



8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a
los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**



8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales

Cataluña | Catalunya - 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022

ISBN 978-84-941695-6-4

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Organiza



La complementariedad de nicho subterráneo induce una mayor productividad en pinares mixtos vs. puros

LÓPEZ-MARCOS, D.^{1,3}, BRAVO, F.^{2,3}, TURRIÓN, M.B.^{1,3} y MARTÍNEZ-RUIZ, C.^{1,3}

¹ Dpto. de Ciencias Agroforestales, E.T.S. de Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, Campus La Yutera, Avda. Madrid 50, 34071 Palencia.

² Dpto. de Producción Vegetal y Recursos Forestales, E.T.S. de Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, Campus La Yutera, Avda. Madrid 50, 34071 Palencia.

³ Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible Universidad de Valladolid & INIA, Avda. Madrid 50, 34071 Palencia.

Resumen

La mayoría de los trabajos sobre los efectos positivos de la mezcla en la relación biodiversidad-productividad forestal se centran en mezclas de especies con rasgos diferenciados. Pero, este efecto es poco conocido en pinares mixtos. Evaluamos el efecto de la mezcla en la productividad en seis tripletes de *Pinus sylvestris* L. y *P. pinaster* Ait. en la Sierra de la Demanda y su relación con el suelo. En cada parcela se analizó la productividad (área basal y densidad) a dos escalas espaciales (rodal: 1 inventario 15 m radio/parcela; vecindario: 10 inventarios 4 m radio/parcela) y el estado hídrico (capacidad de retención de agua) y de fertilidad (stock de suma de bases intercambiables) del suelo en una calicata (50 cm) por parcela. Se observó un efecto positivo de la mezcla en la productividad a escala de vecindario. La mayor eficiencia en el uso del espacio (mayor densidad de árboles y área basal) de ambas especies de pinos en las mezclas se relacionó con la complementariedad del nicho subterráneo en cuanto al agua del suelo y la fertilidad.

Palabras clave

Pinus sylvestris L., *Pinus pinaster* Ait., Eficiencia en el uso del espacio, Capacidad de retención de agua, Stock de bases intercambiables.

1. Introducción

El impacto de la pérdida de biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas se ha convertido en un tema central en Ecología (Loreau and Hector 2001). Los bosques mixtos están recibiendo cada vez más atención, ya que pueden proporcionar múltiples servicios ecosistémicos de manera más eficiente que los bosques monoespecíficos (Knobe et al. 2008; Jactel et al. 2009; Del Río et al. 2015). Es conocido que la biodiversidad promueve la productividad a través de mecanismos complejos que involucran interacciones organismo-organismo y organismo-ambiente (Van de Peer et al. 2018). La teoría de la complementariedad de nicho (Tilman et al. 1997; Luo et al. 2019) parece ser la mejor explicación potencial para el ensamblaje de especies y un mecanismo clave por el que se mejora la productividad de la mezcla de especies en comparación con los respectivos monocultivos (Hooper and Dukes 2004). A través de la complementariedad de nicho, las especies competidoras cambian su patrón de uso de los recursos (Hector and Hooper 2002), lo que reduce la competencia y promueve la coexistencia entre especies, que deben estar en el mismo nivel trófico y sus requerimientos de recursos deben superponerse (Chesson 2000). Este mecanismo ya se ha descrito en bosques; en la explotación de recursos tanto aéreos (Forrester and Albrecht 2014; Forrester et al. 2018) como subterráneos (Brassard et al. 2013; Seidel et al. 2013).

Múltiples estudios forestales han analizado la relación biodiversidad-productividad a escala de comunidad (Grossman et al. 2017; Van de Peer et al. 2018), sin embargo, la relación positiva biodiversidad-productividad solo se ha demostrado a escalas espaciales más pequeñas (Fichtner et al. 2018; Van de Peer et al. 2018).

Los bosques mixtos pueden considerarse como una red de individuos de diferentes especies que interactúan localmente (Vandermeer 1989; Michalet et al. 2015). En consecuencia, la respuesta de la mezcla debe ser el resultado de variaciones agregadas a pequeña escala en las interacciones a escala de vecindario (Fichtner et al. 2018; Van de Peer et al. 2018). El resultado de tales interacciones a pequeña escala puede ser positivo (p. ej., Complementariedad de nicho) o negativo (p. ej., Competencia por los recursos). Por lo tanto, el estudio de la relación complementariedad de nicho-rendimiento a escala de vecindario en masas mixtas podría ayudarnos a comprender mejor este proceso.

En los últimos años, numerosos experimentos han explorado la relación biodiversidad-productividad en los bosques, tanto a escala global (Jactel et al. 2018) como de vecindario (Nguyen et al. 2012; Fichtner et al. 2018), también en masas mixtas (Forrester et al. 2004, 2005, 2006), incluso comparando masas mixtas vs. monoespecíficas (Pretzsch et al. 2012; Thurm and Pretzsch 2016; Riofrío et al. 2017a). Sin embargo, la relación biodiversidad-productividad en masas monoespecíficas vs mixtas que combinan especies arbóreas del mismo género sigue siendo desconocida (pero ver Forrester and Smith 2012 para especies de *Eucalyptus*), aún más para mezclas de coníferas del mismo género (pero ver Riofrío et al. 2017a). Esto es así a pesar de que estas mezclas son frecuentes en muchos ambientes, como las mezclas de *Pinus sylvestris* L. (pino albar) y *Pinus pinaster* Ait. (pino resinero) en España que crecen en rodales puros y mixtos, ya sea de forma natural o como resultado de la selección de especies para la forestación (Serrada et al. 2008). Ambas especies de *Pinus* muestran una arquitectura de copa similar y ligeras diferencias en la tolerancia a la sombra (Riofrío et al. 2017a) pero difieren en la tolerancia al estrés hídrico (López-Marcos et al. 2019). *P. pinaster* es la especie dominante en los bosques mediterráneos y puede sobrevivir a sequías severas, mientras que *P. sylvestris* es la especie de pino de mayor distribución en el mundo y comúnmente crece en ambientes húmedos (Bogino and Bravo 2013).

Los nuevos hallazgos sobre esta mezcla de pinos en el mismo dispositivo experimental tuvieron un papel crucial en el desarrollo de este trabajo, como los trabajos de Riofrío et al. (2017b, 2019) que apuntan a una complementariedad de copas como mecanismo para mejorar la productividad del ecosistema o el trabajo de Cattaneo et al. (2020) sobre el aumento de la productividad en masas mixtas vs monoespecíficas en relación con la eficiencia del crecimiento. En ambos trabajos ya se sospechaba que el aumento de la productividad en estas mezclas se debía en parte a la complementariedad en el uso de los recursos subterráneos, ya que en las mezclas se encontraron las mayores reservas de carbono orgánico del suelo debido al mayor espesor del primer horizonte del suelo mineral (López-Marcos et al. 2018).

2. Objetivos

Evaluar el efecto de la escala espacial sobre el área basal y la densidad del estrato arbóreo en masas mixtas vs. puras y comprender los mecanismos involucrados.

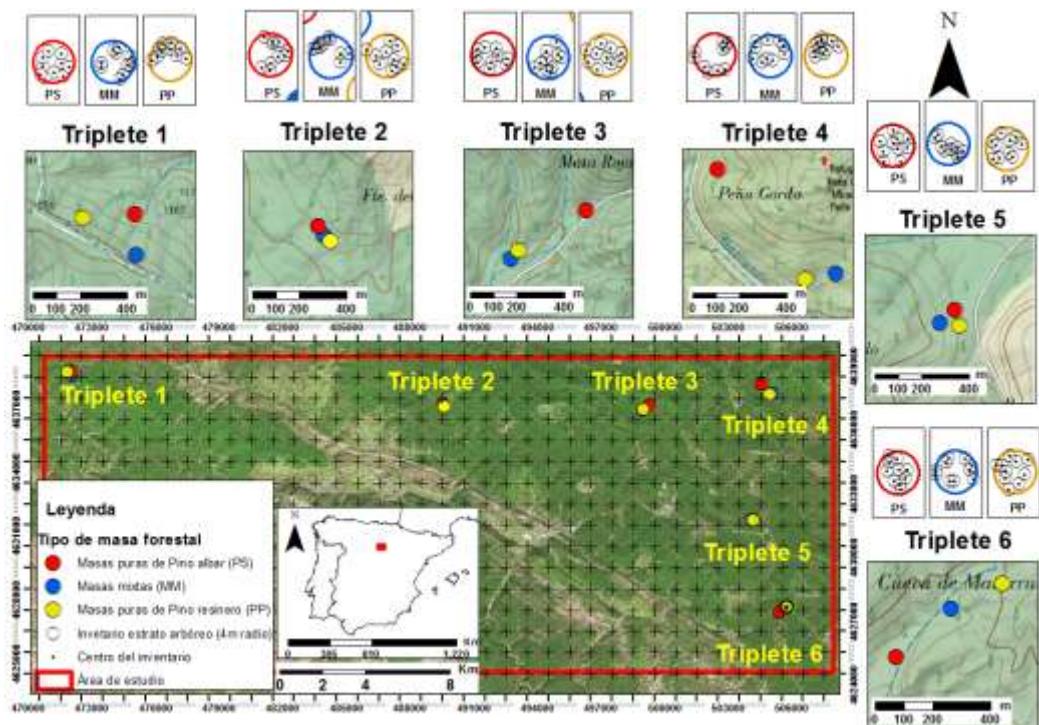
Se parte de la hipótesis de que existe mayor rendimiento en las masas mixtas, solo detectado a una escala espacial pequeña, causado por la complementariedad del nicho edáfico.

3. Metodología

Área de estudio

Este trabajo se desarrolló seis tripletes (6 tripletes x 3 rodales forestales (2 monoespecíficas + 1 mixta) x 1 parcela) ubicados en la Sierra de la Demanda (Provincias de Burgos y Soria; 41°47'35"N - 41°53'41"N latitud y 2°56'12" O - 3°20'46" O longitud; Figura 1). El clima es Templado (Cfb y Csb) según la clasificación de Köppen (1936) para la península ibérica. La temperatura media anual varía entre 8,7 y 9,8 °C y la precipitación anual oscila entre 684 y 833 mm (Nafría-García et al. 2013). La altitud varía de 1093 a 1277 msnm y la pendiente de 0,9 al 20%. Los materiales parentales geológicos son areniscas y margas del mesozoico (IGME 2015). Los suelos, con un régimen de

humedad del suelo xérico y un régimen de temperatura del suelo mésico, son Inceptisoles y se clasifican como Typic Dystroxerept o Typic Humixerept (sensu Soil-Survey-Staff 2014). La textura edáfica es predominante arenosa y el pH varía de extremadamente ácido a muy (López-Marcos et al. 2018, 2021a). La vegetación climática próxima (Rivas-Martínez 2011), altamente degradada por la acción antropogénica, se caracteriza por melojares (*Luzulo forsteri*-*Quercetum pyrenaicae* S. y *Festuco heterophyllae*-*Quercetum pyrenaicae* S.) y sabinares (*Juniperetum hemisphaerico-thuriferae* S.).



Cada triplete consistió en dos parcelas dominadas por pino albar (PS) o pino resinero (PP) y una parcela mixta de ambas especies (MM) ubicadas a menos de 1 km entre sí a fin de que las condiciones ambientales fueran homogéneas dentro del triplete. Las parcelas eran circulares de 15 m de radio y la composición de especies del estrato arbóreo fue el principal factor variable. El porcentaje del área basal de las especies dominantes en las parcelas monoespecíficas fue mayor al 83% o 95% para pino albar o pino resinero respectivamente, mientras que el porcentaje del área basal de ambas especies en las parcelas mixtas varió del 33 al 67%. Históricamente, la zona ha estado ocupada por bosques que tradicionalmente se ha gestionado mediante raleos selectivos, beneficiando al pino albar. Los rodales no han tenido si daños ni intervención silvícola en los últimos diez años. La edad de las parcelas seleccionadas oscila entre 44 y 151 años, la densidad 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. 2018, 2021). Estas parcelas pertenecen a la red de parcelas permanentes de iuFOR-UVa.

Muestreo del estrato arbóreo

En el análisis del estrato arbóreo se quiso testar tanto el efecto de la escala como de la distribución espacial.

A fin de conocer si el efecto de la mezcla variaba con la escala espacial se estudió el estrato arbóreo a dos escalas espaciales: escala de rodal, inventariando todos los pies dentro de cada parcela circular de 15 m radio; y a escala de vecindario, inventariando todos los pies dentro de cada subparcela. Se realizaron 10 subparcelas circulares de 4 m radio distribuidas aleatoriamente en cada parcela y se promedió cada parámetro estudiado (Rodríguez-Calcerrada et al. 2010).

En cada inventario, sea a escala de rodal (15m radio) o a escala de vecindario (10x4m radio) se determinó, de todos los individuos $> 7,5$ cm a la altura del pecho, la altura dominante (H_0) y el diámetro medio cuadrático (d_q) para cada especie de *Pinus*, la densidad (N), el área basal total (GT) y el área basal de cada especie de *Pinus* (GPS: área basal de *P. sylvestris*; GPP: área basal de *P. pinaster*), el porcentaje de área basal de *P. pinaster* (% PP) y el de *P. sylvestris* (% PS).

A fin de conocer si el patrón de distribución variaba en función del tipo de masa forestal se testó la 'aleatoriedad' en el patrón de distribución espacial de los individuos (Byth and Ripley 1980). Se hizo de dos maneras, teniendo en cuenta la especie a la que pertenecían los individuos (*P. sylvestris* o *P. pinaster*) o independientemente de la especie a la que pertenecían (*P. sylvestris* + *P. pinaster*). Para aplicar este método se deben tomar dos distancias (Hopkins 1954): distancia punto-individuo (D_{ii}), que fue la distancia desde un punto aleatorio hasta el árbol más cercano; y distancia individuo-individuo (D_{pi}), que fue la distancia desde ese árbol a su vecino más próximo.

Muestro del suelo y análisis de laboratorio

En cada parcela se realizó una calicata de al menos 50 cm de profundidad (dieciocho en total) para la caracterización de los horizontes minerales. En cada horizonte mineral se tomaron dos muestras inalteradas con un cilindro de acero (98,18 cm³) y una muestra alterada (aprox. 2,5 kg). Tanto las muestras de suelo mineral inalteradas como las alteradas se secaron a 105 ° C durante 24 h antes de los análisis. Las muestras de suelo mineral alterado se tamizaron (2 mm) antes de los análisis físicos y químicos.

Los análisis físicos incluyeron la densidad aparente (bD), pesando las muestras inalteradas ($\pm 0,001$ g), el porcentaje elementos gruesos (> 2 mm) y tierra fina (<2 mm). El agua útil (AW) se determinó mediante el método MAPA (1994) como la diferencia entre el contenido de agua a la capacidad de campo (agua que queda en un suelo después de haber sido completamente saturado durante 2 días y dejado drenar libremente) y el punto de marchitez permanente (contenido de agua del suelo retenido a 1500 kPa utilizando el equipo Eijkelkamp pF).

Los parámetros químicos analizados para cada horizonte mineral incluyeron los cationes intercambiables (Ca^{+2} , Mg^{+2} , K^+ , Na^+) extraídos con acetato de amonio 1 M a pH=7 (Schollenberger and Simon 1945) y determinados usando un espectrómetro de absorción/emisión atómica. La suma de bases de cambio (SB) se calculó como la suma de las concentraciones de Ca^{+2} , Mg^{+2} , K^+ , Na^+ (cmol \cdot kg $^{-1}$)

A partir de toda esta información de los análisis químicos y físicos de los horizontes minerales del suelo se calcularon stocks para el conjunto del perfil (0-50 cm; López-Marcos et al. 2019).

Análisis de datos

Las diferencias de área basal total y densidad entre los tres tipos de masas forestales (PS, MM y PP) a dos escalas espaciales, se analizaron utilizando modelos lineales mixtos (LMM; Pinheiro and Bates 2000) con el método de máxima verosimilitud restringida (REML; Richards 2005). También se analizaron las diferencias entre los tres tipos de masas forestales en D_{ii} y D_{pi} utilizando LMM con REML de dos maneras: 1) sin tener en cuenta la especie a la que pertenecían (*P. sylvestris* + *P. pinaster*) y 2) y teniendo en cuenta la especie (*P. sylvestris* o *P. pinaster*).

El patrón de respuesta de ambas especies de *Pinus* a lo largo de las propiedades del suelo (WHC y SBstock) fueron modelados con los modelos de Huisman-Olff-Fresco (HOF; Huisman et al. 1993). Es conjunto jerárquico de cinco modelos de respuesta, clasificados según su complejidad creciente (Modelo I, tendencia monótona, es decir, con abundancia constante; Modelo II, tendencia creciente o decreciente; Modelo III, tendencia creciente o decreciente hasta o desde un máximo;

Modelo IV, curva unimodal simétrica; Modelo V, curva unimodal asimétrica. Se utilizó el Criterio de información de Akaike (AIC; Akaike 1973) para seleccionar el modelo de respuesta más apropiado (Johnson and Omland 2004); valores más pequeños de AIC indican mejores modelos. Finalmente, se calculó el óptimo (μ) y la amplitud de nicho ($2t$) para aquellas especies con respuesta unimodal (Lawesson and Oksanen 2002). Los valores de $2t$ se hallaron resolviendo para los puntos del gradiente definido por los modelos de HOF ajustados a un modelo gaussiano estricto en $2t$ (Lawesson and Oksanen 2002).

Todos los análisis estadísticos se implementaron en el entorno de software R (versión 3.3.3; R Development Core Team 2016) utilizando el paquete nlme para modelos lineales mixtos (LMM, versión 3.1-137; Pinheiro et al. 2018) y el paquete eHOF para HOF modelado (versión 3.2.2; Jansen and Oksanen 2013).

4. Resultados

Densidad y área basal del estrato arbóreo a dos escalas espaciales

No se encontraron diferencias de densidad entre los tipos de masa forestal a ninguna escala espacial (Fig. 2a, b,): a escala de rodal (Fig. 2a) la densidad aumentó desde PS (684 ± 49 ind. ha^{-1}) a PP (776 ± 137 ind. ha^{-1}), mientras que a escala de vecindario (Fig. 2b) la densidad parecía ser mayor en MM (869 ± 128 ind. ha^{-1}) con respecto a los rodales monoespecíficos (PS: 567 ± 97 ind. ha^{-1} ; PP: 728 ± 107 ind. ha^{-1}).

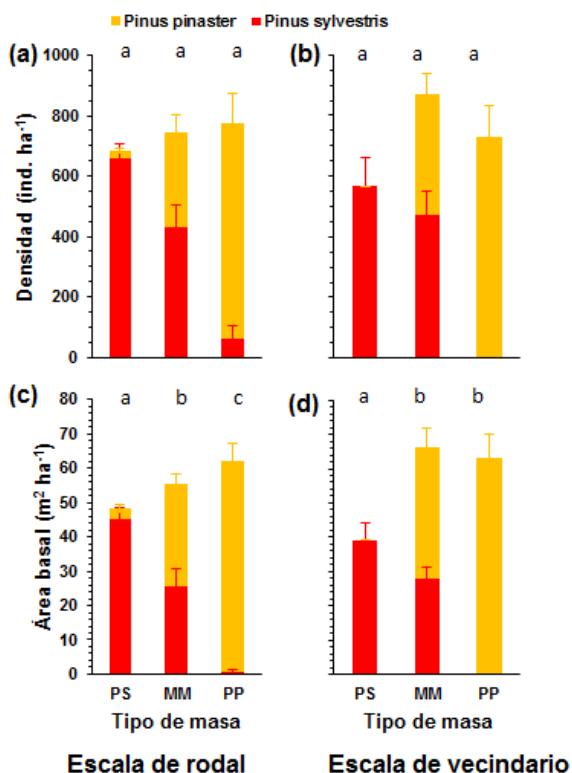


Figura 2. (a) Densidad (ind. ha^{-1} ; media+ES), y (c) área basal ($m^2 ha^{-1}$; media+ES) al nivel del rodal (dentro de las parcelas circulares de 15 m de radio); y (b) densidad, y (d) área basal a escala de vecindario (dentro de las subparcelas circulares de 4 m de radio). PS: masas puras de pino albar ($n = 6$), MM: masas mixtas ($n = 6$) y PP: masas puras de pino resinero ($n = 6$). Diferentes letras indican diferencias entre los tipos de masa forestal ($p < 0.05$) en densidad total y área basal. Modificado de López-Marcos et al. (2021b).

En contraste, se encontraron diferencias significativas en el área basal total entre los tipos de masa forestal a ambas escalas espaciales (Fig. 2c, d): a escala de rodal (Fig. 2c), el área basal total aumentó desde PS ($48,04 \pm 3,19$ $m^2 ha^{-1}$) a PP ($62,19 \pm 5,19$ $m^2 ha^{-1}$), siendo intermedio en MM

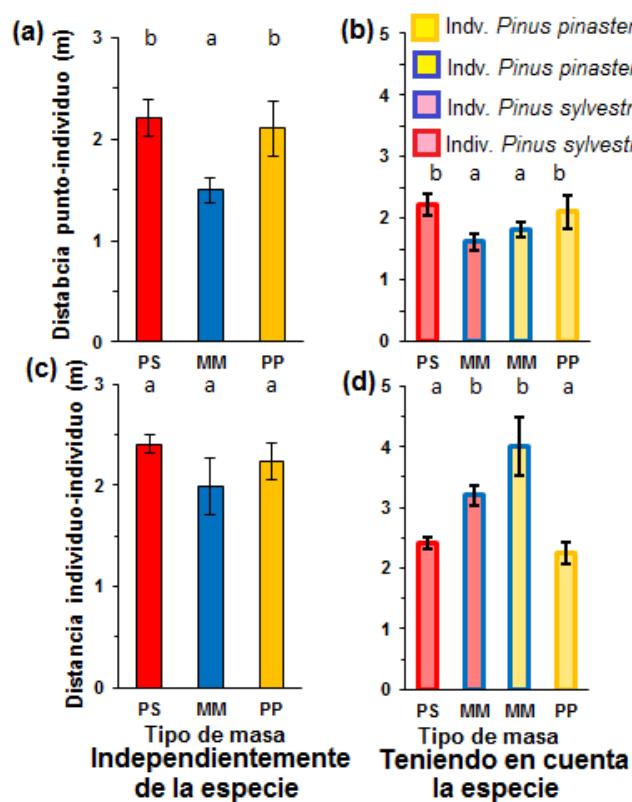
($55.24 \pm 4.94 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$). A escala de vecindario (Fig.2d), el área basal total aumentó desde PS ($39.15 \pm 4.93 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) a MM ($66.21 \pm 8.00 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) y no se encontraron diferencias entre MM y PP ($63.31 \pm 6.79 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$).

Patrón de distribución espacial de árboles

La distribución espacial de los árboles independientemente de la especie a la que pertenece, es decir tratándolos simplemente como individuos, fue aleatoria en los tres tipos de masa (Tabla 1). Sin embargo, la distribución espacial de *P. sylvestris* y *P. pinaster* considerados por separado fue aleatoria en las masas monoespecíficos y regular en las masas mixtas (Tabla 1).

*Tabla 1. Distribución espacial de los árboles independientemente de la especie (todos los árboles: *P. sylvestris* + *P. pinaster*), y para cada especie de *Pinus* por separado, en cada tipo de masa forestal, calculada por el coeficiente de agregación de Hopkins (1954) con $p < 0.05$; Dpi: distancia desde un punto aleatorio (el centro del inventario del estrato arbóreo) hasta el árbol más cercano, y Dii: distancia desde ese árbol hasta su vecino más cercano. Modificado de López-Marcos et al. (2021b)*

	PS	MM	PP
Todos los árboles	Aleatoria ($D_{pi} = D_{ii}$)	Aleatoria ($D_{pi} = D_{ii}$)	Aleatoria ($D_{pi} = D_{ii}$)
<i>Pinus sylvestris</i>	Aleatoria ($D_{pi} = D_{ii}$)	Regular ($D_{pi} < D_{ii}$)	-
<i>Pinus pinaster</i>	-	Regular ($D_{pi} < D_{ii}$)	Aleatoria ($D_{pi} = D_{ii}$)



*Figura 3. Diferencias de las distancias entre tipos de masas forestales (Dpi: distancia desde un punto aleatorio al árbol más cercano; Dii: distancia desde ese árbol a su vecino más cercano), independientemente de la especie a la que pertenecen los árboles (*P. sylvestris* + *P. pinaster*) o teniendo en cuenta la especie a la que pertenecen (*P. sylvestris* o *P. pinaster*). Modificado de López-Marcos et al. (2021b).*

Sin tener en cuenta la especie a la que pertenecen, la distancia de un punto aleatorio al árbol más cercano (Dpi) y la distancia de ese árbol al vecino más cercano (Dii) eran menores en MM que en las masas monoespecíficas, aunque solo para la primera las diferencias fueron significativas (Fig. 3a, c). Sin embargo, teniendo en cuenta la especie (*P. sylvestris* o *P. pinaster*), Dpi era menor en las MM que en las masas monoespecíficas, pero Dii era mayor en MM que en las masas monoespecíficas (Fig. 3b, d).

Complementariedad de nichos de especies de *Pinus*: agua del suelo y fertilidad

Ambas especies de *Pinus* respondieron a la humedad del suelo (WHC) y la fertilidad (SBstock) con tendencias opuestas (Fig. 4 a y b). *P. sylvestris* mostró ambas curvas de respuesta unimodales asimétricas (HOF-modelo V) con el máximo sesgado hacia los valores más altos de WHC y SBstock. Por el contrario, *P. pinaster* mostró ambas curvas de respuesta unimodal asimétricas (HOF-modelos V) con el máximo sesgado hacia los valores más bajos de WHC y SBstock.

De hecho, la ubicación del óptimo de las especies del estrato arbóreo a lo largo de los gradientes de WHC y SBstock (Fig. 4 a y b y Tabla 2) mostró como *P. pinaster* tenía la mayor probabilidad de ocurrencia ($h>50$ y $h>90$ para WHC y SBstock respectivamente) en suelos con bajo WHC ($\mu<2 \text{ g agua cm}^{-2}$) y SBstock ($\mu<3 \text{ Mg ha}^{-1}$), mientras que *P. sylvestris* tenía la mayor probabilidad de ocurrencia ($h>30$ y $h>40$ para WHC y SBstock respectivamente) en suelos con mayor WHC ($\mu>5 \text{ g agua cm}^{-2}$) y SBstock ($\mu>3 \text{ Mg ha}^{-1}$). Ambas especies de *Pinus* mostraron amplitud de nichos más amplias para WHC que para SBstock (Fig. 4c, d y Tabla 2), y un bajo grado de superposición entre ellos.

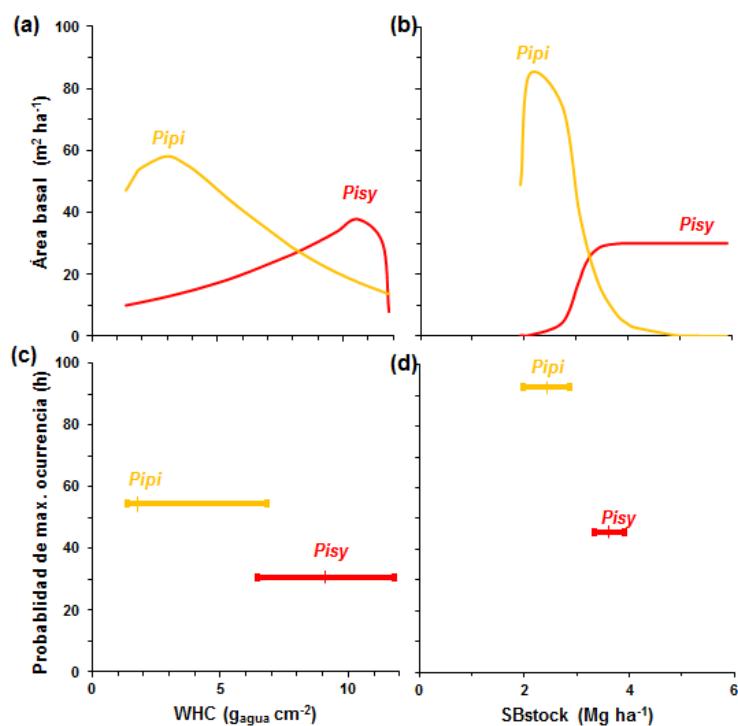


Figura 4. Curvas de respuesta derivadas de los modelos de HOF de las especies del estrato arbóreo (Pisy: *Pinus sylvestris* y Pipi: *Pinus pinaster*) relativas a: (a) gradientes de humedad del suelo (WHC: capacidad de retención de agua) y (b) fertilidad (SBstock: stock de suma de bases); y ubicación del óptimo (μ) y amplitud de nicho ($2t$) para ambas especies de *Pinus* en relación con: (c) gradientes de humedad del suelo (WHC) y (d) fertilidad (SBstock). Modificado de López-Marcos et al. (2021b).

Tabla 2 Óptimo (μ), probabilidad de máxima ocurrencia (h) y amplitud de nicho basada en tolerancias de $2t$ para ambas especies de *Pinus* a lo largo de dos gradientes de suelo: humedad (WHC: capacidad de retención de agua) y fertilidad (SBstock: stock de suma de bases). Modificado de López-Marcos et al. (2021b).

Gradientes edáficos	Especies	Modelo	h	μ	$2t$
WHC	<i>P. sylvestris</i>	V	30,56	9,12	5,35
	<i>P. pinaster</i>	V	54,21	1,75	5,45
SBstock	<i>P. sylvestris</i>	V	45,06	3,61	0,57
	<i>P. pinaster</i>	V	92,63	2,42	0,90

5. Discusión

La estructura del estrato arbóreo varía con la escala.

La densidad y el área basal total del estrato arbóreo difieren entre los tipos de masas de diferente manera dependiendo de la escala espacial (Fig. 2). A escala de rodal, la densidad y el área basal total aumentaron desde las masas puras de pino albar hacia las masas puras de pino resinero, siendo intermedias en las mixtas (sólo el área basal fue significativa), mientras que a escala de vecindario se detectó un exceso de área basal y de densidad (sólo el área basal significativa) en las masas mixtas. Este cambio puede deberse al cambio en el patrón espacial de la mezcla condicionado por la escala espacial (Bravo-Oviedo et al. 2014). A escala de rodal la mezcla es en forma de parches. Es decir, grupos individuos de pino albar están rodeados por grupos de individuos de pino resinero, y viceversa. Mientras que a escala de vecindario la mezcla es más íntima, pie a pie. La mezcla más íntima tiene una zona de contacto más grande, por lo que es más probable que los efectos derivados de la mezcla sean más visibles (Bravo-Oviedo et al. 2014). Pretzsch et al. (2012) ya mencionaron que la productividad y la eficiencia en el uso de recursos pueden cambiar como resultado de los diferentes patrones de mezcla espacial, ya que las interacciones de las plantas a escala de vecindario juegan un papel fundamental en la regulación de las relaciones entre biodiversidad y productividad (Fichtner et al. 2018).

Postulamos que el exceso de área basal a pequeña escala encontrado en las masas mixtas deriva de una mayor eficiencia en el uso del espacio tal como ya han descrito Riofrío et al. (2017b) en el mismo dispositivo experimental. Por lo tanto, la distancia desde un punto aleatorio (centro del inventario) hasta el árbol más cercano, y la distancia desde ese árbol hasta su vecino más próximo disminuyen en las mezclas (Fig. 3). Además, el patrón de distribución espacial de ambas especies de *Pinus*, consideradas por separado, cambia de aleatorio en las masas monoespecíficas a regular en las masas mixtas. Esto es muy interesante puesto que la distribución espacial regular es la que mayor productividad soporta (Pukkala 1989). En las masas mixtas la competencia intraespecífica es más intensa que la competencia interespecífica, los árboles de especies diferentes parecen mostrar una atracción mutua y crecen más cerca unos de otros (Szwagrzyk 1992). Como resultado, en el mismo espacio caben más árboles en las mezclas.

Mayor eficiencia en el uso del espacio derivada de la complementariedad del nicho

La complementariedad de nicho ha sido descrita como un impulsor de las relaciones diversidad-productividad (Loreau et al. 2001). Aquí, la complementariedad en el uso de recursos, como la fertilidad y el agua en el suelo, podría explicar la mayor eficiencia en el uso del espacio de ambas especies de *Pinus* cuando conviven (Fig. 4). Ya se ha visto, en el mismo dispositivo experimental, que el pino resinero tolera un contenido de agua del suelo menor que el pino albar (López-Marcos et al. 2019). De hecho, el carácter mesófilo de *P. sylvestris* y el carácter xerofítico de *P. pinaster* son bien conocidos (Bravo-Oviedo and Montero 2008), así como la capacidad de *P. pinaster* para crecer en suelos muy pobres y bajo prolongadas sequías estivales (Alía and Martín 2003). Aquí, encontramos mayor probabilidad de ocurrencia del área basal de *P. sylvestris* en suelos más húmedos y fértiles (con mayor WHC y SBstock) y mayor probabilidad de ocurrencia del área basal de *P. pinaster* en suelos más secos y pobres (con menor WHC y SBstock), mostrando ambas

especies de *Pinus* nichos amplios y con bajo grado de superposición entre ellos. Se ha descrito también una complementariedad de las copas de ambas especies como un impulsor del mayor rendimiento en las mezclas de pino resinero y pino albar (Riofrío et al. 2017a). Sin embargo, ya se sospechaba que la complementariedad de los recursos subterráneos podría ser la causa de esa mayor productividad en las mezclas.

6. Conclusiones

Nuestros resultados destacan el papel fundamental de la escala en la determinación de la relación observada entre la riqueza de especies y el funcionamiento del ecosistema forestal. En las masas mixtas se encuentra evidencia de un sobre-rendimiento a pequeña escala espacial, relacionado con la mayor densidad y área basal, ya que las distancias entre árboles en mezclas se reducen en comparación con las masas monoespecíficas, gracias a la mezcla más íntima de ambas especies de *Pinus* a escala de vecindario. Este uso más eficiente del espacio en las mezclas por parte de las especies del estrato arbóreo se relacionó a su vez con la complementariedad del nicho con respecto al uso de los recursos del suelo (agua y fertilidad) de ambas especies de *Pinus*.

7. Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto " CLU-2019-01 - Unidad de Excelencia Instituto iuFOR" de la Universidad de Valladolid, financiado por la Junta de Castilla y cofinanciado por la Unión Europea (FEDER "Europa impulsa nuestro crecimiento") y por el proyecto "Complejidad y sostenibilidad en bosques mixtos: dinámica, selvicultura y herramientas de gestión adaptativa" (FORMIXING, AGL2014-51964-C2-1-R) concedido por el Ministerio de Economía y Competitividad del Gobierno de España, el cual financió la r la ayuda para contratos predoctorales para la formación de doctores (BES-2015-072852, Convocatoria 2015) concedida por la Secretaría de Estado de Investigación, Desarrollo e Innovación del Ministerio de Economía y Competitividad del Gobierno de España.

Queremos agradecer a Luis Alfonso Ramos Calvo por su inestimable ayuda con el muestreo de suelos, Carmen Blanco y Juan Carlos Arranz de la Universidad de Valladolid (UVa) por su asesoramiento en los análisis de laboratorio, José Riofrío y Cristóbal Ordoñez por su asistencia en la caracterización y ubicación de parcelas en campo y al Servicio Forestal Regional de Castilla y León por facilitar la instalación y seguimiento de tripletes.

8. Bibliografía

- AKAIKE, H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. En: BRILLINGER, D.; GANI, J.; HARTIGAN, J. (eds): Second International Symposium on Information Theory. pp 267–281. Akadémiai Kiado, Budapest (Hungary).
- ALÍA, R.; MARTÍN, S. 2003. EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for Maritime pine (*Pinus pinaster*). International Plant Genetic Resources Institute. Rome (Italy).
- BOGINO, S.; BRAVO, F. 2014. Carbon stable isotope-climate association in tree rings of *Pinus pinaster* and *Pinus sylvestris* in Mediterranean environments. *Bosque* 35:175-184. doi: 10.4067/S0717-92002014000200005
- BRASSARD, B.W.; CHEN, H.Y.H.; CAVARD, X.; LAGANIÈRE, J.; REICH, P.B.; BERGERON, Y.; PARÉ, D.; YUAN, Z. 2013. Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling. *J Ecol* 101:210–219. doi: 10.1111/1365-2745.12023

BRAVO-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 Selvicultura Aplicada en España. p 1036–1114. INIA-Ministerio de Educación y Ciencia. Madrid (Spain).

BRAVO-OVIEDO, A.; PRETZSCH, H.; AMMER, C.; ET AL. 2014. European mixed forests: Definition and research perspectives. *For Syst* 23:518–533. doi: 10.5424/fs/2014233-06256

BYTH, K.; RIPLEY, B.D. 1980. On sampling spatial patterns by distance methods. *Biometrics* 36:279–284

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. *For Ecol Manage* 476:118471. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118471

CHESSON, P. 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31:343–366

DEL RÍO, M.; PRETZSCH, H.; ALBERDI, I.; BIELAK, K.; BRAVO, F.; BRUNNER, A.; CONDÉS, S.; DUCEY, M.J.; FONSECA, T.; VON LÜPKE, N.; PACH, M.; PERIC, S.; PEROT, T.; SOUIDI, Z.; SPATHELF, P.; STERBA, H.; TIJARDOVIC, M.; TOME, M.; VALLET, P.; BRAVO-OVIEDO, A. 2015. Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: review and perspectives. *Eur J For Res* 1–27. doi: 10.1007/s10342-015-0927-6

FICHTNER, A., HÄRDTLE, W.; BRUELHEIDE, H.; KUNZ, M.; LI, Y.; VON OHEIMB, G. 2018. Neighbourhood interactions drive overyielding in mixed-species tree communities. *Nat Commun* 9. doi: 10.1038/s41467-018-03529-w

FORRESTER, D.I.; ALBRECHT, A.T. 2014. Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *For Ecol Manage* 328:94–102. doi: 10.1016/j.foreco.2014.05.026

FORRESTER, D.I.; AMMER, C.; ANNIGHÖFER, P.J.; Barbeito, I.; Bielak, K.; Bravo-Oviedo, A.; Coll, L.; del Río, M.; Drössler, L.; Heym, M.; Hurt, V.; Löf, M.; Ouden, J.; Pach, M.; Gonzalez Pereira, M.; Plaga, B.N.E.; Ponette, Q.; Skrzyszewski, J.; Sterba, H.; Svoboda, M.; Zlatanov, T.M.; Pretzsch, H. 2018. Effects of crown architecture and stand structure on light absorption in mixed and monospecific *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests along a productivity and climate gradient through Europe. *J Ecol* 106:746–760. doi: 10.1111/1365-2745.12803

FORRESTER DI, BAUHUS J, COWIE AL (2005) On the success and failure of mixed-species tree plantations: Lessons learned from a model system of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *For Ecol Manage* 209:147–155. doi: 10.1016/j.foreco.2005.01.012

FORRESTER, D.I.; BAUHUS, J.; COWIE, A.L.; VANCLAY, J.K. 2006. Mixed-species plantations of *Eucalyptus* with nitrogen-fixing trees: A review. *For Ecol Manage* 233:211–230. doi: 10.1016/j.foreco.2006.05.012

FORRESTER DI, BAUHUS J, KHANNA PK (2004) Growth dynamics in a mixed-species plantation of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *For Ecol Manage* 193:81–95. doi: 10.1016/j.foreco.2004.01.024

FORRESTER, D.I.; SMITH, R.G.B. 2012. Faster growth of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus pilularis* in mixed-species stands than monocultures. *For Ecol Manage* 286:81–86. doi: 10.1016/j.foreco.2012.08.037

GROSSMAN, J.J.; CAVENDER-BARES, J.; HOBBIE, S.E.; REICH, P.B.; MONTGOMERY, R.A. 2017. Species richness and traits predict overyielding in stem growth in an early-successional tree diversity experiment. *Ecology* 98:2601–2614. doi: 10.1002/ecy.1958.

HECTOR, A.; HOOPER, R. 2002. Darwin and the First Ecological Experiment. *Science* (80-) 295:639–640

HOOPER DU, DUKES J.S. 2004. Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecol Lett* 7:95–105. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00555.x

HOPKINS, B. 1954. A new method of determining the type of distribution of plant individuals. *Ann Bot* 18:213–227

HUISMAN, J.; OLFF, H.; FRESCO, L.F.M. 1993. A hierarchical set of models for species response analysis. *J Veg Sci* 4:37–46.

IGME 2015. Mapa Geológico de la Península Ibérica, Baleares y Canarias a escala 1M. IGME. Madrid.

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. *Biol Lett* 14:12–15. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0747>

JACTEL, H.; NICOLL, B.C.; BRANCO, M.; GONZALEZ-OLABARRIA, J. R.; GRODZKI, W.; LÅNGSTROM, B.; MOREIRA, F.; NETHERER, S.; ORAZIO, C.; PIOU, D.; SANTOS, H.; SCHELHAAS, M.J.; TOJIC, K.; VODDE, F. 2009. The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Ann For Sci* 66:1–18. doi: 10.1051/forest/2009054

JANSEN, F.; OKSANEN, J. 2013. How to model species responses along ecological gradients - Huisman-Olff-Fresco models revisited. *J Veg Sci* 24:1108–1117. doi: 10.1111/jvs.12050

JOHNSON, J.B.; OMLAND, K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 19:101–108. doi: 10.1016/j.tree.2003.10.013

KNOKE, T.; AMMER, C.; STIMM, B.; MOSANDL, R. 2008. Admixing broadleaved to coniferous tree species: A review on yield, ecological stability and economics. *Eur J For Res* 127:89–101. doi: 10.1007/s10342-007-0186-2

KÖPPEN, W. 1936. Das geographische System der Klimate. In: *Handbuch der Klimatologie*. pp 7–30. Verlag von Gebruder Borntraeger. Berlin.

LAWESSON, J.E.; OKSANEN, J. 2002. Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines. *J Veg Sci* 13:279–290

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. doi: 10.1007/s10342-018-1143-y

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* 77:15. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-0919-7>

LÓPEZ-MARCOS, D.; TURRIÓN M.; BRAVO, F.; MARTÍNEZ-RUIZ, C. 2019. Understory response to overstory and soil gradients in mixed vs. monospecific Mediterranean pine forests. *Eur J For Res* 138:939–955. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01215-0>

LÓPEZ-MARCOS, D.; TURRIÓN M.; BRAVO, F.; MARTÍNEZ-RUIZ, C. 2021a. Characterization of mixed and monospecific stands of Scots pine and Maritime pine. Soil profile, physiography, climate, overstory and understory data. *Ann For Sci*. doi: <https://doi.org/10.1007/s13595-021-01042-7>

LÓPEZ-MARCOS, D.; TURRIÓN M.; BRAVO, F.; MARTÍNEZ-RUIZ, C. 2021b. 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.* doi: <https://doi.org/10.1007/s10342-021-01365-0>

LOREAU, M.; HECTOR, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72–76. doi: 10.1038/35083573

LOREAU, M.; HECTOR, A.; THE, C.J.; FUNCT, D. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72-76. doi: 10.1038/35083573

LUO, W.; LIANG, J.; CAZZOLLA GATTI, R.; ZHAO, X.; ZHANG, C. 2019. Parameterization of biodiversity–productivity relationship and its scale dependency using georeferenced tree-level data. *J Ecol* 107:1106–1119. doi: 10.1111/1365-2745.13129

MAPA 1994.Tomo III. In: *Métodos oficiales de Análisis*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid (Spain).

MICHALET, R.; CHEN, S.Y.; AN, L.Z.; WANG, X.; WANG, Y.; GUO, P.; DING, C.; XIAO, S. 2015. Communities: Are they groups of hidden interactions? *J Veg Sci* 26:207–218. doi: 10.1111/jvs.12226

NAFRÍA-GARCÍA, D.A.; GARRIDO-DEL-POZO, N.; ÁLVAREZ-ARIAS, M.V.; CUBERO JIMÉNEZ, D.; FERNÁNDEZ SÁNCHEZ, M.; VILLARINO BARRERA, I.; GUTIÉRREZ GARCÍA, A.; ABIA LLERA, I. (2013) Atlas agroclimático de Castilla y León. Instituto Tecnológico Agrario, Junta de Castilla y León- Agencia Estatal de Meteorología. Valladolid.

NGUYEN, H.; HERBOHN, J.; FIRN, J.; LAMB, D. 2012. Biodiversity-productivity relationships in small-scale mixed-species plantations using native species in Leyte province, Philippines. *For Ecol Manage* 274:81–90. doi: 10.1016/j.foreco.2012.02.022

PINHEIRO, J.; BATES, D. 2000. Mixed-effects models in S and S-Plus. Springer-Verlag. New York (USA).

PINHEIRO, J.; BATES, D.; DEBROY, S.; SARKAR, D.; HEISTERKAMP, S.; VAN WILLIGEN, B.; RANKE, J.; R-CORE TEAM. 2018. Package ‘nlme’. *nlme*: linear and nonlinear mixed effects models. R Package Version 3.1-137.

PRETZSCH, 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. doi: 10.1007/s00468-012-0710-y

PUKKALA, T. 1989. Methods to describe the competition process in a tree stand. *Scand J For Res* 4:187–202

R DEVELOPMENT CORE TEAM (2016) R: a language and environment for statistical computing. <https://www.r-project.org/>.

RICHARDS, A. 2005. Testing ecological theory using the information-theoretic approach: examples and cautionary results. *Ecology* 86:2805–2814. doi: 10.1890/05-0074

RIOFRÍO, J.; DEL RÍO, M.; BRAVO, F. 2017b. Mixing effects on growth efficiency in mixed pine forests. *Forestry* 90:381–392. doi: 10.1093/forestry/cpw056

RIOFRÍO, J.; DEL RÍO, M.; MAGUIRE, D.; BRAVO, F. 2019. Species mixing effects on height-diameter and basal area increment models for Scots pine and Maritime pine. *Forests* 10:249. doi: 10.3390/f10030249

RIOFRÍO, J.; DEL RÍO, M.; PRETZSCH, H.; BRAVO, F. 2017a. Changes in structural heterogeneity and stand productivity by mixing Scots pine and Maritime pine. *For Ecol Manage* 405:219–228. doi: 10.1016/j.foreco.2017.09.036

RIVAS-MARTÍNEZ, S. 2011. Mapa de series, geoseries y geopermaseries de vegetación de España - Parte II. *Itinera Geobot* 18:5–424.

RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; NANOS, N.; DEL REY, M.C.; LÓPEZ DE HEREDIA LARREA, U.; ESCRIBANO BOMBIN, R.; GIL SANCHEZ, L. A. 2010. 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. doi: 10.1007/s10310-010-0237-2

SCHOLLENBERGER, C.J.; SIMON, R.H. 1945. Determination of exchange capacity and exchangeable bases in soil - ammonium acetate method. *Soil Sci* 9:13–24

SEIDEL, D.; LEUSCHNER, C.; SCHERBER, C.; BEYER, F.; WOMMELSDORF, T.; CASHMAN, M.J.; FEHRMANN, L. 2013. The relationship between tree species richness, canopy space exploration and productivity in a temperate broad-leaf mixed forest. *For Ecol Manage* 310:366–374. doi: 10.1016/j.foreco.2013.08.058

SERRADA, R., MONTERO, G., REQUE, J.A. 2008. Compendio de selvicultura aplicada en España. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria-INIA. Madrid (Spain).

SOIL-SURVEY-STAFF 2014. Keys to Soil Taxonomy, 12 th. USDA-Natural Resources Conservation Service. Washington, DC (USA).

SZWAGRZYK, J. 1992. Small-scale spatial patterns of trees in a mixed *Pinus sylvestris*-*Fagus sylvatica* forest. *For Ecol Manage* 51:301–315.

THURM, E.A.; PRETZSCH, H. 2016. Improved productivity and modified tree morphology of mixed versus pure stands of European beech (*Fagus sylvatica*) and Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) with increasing precipitation and age. *Ann For Sci* 1047–1061. doi: 10.1007/s13595-016-0588-8

TILMAN, D.; LEHMAN, C.L.; THOMSON, K.T. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proc Natl Acad Sci USA* 94:1857–1861. doi: 10.1073/pnas.94.5.1857

VAN DE PEER, T.; VERHEYEN, K.; PONETTE, Q.; SETIAWAN, N.N.; MUYS, B. 2018. Overyielding in young tree plantations is driven by local complementarity and selection effects related to shade tolerance. *J Ecol* 106:1096–1105. doi: 10.1111/1365-2745.12839

VANDERMEER, J. 1989. The ecology of intercropping. Cambridge University Press. Cambridge, UK.