



2025 | **16-20**
GIJÓN | **JUNIO**

9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

9CFE-1825

Actas del Noveno Congreso Forestal Español
Edita: **Sociedad Española de Ciencias Forestales. 2025.**
ISBN: **978-84-941695-7-1**

Organiza





Efecto de la mezcla de especies en el sistema defensivo de *Pinus sylvestris* L.

ALDEA, J. (1), DEL RÍO, M. (1,3), BRAVO, F. (2,3), ZAS, R. (4), ORDÓÑEZ, C. (2,3) y SAMPEDRO, L. (4)

(1) Instituto de Ciencias Forestales ICIFOR-INIA, CSIC, Ctra. A Coruña km 7.5, 28040 Madrid, España.

(2) Departamento de Producción Vegetal y Recursos Forestales, Universidad de Valladolid, Palencia, España

(3) UVA- SMART Ecosystems Group, Unidad Asociada iuFOR-CSIC, Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible

(4) Misión Biológica de Galicia (MBG-CSIC), 36143 Salcedo, Pontevedra, España

Resumen

Los bosques mixtos pueden proporcionar varios beneficios en comparación con los puros, incluyendo una mayor productividad, resiliencia a estrés biótico y abiótico, y la provisión de varios servicios ecosistémicos. Sin embargo, poco se sabe sobre cómo la mezcla de especies afecta la inversión defensiva de los árboles. Nuestro objetivo es estudiar en qué medida la respuesta defensiva de *Pinus sylvestris* L. puede estar condicionada por la identidad de las especies que conforman los bosques mixtos. Para ello, medimos el flujo de resina, la concentración de terpenos y la cantidad de carbohidratos no estructurales contenidos en el floema de árboles adultos que crecen en rodales puros de *P.sylvestris* y mixtos con *Pinus pinaster* Ait. y *Fagus sylvatica* L. Usamos un dispositivo experimental de seguimiento a largo plazo de rodales puros y mixtos en el Sistema Ibérico norte, muestreando un total de 120 árboles, con 3 réplicas por tipo de formación. Tanto el flujo de resina como el perfil de terpenos del pino silvestre, se vieron afectados ligeramente por la identidad de la especie acompañante. La mezcla con *P.pinaster* aumentó el flujo de resina y la concentración de ácido isopimárico, mientras que la mezcla con *F.sylvatica* redujo la cantidad de azúcares libres en el floema. Nuestros resultados muestran la importancia de la identidad de la especie acompañante en la conformación defensiva de árboles adultos, un rasgo poco estudiado cuando se considera la gestión forestal de bosques mixtos.

Palabras clave

Defensas químicas, resina, masas mixtas, terpenos, floema.

1. Introducción

Estudios recientes revelan varias ventajas de los bosques mixtos sobre las masas puras. Estos beneficios incluyen una mayor eficiencia en el uso de la luz y del agua, lo que se traduce en un mayor crecimiento y rendimiento (Jactel et al., 2018; Pretzsch & Schütze, 2021), un crecimiento más estable (del Río et al., 2022), una mayor provisión de servicios ecosistémicos (Felton et al., 2020) y un menor impacto de daños bióticos y abióticos (Jactel et al., 2017). Sin embargo, muchos de estos beneficios dependen de la identidad de las especies que forman la mezcla (Pardos et al., 2021).

Por otra parte, las coníferas utilizan múltiples mecanismos de defensa para resistir ataques bióticos o situaciones de estrés, pero necesitan equilibrar la producción de estas defensas con otras funciones vitales como el crecimiento (Iason et al. 2011; Sampedro, 2014). Comprender qué factores ambientales operan sobre los rasgos



defensivos del arbolado, y cómo la inversión defensiva se integra con otras funciones vitales, es especialmente relevante en condiciones de mayor estrés biótico y abiótico en el actual contexto de cambio climático (Vázquez-González et al. 2021). Se han desarrollado varios estudios a este respecto (Sampedro, 2014; Vázquez-González et al. 2021), pero se sabe menos sobre las interacciones entre la capacidad defensiva y la diversidad de especies que conforman la masa forestal.

Pinus sylvestris L. (pino albar) es una especie forestal de una amplia distribución ecológica y, por tanto, de elevada plasticidad fenotípica. En ambiente mediterráneo se mezcla con otras especies, principalmente con *Pinus pinaster* Ait. (pino negral) y *Fagus sylvatica* L. (haya) en su límite altitudinal inferior y superior respectivamente. Por su importancia económica es una de las principales especies de Europa y España en la producción de madera de sierra. Estudios recientes han evidenciado que la competencia intraespecífica de pino albar es mayor que la interespecífica con mezclas de pino negral, lo que resulta en un mayor crecimiento (Riofrío et al., 2016) o al menos éste no se ve afectado (Riofrío et al., 2019). Las causas de ello son debidas a una reducción de la competencia por luz, como resultado de un eficiente empaquetamiento de copas (Riofrío et al., 2016; Cattaneo et al., 2020). En cambio, en masas mixtas con haya en el ámbito mediterráneo el crecimiento del pino albar se ve reducido (Condés et al., 2018). Por tanto, el efecto de la mezcla en el crecimiento del pino albar depende de la identidad de la especie con la que coexiste, pero no se dispone de información a día de hoy sobre las consecuencias que ello conlleva en su sistema defensivo.

2. Objetivos

El objetivo del presente trabajo es estudiar en qué medida la respuesta defensiva del pino albar puede estar condicionada por la identidad de la especie acompañante en bosques mixtos con pino negral y haya. Los objetivos específicos se centran en encontrar diferencias en árboles adultos de pino albar entre masas puras y mixtas en 1) el flujo de resina, 2) la concentración de terpenos y 3) carbohidratos no estructurales del floema. La estructura y el crecimiento en masas mixtas puede diferir dependiendo del tipo de mezcla en comparación con las puras. Además, el crecimiento y la conformación defensiva del arbolado están comprometidas (existencia de un *trade-off*). Por ello partimos de la hipótesis de que, dependiendo del tipo de mezcla de especies, la conformación del sistema defensivo del pino albar se verá modificada en comparación con las masas puras. De acuerdo con la literatura existente, si el crecimiento del pino albar en mezclas con haya es menor (Condés et al., 2018), y mayor con pino negral (Riofrío et al., 2016), esperamos una mayor conformación de defensas en masas mixtas en el primer caso y menor en el segundo.

3. Material y Métodos 3.1. Área de estudio y ensayo experimental

El presente estudio se llevó a cabo en la Sierra de la Demanda (41° 47.713' N, 2° 56.328' W) entre las provincias de Soria y Burgos en bosques puros de pino albar y mixtos con pino negral o haya. Dichas mezclas están presentes en el ecotono (altitudinal inferior y superior) entre las áreas de distribución del pino albar. El área de estudio se caracteriza por un clima continental mediterráneo subhúmedo, con suelos ácidos (pH 3,9-5,4) de textura franco arenosa a arenosa, baja capacidad de intercambio catiónico (2,4-18,1 cmolc kg⁻¹) y capacidad de retención de agua media a baja (1,5-18 g cm⁻²) (Marcos et al. 2018). El objetivo principal de la gestión es la producción de madera con demanda creciente de otros servicios ecosistémicos y producciones secundarias como la recolección de setas (Aldea et al. 2014).



El ensayo experimental se desarrolló en 6 sitios diferentes: 3 sitios con una parcela pura y mixta de pino negral, y otras 3 localizaciones con parcela pura y mixta con haya. El tamaño de las parcelas varió entre 500-1100 m². Las parcelas pertenecen a una red de tripletes, que incluye también parcelas puras de las especies complementarias, establecidas desde 2014-2015 en el área de estudio (Riofrío et al. 2017; Cattaneo et al. 2020; Pretzsch et al. 2015) y otras de nueva instalación ad-hoc. Los pares (parcela pura-mixta) están ubicados a menos de 200 m entre sí, de manera que cada par de parcelas tiene condiciones similares de sitio, edad, densidad y gestión. Los rodales estaban formados por una alta cobertura y ninguna de las parcelas había sido aclarada durante los últimos 15 años. En las parcelas mixtas, la proporción de especies varió entre el 20 y el 60 % del área basimétrica total. Las características de las parcelas muestreadas se recogen en la Tabla 1.

Tabla 1. Características de las parcelas objeto de estudio. Entre paréntesis se muestra la desviación típica. Las letras denotan diferencias significativas (p -value<0.05) de acuerdo con el test de tukey post-hoc después del ajuste de un modelo lineal mixto considerando como efecto aleatorio el sitio.

Variable	Sitios de mezcla con haya (Beech)		Sitios de mezcla con pino negral (M.pine)	
	Mixta	Pura	Mixta	Pura
Superficie (m ²)	908 (235)	763 (185)	717 (14)	723 (23)
Edad (años)	55 (8) a	60 (5) a	65 (17) a	64 (21) a
Dbh (cm)	27.1 (6.5) a	28.5 (7.3) a	27.0 (5.3) a	26.6 (5.5) a
Dg (cm)	22.4 (2.7) a	26.6 (3.9) b	31.6 (4.26) b	28.4 (3.3) a
H0 (m)	21.0 (0.9) b	20.4 (1.0) a	19.0 (2.1) b	18.3 (1.2) a
N (pies/ha)	1,577 (570) b	1,280 (326) a	564 (75) a	625 (142) a
BA (m ² /ha)	58.0 (6.7) b	69.4 (16.2) c	43.7 (7.8) b	38.7 (6.0) a
Mezcla (% BA)	38.3 (8.7) b	6.1 (5.4) a	43.6 (19.3) b	10.9 (4.7) a
BAI (cm ² /año)	7.9 (5.6) a	8.2 (6.3) a	5.8 (3.2) a	5.3 (2.9) a
RDN (n ^o /año)	2.8 (1.0) b	2.7 (1.0) b	2.7 (1.1) b	1.9 (0.7) a
RDD (n ^o /cm ²)	76.2 (45.2) b	75.0 (41.6) b	76.8 (44.1) b	54.2 (23.1) a
Azúcares (mg/g)	5.3 (1.4) a	6.2 (1.9) b	5.8 (1.4) ab	6.2 (1.3) ab

3.2. Toma y procesamiento de muestras

El muestreo se realizó en 10 árboles de cada parcela (un total de 120 árboles) en mayo de 2023 elegidos aleatoriamente abarcando la distribución diamétrica de la misma. De cada parcela se midieron los diámetros a la altura del pecho (dbh) y las



alturas del arbolado. Se estimó el potencial productivo de resina en los árboles seleccionados mediante la técnica de micro-resinación (Zas et al. 2022). Este procedimiento comenzó con la preparación de la superficie de la corteza mediante el micro-desroñado de un área aproximada de 10×10 cm, obteniendo así una superficie lisa y uniforme. Posteriormente, se extrajo un disco que incluía floema, cambium y remanentes de corteza utilizando un sacabocados y un martillo, asegurándose de no dañar el xilema subyacente. Dicha muestra se empleó para la cuantificación de almidón y azúcares solubles en laboratorio. Alrededor de la herida se instaló un dispositivo de plástico especialmente diseñado para recolectar el flujo de resina. Estos dispositivos, denominados “resinóforos”, fueron fijados al tronco mediante tornillos. Se colocaron 2 resinóforos por árbol a una altura aproximada de 1 m tomados en las caras norte y sur de forma sistemática. A cada resinóforo se enroscó un vial previamente pesado y etiquetado, que capturó el flujo de resina exudado durante 24h. Tras este intervalo, los viales fueron retirados y pesados en el laboratorio utilizando una balanza de precisión (0.01 g). Las muestras fueron llevadas a laboratorio en frío, en donde se analizó la concentración de 10 monoterpénos y 16 diterpenos mediante el empleo de un cromatógrafo de gases/espectrómetro de masas.

El crecimiento en diámetro y las mediciones de canales resiníferos se calcularon a partir de 2 cores por árbol tomados en el lado norte y oeste de forma sistemática a una altura de 1,3 m. Para ello se emplearon barreas de 5,15 mm de ancho extrayendo muestras hasta la médula (lo que nos permitió calcular la edad del arbolado). Las muestras se prepararon en laboratorio de acuerdo con técnicas estándar de dendrocronología, como secado, montaje y lijado con papel de lija de grano fino incremental. Las muestras fueron escaneadas con el dispositivo CaptuRING (García-Hidalgo et al. 2022) y se empleó Coorecorder y CDendro (Stockton & Larsson, 2021) para la medición y cofechado de los anchos de anillos respectivamente. Finalmente se calculó para los últimos 10 años el crecimiento de acuerdo con el incremento en área basimétrica ($\text{cm}^2/\text{año}$) y el número de canales resiníferos por año ($n^\circ/\text{año}$) y densidad de los mismos (n°/cm^2).

3.3. Análisis estadístico

En primer lugar, se eliminaron de la base de datos aquellos árboles en los que se detectó la presencia de muérdago (11 árboles) que pudieran distorsionar o alterar la composición de las muestras de resina y, de este modo, aislar el efecto de la mezcla de especies. Se utilizó un análisis multivariante no paramétrico para evaluar diferencias significativas entre grupos e identificar aquellas variables (cantidad de resina, contenido de azúcares en floema y concentración de mono- y diterpenos) que generaban tales diferencias. Concretamente se empleó un análisis de patrones multiparamétrico que permitiera evaluar la afinidad de alguna de las variables estudiadas con uno o más grupos (tipo de formación mezcla-pura) (De Caceres et al. 2009). Las diferencias de variables de masa, crecimiento y características de los canales resiníferos entre formaciones forestales se evaluaron ajustando un modelo lineal mixto considerando el sitio como efecto aleatorio, para seguidamente emplear el test de Tukey y contrastar tales diferencias. Finalmente, las variables que generaban las mayores diferencias entre formaciones fueron modeladas mediante un algoritmo de randomforest para identificar los principales predictores de masa y características de árbol individual. Los análisis fueron realizados en un entorno de R version 4.3.2. (R Development Core Team, 2023) empleando los paquetes “indicpecies” (De Caceres et al. 2009), “glmmTMB” (Brooks, 2017), “emmeans” (Lenth, 2024) y “randomForest” (Liaw & Wiener, 2002).

4. Resultados

El análisis de patrones multiparamétrico desveló que la cantidad de resina y la concentración del ácido isopimárico (IPA) son los componentes individuales causantes de generar la máxima diferencia entre las masas mixtas de pino negral y las puras (Tabla 2). Por otra parte, no se encontraron diferencias de las variables estudiadas entre masas puras y mezclas de haya, a pesar de que se a priori podrían presentar éstas últimas menor cantidad de azúcares solubles en el floema (resultados no mostrados).

Tabla 2. Resultados del análisis de patrones multiparamétrico donde se muestran las variables estudiadas con una asociación estadísticamente significativa para cada tipo de composición o formación forestal

Composición	Variable	p-value
Mezcla con Pino negral	Cantidad de resina	0.0035
	Concentración IPA	0.0170
Mezcla con Haya	---	---

No se han observado diferencias en el crecimiento en términos de incremento en área basimétrica entre las distintas composiciones (Figura1). Aunque el crecimiento medio fue mayor para las parcelas puras y mixtas situadas en el entorno del hayedo en comparación con las del entorno del pino negral, estas diferencias no fueron significativas. El aumento en la producción de resina coincide con una mayor producción anual y densidad de canales resiníferos para pies de pino albar en mezcla con pino negral (Figura 1).

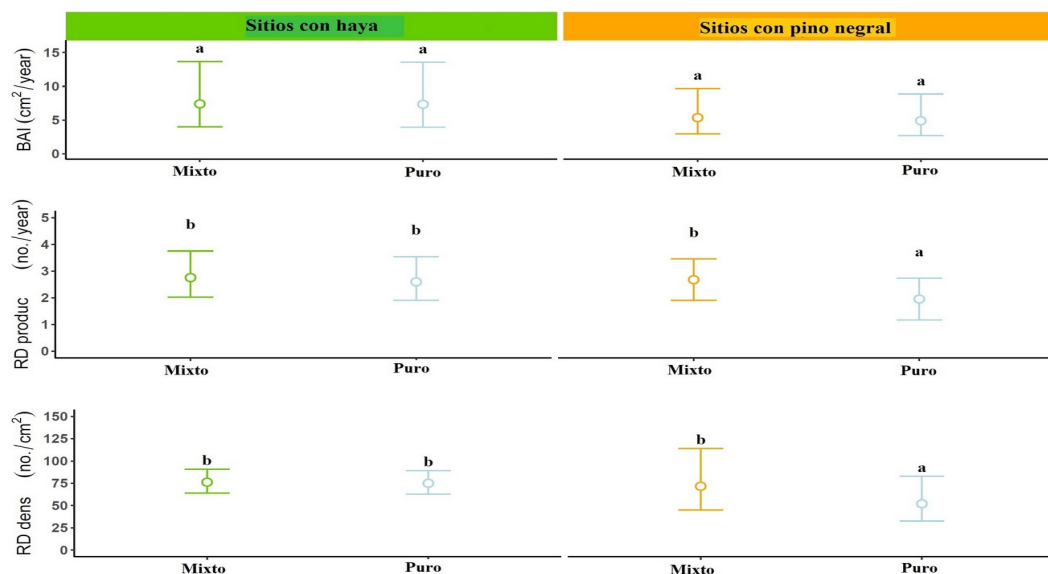


Figura 1. Diferencias entre composiciones o formaciones en 1) el incremento en área

basimétrica, 2) producción de canales resiníferos anuales y 3) densidad de canales resiníferos (de arriba abajo respectivamente). Las barras de error muestran el intervalo de confianza al 95%. Las letras denotan diferencias significativas (p -value < 0.05) de acuerdo con el test de tukey post-hoc después del ajuste de un modelo lineal mixto considerando como efecto aleatorio el sitio.

Según lo esperado se observó un compromiso entre el crecimiento y la producción de defensas, expresado en términos de incremento en área basimétrica y densidad de canales resiníferos respectivamente (Figura 2). Se encontraron diferencias en dicho patrón entre masas puras y mixta con pino negral, de tal forma que para un mismo crecimiento la densidad de canales fue mayor en la mezcla (p -value < 0.001). Sin embargo, no se observó ninguna diferencia entre masas puras y mezcla con haya.

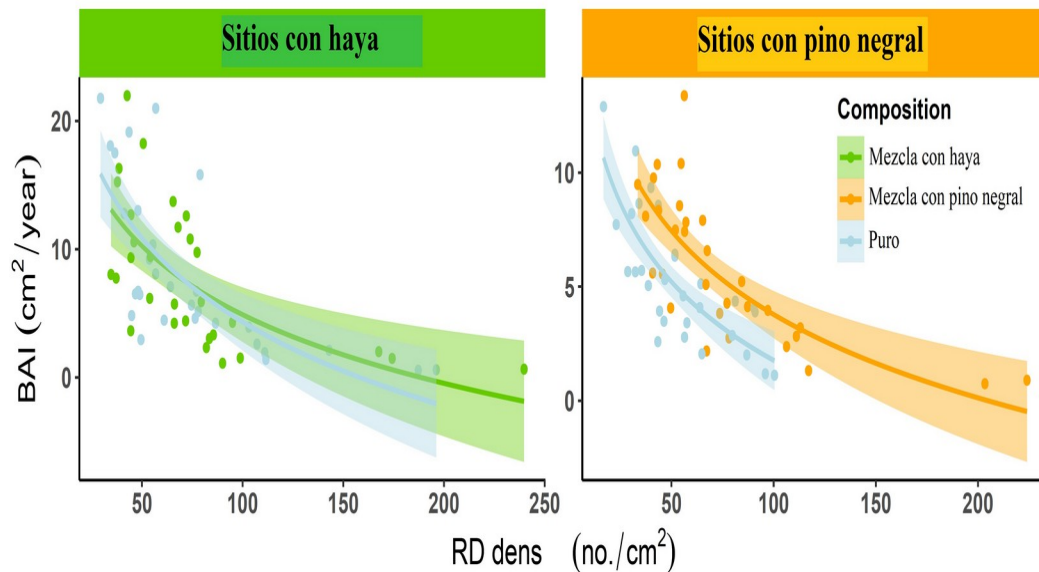


Figura 2. Diferencias entre composiciones o formaciones en la relación (trade-off) entre crecimiento (incremento en área basimétrica) y densidad de canales resiníferos. Las zonas sombreadas representan el intervalo de confianza al 95% de la función exponencial negativa ajustada.

Consistente con los resultados previamente descritos, los modelos ajustados y el algoritmo de random forest volvieron a reflejar una mayor producción de resina para las mezclas con pino negral (Figura 3A). La estructura de la masa, más concretamente, la competencia en términos de área basimétrica redujo la producción de resina (Figura 3B), mientras que la proporción de pino negral y el tamaño diamétrico la aumentó (Figura 3C y 3D).

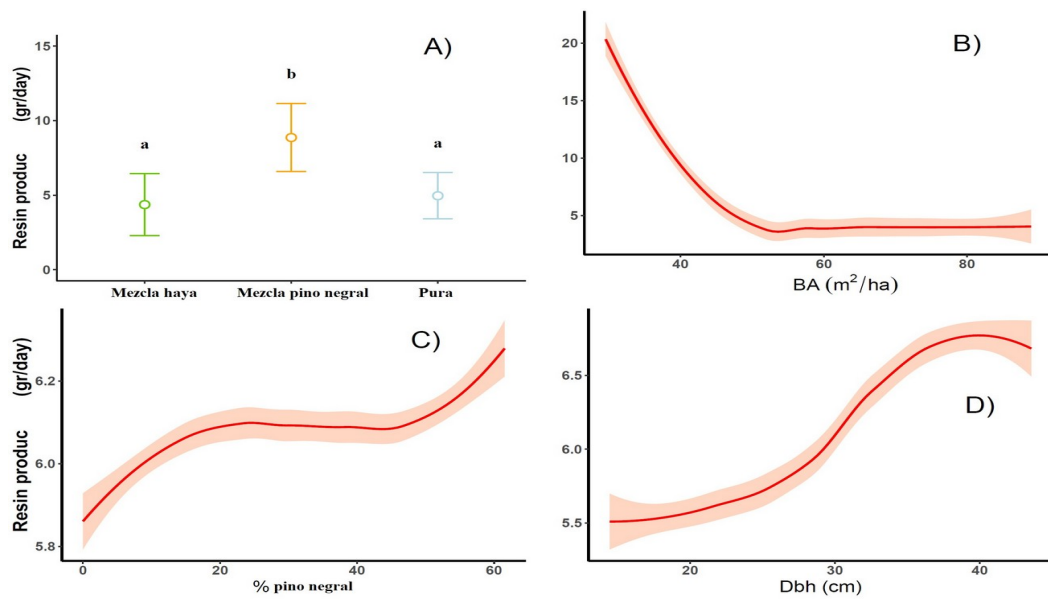


Figura 3. Diferencias entre composiciones o formaciones en la producción de resina (A) y sus principales predictores de estructura (B), mezcla (C) y vigor individual (D). Las barras de error muestran el intervalo de confianza al 95%. Las letras denotan diferencias significativas ($p\text{-value}<0.05$) de acuerdo con el test de tukey post-hoc después del ajuste de un modelo lineal mixto considerando como efecto aleatorio el sitio.

De igual manera, se comprobó una mayor concentración de IPA en las mezclas con pino negral, aumentando con la proporción de éste (Figura 4A y 4C). La competencia en términos de área basimétrica hizo decrecer la concentración de IPA (Figura 4B), mientras que el tamaño del arbolado (altura) propició un incremento de la misma (Figura 4D).

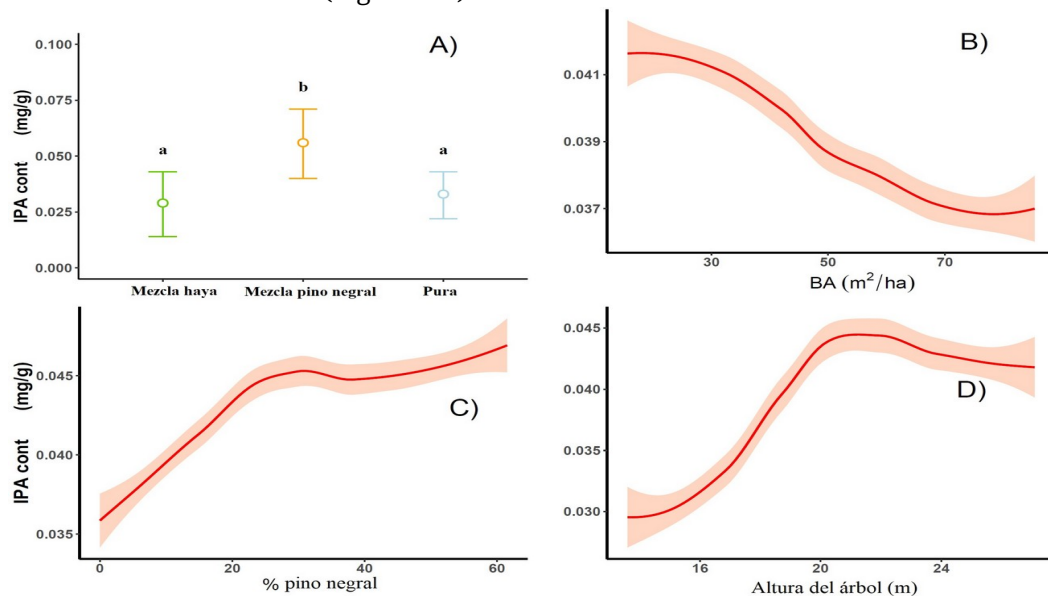


Figura 4. Diferencias entre composiciones o formaciones en la concentración de IPA (A) y sus principales predictores de estructura (B), mezcla (C) y vigor individual (D). Las barras de error muestran el intervalo de confianza al 95%. Las letras denotan diferencias significativas ($p\text{-value}<0.05$) de acuerdo con el test de tukey post-hoc después del ajuste de un modelo lineal mixto considerando como efecto aleatorio el sitio.



5. Discusión

De acuerdo con los resultados arriba descritos, nuestra hipótesis de partida no se cumple. No encontramos diferencias en el crecimiento de los últimos 10 años en árboles adultos de pino albar para las distintas composiciones analizadas, y por tanto, tampoco se esperaría encontrar diferencias en el sistema defensivo, de acuerdo con la hipótesis del compromiso (trade-off) entre crecimiento-defensa (Sampedro, 2014). Sin embargo, nuestros resultados evidencian que esa diferencia existe especialmente para masas mixtas con pino negral en comparación con las puras. Concretamente el perfil de terpenos fue ligeramente distinto en la cantidad de IPA y la producción de resina. Estas observaciones fueron coherentes con las diferencias encontradas a nivel anatómico de acuerdo con la densidad y producción de canales resiníferos.

La proporción de mezcla con pino negral incrementó tanto la producción de resina y como la proporción de IPA (Figura 3 y 4). Los árboles de gran tamaño y en escasa competencia contribuirían a incrementar la producción de ambos compuestos (Figura 3 y 4), lo que coincide con las recomendaciones para establecer las condiciones propicias para la puesta en producción de bosques resineros (Pinillos et al., 2009). Esta mayor producción de resina e IPA es congruente con una mayor producción y densidad de canales resiníferos encontrada en las muestras dendrocronológicas de los árboles en mezcla con pino negral (Figura 1 y 2). En comparación con otros terpenos, el IPA se caracteriza por una elevada actividad microbiana (capaz de alterar los canales iónicos de patógenos) y una baja volatilidad, lo que aporta al arbolado una estrategia defensiva a largo plazo, generando barreras físicas duraderas (Smith et al., 2005). Esta diferencia puede ser la base subyacente en el hecho de encontrar una menor probabilidad de infestación de muérdago en masas mixtas con pino negral en comparación con las puras (van Halder *et al.*, 2019).

El aumento de las defensas constitutivas (cantidad de resina y de concentraciones de IPA) en las mezclas con el pino negral, podría ser el resultado de un mayor vigor del arbolado como consecuencia de una disminución de la competición intraespecífica. No obstante, la relación entre el estrés, el vigor del arbolado y la producción de defensas es compleja y depende del tipo de estrés, la capacidad adaptativa de la especie y los recursos disponibles. La interacción entre el efecto del sitio y el genético es especialmente relevante (Moore *et al.*, 2014). En nuestro caso, las diferencias se observan principalmente en el límite ecológico de la distribución del pino albar. En estos lugares donde la sequía estival es recurrente se ha observado un decaimiento generalizado en el crecimiento del pino albar, agravado por una elevada infestación de muérdago, promovido por el contexto de cambio climático actual (Sangüesa-Barreda *et al.*, 2013). En tales situaciones, una ligera disminución del estrés podría ocasionar una mayor inversión en defensas, de acuerdo con la teoría del equilibrio crecimiento-defensas-GDBH (Hermis & Mattson, 1992). Dicha hipótesis postula que la producción de defensas decrece con la disponibilidad de recursos hasta un cierto punto, siguiendo una relación unimodal y no lineal. Nuestros resultados muestran un crecimiento similar en área basimétrica en masas puras y mixtas con pino negral (Figura 1), lo que está en línea con lo encontrado por Riofrío et al., (2019). Según otros trabajos en la misma zona de estudio (Riofrío et al., 2016; Cattaneo et al., 2020), el vigor de los pies de pino albar podría ser mayor en masas mixtas con negral debido a un aumento en la longitud de copa ante una disminución de la competencia por luz. Este aumento de vigor del pino albar podría incrementar las defensas constitutivas en un



ambiente extremadamente limitante en comparación con el arbolado de las masas puras. La ubicación en el límite de la distribución ecológica de la especie podría favorecer una mayor inversión en defensas constitutivas para prevenir ataques en un entorno donde las condiciones abióticas ya son exigentes de por sí. Por ello, creemos que ante esta situación de estrés extremo y con recursos limitados, la producción de defensas sería escasa en masas puras y aumentaría en masas mixtas ante una ligera mejoría del vigor del arbolado. En este sentido, creemos necesario un estudio pormenorizado que vaya más allá de nuestras observaciones y subsane las limitaciones a las que nos hemos enfrentado aquí, de forma que: 1) se aumente el número de muestras a considerar; 2) se haga un seguimiento en el espacio y el tiempo más exhaustivo; 3) se realice un ensayo experimental en el que se tengan el mayor número de factores controlados (en contraposición de un ensayo empírico) y 4) un análisis de caracteres defensivos más detallado (cantidad de fenoles, área de los canales resiníferos, tiempo de muestreo, interacción con el clima, etc.) .

Por otra parte, aunque el análisis de patrones multiparamétrico no evidencia ninguna diferencia entre el sistema defensivo del pino albar en mezcla con haya en comparación con las masas puras, un análisis más simple de las diferencias entre formaciones (resultados no mostrados) pone de manifiesto una posible reducción en el contenido de azúcares en el floema en masas mixtas con dicha especie. Esto puede estar relacionado con las diferentes estrategias en el uso de la luz-fotosíntesis (de acuerdo con la diferencia en la tolerancia a la sombra de ambas especies) como por la eficiencia en el uso del agua (comportamiento isohídrico y anisohídrico del pino albar y el haya respectivamente). Además, dado que las masas mixtas parecen soportar un mayor nivel de densidad (solamente en términos de número de pies) en comparación con las puras (Tabla 1), ello podría conllevar un aumento de la competencia en determinados periodos (estacionales o anuales), lo que explicaría una ligera reducción en la cantidad de azúcares en el momento de la medición. Estos resultados estarían con consonancia con trabajos previos que muestran que la mezcla con haya no es demasiado favorable para el crecimiento del pino albar (Condés et al., 2018).

6. Conclusiones

Nuestros resultados evidencian que la identidad de la especie con la que coexiste el pino albar en masas mixtas es importante para la conformación del sistema defensivo del arbolado adulto. La mezcla con pino negral en su límite de distribución ecológica podría aumentar las defensas del arbolado y contribuir a mejorar la respuesta frente a patógenos, escolítidos y otros agentes bióticos. Este trabajo muestra la importancia de las masas mixtas en un contexto de cambio climático, en el que la conformación de las defensas del arbolado tendrá un papel importante en un futuro inmediato y que, por tanto, debería considerarse en la gestión forestal adaptativa.

7. Agradecimientos

Gracias a todo el personal de la Universidad de Valladolid y del ICIFOR-INIA (CSIC) que durante más de 10 años han contribuido al establecimiento e inventario de las parcelas objeto de estudio. Especial gracias a Javier Rodríguez y Cristóbal Ordóñez por acompañarme en la toma de muestras en campo y su procesado. El trabajo de Jorge Aldea fue financiado por la ayuda Ramón y Cajal RYC2021-033031-I, financiado por el Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades MCIN/AEI/10.13039/501,100,011,033 y por la Unión Europea mediante las ayudas "NextGenerationEU/PRTR".

8. Bibliografía



ALDEA, J.; MARTÍNEZ-PEÑA, F.; ROMERO, C.; DIAZ-BALTEIRO, L. 2014. Participatory goal programming in forest management: an application integrating several ecosystem services. *Forests* 5 3352–3371.

BROOKS, M. E.; KRISTENSEN, K.; VAN BENTHEM, K. J.; MAGNUSSON, A.; BERG, C. W.; NIELSEN, A.; SKAUG, H. J.; MAECHLER, M.; BOLKER, B. M. 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal* 9(2) 378–400.

CATTANEO, N.; SCHNEIDER, R.; BRAVO, F.; BRAVO-OVIEDO, A. 2020. Inter-specific competition of tree congeners induces changes in crown architecture in Mediterranean pine mixtures. *Forest Ecology and Management* 476 118471.

CONDÉS, S.; HUBERT STERBA; ANA AGUIRRE; KAMIL BIELAK; ANDRÉS BRAVO-OVIEDO; LLUÍS COLL; MACIEJ PACH; HANS PRETZSCH; PATRICK VALLET; DEL RÍO, M. 2018. Estimation and uncertainty of the mixing effects on Scots pine–European beech productivity from national forest inventories data. *Forests* 9 518.

DE CÁCERES, M.; LEGENDRE, P. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90 3566–3574.

DEL RÍO, M.; PRETZSCH, H.; RUIZ-PEINADO, R.; JACTEL, H.; COLL, L.; LÖF, M.; ALDEA, J.; AMMER, C.; AVDAGIĆ, A.; BARBEITO, I.; BIELAK, K.; BRAVO, F.; BRAZAITIS, G.; CERNÝ, J.; COLLET, C.; CONDÉS, S.; DRÖSSLER, L.; FABRIKA, M.; HEYM, M.; BRAVO-OVIEDO, A. 2022. Emerging stability of forest productivity by mixing two species buffers temperature destabilizing effect. *Journal of Applied Ecology* 59 2730–2741.

FELTON, A.; PETERSSON, L.; NILSSON, O.; WITZELL, J.; CLEARY, M.; FELTON, A. M.; BJÖRKMAN, C.; SANG, Å. O.; JONSELL, M.; HOLMSTRÖM, E.; NILSSON, U.; RÖNNBERG, J.; KALÉN, C.; LINDBLADH, M. 2020. The tree species matters: biodiversity and ecosystem service implications of replacing scots pine production stands with Norway spruce. *Ambio* 49 1035–1049.

GARCÍA-HIDALGO, M.; GARCÍA-PEDRERO, Á.; COLÓN, D.; SANGÜESA-BARRERA, G.; GARCÍA-CERVIGÓN, A. I.; LÓPEZ-MOLINA, J.; HERNÁNDEZ-ALONSO, H.; ROZAS, V.; OLANO, J. M.; ALONSO-GÓMEZ, V. 2022. CaptuRING: a do-it-yourself tool for wood sample digitization. *Methods in Ecology and Evolution* 13 1–7.

HERMS, D.A.; MATTSON, W.J.; 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Q. Rev. Biol.* 67: 283–335.

IASON, G. R.; O'REILLY-WAPSTRA, J.; BREWER, M. J.; SUMMERS, R. W.; MOORE, B. D. 2011. Do multiple herbivores maintain chemical diversity of Scots pine monoterpenes? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 1337–1345.

JACTEL, H.; BAUHUS, J.; BOBERG, J.; BONAL, D.; CASTAGNEYROL, B.; GARDINER, B.; GONZALEZ-OLABARRIA, J. R.; KORICHEVA, J.; MEURISSE, N.; BROCKERHOFF, E. G. 2017. Tree diversity drives forest stand resistance to natural disturbances. *Current Forestry Reports* 3 223–243.

JACTEL, H.; GRITTI, E. S.; DRÖSSLER, L.; FORRESTER, D. I.; MASON, W. L.; MORIN, X.; PRETZSCH, H.; CASTAGNEYROL, B. 2018. Positive biodiversity–productivity relationships in forests: climate matters. *Biology Letters* 14 20170747.

LENTH, R. 2024. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.10.0. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.



- LIAW, A.; WIENER, M. 2002. Classification and regression by randomForest. *R News* 2(3) 18–22.
- MARCOS, D. L.; RUIZ, C. M.; TURRIÓN, M. B. et al. 2018. Soil carbon stocks and exchangeable cations in monospecific and mixed pine forests. *European Journal of Forest Research* 137 831–847.
- MOORE, B.D.; ANDREW, R.L.; KÜLHEIM, C.; FOLEY, W.J.; 2014. Explaining intraspecific diversity in plant secondary metabolites in an ecological context. *New Phytol.* 201: 733–750
- PARDOS, M.; DEL RÍO, M.; PRETZSCH, H.; JACTEL, H.; BIELAK, K.; BRAVO, F.; BRAZAITIS, G.; DEFOSEZZ, E.; ENGEL, M.; GODVOD, K.; JACOBS, K.; JANSONE, L.; JANSONS, A.; MORIN, X.; NOTHDURFT, A.; ORETI, L.; PONETTE, Q.; PACH, M.; RIOFRÍO, J.; CALAMA, R. 2021. The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition: Analysis along a climate gradient across Europe. *Forest Ecology and Management* 481 118687. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118687>.
- PINILLOS, F.; PICARDO, A.; ALLUÉ-ANDRADE, M. 2009. La resina: herramienta de conservación de nuestros pinares. Cesefor, Junta de Castilla y León, Fundación Biodiversidad.
- PRETZSCH, H.; DEL RÍO, M.; AMMER, CH.; AVDAGIC, A.; BARBEITO, I.; BIELAK, K.; BRAZAITIS, G.; COLL, L.; DIRNBERGER, G.; DRÖSSLER, L.; FABRIKA, M.; FORRESTER, D. I.; GODVOD, K.; HEYM, M.; HURT, V.; KURYLYAK, V.; LÖF, M.; LOMBARDI, F.; MATOVIC, B.; MOHREN, F.; MOTTA, R.; DEN OUDEN, J.; PACH, M.; PONETTE, Q.; SCHÜTZE, G.; SCHWEIG, J.; SKRZYSZEWSKI, J.; SRAMEK, V.; STERBA, H.; STOJANOVIC, D.; SVOBODA, M.; VANHELLEMONT, M.; VERHEYEN, K.; WELLHAUSEN, K.; ZLATANOV, T.; BRAVO-OVIEDO, A. 2015b. Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research* 134(5) 927–947.
- PRETZSCH, H.; SCHÜTZE, G. 2021. Tree species mixing can increase stand productivity, density and growth efficiency and attenuate the trade-off between density and growth throughout the whole rotation. *Annals of Botany* 128 767–786.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2023. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.r-project.org>.
- RIOFRÍO, M.; DEL RÍO, M.; BRAVO, F. 2016. Mixing effects on growth efficiency in mixed pine forests. *Forestry* 90 381–392.
- RIOFRÍO, M.; DEL RÍO, M.; BRAVO, F. 2017. Forest productivity and structure of Scots pine and Maritime pine mixtures along a climatic gradient in Spain. *Forest Ecology and Management* 405 331–344.
- RIOFRÍO, M.; DEL RÍO, M.; BRAVO, F. 2019. Effects of competition and climate on growth of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in monocultures and mixtures. *Forests* 10 916.
- SAMPEDRO, L. 2014. Physiological trade-offs in the complexity of pine tree defensive chemistry. *Tree Physiology* 34(9) 915–918. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu082>.
- SANGÜESA-BARREDA, G.; LINARES, J.C.; CAMARERO, J.J.; 2013. Drought and mistletoe reduce growth and water-use efficiency of Scots pine. *For. Ecol. Manag.*



296: 64–73.

SMITH, E.; WILLIAMSON, E.; ZLOH, M.; GIBBONS, S. 2005. Isopimaric acid from *Pinus nigra* shows activity against multidrug-resistant and EMRSA strains of *Staphylococcus aureus*. *Phytotherapy Research* 19(6) 538–542.

STOCKTON MAXWELL, R., LARSSON, L. 2021. Measuring tree-ring widths using the CooRecorder software application. *Dendrochronologia* 67 125841.

VAN HALDER, I.; CASTAGNEYROL, B.; ORDÓÑEZ, C.; BRAVO, F.; DEL RÍO, M.; PERROT, L.; JACTEL, H.; 2019. Tree diversity reduces pine infestation by mistletoe. *For. Ecol. Manag.* 449: 117470

VÁZQUEZ-GONZÁLEZ, C.; SAMPEDRO, L.; LÓPEZ-GOLDAR, X.; ZAS, R. 2021. Genetic variation in constitutive and induced chemical defenses of maritime pine (*Pinus pinaster*) under climate change-associated drought. *Environmental and Experimental Botany* 188 104500.

ZAS, R.; VÁZQUEZ-GONZÁLEZ, C.; LÓPEZ-GOLDAR, X.; ALÍA, R.; BUSTINGORRI, G.; LARIO, F. J.; LEMA, M.; DE LA MATA, R.; QUIROGA, R.; SAMPEDRO, L.; TOUZA, R. 2022. Producción de resina en los pinares Atlánticos de *Pinus pinaster*: factores genéticos, ambientales y ontogenéticos. *Actas del 8CFE*.