2025 | 16·20
GIJÓN | JUNIO
9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

# 9CFE-1207

Organiza

# Pinares mixtos mediterráneos: ¿Una estrategia eficaz para mejorar los servicios ecosistémicos?

LÓPEZ-MARCOS, D. (1), TURRIÓN, M.B. (1), BRAVO, F. (2) y MARTÍNEZ-RUIZ, C. (3)

(1) Área de Edafología y Química Agrícola, Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (iuFOR), Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, Avda. de Madrid 57, 34004 Palencia, España
(2) Dpto. Producción Vegetal, Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (iuFOR), Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, Avda. de Madrid 57, 34004 Palencia, España
(3) Área de Ecología, Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (iuFOR), Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, Avda. de Madrid 57, 34004 Palencia, España

**Resumen**

Numerosos estudios destacan el papel de las masas mixtas vs. monoespecíficas en el suministro de servicios ecosistémicos (SE). Sin embargo, se sabe poco sobre las mezclas de especies del mismo género. Nuestra hipótesis es que los pinares mixtos son más eficientes que los monoespecíficos en la provisión de SE.

En seis tripletes en la Sierra de la Demanda, se cuantificó el efecto de mezclar pino resinero y albar; cada triplete constaba de una parcela monoespecífica de cada especie y una mixta. Se analizó el estrato arbóreo, a escala de rodal (radio 15m) y de vecindario (radio 4m); el suelo en profundidad (una calicata/parcela hasta ~50cm) y en superficie (10 muestras/parcela hasta 5cm); y el sotobosque (10 inventarios/parcela), incluyendo la regeneración.

Los pinares mixtos demostraron ser más eficientes que los monoespecíficos suministrando SE, como: a) conservación de biodiversidad: mayor riqueza del sotobosque y regeneración de *Pinus* y *Quercus*; b) secuestro de carbono edáfico, con mayor stock de carbono en el suelo subsuperficial y materia orgánica superficial de mejor calidad; c) fertilidad edáfica: con mayores concentraciones de cationes de cambio en suelo subsuperficial; y d) producción, con mayor área basal a pequeña escala espacial debido a la complementariedad de uso de recursos edáficos.

**Palabras clave**

*Pinus sylvestris*, *Pinus pinaster*, Conservación de la biodiversidad del sotobosque, Secuestro de carbono en el suelo, Sobre-rendimiento a pequeña escala, Fertilidad edáfica.

## 1. Introducción

En muchas regiones del mundo, la gestión de las masas mixtas se está posicionando como una opción ventajosa sobre las monoespecíficas, dada su mayor eficiencia en el suministro de servicios ecosistémicos (SE), pues ya son

muchos los trabajos que nos ayudan a mejorar la comprensión de los mecanismos intrínsecos y la dinámica de las masas mixtas (PRETZSCH et al. 2021). La mayoría de estos trabajos se centran en los efectos positivos de la mezcla de especies forestales con rasgos contrastados (i.e. frondosas-coníferas; ; BRAVO-OVIEDO et al. 2014; PRETZSCH et al. 2016) sobre SE de provisión (i.e., madera). Pero aún son pocos los trabajos sobre el efecto de la mezcla de especies del mismo género (pero ver ; FORRESTER et al., 2006, ; RIOFRÍO et al., 2017; SPASIĆ et al., 2021) y, menos aún, los que abordan el estudio de otros SE diferentes a los de provisión (pero ver LÓPEZ-MARCOS et al. 2018, 2019, 2020, 2021, 2024), como son la conservación de la biodiversidad o el secuestro de carbono

Se atribuye a las masas mixtas una amplia gama de beneficios sobre las masas monoespecíficas, como la conservación de la biodiversidad ( FELTON et al. 2010; CAVARD et al. 2011; LÓPEZ-MARCOS et al. 2019, 2020), incluyendo la regeneración forestal (CARNEVALE & MONTAGNINI 2002; LÖF et al. 2018); la mejora de las condiciones edáficas (BRANDTBERG et al. 2000; DAVIDSON et al. 1998), incluyendo la captura de carbono (ANDIVIA et al. 2016; LÓPEZ-MARCOS et al. 2018), la fertilidad (LÓPEZ-MARCOS et al. 2019) o las características de la materia orgánica (GETINO-ÁLVAREZ et al. 2023; LÓPEZ-MARCOS et al. 2024); y el aumento de la productividad (FORRESTER et al., 2018; GAMFELDT et al. 2013; PRETZSCH et al. 2010; TOÏGO et al. 2015).

En este contexto, conocer el efecto de los pinares mixtos y monoespecíficos mediterráneos de pino albar (*Pinus sylvestris* L.) y pino resinero (*Pinus pinaster* Ait.), en el suministro de SE, puede ayudar a mejorar nuestra comprensión sobre los mecanismos y dinámicas que promueven estos beneficios para proponer recomendaciones de gestión. Estas recomendaciones podrían mejorar el suministro SE de buena parte de las masas forestales de nuestro país, pues los pinos resinero y albar son dos de las principales especies forestales de España que crecen tanto en rodales mixtos como monoespecíficos, ya sea de forma natural o como resultado de la selección de especies para la forestación (SERRADA et al. 2008).

## 2. Objetivos

Nuestra hipótesis es que las masas mixtas de pino resinero y pino albar son más eficientes que las masas monoespecíficas suministrando SE. Por ello, nuestro objetivo es evaluar tanto en masas mixtas como en monoespecíficas diversos servicios ecosistémicos como: a) la conservación de la biodiversidad, b) el secuestro de carbono edáfico, c) la fertilidad del suelo y d) la producción forestal.

## 3. Metodología

### 3.1. Área de estudio y diseño experimental

El lugar elegido para testar nuestra hipótesis fue la “Sierra de la Demanda” (entre

Burgos y Soria; 41°47'35''N y 41°53'41''N de latitud y 2°56'12''W y 3°20'46''W de longitud). Además de encontrar en ella ambas especies, de manera monoespecífica y mixta (RIOFRÍO, 2018), en diferentes localizaciones describiendo un eje este-oeste de 33 km y un eje norte-sur de 18 km (Figura 1), es una zona donde hay una fuerte vinculación de la población local hacia el sector forestal. Por ello, la evaluación de otros SE, además de los de provisión, podía ayudar a potenciar el valor de los pinares mixtos mediterráneos aquí ubicados.

El ensayo contó con 6 tripletes y cada triplete contaba de dos parcelas monoespecíficas de pino albar (PS) o pino resinero (PP) y una parcela mixta (MM) de ambas especies (18 parcelas = 6 tripletes x 3 tipos de parcelas, ; Figura 1) ubicadas a menos de 1 km entre sí (Figura 1), de modo que las condiciones ambientales fueran homogéneas dentro del triplete. Las parcelas eran circulares de 15 m de radio, siendo la composición de especies del estrato arbóreo el principal factor variable. El porcentaje del área basal de las especies dominantes en las parcelas monoespecíficas fue mayor delal 95% para pino resinero y delal 83% para pino albar, y el porcentaje del área basal de ambas especies en las parcelas mixtas varió del 33 al 67%. Aunque la zona ha sido gestionada mediante raleos selectivos, beneficiando al pino albar, los rodales no sufrieron daños ni intervención silvícolas en los diez años previos al estudio, el cual fue realizado en 2016. La edad de las parcelas seleccionadas osciló entre 44 y 151 años, la densidad varía entre 509 y 1429 árboles ha-1, el área basal entre 33,3 y 70,30 y m2 ha-1 y la altura dominante entre 15,60 y 25,04 m (LÓPEZ-MARCOS et al. 2021b).

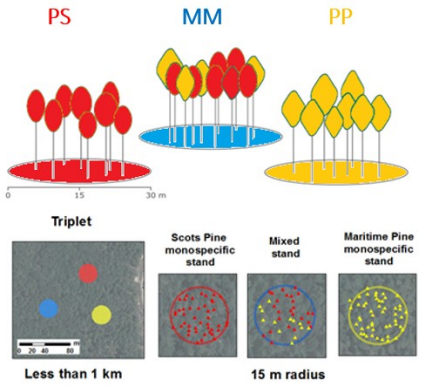


*Figura 1. (a) Localización de los tripletes en la 'Sierra de la Demanda' (círculos rojos: parcelas puras de pino albar, PS; círculos amarillos: parcelas puras de pino resinero, PP; círculos azules: parcelas mixtas de ambas especies de pinos, MM); b) esquema de un triplete (Modificado de LÓPEZ-MARCOS 2020).*

Se trató de que las condiciones fuesen lo más homogéneas posible, así los materiales parentales geológicos fueron areniscas y margas de la era Mesozoica (IGME 2015), los suelos Inceptisoles con un régimen de humedad del suelo xérico y un régimen de temperatura mésico (clasificados como Dystroxerept Typic o Typic Humixerept; sensu SOIL SURVEY STAFF 2022) y el clima Templado según la clasificación de KÖPPEN (1936) para la Península Ibérica. Sin embargo, existían algunas variaciones en las condiciones de altitud (1093-1277 m s.n.m.), pendiente (0,9-20 %), textura del suelo (predominantemente arenosa, aunque con

variaciones), pH (ácido-muy ácido), temperatura media anual (8,0 -9,8 °C) y precipitación anual (684-833 mm; ver LÓPEZ-MARCOS et al. 2021b). La vegetación natural que rodeaba en el pasado la zona de estudio fueron melojares (*Quercus pyrenaica* Willd.), sabinares (*Juniperus thurifera* L.) o enebrales (*Juniperus oxycedrus* L.; ver RIVAS-MARTÍNEZ 2011).

### 3.2. Muestreo, análisis de laboratorio y cálculos

En cada parcela, se estudiaron tres grandes compartimentos del ecosistema: 1) el suelo, analizando variables fisicoquímicas, de dos maneras, a) de manera superficial, con diez muestras distribuidas de manera aleatoria en cada parcela, recolectando la hojarasca y el suelo superficial (5 cm), y b) en profundidad, con una calicata por parcela de al menos 50 cm de profundidad, donde se analizaron variables fisicoquímicas de los horizontes orgánico y minerales, 2) el sotobosque, con diez inventarios de 1 x 1 m por parcela ubicados de manera aleatoria, donde se estimó a) la cobertura y riqueza de especies, y b) la regeneración forestal; y 3) el estrato arbóreo, evaluando densidad y área basal total, a dos escalas espaciales, a) a escala de vecindario, con diez inventarios 4 m de radio por parcela ubicados de manera aleatoria, y b) a nivel de rodal analizando todos los pies de cada parcela (15 m de radio).

En los análisis del suelo superficial se recolectó la hojarasca, utilizando un cuadrado de muestreo de 25 x 25 cm, que se secó a 60 °C durante 48 horas, y finalmente se pesó (± 0,01 g) para determinar su biomasa (FFB). También se recolectó una muestra de suelo superficial no alterado, utilizando cilindros de acero (251,3 cm3; 5 cm profundidad) para preservar su estructura original, que se secó a 105 °C durante 24 h y se pesó (± 0,001 g) para calcular la densidad aparente (bD). Después, este suelo se tamizó (2 mm) para calcular el porcentaje en peso de la fracción gruesa (> 2 mm; piedras) y fina (< 2 mm; %EF), y se analizó el carbono orgánico total (TOC) y el nitrógeno total (TN) por combustión seca con un analizador elemental LECO-CHN 2000. Por último, se calculó la relación carbono / nitrógeno (C/N = TOC / TN) y las reservas superficiales de carbono (Cstock = TOC x bD x·%EF x T, donde T: espesor; el espesor fue en todos los casos 5 cm de profundidad).

Los análisis del suelo en profundidad incluyeron el análisis de los horizontes orgánico y minerales hasta 50 cm de profundidad, tomando en cada horizonte mineral dos muestras inalteradas, con un cilindro de acero (98,18 cm3) para mantener su estructura original, y una muestra alterada (aprox. 2,5 kg). Las muestras inalteradas se secaron a 105 °C durante 24 h para calcular la densidad aparente (bD) y las muestras alteradas se secaron al aire para después ser tamizadas (2 mm) antes de realizar los análisis físicos y químicos. Los análisis físicos incluyeron: el porcentaje elementos gruesos (>2 mm; piedras) y tierra fina (<2 mm; EF), la textura por el método de la pipeta (MAPA 1994) y posterior determinación de los porcentajes de arena, limo y arcilla, y el agua disponible (AW) como la diferencia entre el contenido de agua a capacidad de campo y el

punto de marchitez permanente (MAPA 1994). Los parámetros químicos incluyeron: cationes intercambiables (Ca+2, Mg+2, K+, Na+) extraídos con acetato de amonio 1 M a pH = 7 (SCHOLLENBERGER & SIMON 1945) y determinados utilizando un espectrómetro de absorción/emisión atómica, el carbono orgánico total (TOC) y nitrógeno total (TN) por combustión seca con analizador elemental LECO-CHN 2000, carbono fácilmente oxidable (oxC) por el método de oxidación de dicromato de potasio de WALKLEY (1947) y fósforo disponible (avP) por el método de Olsen (OLSEN & SOMMERS 1982). Posteriormente, toda la información de los análisis químicos y físicos del suelo de los horizontes minerales se convirtió por profundidades (cada 10 cm; ver LÓPEZ-MARCOS et al. 2018) y se estimaron las reservas de cationes (Ca+2stock, Mg+2stock, K+stock, Na+stock; Stock de Suma de Bases), nitrógeno total (Nstock), carbono orgánico total (Cstock) y oxidable (Coxstock), fósforo asimilable (avPstock) y la capacidad de retención de agua (WRC) del perfil hasta 50 cm de profundidad (LÓPEZ-MARCOS et al. 2019). Se utilizó un cuadrado de 25 x 25 cm para recolectar el horizonte orgánico de las calicatas (hojarasca), retirando previamente materiales leñosos de gran tamaño (ANDIVIA et al. 2016). Esta hojarasca (FF) se separó en tres fracciones, según su estado de descomposición [VAN DELFT et al. 2006: fresca (FsL), fragmentada (FgL) y humificada (HmL)], que se secaron por separado a 60°C durante 48 h para posteriormente pesarse (± 0,01 g) y determinar la cantidad de biomasa de cada fracción por hectárea (BFsL, BFgL, BHmL; LÓPEZ-MARCOS et al. 2018). Con un analizador elemental LECO-CHN 2000 se determinaron las concentraciones de carbono orgánico total (TOC) y nitrógeno total (TN) de cada fracción, para después calcular su ratio C/N y las reservas de carbono (Cstock FsL, CstockFgL, CstockHmL;ver LÓPEZ-MARCOS et al. 2018).

Los inventarios de vegetación del sotobosque se realizaron por el mismo observador, en junio de 2016, para identificar el mayor número de especies, como ya han propuesto otros autores (MARTÍNEZ-RUIZ & FERNÁNDEZ-SANTOS 2005; ALDAY et al. 2010). Se estimó la cobertura en proyección vertical (%) de cada especie del sotobosque, incluida la regeneración forestal y los briófitos. La nomenclatura de especies de plantas vasculares siguió a TUTIN et al. (1964-1980) y la nomenclatura de las briófitas a CROSBY et al. (1989-1992). Después, la cobertura por especies fue codificada en las formas de vida de RAUNKIAER (1934), de acuerdo con AIZPIRU et al. (2007), y se calculó la riqueza de especies, como el número total de especies por parcela (incluida la regeneración forestal; COLWELL, 2009). Los inventarios de regeneración incluyeron la estimación del número de individuos de las principales especies de árboles (*Pinus sylvestris, P. pinaster*, *Q. pyrenaica* y *Q. faginea* Lam). Dado que no se registró la presencia de regeneración antigua, probablemente por la gestión, no se encontraron árboles subordinados y sólo se pudo distinguir dos capas de vegetación (estrato arbóreo ≥20m, y sotobosque ≤1 m).

Para el análisis del estrato arbóreo, se midieron a escala de rodal (15 m radio) y de vecindario (4 m radio como RODRÍGUEZ-CALCERRADA et al., 2011) todos los pies con un DAP > 7,5 cm, para calcular la densidad (N: pies ha-1) y el área basal (m2 ha-1) por especie (GPS: área basal de *P. sylvestris;* GPP: área basal de *P. pinaster*) y total (GT) y se midió la distancia punto-individuo (Dpi: distancia desde un punto aleatorio hasta el árbol más cercano) y la distancia individuo-individuo (Dii:

distancia desde ese árbol a su vecino más próximo) teniendo en cuenta la especie a la que pertenecían (*P. sylvestris* o *P. pinaster*) o independientemente de la especie (*P. sylvestris* + *P. pinaster*).

### 3.3. Análisis estadísticos

Todos los análisis estadísticos se realizaron en R (versión 3.3.3; R DEVELOPMENT CORE TEAM 2016) tras excluir de todos los análisis una parcela monoespecífica de pino albar se excluyó de todos los análisis porque era la única que presentaba condiciones ácuicas (ver SOIL-SURVEY-STAFF 2022; LÓPEZ-MARCOS et al. 2018).

Se utilizó un análisis de redundancia (RDA) para ordenar las parcelas en función de las formas de vida de Raunkiær y el área basal de ambas especies de pinos (DAP > 7,5 cm). Sobre esta ordenación se aplicó la función "envfit" del paquete vegan (versión 2.3-5; Oksanen 2016) para determinar si las variables analizadas para el conjunto del perfil edáfico (Ca+2stock, Mg+2stock, K+stock, Na+stock, Nstock, Cstock, Coxstock, avPstock y WRC) tenían un efecto en la comunidad vegetal. La respuesta de la riqueza de especies del sotobosque se modelizó a lo largo del eje RDA1 con modelos de HOF (HUISMAN et al. 1993) del paquete eHOF (versión 3.2. 2; JANSEN & OKSANEN 2013), utilizando el criterio de información de Akaike (AKAIKE, 1973) para seleccionar el modelo más apropiado (JOHNSON & OMLAND, 2004).

Se realizó un análisis de correspondencias tipo DCA (Detrended Correspondence Analysis), utilizando el paquete vegan, para ordenar las parcelas por la cobertura de las especies del sotobosque y, sobre dicha ordenación, se aplicó la función "envfit" para conocer si las características del estrato arbóreo (edad, densidad, área basal total y porcentaje de área basal de cada especie del estrato) ayudaban a determinar esta ordenación. Después, con modelos de HOF (HUISMAN et al. 1993) y utilizando el criterio de información de Akaike (AKAIKE 1973) para seleccionar el modelo más apropiado (JOHNSON & OMLAND, 2004), se modelizó la respuesta de la regeneración de todas las especies forestales encontradas (densidad: individuos m-2), de la riqueza total de especies y de la cobertura de cada especie del sotobosque, y se calculó la amplitud de nicho de nicho y el óptimo ecológico de estas últimas (LAWESSON & OKSANEN, 2002).

Se analizó el efecto del tipo de masa sobre el TOC, Cstock y los cationes intercambiables (Na+, K+, Ca+2, Mg+2 y suma de bases) a cuatro profundidades (0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm y 30-40 cm), utilizando el paquete LME4 (BATES et al. 2015) para los modelos lineales mixtos (LMM) con el método de máxima verosimilitud restringida (REML; RICHARDS 2005). Se testó el efecto aleatorio del triplete (modelo nulo) con el efecto fijo del tipo de masa y el contenido de arena (modelo alternativo). Se aplico un ANOVA para elegir el modelo adecuado usando el criterio de información de Akaike (AKAIKE 1973).

Se aplicó un análisis de componentes principales (ACP) a los datos de suelo superficial (TOC, C/N, bD, Cstock y FBB) y, sobre los ejes de este análisis, se proyectaron los óptimos y amplitud de nicho de la cobertura de cada una de las especies del sotobosque, de la riqueza de especies del sotobosque y del área basal de cada especie del estrato arbóreo del muestreo a escala de vecindario (4 m radio; LAWESSON & OKSANEN 2002).

Se evaluó, con modelos lineales mixtos (LMM; PINHEIRO & BATES 2000) y usando el método de máxima verosimilitud restringida (REML; RICHARDS 2005), las diferencias de área basal total y densidad total entre los tres tipos de masas forestales para testar la producción a dos escalas espaciales: vecindario y rodal. Para tratar de comprender estas diferencias, se compararon las distancias punto-individuo (Dpi) e individuo-individuo (Dii) mediante modelos lineales mixtos (LMM; PINHEIRO & BATES 2000) usando el método de máxima verosimilitud restringida (REML; RICHARDS 2005), y se calculó la amplitud de nicho del área basal de cada especies pino en relación a la capacidad de retención de agua y el stock de suma de bases para el perfil completo del suelo (0-50 cm profundidad), identificando también su óptimo ecológico (LAWESSON & OKSANEN 2002).

## 4. Resultados y discusión

### 4.1. Evaluación de la conservación de la biodiversidad

Las masas mixtas presentan mayor riqueza de especies del sotobosque de lo esperado dadas las condiciones ambientales (Figura 2). De hecho, cuando estudiamos la diversidad del sotobosque en relación con las condiciones edáficas, encontramos que las masas mixtas presentan un valor de riqueza de especies del sotobosque superior al esperado dadas las condiciones capacidad de retención de agua del perfil del suelo. Estudiamos la ordenación de las parcelas en función de su composición de formas de vida de Raunkiær y la proporción de especies del estrato arbóreo, y sobre ésta, observamos la respuesta de la capacidad de retención de agua hasta 50 cm de profundidad y de la riqueza de especies del sotobosque. Se vio que la capacidad de retención de agua fue mayor en las masas de pino albar, menor en las de pino resinero e intermedia en las masas mixtas, coincidiendo con el carácter más xerófilo del pino resinero y más mesófilo del pino albar (BRAVO-OVIEDO & MONTERO 2008). También se encontró que en las masas de pino albar dominan los pterófitos y fanerófitos, en las masas de pino resinero dominan los caméfitos y en las masas mixtas dominan los hemicriptófitos y caméfitos. Así, relacionamos esta segregación de formasd de vida en función de sus estrategias para pasar una etapa desfavorable en su ciclo anual (RIVAS-MARTÍNEZ et al. 2002), que en sistemas mediterráneos puede ser la sequía estival (LÓPEZ-MARCOS et al. 2019). Además, encontramos que la riqueza de especies del sotobosque alcanza la misma tasa en las masas mixtas que en las de pino albar, estando las primeras en peores condiciones ambientales, pues presentan menor capacidad de retención de agua. Esto confiere una ventaja competitiva a las masas mixtas sobre las monoespecíficas, pues son capaces de mantener alta riqueza de especies del sotobosque en condiciones de mayor estrés hídrico, lo cual resulta muy interesante en el actual escenario de cambio climático (LÓPEZ-MARCOS et al. 2019).

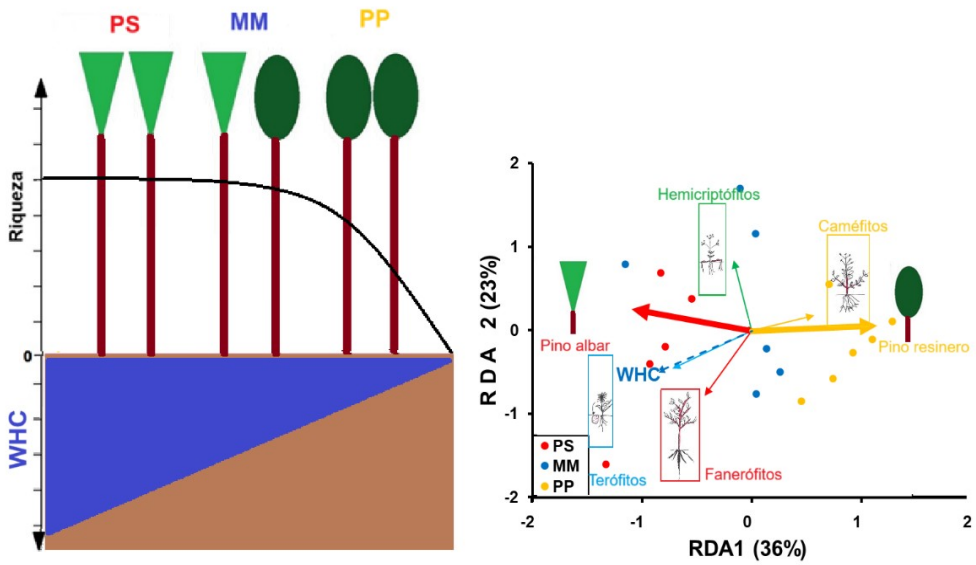


*Figura 2. Resumen gráfico donde se observa la ventaja competitiva de las masas mixtas sobre las monoespecíficas en el caso de la mejora de la riqueza de especies del sotobosque. Modificado de LÓPEZ-MARCOS et al. (2019)*

Las masas mixtas presentan, además de la regeneración de los dos pinos, la regeneración de los robles nativos próximos (Figura 3). Se observó que la ordenación de especies del sotobosque y la regeneración forestal sólo respondió a la proporción de ambas especies de pinos (porcentaje de área basal cada especie del estrato, MESTRE et al. 2017) y no a ninguna de las otras características de las masas forestales (i.e., edad, densidad, área basal total), encontrándose un cambio gradual de especies del sotobosque a lo largo del gradiente de proporción de pinos, puesto las especies dominantes del estrato arbóreo ejercen un efecto sobre las subordinadas del sotobosque (GRIME 1998; ALI & YAN 2017).

Cuando se modelizó la regeneración forestal frente a la proporción de especies del estrato arbóreo, se observó mayor regeneración del árbol dominante en cada tipo de masa: *Pinus sylvestris* en las masas monoespecíficas de pino albar y *Pinus pinaster* en las masas monoespecíficas de pino resinero y ambos, *P. sylvestris* y *P, pinaster*, en las masas mixtas, dada la relación entre la abundancia de especies del estrato arbóreo y el reclutamiento de las plántulas de éstas (ALCÁNTARA et al. 2019). Sin embargo, en las masas mixtas, *Quercus pyrenaica* fue la especie que mostró mayor regeneración, pues ya se ha descrito que las masas mixtas son capaces de favorecen la regeneración de los árboles nativos (CARNEVALE & MONTAGNINI 2002), como es el roble melojo en nuestro caso.

Cuando se modelizó la riqueza de especies del sotobosque frente a la proporción de especies del estrato arbóreo, se observó una tendencia similar a la descrita anteriormente (Figuras 2 y 3), donde la riqueza de especies del sotobosque alcanza valores similares en las masas mixtas que en las de pino albar siendo menor en las masas de pino resinero (LÓPEZ-MARCOS et al. 2019).

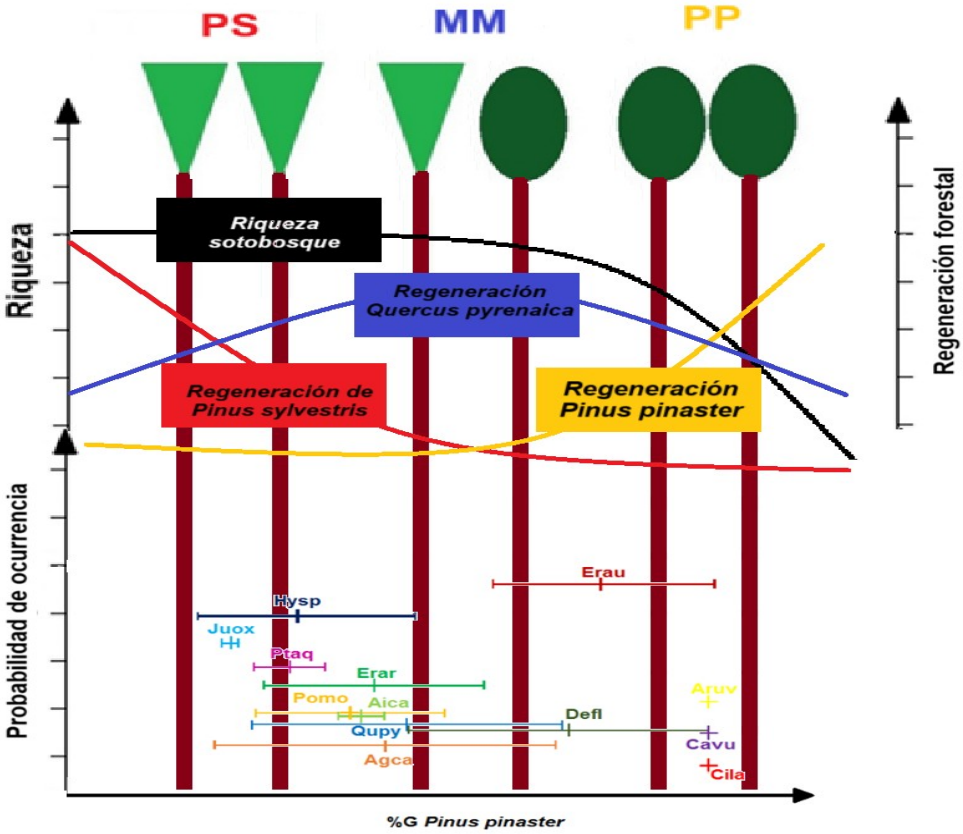


*Figura 3. Resumen gráfico donde se observa la ventaja competitiva de las masas mixtas sobre las monoespecíficas en el caso de la mejora de la regeneración forestal. Modificado de LÓPEZ-MARCOS et al. (2020)*

Tras analizar la amplitud de nicho de las especies del sotobosque a lo largo del gradiente de proporción de especies del estrato arbóreo (Figura 3), se observó un cambio gradual de éstas, que también puede estar relacionado con el gradiente de agua en el suelo descrito anteriormente (LÓPEZ-MARCOS et al. 2019), pues especies de zonas húmedas y templadas como Pteridium aquilinum (Ptaq), Pinus sylvestris (Pisy) o Juniperus (Juox; RIVAS-MARTÍNEZ et al. 2002) dominan en las masas de pino albar donde la capacidad de retención de agua es mayor y especies de zonas mediterráneas bien drenadas, como como Erica australis (Erau), Arctostaphylos uva-ursi (Aruv), Pinus pinaster (Pipi), Calluna vulgaris (Cavu) y Cistus laurifolius (Cila; HERRANZ-SANZ et al. 2008) dominan en las masas de pino resinero. Sin embargo, en las masas mixtas presentan dominan especies como Erica arborea (Erar), Aira caryophyllea (Aica), Potentilla montana (Pomo) o Agrostis castellana (Agca) descritas como propias de los melojares Ibéricos (VELASCO-AGUIRRE 2014). Por ello, creemos que la regeneración del melojo puede estar relacionada con la presencia de estas especies en las masas mixtas con las que comparte nicho y éstas, a su vez, ayudan a mantener la riqueza del sotobosque al mismo nivel que en las masas de pino albar en peores condiciones ambientales (LÓPEZ-MARCOS et al. 2020).

9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL 2025 | 16-20 GIJÓN | JUNIO

### 4.2. Evaluación del secuestro de carbono edáfico

Las masas mixtas presentan mayores reservas de carbono en capas subsuperficiales del suelo (Figura 4). Las reservas de carbono del suelo hasta 40 cm de profundidad (Cstock) fueron mayores en las masas mixtas, aunque no de manera significativa. Esto puede estar relacionado con el mayor contenido de carbono orgánico total en las capas subsuperficiales del suelo (10-30 cm), pues se describieron tendencias diferentes en diferentes profundidades del suelo, algo que relacionamos con el tipo de tejido que se está descomponiendo en cada profundidad. En el suelo superficial (0-10 cm) el carbono orgánico total fue mayor en las en las masas de pino albar, menor en las de pino resinero e intermedio en las masas mixtas. Este patrón se relacionó con la ratio C/N de la hojarasca (LÓPEZ-MARCOS et al. 2018), pues cuanto mayor es la proporción de pino resinero, la relación C/N de la hojarasca aumenta, debido a que el pino resinero presenta un follaje más esclerófilo y, por lo tanto, mayor relación C/N en su hojarasca (AUGUSTO et al. 2015). La mayor relación C/N de la hojarasca ya se ha relacionado con la menor tasa de descomposición de ésta (WANG et al. 2016) y, en consecuencia, se produce una menor entrada de carbono en el suelo. Sin embargo, en las capas subsuperficiales del suelo (10-30 cm) el carbono orgánico total fue más alto en las masas mixtas (LÓPEZ-MARCOS et al. 2018), lo que se relacionó con la mayor presencia de raíces finas a esta profundidad. Esto sugiere que en capas más profundas del suelo la entrada de carbono proviene de la descomposición de las raíces finas (ANDIVIA et al. 2016; DAWUD et al. 2016; SCHLEUß et al. 2014). Esta mayor presencia de raíces finas en profundidades subsuperficiales en las masas mixtas puede estar relacionado con una segregación de nicho (AHMED et al. 2016; DAWUD et al. 2016). Por último, dado que en estas capas más profundas del suelo se espera que el carbono esté más protegido de cualquier perturbación externa (i.e., incendios, cambio climático, etc.) las masas mixtas tienen una ventaja competitiva frente a las monoespecíficas (LÓPEZ-MARCOS et al. 2018) a la hora de ser más eficientes reteniendo carbono en el suelo.

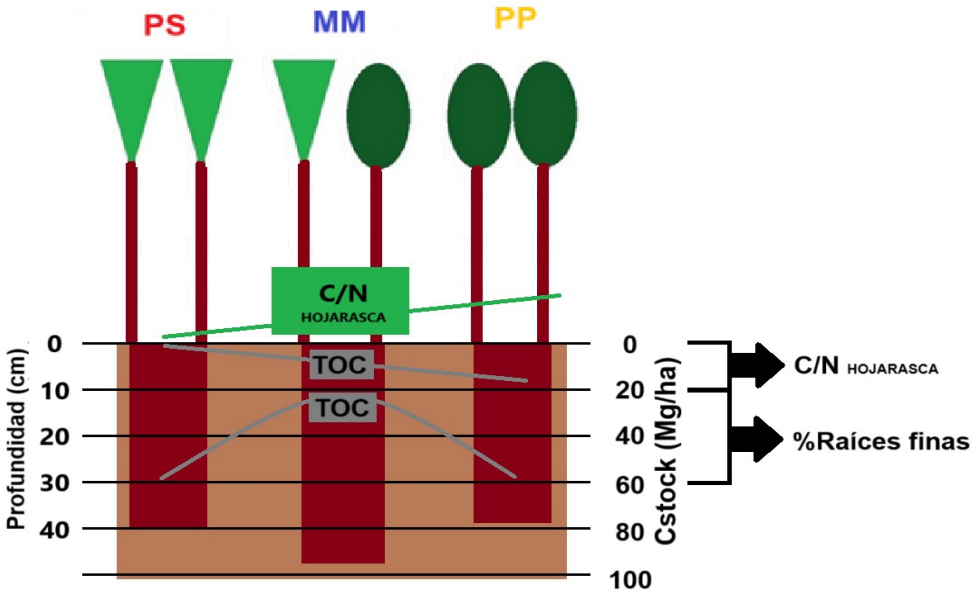

*Figura 4. Resumen gráfico donde se observa la ventaja competitiva de las masas mixtas sobre las monoespecíficas en el caso de la mejora de las reservas de carbono en capas subsuperficiales. Modificado de LÓPEZ-MARCOS et al. (2018).*

Las masas mixtas presentan mayor calidad de la materia orgánica del suelo superficial respecto a la esperado, dado su composición del estrato arbóreo (Figura 5). Cuando analizamos las propiedades de la materia orgánica del suelo superficial en relación con el estrato arbóreo y el sotobosque a escala de vecindario (LÓPEZ-MARCOS et al. 2024), encontramos el mismo patrón que a escala de rodal para la cantidad de la materia orgánica del suelo superficial (TOC), siendo mayor en las masas de pino albar, menor en las de pino resinero e intermedio en las mixtas (LÓPEZ-MARCOS et al. 2024, 2018). Además, vimos que las masas mixtas presentan una mayor calidad de materia orgánica del suelo superficial (menor ratio C/N) que lo esperado dada las características de la hojarasca del estrato arbóreo y la proporción que ésta representa en cada tipo de masa. Ya se ha mencionado que el pino resinero presenta una hojarasca más recalcitrante (mayor ratio C/N) que el pino albar (HERRERO et al. 2016; LÓPEZ-MARCOS et al., 2018), y dado que las masas mixtas presentan hojarasca de ambas especies, se esperaba un valor intermedio de ratio C/N en las masas mixtas. Sin embargo, encontramos un valor de ratio C/N en las masas mixtas similar al encontrado en las masas monoespecíficas de pino albar y mayor al de las masas de pino resinero, por lo que se puede considerar que su materia orgánica del suelo superficial de mayor calidad (LÓPEZ-MARCOS et al. 2024). Relacionamos esta mayor calidad de materia orgánica del suelo superficial (menor ratio C/N) con la mayor diversidad de hojarasca que podría provenir de la mayor diversidad de especies del sotobosque encontrada en estas masas mixtas. Esta mayor diversidad podría estar influyendo en su tasa de descomposición y, por lo tanto, en su valor del ratio C/N (LÓPEZ-MARCOS et al. 2024): la mayor diversidad de hojarasca en las masas mixtas estaría ofreciendo mayor diversidad de sustratos a los microorganismos para el proceso de descomposición de la materia orgánica (FONTAINE et al. 2003; GETINO-ÁLVAREZ et al. 2023; LÓPEZ-MARCOS et al. 2024; TIAN et al. 2023), lo que también puede impulsar mayor diversidad de la comunidad microbiana (LIU et al. 2022) e impulsar un “efecto priming” positivo, es decir, la aceleración en la mineralización de carbono y nitrógeno de la materia orgánica del suelo por un aumento en la actividad microbiana debido a la mayor disponibilidad de nutrientes de la materia orgánica (FONTAINE et al. 2003; GETINO-ÁLVAREZ et al. 2023).

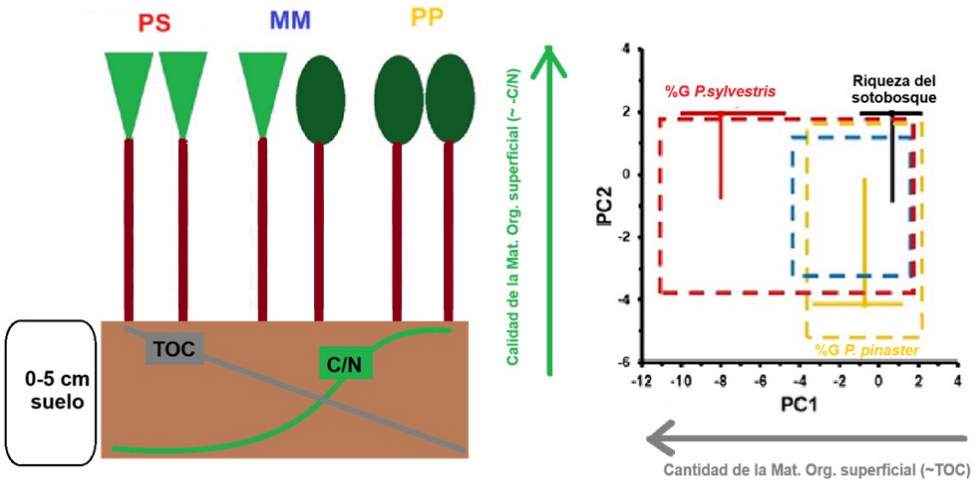


Figura 5. Resumen gráfico donde se observa la ventaja competitiva de las masas mixtas sobre las monoespecíficas en el caso de la mejora de la calidad de materia orgánica del suelo superficial. Modificado de LÓPEZ-MARCOS et al. (2024).

### 4.3. Evaluación de la fertilidad del suelo.

Las masas mixtas presentan más cationes de cambio en capas subsuperficiales del suelo debido al mayor espesor del primer horizonte (Figura 6). Cuando analizamos los cationes intercambiables a diferentes profundidades, se encontraron mayores concentraciones en las masas mixtas en capas subsuperficiales del suelo (LÓPEZ-MARCOS et al. 2018). Ya se ha descrito que este mayor contenido de cationes está directamente relacionado con la materia orgánica encontrada en estas posiciones del suelo, pues mejora la capacidad del suelo para retener nutrientes como los cationes intercambiables (BELDIN et al. 2007). En nuestro caso se comprobó la correlación de los cationes de cambio con el carbono orgánico total (LÓPEZ-MARCOS et al. 2018) y así, carbono y cationes siguen la misma tendencia en estas capas subsuperficiales del suelo (10-30 cm), siendo mayores sus valores en las masas mixtas. Creemos que esto está directamente relacionado con el mayor espesor del primer horizonte mineral en las masas mixtas (LÓPEZ-MARCOS et al. 2018).

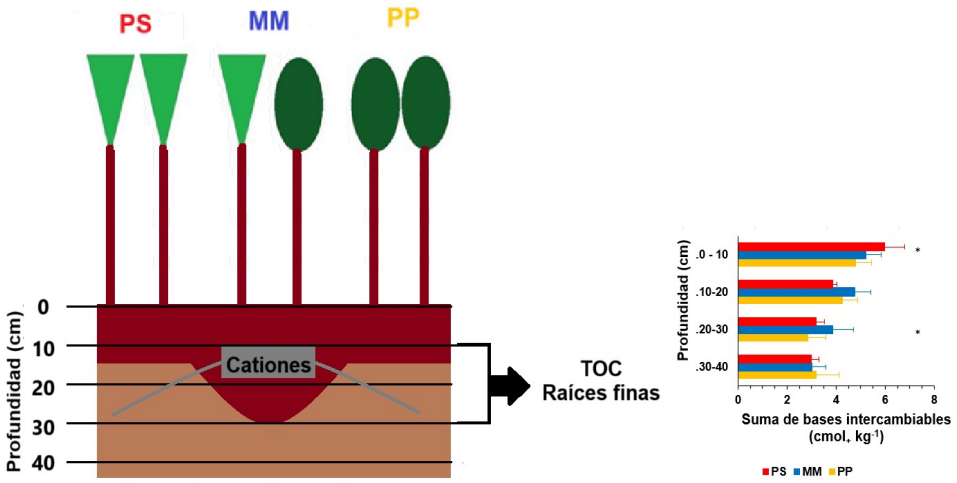


*Figura 6. Resumen gráfico donde se observa la ventaja competitiva de las masas mixtas sobre las monoespecíficas en el caso de la mejora de la fertilidad en las capas subsuperficiales del suelo. Modificado de LÓPEZ-MARCOS et al. (2019).*

### 4.4. Evaluación de la producción

Las masas mixtas presentan mayor área basal a pequeña escala debido a una complementariedad en el uso de los recursos del suelo (Figura 7).

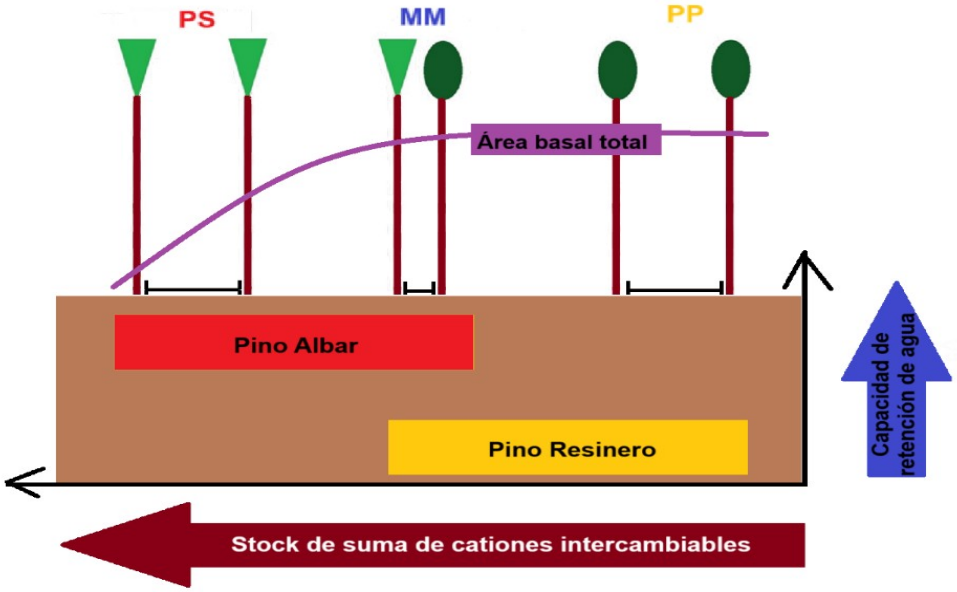


*Figura 7. Resumen gráfico donde se observa la ventaja competitiva de las masas mixtas sobre las monoespecíficas en el caso del sobre-rendiento a pequeña escala por una complementariedad en el uso de los recursos del suelo. Modificado de LÓPEZ-MARCOS et al. (2021).*

Cuando analizamos el área basal y la densidad del estrato arbóreo a escala de rodal y de vecindario, encontramos que las masas mixtas alcanzan un área basal mayor a la esperada (sobre-rendimiento), pero sólo a escala de vecindario, pues el patrón espacial de la mezcla cambia con la escala (BRAVO-OVIEDO et al. 2014: mezcla más íntima a menor escala). RIOFRÍO et al. (2017b) proponen una mayor eficiencia en el uso del espacio para explicar este sobre-rendimiento, que nosotros apoyamos al haber encontrado una menor distancia punto-individuo independiente de la especie en estas masas mixtas. De modo que, desde un punto aleatorio, en las masas mixtas es más probable que en las monoespecíficas encontrarse con un árbol de cualquiera de las dos especies; es decir, en las masas mixtas, en el mismo espacio que para las monoespecíficas (4 m radio), caben más arboles de los esperados. Este cambio en el patrón de mezcla puede estar impulsando este sobre-rendimiento (mayor área basal), por un uso más eficiente de los recursos (PRETZSCH et al. 2012). En nuestro caso, esta idea estaría apoyada por una complementariedad en el uso de los recursos del suelo en las masas mixtas (LÓPEZ-MARCOS et al. 2021): el pino albar muestra mayor probabilidad de ocurrencia en las posiciones con mayor capacidad de retención de agua y mayor stock de suma de bases del suelo, al contrario del pino resinero que aparece con mayor probabilidad en suelos con menor capacidad de retención de agua y menor stock de suma de bases.

## 5. Conclusiones

Las masas mixtas de pino resinero (*Pinus pinaster* Aiton.) y pino albar (*Pinus sylvestris* L.) presentan una ventaja competitiva sobre las masas monoespecíficas en el suministro de numerosos servicios ecosistémicos, como la conservación de la biodiversidad, el secuestro de carbono edáfico, la fertilidad del suelo y la producción forestal.

## 6. Agradecimientos y financiación

Me gustaría agradecer a Luis Alfonso Ramos Calvo por su inestimable ayuda con el muestreo de suelos, a Carmen Blanco y Juan Carlos Arranz por su asesoramiento en los análisis de laboratorio y al Dr. José Riofrío y Cristóbal Ordoñez por su asistencia en la caracterización y ubicación de las parcelas en el campo. Esta investigación ha sido financiada por el proyecto FORMIXING (AGL2014-51964-C2-1-R) del Ministerio de Economía y Competitividad del Gobierno español concedido a FB y una beca predoctoral concedida DLM (BES-2015-072852) y el por el proyecto IMFLEX (PID2021-126275OB-C22) financiado por el Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades de España y la Unión Europea por y los fondos FEDER “Una manera de hacer Europa” (MCIN/AEI/10.13039/501100011033) concedido a FB y BT, y el Proyecto ‘CLU-2019-01-iuFOR Unidad de Excelencia del Instituto’ y Refuerzo Internacional (CL-EI-2021-05) en la Universidad de Valladolid, financiado por la Junta de Castilla y cofinanciado por la Unión Europea (FEDER “Europa impulsa nuestro crecimiento”) concedido a FB.

## 7. Bibliografía

AHMED, I.U.; SMITH, A.R.; JONES, D.L.; GODBOLD, D.L.; 2016.

Tree species identity influences the vertical distribution of labile and recalcitrant carbon in a temperate deciduous forest soil. For. Ecol. Manage. 359, 352–360AIZPIRU, I.; ASEGINOLAZA, C.; URIBE-ECHEBARRÍA, P.M.; URUTIA, P.; ZORRAKIN, I.; 2007. Claves ilustradas de la Flora del País Vasco y Territorios Limítrofes, 2a. ed. Gobiertno Vasco. Departamento de Medio Ambiente y de Oedenación del Territorio, Vitoria (Spain)AKAIKE, H.; 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In: Brillinger, D., Gani, J., Hartigan, J. (Eds.), Second International Symposium on Information Theory, pp. 267–281. Akademiai Kiado, Budapest (Hungary)ALCÁNTARA, J.M.; GARRIDO, J.L.; REY, P.J.; 2019. Plant species abundance and phylogeny explain the structure of recruitment networks. New Phytol. 223, 366–376ALDAY, J.G., MARTÍNEZ-RUIZ, C., MARRS, R.H., BRAVO, F., 2010. Influence of harvesting intensity on the floristic composition of natural Mediterranean maritime pine forest. Acta Oecol. 36, 349–356ALI, A., YAN, E.R., 2017. Functional identity of overstorey tree height and understorey conservative traits drive aboveground biomass in a subtropical forest. Ecol. Indic. 83, 158–168. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.07.054ANDIVIA, E., ROLO, V., JONARD, M., FORMÁNEK, P., PONETTE, Q., 2016. Tree species identity mediates mechanisms of top soil carbon sequestration in a Norway spruce and European beech mixed forest. Annasls For. Sci. 73, 437–447. https://doi.org/10.1007/s13595-015-0536-zAUGUSTO, L., DE SCHRIJVER, A., VESTERDAL, L., SMOLANDER, A., PRESCOTT, C., RANGER, J., 2015. Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. Biol. Rev. 90, 444–466. https://doi.org/10.1111/brv.12119BATES, D., MÄCHLER, M., BOLKER, B., WALKER, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. J. Stat. Softw. 67. https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01BELDIN, S.I., CALDWELL, B.A., SOLLINS, P., SULZMAN, E.W., LAJTHA, K., CROW, S.E., 2007. Cation exchange capacity of density fractions from paired conifer/grassland soils. Biol. Fertil. Soils 43, 837–841. https://doi.org/10.1007/s00374-006-0161-yBRANDTBERG, P.O., LUNDKVIST, H., BENGTSSON, J., 2000. Changes in forest-floor chemistry caused by a birch admixture in Norway spruce stands. For. Ecol. Manage. 130, 253–264. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00183-8BRAVO-OVIEDO, A., MONTERO, G., 2008. Descripción de los catacteres culturales de las principales especies forestales, in: Serrada., R., Montero, G., Reque, J.A. (Eds.), Compendio de Selvidultura Aplicada En España. INIA-Ministerio de Ecudación y Ciencia, Madrid (Spain), pp. 1036-1114.BRAVO-OVIEDO, A., PRETZSCH, H., AMMER, C., ANDENMATTEN, E., BARBATI, A., BARREIRO, S., BRANG, P., BRAVO, F., COLL, L., CORONA, P., DEN OUDEN, J., DUCEY, M.J., FORRESTER, D.I., GIERGICZNY, M., JACOBSEN, J.B., LESINSKI, J., LÖF, M., MASON, B., MATOVIC, B., METSLAID, M., MORNEAU, F., MOTIEJUNAITE, J., O'REILLY, C., PACH, M., PONETTE, Q., DEL RIO, M., SHORT, I., SKOVSGAARD, J.P., SOLIÑO, M., SPATHELF, P., STERBA, H., STOJANOVIC, D., STRELCOVA, K., SVOBODA, M., VERHEYEN, K., VON LÜPKE, N., ZLATANOV, T., 2014. European mixed forests: Definition and research perspectives. For. Syst. 23, 518–533. https://doi.org/10.5424/fs/2014233-06256CARNEVALE, N.J., MONTAGNINI, F., 2002. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. For. Ecol. Manage. 163, 217–227.CAVARD, X., MACDONALD, S.E., BERGERON, Y.,

CHEN, H.Y.H., 2011. Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. Environ. Rev. 19, 142–161. https://doi.org/10.1139/a11-004COLWELL, R.K., 2009. Biodiversity: Concepts, Patterns and Measurement, in: Simon, A.L. (Ed.), The Princeton Guide to Ecology. Princeton University Press, Princeton (USA), pp. 257–263.CROSBY, M., MAGILL, R., BAUER, C., 1992. Index of Mosses, 1963-1989.Monographs in Systemmatic Botany from Missouri Botanical Grden [WWW Document].DAVIDSON, E.A., BELK, E., BOONE, R.D., 1998. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. Glob. Chang. Biol. 4, 217–227. https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00128.xDAWUD, S.M., RAULUND-RASMUSSEN, K., DOMISCH, T., FINÉR, L., JAROSZEWICZ, B., VESTERDAL, L., 2016. Is Tree Species Diversity or Species Identity the More Important Driver of Soil Carbon Stocks, C/N Ratio, and pH? Ecosystems 19, 645–660. https://doi.org/10.1007/s10021-016-9958-1FELTON, A., LINDBLADH, M., BRUNET, J., FRITZ, Ö., 2010. Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. For. Ecol. Manage. 260, 939–947. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.06.011FONTAINE, S., MARIOTTI, A., ABBADIE, L., 2003. The priming effect of organic matter: A question of microbial competition? Soil Biol. Biochem. 35, 837–843. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00123-8FORRESTER, D.I., BAUHUS, J., COWIE, A.L., 2006. Carbon allocation in a mixed-species plantation of Eucalyptus globulus and Acacia mearnsii. For. Ecol. Manage. 233, 275–284. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.0182FORRESTER, D.I., MASON, W.L., MORIN, X., JACTEL, H., GRITTI, E.S., DRO, L., PRETZSCH, H., CASTAGNEYROL, B., DI, F., WL, M., MORIN, X., PRETZSCH, H., 2018. Positive biodiversity – productivity relationships in forests : climate matters. Biol Lett. 14(4): 12–15GAMFELDT, 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. https://doi.org/10.1038/ncomms2328GETINO-ÁLVAREZ, M., SAN-MARTIN, R., PRETZSCH, H., PACH, M., BRAVO, F., TURRIÓN, M.B., 2023. Assessing soil C stock and C to N ratio of soil organic matter under mixed pine-beech forests at different scales. Eur. J. For. Res. https://doi.org/10.1007/s10342-023-01578-5GRIME, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. J. Ecol. 86, 902–910.HERRANZ-SANZ, J.M., MARTÍN-HERRERO, J., COPETE-CARREÑO, M.A., 2008. Caracterización floristica de lo pinares naturales de Pinus pinaster Aitonen Castilla-La Mancha, Monografias INIA: serie forestal. INIA-Ministerio de Ecudación y Ciencia, Madrid (Spain).HERRERO, C., TURRIÓN, M.B., PANDO, V., BRAVO, F., 2016. Carbon content of forest floor and mineral soil in Mediterranean Pinus spp. and Oak stands in acid soils in Northern Spain. For. Syst. 25. https://doi.org/10.5424/fs/2016252-09149HUISMAN, J., OLFF, H., FRESCO, L.F.M., 1993. A hierarchical set of models for species response analysis. J. Veg. Sci. CN - 3619 4, 37–46.IGME, 2015. Mapa Geológico de la Península Ibérica, Baleares y Canarias a escala 1M.Jansen, F., Oksanen, J., 2013. How

to model species responses along ecological gradients - Huisman-Olff-Fresco models revisited. J. Veg. Sci. 24, 1108–1117. https://doi.org/10.1111/jvs.12050JOHNSON, J.B., OMLAND, K.S., 2004. Model selection in ecology and evolution. Trends Ecol. Evol. 19, 101–108. https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013KÖPPEN, W., 1936. Das geographische System der Klimate, in: Handbuch Der Klimatologie. pp. 7–30. https://doi.org/10.3354/cr01204Lawesson, J.E., Oksanen, J., 2002. Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines. J. Veg. Sci. 13, 279–290.LiU, J., DING, C., ZHANG, W., WEI, Y., ZHOU, Y., ZHU, W., 2022. Litter mixing promoted decomposition rate through increasing diversities of phyllosphere microbial communities. Front. Microbiol. 13, 1–15. https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1009091LÖF, M., AMMER, C., COLL, L., DRÖSSLER, L., HUTH, F., 2018. Regeneration Patterns in Mixed-Species Stands Chapter 4 Regeneration Patterns in Mixed-Species Stands. https://doi.org/10.1007/978-3-319-91953-9LÓPEZ-MARCOS, D., 2020. Ecosystem services of mixed stands of Scots pine and Maritime pine: biodiversity conservation and carbon sequestration. University of Valladolid.LÓPEZ-MARCOS, D., MARTÍNEZ-RUIZ, C., TURRIÓN, M.-B., JONARD, M., TITEUX, H., PONETTE, Q., BRAVO, F., 2018. Soil carbon stocks and exchangeable cations in monospecific and mixed pine forests. Eur. J. For. Res. 137, 831–847. https://doi.org/10.1007/s10342-018-1143-yLÓPEZ-MARCOS, D., TURRIÓN, M.-B., GARCÍA-DURO, J., BRAVO, F., MARTÍNEZ-RUIZ, C., 2024. Quality and quantity of topsoil organic matter in monospecic and mixed pine forests: role of overstory and understory vegetation. Eur. J. For. Res. Under revi.LÓPEZ-MARCOS, D., TURRIÓN, M., BRAVO, F., MARTÍNEZ-RUIZ, C., 2020. Can mixed pine forests conserve understory richness by improving the establishment of understory species typical of native oak forests ? Ann. For. Sci.77:15LÓPEZ-MARCOS, D., TURRIÓN, M.B., BRAVO, F., MARTÍNEZ-RUIZ, C., 2021a. The over-yielding at a small scale in mixed vs. monospecific pine forest is a result of the soil niche complementarity: understory richness implications. Eur. J. For. Res. https://doi.org/10.1007/s10342-021-01365-0LÓPEZ-MARCOS, D., TURRIÓN, M.B., BRAVO, F., MARTÍNEZ-RUIZ, C., 2021b. Characterization of mixed and monospecific stands of Scots pine and Maritime pine. Soil profile, physiography, climate, overstory and understory data. Ann. For. Sci. https://doi.org/10.1007/s13595-021-01042-7López-Marcos, Daphne, Turrión, M.B., Bravo, F., Martínez-Ruiz, C., 2019. Understory response to overstory and soil gradients in mixed vs . monospecific Mediterranean pine forests. Eur. J. For. Res. Under revi. 138 (6): 939-955. /https://doi.org//10.1007/s10342-019-01215-0MAPA, 1994. Tomo III, in: Métodos Oficiales de Análisis. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Mdrid (Spain).MARTÍNEZ-RUIZ, C., FERNÁNDEZ-SANTOS, B., 2005. Natural revegetation on topsoiled mining-spoils according to the exposure. Acta Oecologica 28, 231–238. https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.05.001MESTRE, L., TORO-MANRÍQUEZ, M., SOLER, R., HUERTAS-HERRERA, A., MARTÍNEZ-PASTUR, G., LENCINAS, M.V., 2017. The influence of canopy-layer composition on understory plant diversity in southern temperate forests. For. Ecosyst. 4, 6. https://doi.org/10.1186/s40663-017-0093-zOKSANEN, J., 2016. Vegan : an introduction to ordination 1–12.PINHEIRO, J., BATES, D., 2000. Mixed-effects models in S and S-Plus. Springer-Verlag, New York (USA).PRETZSCH, H., BLOCK, J., DIELER, J., DONG, P.H., KOHNLE, U., NAGEL, J., SPELLMANN, H.,

ZINGG, A., 2010. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. Ann. For. Sci. 67, 712–712. https://doi.org/10.1051/forest/2010037PRETZSCH, H., DEL RÍO, M., SCHÜTZE, G., AMMER, C., ANNIGHÖFER, P., AVDAGIC, A., BARBEITO, I., BIELAK, K., BRAZAITIS, G., COLL, L., DRÖSSLER, L., FABRIKA, M., FORRESTER, D.I., KURYLYAK, V., LÖF, M., LOMBARDI, F., MATOVIĆ, B., MOHREN, F., MOTTA, R., DEN OUDEN, J., PACH, M., PONETTE, Q., SKRZYSZEWSKI, J., SRAMEK, V., STERBA, H., SVOBODA, M., VERHEYEN, K., ZLATANOV, T., BRAVO-OVIEDO, A., 2016. Mixing of Scots pine (Pinus sylvestris L.) and European beech (Fagus sylvatica L.) enhances structural heterogeneity, And the effect increases with water availability. For. Ecol. Manage. 373, 149–166. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.043PRETZSCH, H., DIELER, J., SEIFERT, T., RÖTZER, T., 2012. Climate effects on productivity and resource-use efficiency of Norway spruce (Picea abies [L.] Karst.) and European beech (Fagus sylvatica [L.]) in stands with different spatial mixing patterns. Trees - Struct. Funct. 26, 1343–1360. https://doi.org/10.1007/s00468-012-0710-yPRETZSCH, H., POSCHENRIEDER, W., UHL, E., BRAZAITIS, G., MAKRICKIENE, E., CALAMA, R., 2021. Silvicultural prescriptions for mixed-species forest stands. A European review and perspective. Eur. J. For. Res. 140, 1267–1294. https://doi.org/10.1007/s10342-021-01388-7R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing.RAUNKIAER, C., 1934. The life forms of plants and their bearing on geography., 1934th ed, The Life forms of Plants and Statistical Plant Geography. Oxford University Press, Oxford, UK.RICHARDS, A., 2005. Testing ecological theory using the information-theoretic approach: examples and cautionary results. Ecology 86, 2805–2814. https://doi.org/10.1890/05-0074RIOFRÍO, J., DEL RÍO, M., PRETZSCH, H., BRAVO, F., 2017. Changes in structural heterogeneity and stand productivity by mixing Scots pine and Maritime pine. For. Ecol. Manage. 405, 219–228. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.036RIOFRÍO, J., DEL RÍO1, M., BRAVO, F., 2016. Mixing effects on growth ef fi ciency in mixed pine forests. Forestry 90, 381–392. https://doi.org/10.1093/forestry/cpw056RIOFRÍO SALAZAR, J.G., 2018. Mixed stands growth dynamics of Scots pine and Maritime pine : species complementarity relationships and growth effects. University of Valladolid.RIVAS-MARTÍNEZ, S., 2011. Mapa de series, geoseries y geopermaseries de vegetación de España - Parte II. Itinera Geobot. 18, 5–424.RIVAS-MARTÍNEZ, S., DÍAZ, T.E., FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F., IZCO, J., LOIDI, J., LOUSÃ, M., PENAS, A., 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the Syntaxonomical checklist of 2001. Itinera Geobot. 15, 5–922.RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J., NANOS, N., DEL REY, M.C., LÓPEZ DE HEREDIA, U., ESCRIBANO, R., GIL, L., 2011. Small-scale variation of vegetation in a mixed forest understorey is partly controlled by the effect of overstory composition on litter accumulation. J. For. Res. 16, 473–483. https://doi.org/10.1007/s10310-010-0237-2SCHLEUß, P.M., HEITKAMP, F., LEUSCHNER, C., FENDER, A.C., JUNGKUNST, H.F., 2014. Higher subsoil carbon storage in species-rich than species-poor temperate forests. Environ. Res. Lett. 9, 14007. https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/1/014007SERRADA, R., MONTERO, G., REQUE, J.A., 2008. Compendio de selvicultura aplicada en España. Instituto Nacional de Investigación y

Tecnología Agraria y Alimentaria-INIA., Mdrid (Spain).SOIL SURVEY STAFF, 2022. Keys to soil taxonomy, 13th ed, Soil Conservation Service.SPASIĆ, M., BORŮVKA, L., VACEK, O., DRÁBEK, O., TEJNECKÝ, V., 2021. Pedogenesis problems on reclaimed coal mining sites. Soil Water Res. 16, 137–150. https://doi.org/10.17221/163/2020-SWRTIAN, P., LIU, S., ZHU, B., WANG, Q., 2023. Soil priming effect and its response to nitrogen addition in regional and global forests: Patterns and controls. Catena 222, 106806. https://doi.org/10.1016/j.catena.2022.106806TOÏGO, M., VALLET, P., PEROT, T., BONTEMPS, J., PIEDALLU, C., COURBAUD, B., 2015. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity J. Eco. 502–512. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12353TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGES, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M., WEBB, D.A., 1980. Flora Europaea. Cambridge University Press, Cambridge (UK).VAN DELFT, B., DE WAAL, R.W., KEMMERS, R.H., MEKKINK, P., SEVINK, J., 2006. Field guide for the description and classification of humus forms. Alterra, Wageningen University.VELASCO-AGUIRRE, P., 2014. Comprehensive study of Quercus pyrenaica willd. forests at Iberian Peninsula: indicator species, bioclimatic, and syntaxonomical characteristic. Universidad Complutense de Madrid. https://doi.org/ISBN: 978-84-693-1123-3WANG, J., YOU, Y., TANG, Z., SUN, X., SUN, O.J., 2016. A comparison of decomposition dynamics among green tree leaves, partially decomposed tree leaf litter and their mixture in a warm temperate forest ecosystem. J. For. Res. 27, 1037–1045. https://doi.org/10.1007/s11676-016-0248-8