

Climate change impacts and adaptation strategies in Mediterranean forests: a multidisciplinary approach

Ph.D Candidate: Francesco Niccoli

Tutor: Prof.ssa Giovanna Battipaglia

University of Campania "Luigi Vanvitelli"

International Tutor: Dr. Sylvain Delzon

INRA, University of Bordeaux

Co-tutor: Prof.ssa Simona Castaldi

University of Campania "Luigi Vanvitelli"

Co-tutor: Prof.ssa Veronica De Micco

University of Naples Federico II

SCHEDA DI SINTESI DELLA TESI

Le foreste sono una risorsa preziosa: regolano i servizi eco-sistemici, salvaguardano la biodiversità e svolgono un ruolo essenziale nei cicli del carbonio e dell'acqua (García-Valdés et al., 2020). Tuttavia, la crescente pressione antropica ed i recenti cambiamenti climatici stanno minacciando l'integrità del nostro patrimonio forestale in molte parti del mondo (Allen et al., 2010; Hartmann et al., 2018). Infatti, il progressivo surriscaldamento globale sta alterando i tassi fisiologici, la crescita, la fenologia e la sopravvivenza degli alberi, determinando gravi conseguenze sul funzionamento degli ecosistemi (Allen et al., 2015). Recenti studi hanno riportato un considerevole aumento della mortalità delle foreste in diversi biomi e le previsioni future suggeriscono scenari pessimistici (Klein and Hartmann, 2018; Senf et al., 2018). Secondo le recenti osservazioni la temperatura media globale è aumentata di 0.15-0.20 °C per decennio dal 1975, e si prevede che possa aumentare ulteriormente di 1.5°C tra il 2030 e il 2050 (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2018). Pertanto, anche in scenari conservativi, è probabile che i futuri cambiamenti climatici determineranno un aumento della frequenza e della gravità di eventi climatici estremi, come la siccità e le ondate di calore, oltre che un aumento della frequenza e della severità degli incendi boschivi (Christensen, 2007; Halofsky et al., 2020; Michetti and Pinar, 2019). Tra le regioni europee, il bacino del Mediterraneo è uno degli ambienti più colpiti dagli effetti del surriscaldamento globale (Schröter et al., 2005). In quest'area l'aumento delle temperature e l'alterazione dei tassi di precipitazione hanno provocato diffusi episodi di declino forestale. Negli ultimi anni la mortalità delle foreste europee è raddoppiata e nei prossimi

decenni potrebbero verificarsi gravi effetti a cascata sulla biodiversità e sulla funzionalità degli ecosistemi forestali mediterranei con importanti conseguenze ecologiche ed economiche (Senf et al., 2018).

Nonostante i cambiamenti climatici siano da decenni al centro dell'interesse della comunità scientifica, i meccanismi alla base della sopravvivenza e della morte degli alberi rimangono ancora molto dibattuti e parzialmente inesplorati (Adams et al., 2017; Anderegg et al., 2015; McDowell et al., 2003). Spesso, il declino delle foreste è il risultato dell'interazioni di più fattori di disturbo legati al cambiamento climatico come l'inquinamento atmosferico, la competizione, il disboscamento, le epidemie di parassiti, gli incendi boschivi, la siccità, e le malattie. Tra questi la siccità e gli incendi sono i più importanti e diffusi a livello globale e possono essere considerati rispettivamente come i principali fattori "scatenanti" e "contribuenti" alla mortalità degli alberi su larga scala (Allen et al., 2010).

In generale, anche in assenza del fattore fuoco, la prolungata carenza di acqua comporta il declino e la morte delle piante attraverso due principali meccanismi: la carbon starvation e il fallimento idraulico (Adams et al., 2017; McDowell et al., 2003). La carbon starvation si manifesta quando la prolungata chiusura stomatica durante la siccità limita l'assimilazione fotosintetica e la pianta è costretta ad utilizzare le riserve dei carboidrati non strutturali per soddisfare la richiesta metabolica del carbonio (McDowell, 2011; Nardini et al., 2016). Il fallimento idraulico, invece, si verifica quando la scarsa disponibilità idrica nel suolo associata ad un'elevata domanda evaporativa determina forti tensioni nella colonna d'acqua xilematica (Tyree and Zimmermann, 2002). Se tali tensioni superano il margine di sicurezza idraulico della pianta si verifica la cavitazione dei vasi con il conseguente disseccamento dei tessuti (Nardini et al., 2011; Urli et al., 2013). Oltre agli effetti sull'ecofisiologia, la siccità aumenta le probabilità che grandi incendi si verifichino (Ruffault et al., 2020). Nonostante nella maggior parte dei casi la mortalità arborea sia determinata dagli effetti diretti del fuoco, lesioni parziali possono compromettere la fisiologia delle piante amplificando gli eventuali stress preesistenti come quelli climatici e determinando maggiori probabilità di morte ritardata in alberi che altrimenti sarebbero sopravvissuti (Hood et al., 2018; van Mantgem et al., 2018, 2013). Danneggiamenti parziali alla corona causano una ridotta capacità fotosintetica e stomatica della pianta alimentando il processo della carbon starvation, e provocando una diminuzione della crescita (Valor et al., 2018). Anche se il fogliame rimanente riuscisse a soddisfare la richiesta metabolica del carbonio, lesioni meno evidenti al cambio cribro-vascolare potrebbero compromettere la traslocazione degli zuccheri verso il basso, e la divisione cellulare del processo di xilogenesi (Bär et al., 2019; Michaletz, 2018). Inoltre, le alte

temperature delle fiamme possono indurre la deformazione e la destrutturazione dei vasi xilematici compromettendo l'efficienza idraulica e causando una maggiore suscettibilità al fallimento idraulico nel caso di successivi episodi siccitosi (Bär et al., 2018; West et al., 2016).

Pertanto, ampliare le conoscenze sulla vulnerabilità e sulla sensibilità delle specie arboree mediterranee, e comprendere i collegamenti tra clima e salute degli alberi rappresenta una sfida cruciale per anticipare gli impatti del cambiamento climatico e per pianificare le strategie di gestione forestale più adatte (Kolström et al., 2011). Negli ultimi decenni la ricerca ha prodotto nuove e importanti conoscenze che hanno consentito di sviluppare innovative strategie di gestione forestale finalizzate a migliorare le capacità di adattamento delle foreste mediterranee al cambiamento climatico (Corona et al., 2015; Fernandes, 2013; Keenan, 2015). Alcune strategie come il diradamento e la consociazione sembrano avere un ruolo significativo per migliorare le prestazioni degli alberi in quanto sono in grado di determinare una maggiore resistenza ai disturbi forestali (Brooks and Mitchell, 2011; Hulvey et al., 2013) e un aumento dei tassi di crescita delle specie principali (Pelleri et al., 2020). Tuttavia, nonostante le grandi potenzialità di queste pratiche, ad oggi esiste la necessità di ampliare le informazioni su come massimizzare le loro possibilità di successo, non solo in relazione delle caratteristiche delle diverse specie, ma prendendo in considerazione tutte le possibili variabili influenti (Guillemot et al., 2015; Marron and Epron, 2019).

In questo contesto, la tesi di dottorato "*Climate change impacts and adaptation strategies in Mediterranean forests: a multidisciplinary approach*" mira a comprendere e valutare le risposte delle foreste mediterranee ai principali disturbi forestali legati ai cambiamenti climatici, come siccità e incendi, nonché valutare le pratiche di gestione forestale in grado di mitigarne gli effetti. Per raggiungere questi importanti obiettivi è stato applicato un innovativo approccio multidisciplinare combinando diverse metodologie: studi di dendro-anatomia, analisi degli isotopi stabili negli anelli degli alberi, indagini di xilogenesi e idraulica xilematica, nonché una costante attività di monitoraggio dei parametri eco-fisiologici delle piante arboree utilizzando l'innovativo sistema TreeTalker.

La tesi è composta da una raccolta di cinque articoli scientifici prodotti durante i tre anni del dottorato ed organizzati in diversi capitoli che focalizzano l'attenzione su obiettivi specifici. La prima parte della tesi (capitolo 2, 3, 4) riporta tre studi, effettuati nel Parco Nazionale del Vesuvio, volti a comprendere gli effetti degli incendi boschivi e della siccità sulla crescita e sulla fisiologia del *Pinus Pinaster* Aiton, una delle specie più diffuse e utilizzate nell'area mediterranea.

Nel capitolo 2 (*Fire severity influences ecophysiological responses of Pinus pinaster Ait.*) è riportata una ricerca che mirava a valutare le possibilità di sopravvivenza nel breve termine di diversi popolamenti di pino marittimo interessati da un grave incendio che ha colpito il Parco Nazionale del Vesuvio nel 2017. Immediatamente dopo l'incendio sono state selezionate quattro aree di studio sulla base del diverso grado di danneggiamento da fuoco riscontrato nelle piante. Al fine di comprendere l'impatto della severità dell'incendio sui processi ecofisiologici e la crescita della specie sono state effettuate analisi dendrocronologiche ed isotopiche sugli anelli di accrescimento. I risultati conseguiti hanno mostrato una diminuzione della crescita negli alberi bruciati direttamente proporzionale al grado di defogliazione subito. Le analisi degli isotopi stabili del carbonio e dell'ossigeno hanno permesso di collegare la minore produttività riscontrata ad una drastica riduzione dell'attività fotosintetica e della conduttanza stomatica nell'anno dell'incendio. Inoltre, lo studio ha evidenziato che, nonostante le gravi limitazioni ecofisiologiche innescate dal fuoco, le alte temperature e il tempo di esposizione delle fiamme non sono state sufficienti a determinare la morte del cambio cribrovascolare. Infatti, tutti gli alberi sono stati in grado di completare la formazione dell'anello 2017 confermando l'eccellente capacità di adattamento e resistenza al fuoco a del pino marittimo.

Nel capitolo 3 (*Fire affects wood formation dynamics and ecophysiology of Pinus pinaster Ait. growing in a dry Mediterranean area*) analisi inter-annuali di dendrocronologia e degli isotopi stabili negli anelli di accrescimento sono state combinate con il monitoraggio intra-annuale della xilogenesi per studiare gli effetti dell'incendio nel medio termine sulla pineta del Vesuvio. Le indagini dendrocronologiche hanno mostrato che, sebbene gli alberi bruciati siano sopravvissuti all'incendio del 2017, hanno subito nei successivi anni successivi una netta diminuzione della crescita rispetto ai pini incombusti. Allo stesso tempo, le analisi isotopiche hanno suggerito che il danno alla chioma, divenuto più grave nel medio termine, aveva compromesso irrimediabilmente la capacità fotosintetica del popolamento bruciato con gravi ripercussioni sulla fisiologia delle piante. Ciò ha trovato conferma nel monitoraggio della xilogenesi che ha evidenziato non solo un chiaro ritardo nella fenologia cambiale e una minore produttività di cellule xilematiche delle piante bruciate, ma anche messo in luce la maggiore plasticità xilematica delle piante controllo. Queste ultime, infatti, erano in grado di formare fluttuazioni di densità intra-annuali sfruttando il favorevole periodo autunnale e ampliando la loro stagione di crescita rispetto agli alberi defogliati. Infine, l'elevata risoluzione temporale del monitoraggio di xilogenesi ha consentito di esplorare le dinamiche di formazione del legno legate alle variazioni climatiche stagionali. Nonostante le temperature primaverili ed autunnali abbiano consentito una lunga attività cambiale, i mesi caldi e secchi dell'estate hanno influenzato drasticamente la xilogenesi provocando un forte rallentamento della crescita soprattutto nelle piante

bruciate. Nel complesso i risultati ottenuti da questa ricerca hanno consentito di ipotizzare che le forti limitazioni fotosintetiche e gli eventi ricorrenti di siccità possono determinare negli individui defogliati una incapacità di recuperare lo stato fisiologico ed i tassi di produttività pre-incendio.

Nel capitolo 4 (*Multiparametric approach to assess wildfire impacts on ecophysiological and hydraulic properties of Pinus Pinaster Aiton*) il monitoraggio in continuo del flusso di linfa degli alberi attraverso l'innovativo dispositivo TreeTalker è stato combinato con analisi dendro-anatomiche e studi di vulnerabilità alla cavitazione xilematica per valutare l'impatto del fuoco sui processi fisiologici e idraulici della foresta bruciata di *Pinus pinaster* rispetto al popolamento di controllo. Le analisi di idraulica xilematica hanno mostrato che l'incendio boschivo non ha provocato negli alberi un'alterazione strutturale dei vasi né tantomeno un aumento del rischio di embolia. Tuttavia, le piante bruciate con un alto tasso di defogliazione presentavano una minore capacità di assimilazione e disponibilità di carbonio utile per la crescita e la formazione di pareti xilematiche più spesse rispetto agli alberi di controllo. A questo si aggiunge che il monitoraggio in continuo con il sistema TreeTalker ha evidenziato un inusuale aumento del flusso di linfa degli alberi defogliati rispetto a quelli di controllo durante i mesi più caldi e più secchi dell'anno indicando un'incapacità nel controllo stomatico. Nel complesso, i risultati ottenuti da questa ricerca hanno suggerito che, sebbene il fuoco non abbia influito sull'idraulica xilematica delle piante, il grave danno alla chioma ha innescato nel corso del tempo un grave squilibrio nella conduttanza stomatica, modificando il compromesso tra assimilazione di carbonio e perdita d'acqua ed esponendo gli alberi bruciati a un alto rischio di guasto idraulico durante i periodi di siccità.

La seconda parte della tesi (capitolo 5,6) ha riportato due casi studio relativi alle pratiche di gestione forestale, diradamento e consociazione, in grado di mitigare gli effetti del cambiamento climatico sui popolamenti forestali.

Nel capitolo 5 (*Effects of thinning intensity on productivity and water use efficiency of Quercus robur L.*) è riportato uno studio in cui analisi dendrocronologiche ed isotopiche sono state combinate per analizzare l'influenza della diversa intensità di diradamento sulla produttività e l'efficienza di utilizzo dell'acqua di *Quercus robur* L. Tre tipi di diradamento a diversa intensità sono stati effettuati in una piantagione mista sita in Toscana, in cui la specie principale cresceva in consociazione con *Alnus glutinosa* (L) Gaertn., una specie azotofissatrice. I dati hanno suggerito che il diradamento selettivo moderato (riduzione del 31% della biomassa totale) non è stato in grado di ridurre l'elevata competizione per le risorse tra gli individui influenzando negativamente la crescita degli alberi target.

La presenza della specie azotofissatrice, rimasta dopo il diradamento, non è stata in grado di contrastare l'effetto negativo della competizione. Un effetto negativo sulla produttività è stato registrato anche con il diradamento geometrico (riduzione del 62% della biomassa totale). Tale trattamento, infatti, ha comportato un aumento dell'asimmetria della chioma della specie principale con una conseguente limitazione dell'attività fotosintetica e della crescita. Infine, il diradamento selettivo ad alta intensità (riduzione del 75% della biomassa totale) è risultata essere la pratica gestionale più adeguata, in quanto ha garantito alla specie principale effetti positivi sia in termini di accrescimento che di efficienza intrinseca di utilizzo dell'acqua.

Nel capitolo 6 (*Tree species composition in mixed plantations influences plant growth, intrinsic water use efficiency and soil carbon stock*) è riportata una ricerca che ha confrontato diversi sistemi di consociazione esaminandone gli effetti sulla crescita e l'efficienza nell'uso dell'acqua di due specie principali *Populus alba* L. e *Juglans regia* L. consociate tra loro e con differenti specie accessorie. Le analisi dendrocronologiche hanno mostrato che sebbene la crescita delle specie principali fosse favorita dalle consociazioni durante i primi anni, nella fase adulta l'effetto positivo diminuiva nella maggior parte dei casi a causa di una maggiore competizione per le risorse tra le specie principali e le specie accessorie. Tuttavia, contrariamente a quanto riscontrato negli altri stand, *Populus alba* e *Juglans regia* aumentavano notevolmente la loro produttività quando crescevano in consociazione con *Elaeagnus umbellata*, una specie azoto fissatrice. I dati sugli isotopi del carbonio hanno evidenziato che l'Eleagno determinava una più alta efficienza nell'utilizzo dell'acqua delle specie principali grazie ad un apparato radicale poco profondo in grado di favorire uno sfruttamento non competitivo delle risorse idriche del suolo. Infine, le analisi eseguite per comprendere l'influenza dei diversi sistemi di consociazione sulle caratteristiche del suolo hanno evidenziato un maggiore contenuto di carbonio organico nel suolo quando le specie principali crescevano con *Corylus avellana* L.

In conclusione, l'insieme degli studi riportati nella tesi, oltre ad aver consentito di sperimentare un innovativo approccio multidisciplinare combinando studi intra e inter-annuali negli anelli degli alberi con le più moderne tecnologie di rilevamento forestale, ha permesso di ampliare le informazioni esistenti sulla comprensione generale dei meccanismi alla base della sopravvivenza e della morte delle foreste mediterranee sotto gli effetti dei cambiamenti climatici. I risultati contenuti in questo *compendium* forniscono nuove conoscenze sui processi eco-fisiologici innescati dalla siccità e dagli incendi nel *Pinus Pinaster* Aiton, nonché sulle strategie di gestione forestale volte a migliorare le capacità di adattamento e resistenza delle foreste mediterranee ai disturbi forestali.

Bibliografia di riferimento

- Adams, H.D., Zeppel, M.J.B., Anderegg, W.R.L., Hartmann, H., Landhäusser, S.M., Tissue, D.T., Huxman, T.E., Hudson, P.J., Franz, T.E., Allen, C.D., Anderegg, L.D.L., Barron-Gafford, G.A., Beerling, D.J., Breshears, D.D., Brodribb, T.J., Bugmann, H., Cobb, R.C., Collins, A.D., Dickman, L.T., Duan, H., Ewers, B.E., Galiano, L., Galvez, D.A., Garcia-Forner, N., Gaylord, M.L., Germino, M.J., Gessler, A., Hacke, U.G., Hakamada, R., Hector, A., Jenkins, M.W., Kane, J.M., Kolb, T.E., Law, D.J., Lewis, J.D., Limousin, J.M., Love, D.M., Macalady, A.K., Martínez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Muss, J.D., O'Brien, M.J., O'Grady, A.P., Pangle, R.E., Pinkard, E.A., Piper, F.I., Plaut, J.A., Pockman, W.T., Quirk, J., Reinhardt, K., Ripullone, F., Ryan, M.G., Sala, A., Sevanto, S., Sperry, J.S., Vargas, R., Vennetier, M., Way, D.A., Xu, C., Yopez, E.A., McDowell, N.G., 2017. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 1285–1291.
<https://doi.org/10.1038/s41559-017-0248-x>
- Allen, C.D., Breshears, D.D., McDowell, N.G., 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6, 129.
<https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted.), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259, 660–684.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Anderegg, W.R.L., Hicke, J.A., Fisher, R.A., Allen, C.D., Aukema, J., Bentz, B., Hood, S., Lichstein, J.W., Macalady, A.K., McDowell, N., Pan, Y., Raffa, K., Sala, A., Shaw, J.D., Stephenson, N.L., Tague, C., Zeppel, M., 2015. Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytol.* 208, 674–683.
<https://doi.org/10.1111/nph.13477>
- Bär, A., Michaletz, S.T., Mayr, S., 2019. Fire effects on tree physiology. *New Phytol.* 223, 1728–1741. <https://doi.org/10.1111/nph.15871>
- Bär, A., Nardini, A., Mayr, S., 2018. Post-fire effects in xylem hydraulics of *Picea abies*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica*. *New Phytol.* 217, 1484–1493.
<https://doi.org/10.1111/nph.14916>
- Brooks, J.R., Mitchell, A.K., 2011. Interpreting tree responses to thinning and fertilization using

tree-ring stable isotopes. *New Phytol.* 190, 770–782. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03627.x>

- Christensen, J., 2007. Regional climate projections. In *Climate change 2007: the physical science basis. Contrib. Work. Gr. I to Fourth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Chang.* 847–940.
- Corona, P., Ascoli, D., Barbati, A., Bovio, G., Colangelo, G., Elia, M., Garfi, V., Iovino, F., Laforteza, R., Leone, V., Lovreglio, R., Marchetti, M., Marchi, E., Menguzzato, G., Nocentini, S., Picchio, R., Portoghesi, L., Puletti, N., Sanesi, G., Chianucci, F., 2015. Integrated forest management to prevent wildfires under mediterranean environments. *Ann. Silv. Res.* <https://doi.org/10.12899/ASR-946>
- Fernandes, P.M., 2013. Fire-smart management of forest landscapes in the Mediterranean basin under global change. *Landsc. Urban Plan.* 110, 175–182. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2012.10.014>
- García-Valdés, R., Estrada, A., Early, R., Lehsten, V., Morin, X., 2020. Climate change impacts on long-term forest productivity might be driven by species turnover rather than by changes in tree growth. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 29, 1360–1372. <https://doi.org/10.1111/geb.13112>
- Guillemot, J., Klein, E.K., Davi, H., Courbet, F., 2015. The effects of thinning intensity and tree size on the growth response to annual climate in *Cedrus atlantica*: a linear mixed modeling approach. *Ann. For. Sci.* 72, 651–663. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0464-y>
- Halofsky, J.E., Peterson, D.L., Harvey, B.J., 2020. Changing wildfire, changing forests: the effects of climate change on fire regimes and vegetation in the Pacific Northwest, USA. *Fire Ecol.* 16. <https://doi.org/10.1186/s42408-019-0062-8>
- Hartmann, H., Moura, C.F., Anderegg, W.R.L., Ruehr, N.K., Salmon, Y., Allen, C.D., Arndt, S.K., Breshears, D.D., Davi, H., Galbraith, D., Ruthrof, K.X., Wunder, J., Adams, H.D., Bloemen, J., Cailleret, M., Cobb, R., Gessler, A., Grams, T.E.E., Jansen, S., Kautz, M., Lloret, F., O'Brien, M., 2018. Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality. *New Phytol.* 218, 15–28. <https://doi.org/10.1111/nph.15048>
- Hood, S.M., Varner, J.M., Van Mantgem, P., Cansler, C.A., 2018. Fire and tree death: Understanding and improving modeling of fire-induced tree mortality. *Environ. Res. Lett.* 13, 113004. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aae934>
- Hulvey, K.B., Hobbs, R.J., Standish, R.J., Lindenmayer, D.B., Lach, L., Perring, M.P., 2013. Benefits of tree mixes in carbon plantings. *Nat. Clim. Chang.* 3, 869–874. <https://doi.org/10.1038/nclimate1862>
- Intergovernmental Panel on Climate Change, 2018. IPCC, 2018: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report, In Press.

- Keenan, R.J., 2015. Climate change impacts and adaptation in forest management: a review. *Ann. For. Sci.* 72, 145–167. <https://doi.org/10.1007/s13595-014-0446-5>
- Klein, T., Hartmann, H., 2018. Climate change drives tree mortality. *Science* (80-.). 362, 758. <https://doi.org/10.1126/science.aav6508>
- Kolström, M., Lindner, M., Vilén, T., Maroschek, M., Seidl, R., Lexer, M.J., Netherer, S., Kremer, A., Delzon, S., Barbati, A., Marchetti, M., Corona, P., 2011. Reviewing the science and implementation of climate change adaptation measures in European forestry. *Forests* 2, 961–982. <https://doi.org/10.3390/f2040961>
- Marron, N., Epron, D., 2019. Are mixed-tree plantations including a nitrogen-fixing species more productive than monocultures? *For. Ecol. Manage.* 441, 242–252. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.052>
- McDowell, N., Brooks, J.R., Fitzgerald, S.A., Bond, B.J., 2003. Carbon isotope discrimination and growth response of old *Pinus ponderosa* trees to stand density reductions. *Plant, Cell Environ.* <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00999.x>
- McDowell, N.G., 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiol.* 155, 1051–1059. <https://doi.org/10.1104/pp.110.170704>
- Michaletz, S.T., 2018. Xylem dysfunction in fires: towards a hydraulic theory of plant responses to multiple disturbance stressors. *New Phytol.* 217, 1391–1393. <https://doi.org/10.1111/nph.15013>
- Michetti, M., Pinar, M., 2019. Forest Fires Across Italian Regions and Implications for Climate Change: A Panel Data Analysis. *Environ. Resour. Econ.* <https://doi.org/10.1007/s10640-018-0279-z>
- Nardini, A., Casolo, V., Dal Borgo, A., Savi, T., Stenni, B., Bertocin, P., Zini, L., McDowell, N.G., 2016. Rooting depth, water relations and non-structural carbohydrate dynamics in three woody angiosperms differentially affected by an extreme summer drought. *Plant Cell Environ.* 39, 618–627. <https://doi.org/10.1111/pce.12646>
- Nardini, A., Lo Gullo, M.A., Salleo, S., 2011. Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter of phloem unloading? *Plant Sci.* 180, 604–611. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.12.011>
- Pelleri, F., Pelleri, F., Castro, G., Marchi, M., Fernandez-Moya, J., Chiarabaglio, P.M., Giorcelli, A., Bergante, S., Gennaro, M., Manetti, M.C., Plutino, M., Bidini, C., Sansone, D., Urbán-Martínez, I., 2020. The walnut plantations (*Juglans* spp.) in Italy and Spain: main factors affecting growth. *Ann. Silv. Res.* <https://doi.org/10.12899/asr-1935>
- Ruffault, J., Curt, T., Moron, V., Trigo, R.M., Mouillot, F., Koutsias, N., Pimont, F., Martin-StPaul, N., Barbero, R., Dupuy, J.L., Russo, A., Belhadj-Khedher, C., 2020. Increased likelihood of

heat-induced large wildfires in the Mediterranean Basin. *Sci. Rep.* 10, 13790.

<https://doi.org/10.1038/s41598-020-70069-z>

- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araújo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia, C.A., De La Vega-Leinert, A.C., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J.I., Kankaanpää, S., Klein, R.J.T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M.J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabaté, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M.T., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S., Zierl, B., 2005. Ecology: Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science* (80-.). 310, 1333–1337. <https://doi.org/10.1126/science.1115233>
- Senf, C., Pflugmacher, D., Zhiqiang, Y., Sebald, J., Knorn, J., Neumann, M., Hostert, P., Seidl, R., 2018. Canopy mortality has doubled in Europe's temperate forests over the last three decades. *Nat. Commun.* 9. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07539-6>
- Tyree, M.E., Zimmermann, M.H., 2002. *Xylem Structure and the Ascent of Sap* (Second Edition). Springer Verlag.
- Urli, M., Porté, A.J., Cochard, H., Guengant, Y., Burlett, R., Delzon, S., 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiol.* 33, 672–683. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt030>
- Valor, T., Casals, P., Altieri, S., González-Olabarria, J.R., Piqué, M., Battipaglia, G., 2018. Disentangling the effects of crown scorch and competition release on the physiological and growth response of *Pinus halepensis* Mill. using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ isotopes. *For. Ecol. Manage.* 424, 276–287. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.056>
- van Mantgem, P.J., Falk, D.A., Williams, E.C., Das, A.J., Stephenson, N.L., 2018. Pre-fire drought and competition mediate post-fire conifer mortality in western U.S. National Parks. *Ecol. Appl.* 1–10. <https://doi.org/10.1002/eap.1778>
- van Mantgem, P.J., Nesmith, J.C.B., Keifer, M., Knapp, E.E., Flint, A., Flint, L., 2013. Climatic stress increases forest fire severity across the western United States. *Ecol. Lett.* 16, 1151–1156. <https://doi.org/10.1111/ele.12151>
- West, A.G., Nel, J.A., Bond, W.J., Midgley, J.J., 2016. Experimental evidence for heat plume-induced cavitation and xylem deformation as a mechanism of rapid post-fire tree mortality. *New Phytol.* 211, 828–838. <https://doi.org/10.1111/nph.13979>