLEZ ARMENTEROS, J., LÓPEZ TIRADO, J., MAÑANI LÓPEZZ, M., MORALES SÁNCHEZ, M., PARDO CIUDAD, A.M., PÉREZ-CACHO, J., 2010. Vegetación de la Reserva de la Biosfera y de los Espacios Naturales de Sierra Morena. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.

R CORE TEAM, 2021. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

RAMOS, I.M.P., VILLAR, R., MARAÑÓN, T., 2014. El fascinante mundo de los Quercus: desde la biología molecular hasta la ecología de comunidades: *Ecosistemas* 23, 1–4. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-2.01>

RATCLIFFE, S., WIRTH, C., JUCKER, T., PLAS, F. VAN DER, SCHERER-LORENZEN, M.,



VERHEYEN, K., ALLAN, E., BENAVIDES, R., BRUELHEIDE, H., OHSE, B., PAQUETTE, A., AMPOORTER, E., BASTIAS, C.C., BAUHUS, J., BONAL, D., BOURIAUD, O., BUSSOTTI, F., CARNOL, M., CASTAGNEYROL, B., CHEĆKO, E., DAWUD, S.M., WANDELER, H.D., DOMISCH, T., FINÉR, L., FISCHER, M., FOTELLI, M., GESSLER, A., GRANIER, A., GROSSIORD, C., GUYOT, V., HAASE, J., HÄTTENSCHWILER, S., JACTEL, H., JAROSZEWICZ, B., JOLY, F.-X., KAMBACH, S., KOLB, S., KORICHEVA, J., LIEBERSGESELL, M., MILLIGAN, H., MÜLLER, S., MUYS, B., NGUYEN, D., NOCK, C., POLLASTRINI, M., PURSCHKE, O., RADOGLU, K., RAULUND-RASMUSSEN, K., ROGER, F., RUIZ-BENITO, P., SEIDL, R., SELVI, F., SEIFERLING, I., STENLID, J., VALLADARES, F., VESTERDAL, L., BAETEN, L., 2017. Biodiversity and ecosystem functioning relations in European forests depend on environmental context. *Ecology Letters* 20, 1414–1426. <https://doi.org/10.1111/ele.12849>

SALAZAR, P., DÍAZ HERRÁIZ, A., OLMO, M., RUIZ-BENITO, P., BARRÓN, V., CRESPO BASTIAS, C., GARCÍA DE LA RIVA, E., VILLAR, R., 2021. Linking functional traits with tree growth and forest productivity in *Quercus ilex* forests along a climatic gradient. *Science of The Total Environment* 786, 147468

SHI, H., TIAN, H., LANGE, S., YANG, J., PAN, S., FU, B., REYER, C.P.O., 2021. Terrestrial biodiversity threatened by increasing global aridity velocity under high-level warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118, e201552118. <https://doi.org/10.1073/pnas.201552118>

STEPHEN, J., 2005. Aridity Indexes, in: Oliver, J.E. (Ed.), *Encyclopedia of World Climatology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 89–94. [https://doi.org/10.1007/1-4020-3266-8\\_17](https://doi.org/10.1007/1-4020-3266-8_17)

TORRES, I., MORENO, J.M., MORALES-MOLINO, C., ARIANOUTSOU, M., 2021. Ecosystem Services Provided by Pine Forests, in: Ne’eman, G., Osem, Y. (Eds.), *Pines and Their Mixed Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Springer International Publishing, Cham, pp. 617–629. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-63625-8\\_29](https://doi.org/10.1007/978-3-030-63625-8_29)

TRUMBORE, S., BRANDO, P., HARTMANN, H., 2015. Forest health and global change. *Science* 349, 814–818. <https://doi.org/10.1126/science.aac6759>

VAN DER PLAS, F., MANNING, P., ALLAN, E., SCHERER-LORENZEN, M., VERHEYEN, K., WIRTH, C., ZAVALA, M.A., HECTOR, A., AMPOORTER, E., BAETEN, L., BARBARO, L., BAUHUS, J., BENAVIDES, R., BENNETER, A., BERTHOLD, F., BONAL, D., BOURIAUD, O., BRUELHEIDE, H., BUSSOTTI, F., CARNOL, M., CASTAGNEYROL, B., CHARBONNIER, Y., COOMES, D., COPPI, A., BASTIAS, C.C., MUHIE DAWUD, S., DE WANDELER, H., DOMISCH, T., FINÉR, L., GESSLER, A., GRANIER, A., GROSSIORD, C., GUYOT, V., HÄTTENSCHWILER, S., JACTEL, H., JAROSZEWICZ, B., JOLY, F.-X., JUCKER, T., KORICHEVA, J., MILLIGAN, H., MÜLLER, S., MUYS, B., NGUYEN, D., POLLASTRINI, M., RAULUND-RASMUSSEN, K., SELVI, F., STENLID, J., VALLADARES, F., VESTERDAL, L., ZIELÍNSKI, D., FISCHER, M., 2016. Jack-of-all-trades effects drive biodiversity–ecosystem multifunctionality relationships in European forests. *Nature Communications* 7, 11109. <https://doi.org/10.1038/ncomms11109>

VAN DER PLAS, F., RATCLIFFE, S., RUIZ-BENITO, P., SCHERER-LORENZEN, M., VERHEYEN, K., WIRTH, C., ZAVALA, M.A., AMPOORTER, E., BAETEN, L., BARBARO, L., BASTIAS, C.C., BAUHUS, J., BENAVIDES, R., BENNETER, A., BONAL, D., BOURIAUD, O., BRUELHEIDE, H., BUSSOTTI, F., CARNOL, M., CASTAGNEYROL, B., CHARBONNIER, Y., CORNELISSEN, J.H.C., DAHLGREN, J., CHECKO, E., COPPI, A., DAWUD, S.M., DECONCHAT, M., SMEDT, P.D., WANDELER, H.D., DOMISCH, T.,



FINÉR, L., FOTELLI, M., GESSLER, A., GRANIER, A., GROSSIORD, C., GUYOT, V., HAASE, J., HÄTTENSCHWILER, S., JACTEL, H., JAROSZEWICZ, B., JOLY, F.-X., JUCKER, T., KAMBACH, S., KAENDLER, G., KATTGE, J., KORICHEVA, J., KUNSTLER, G., LEHTONEN, A., LIEBERGESELL, M., MANNING, P., MILLIGAN, H., MÜLLER, S., MUYS, B., NGUYEN, D., NOCK, C., OHSE, B., PAQUETTE, A., PEÑUELAS, J., POLLASTRINI, M., RADOGLU, K., RAULUND-RASMUSSEN, K., ROGER, F., SEIDL, R., SELVI, F., STENLID, J., VALLADARES, F., KEER, J. VAN, VESTERDAL, L., FISCHER, M., GAMFELDT, L., ALLAN, E., 2018. Continental mapping of forest ecosystem functions reveals a high but unrealised potential for forest multifunctionality. *Ecology Letters* 21, 31–42. <https://doi.org/10.1111/ele.12868>

VILLAESCUSA, J., DÍAZ, R., 1998. Segundo Inventario Forestal Nacional (1986–1996), 1998th ed. Ministerio de Medio Ambiente–ICONA, Madrid.

YUAN, Z., ALI, A., RUIZ-BENITO, P., JUCKER, T., MORI, A.S., WANG, S., ZHANG, X., LI, H., HAO, Z., WANG, X., LOREAU, M., 2020. Above- and below-ground biodiversity jointly regulate temperate forest multifunctionality along a local-scale environmental gradient. *Journal of Ecology* 108, 2012–2024. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13378>

ZAVALETA, E.S., PASARI, J.R., HULVEY, K.B., TILMAN, G.D., 2010. Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 1443–1446. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906829107>

ZHAO, M., RUNNING, S.W., 2010. Drought-Induced Reduction in Global Terrestrial Net Primary Production from 2000 Through 2009. *Science* 329, 940–943. <https://doi.org/10.1126/science.1192666>

ZWEIFEL, R., STEPPE, K., STERCK, F.J., 2007. Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. *Journal of Experimental Botany* 58, 2113–2131. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm050>