



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



Los pinares mixtos en peores condiciones hídricas del suelo conservan la riqueza del sotobosque y mejoran la fertilidad edáfica

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

Pocos estudios analizan el efecto positivo de la mezcla de coníferas en la conservación de la biodiversidad. Estudiamos la relación dosel-sotobosque-suelo en seis tripletes de *Pinus pinaster* Ait. y *P. sylvestris* L. en la Sierra de la Demanda. Comparamos, en rodales mixtos y monoespecíficos, el efecto de la composición del dosel sobre la riqueza y composición del sotobosque, y su relación con el suelo. La cobertura de cada especie del sotobosque se estimó visualmente en campo y luego se clasificó en grupos funcionales (Raunkiær). El estado hídrico y de fertilidad del suelo se evaluaron en una calicata de 50 cm por parcela, determinando para el conjunto de los horizontes su capacidad de retención de agua (CRA) y stock de cationes intercambiables. La vegetación (dosel+sotobosque) respondió a dos gradientes edáficos: 1) un gradiente de estrés hídrico asociado a la composición del dosel que indicaba mayor tolerancia de *P. pinaster* al estrés hídrico; y 2) un gradiente de fertilidad, definido por los stocks de carbono y magnesio intercambiable, máximos en masas mixtas. La mezcla de ambas especies de pinos debe continuar fomentándose en el área de estudio pues conserva la diversidad del sotobosque bajo peores condiciones hídricas y aumenta la fertilidad.

Palabras clave

Pinus sylvestris L., *Pinus pinaster* Ait., formas de vida de Raunkier en el sotobosque, estrés hídrico, fertilidad edáfica.

1. Introducción

El potencial de los bosques mixtos para proporcionar servicios ecosistémicos de manera más eficiente que los bosques monoespecíficos (Gamfeldt et al. 2013) está cobrando mayor interés de cara a la gestión forestal (Bravo-Oviedo et al. 2014). Algunos beneficios potenciales de la mezcla incluyen la conservación de la biodiversidad (Felton et al. 2010), la mejora de las condiciones edáficas (Brandtberg et al. 2000) o el aumento del secuestro de carbono (European Commission 2010); además, bajo ciertas condiciones, los bosques mixtos pueden mostrar mayor rendimiento que los monocultivos (Saetre et al. 1997).

Teniendo en cuenta que los bosques mixtos representan alrededor del 40% de la superficie forestal europea (MCPFE 2003) y el 19% en España (MAGRAMA 2012), es necesario desarrollar estrategias de gestión sostenible en las masas mixtas para favorecer la conservación de la biodiversidad bajo el nuevo escenario de cambio global.

Se sabe que el sotobosque está fuertemente influenciado por la composición y estructura del estrato arbóreo a través de su efecto en la temperatura, luz, agua y nutrientes edáficos (Saetre et al. 1999; Felton et al. 2010; Rodríguez-Calcerrada et al. 2010). Sin embargo, tradicionalmente los gestores han prestado poca atención al sotobosque (Nilsson and Wardle 2005; Antos 2009), a pesar del hecho de que participa en gran variedad de procesos ecológicos (Liu et al. 2017), como ciclo del carbono (Chen et al. 2017) o el ciclo de nutrientes (Yarie 1978; Cavard et al. 2011). Aunque la

vegetación del sotobosque representa solo una pequeña parte de la biomasa forestal (Pan et al. 2018) es el principal componente de la biodiversidad forestal (Mestre et al. 2017).

La mayoría de trabajos sobre la relación entre el estrato arbóreo y el sotobosque en masas mixtas se centran en mezclas coníferas-frondosas, tanto en bosques naturales (Saetre et al. 1997, 1999; Barbier et al. 2008; Cavard et al. 2011; Ihoue et al. 2017), como en plantaciones (Ou et al. 2015). Sin embargo, poco se sabe de la relación estrato arbóreo-sotobosque en mezclas coníferas (pero ver Mestre et al. 2017) a pesar de que algunas mezclas de coníferas, como las mezclas de pino albar (*Pinus sylvestris* L.) y pino resinero (*Pinus pinaster* Aiton), son comunes en España.

El pino albar y el pino resinero son dos de las principales especies forestales de España y crecen en rodales monoespecíficos y mixtos, ya sea de forma natural o como resultado de la selección de especies para la forestación (Serrada et al. 2008). Estas dos especies de pinos muestran una arquitectura de copa similar y ligeras diferencias en la tolerancia a la sombra (Riofrío et al. 2017).

Las características de la vegetación brindan información sobre cómo las plantas se han adaptado al medio ambiente (Smith and Smith 2003) y proporciona una forma de describir la estructura la comunidad. La clasificación de las formas de vida de Raunkiaer (1934) establece una relación entre la altura de los tejidos meristemáticos que permanecen inactivos durante las etapas desfavorables (invierno o períodos secos prolongados) y su adaptabilidad a las condiciones ambientales que permite comparar comunidades vegetales (Smith 1913).

Por otro lado, las propiedades edáficas también juegan un papel importante en los cambios en la riqueza y composición del sotobosque (Cavard et al. 2011), aunque el sotobosque también puede influir directamente en las propiedades del suelo (Rodríguez et al. 2007). Por ello, comprender la ecología de la vegetación del sotobosque tiene importantes implicaciones tanto para la conservación de la biodiversidad como para la gestión forestal (Nilsson and Wardle 2005).

2. Objetivos

Evaluar el efecto del estrato arbóreo sobre la riqueza del sotobosque y la composición de formas de vida de Raunkiær y su relación con las propiedades edáficas.

Presumimos que la mezcla de ambas especies de pinos tiene un efecto positivo sobre la riqueza del sotobosque en comparación con las masas monoespecíficas, y que la respuesta de la composición y la riqueza del sotobosque está relacionada con la disponibilidad de nutrientes y agua.

3. Metodología

Área de estudio

Se seleccionaron dieciocho parcelas, divididas en 6 tripletes, y ubicadas 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). La altitud varía de 1093 a 1277 m s.n.m. y la pendiente de 0,9 al 20%. Los materiales parentales geológicos son areniscas y margas del Mesozoico (IGME 2015). Los suelos son Inceptisoles con un régimen de humedad xérico y un régimen de temperatura mésico, y se clasifican como *Typic Dystroxerept* o *Typic Humixerept* (sensu Soil-Survey-Staff 2014). La textura del suelo es predominantemente arenosa y el pH varía de extremadamente ácido a muy ácido (ver López-Marcos et al. 2018). El clima es Templado (Cfb, Csb), según la clasificación de Köppen (1936) para la península ibérica. La temperatura media anual oscila entre 8,7 y 9,8 °C y la precipitación anual entre 684 y 833 mm (Nafría-García et al. 2013). La vegetación natural dominante en el área de estudio, altamente degradada por acción antropogénica, se caracteriza por melojares (*Quercus pyrenaica* Willd.) y sabinares o enebrales (*Juniperus thurifera* L. y *Juniperus oxycedrus* L.; López-Marcos et al. 2018).

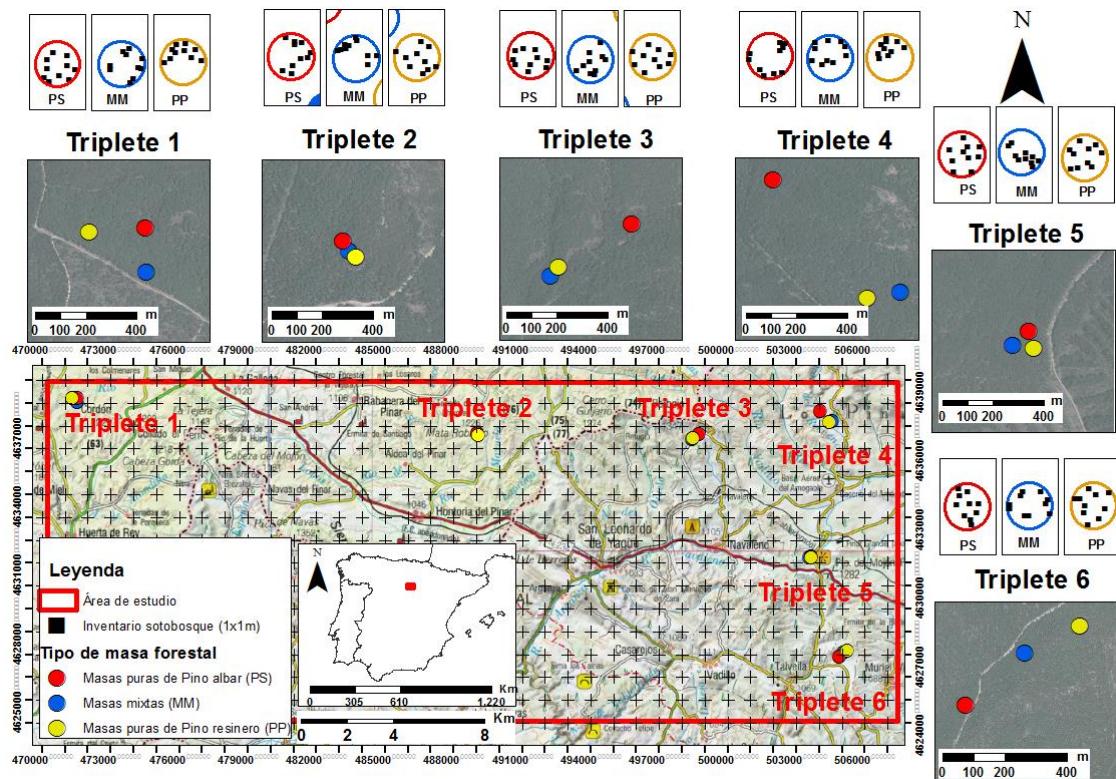


Figura 1. Localización de los tripletes en la Sierra de la Demanda en la península Ibérica, de las parcelas dentro de cada triplete (círculos rojos: parcelas puras de pino albar, PS; círculos amarillos: parcelas puras de pino resinero, PP; círculos azules: parcelas mixtas de ambas especies de pinos, MM) y de los inventarios del sotobosque (pequeños cuadrados negros) dentro de cada parcela. Modificado de López-Marcos et al. (2019).

Cada triplete está formado por parcelas circulares de 15 m radio, dos dominadas por *Pinus sylvestris* (PS) o *Pinus pinaster* (PP) y una tercera con mezcla de ambas especies (MM), ubicadas a menos de 1 km entre sí para garantizar condiciones ambientales homogéneas dentro del triplete (Figura 1). La composición de especies del dosel fue el principal factor de variación (López-Marcos et al. 2018, 2019, 2020). El porcentaje del área basal de los pinos en las parcelas monoespecíficas fue mayor al 83% o 95% para *P. sylvestris* o *P. pinaster* respectivamente, mientras que el porcentaje del área basal de ambas especies en las parcelas mixtas varió del 33 al 67%. La edad de las parcelas osciló entre 44 y 151 años, la densidad entre 509 y 1429 árboles ha⁻¹, el área basal (G) entre 33,3 y 70,3 m² ha⁻¹ y la altura dominante entre 15,6 y 25,0 m (ver López-Marcos et al. 2018). Los rodales no han tenido intervención o daños silvícolas en los últimos diez años. Esta zona se ha gestionado tradicionalmente mediante raleo selectivo, beneficiando a *P. sylvestris*.

Muestreo de suelo y sotobosque

Dentro de cada parcela, se ubicaron al azar 10 inventarios (1x1 m). La cobertura (%) de cada planta vascular del sotobosque (incluida la regeneración forestal) se estimó visualmente por el mismo observador en junio de 2016 para identificar el mayor número de especies (Martínez-Ruiz and Fernández-Santos 2005; Alday et al. 2010). Posteriormente las especies de plantas vasculares se clasificaron en las formas de vida de Raunkiaer (1934) siguiendo Aizpiru et al. (2007). La cobertura (%) de cada forma de vida de cada Raunkiær en cada parcela se calculó como el promedio de los 10 inventarios por parcela y la riqueza de especies se calculó como el número total de especies de plantas vasculares (incluida la regeneración forestal) en cada parcela (Colwell 2009).

Además, en cada parcela se realizó una calicata (18 en total), de al menos 50 cm de profundidad, para caracterizar el perfil edáfico (López-Marcos et al. 2018, 2019). En cada horizonte

mineral se tomó una muestra alterada (aprox. 2,5 kg) y dos inalteradas, con cilindros de acero (98,2 cm³).

Tanto las muestras alteradas como inalteradas se secaron a 105 °C durante 24 h y después las muestras inalteradas se pesaron ($\pm 0,001$ g) para calcular la densidad aparente. Las muestras alteradas se tamizaron (2 mm) antes de los análisis físicos y químicos. Los análisis físicos incluyeron el porcentaje elementos gruesos (>2 mm) y tierra fina (<2 mm) y el agua útil, calculado por el método MAPA (1994), como la diferencia la capacidad de campo (agua tras dos días de drenaje libre después de haber sido completamente saturado) y el punto de marchitez permanente (agua retenida por el suelo a 1500 kPa utilizando el equipo Eijkelkamp pF).

Los parámetros químicos incluyeron el carbono fácilmente oxidable, usando el método de oxidación de dicromato potásico (Walkley 1947), el carbono orgánico total y el nitrógeno total, analizados por combustión seca con un analizador elemental LECO CHN-2000, el fósforo asimilable, por el método de Olsen (Olsen and Sommers 1982), y los cationes intercambiables (Ca⁺², Mg⁺², K⁺, Na⁺) que se extrajeron con acetato de amonio 1M a pH=7 (Schollenberger and Simon 1945) y se determinaron con un espectrómetro de absorción/emisión atómica.

La capacidad de retención de agua y el stock de las diferentes variables edáficas se calcularon de acuerdo a López-Marcos et al. (2019) para el conjunto del perfil edáfico (0-50 cm).

Análisis de datos

Como método de ordenación para describir la comunidad vegetal se realizó un análisis de redundancia (RDA) con estandarización de los datos para homogeneizar las unidades (%cobertura absoluta de las formas de vida de Raunkiær + área basal de ambas especies de pinos con DAP>7,5 cm).

Para determinar qué variables edáficas tienen un efecto en la comunidad vegetal (sotobosque+dosel) se aplicó la función "envfit" del paquete vegan sobre la anterior ordenación RDA (Oksanen 2016), ya que permite probar la significación de cada vector ajustado por 9999 permutaciones, calculando el R² de cada variable. Las variables explicativas testadas fueron la capacidad de retención de agua (CRA) y los stocks de nutrientes para el conjunto del perfil edáfico (0-50cm): carbono fácilmente oxidable (oxCstock), carbono orgánico total (Cstock), nitrógeno total (Nstock), fósforo asimilable (P_{av}stock), sodio intercambiable (Na⁺stock), potasio intercambiable (K⁺stock), calcio intercambiable (Ca⁺²stock) y magnesio intercambiable (Mg⁺²stock). Además, mediante el coeficiente de correlación de Pearson se probó la relación entre los ejes RDA1 y RDA2 y las variables testadas.

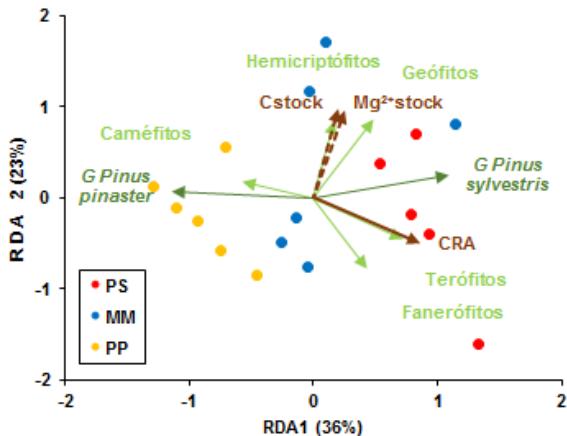
Los modelos de HOF (Huisman- Modelos Olff-Fresco; Huisman et al. 1993) se utilizaron para definir las respuestas de cada grupo funcional (formas de vida de Raunkiær) y de la riqueza del sotobosque a lo largo de la RDA1 y de las variables significativas del análisis "envfit" (CRA, Cstock y Mg⁺²stock). El criterio de información de Akaike (AIC; Akaike 1973) se utilizó para seleccionar el modelo más apropiado para cada forma de vida (Johnson and Omland 2004): el menor valor de AIC indica el mejor modelo.

Todos los análisis estadísticos se implementaron en el entorno de R (versión 3.3.3; R Development Core Team 2016), utilizando el paquete vegan para análisis multivariantes (versión 2.3-5; Oksanen 2016), y el paquete eHOF para los modelos de HOF (versión 3.2.2; Jansen and Oksanen 2013). Una parcela monoespecífica de *P. sylvestris* se consideró atípica y se excluyó de todos los análisis, ya que fue la única con condiciones edáficas ácuicas (Soil-Survey-Staff 2014; López-Marcos et al. 2018).

4. Resultados

Relación entre el dosel arbóreo y la vegetación del sotobosque

Los dos primeros ejes de la ordenación RDA asumieron una varianza del 36 y el 23% respectivamente (valores propios: $\lambda_1=2,52$; $\lambda_2=1,14$).



*Figura 2. Biplot RDA de parcelas (puntos), variables de vegetación (líneas verdes), es decir, la cobertura de formas de vida de Raunkiær y el área basal (G) de pino albar (*Pinus sylvestris*) y pino resinero (*Pinus pinaster*), y propiedades edáficas explicativas significativas ajustadas a la ordenación RDA como vectores usando la función envfit (línea continua marrón: $p < 0.05$; líneas discontinuas marrones: $p < 0.10$; variación explicada > 50%). CRA (capacidad de retención de agua), Cstock (stock de carbono orgánico total), Mg²⁺ stock (stock de magnesio intercambiable). Otras abreviaturas como en la (Figura 1). Modificado de López-Marcos et al. (2019).*

El eje RDA1 mostró un gradiente de composición del estrato arbóreo al que responde el sotobosque. Las parcelas dominadas por *P. sylvestris* (PS) se agrupan a la derecha del diagrama (RDA1 y G de *Pinus sylvestris* positivamente correlacionadas: $r=0,89$, $p<0,005$), las dominadas por *P. pinaster* (PP) a la izquierda (RDA1 y G de *Pinus pinaster* negativamente correlacionadas: $r=-0,93$, $p<0,005$) y las parcelas mixtas (MM) ocupan una posición intermedia (Figura 2). Los terófitos dominan en PS (RDA1 y cobertura de terófitos positivamente correlacionados: $r= 0,59$, $p<0,01$) y los caméfitos en PP (RDA1 y cobertura de caméfitos negativamente correlacionados: $r=-0,46$, $p<0,05$). Por otro lado, los hemicriptófitos (RDA2 y cobertura de hemicriptófitos positivamente correlacionados: $r=0,68$, $p<0,005$) y los geófitos (RDA2 y cobertura de geófitos positivamente correlacionados: $r=0,71$, $p<0,005$) dominan en MM.

La vegetación responde a dos gradientes edáficos

De todas las variables edáficas testadas con el análisis "envfit" sólo una fue estadísticamente significativa (Figura 2; CRA: $r^2=0,39$; $p=0,03$) y dos casi significativas (Cstock: $r^2=0,32$; $p=0,07$; Mg²⁺stock: $r^2=0,31$; $p=0,08$), las demás no tuvieron efecto en la vegetación (oxCstock: $r^2=0,08$; $p=0,53$, Nstock: $r^2=0,03$; $p=0,81$, P_{av}stock: $r^2=0,24$; $p=0,14$, Na⁺stock: $r^2=0,16$; $p=0,29$, K⁺stock: $r^2=0,30$; $p=0,10$, Ca²⁺stock: $r^2=0,27$; $p=0,12$). Es decir, se identificaron dos gradientes edáficos: un gradiente primario definido por la CRA, relacionado con el gradiente de composición del estrato arbóreo (RDA1 y CRA positivamente correlacionados: $r=0,54$; $p<0,025$) y un gradiente secundario, perpendicular al anterior, definido por Cstock ($r=0,55$; $p<0,025$) y Mg²⁺stock ($r=0,54$; $p<0,025$).

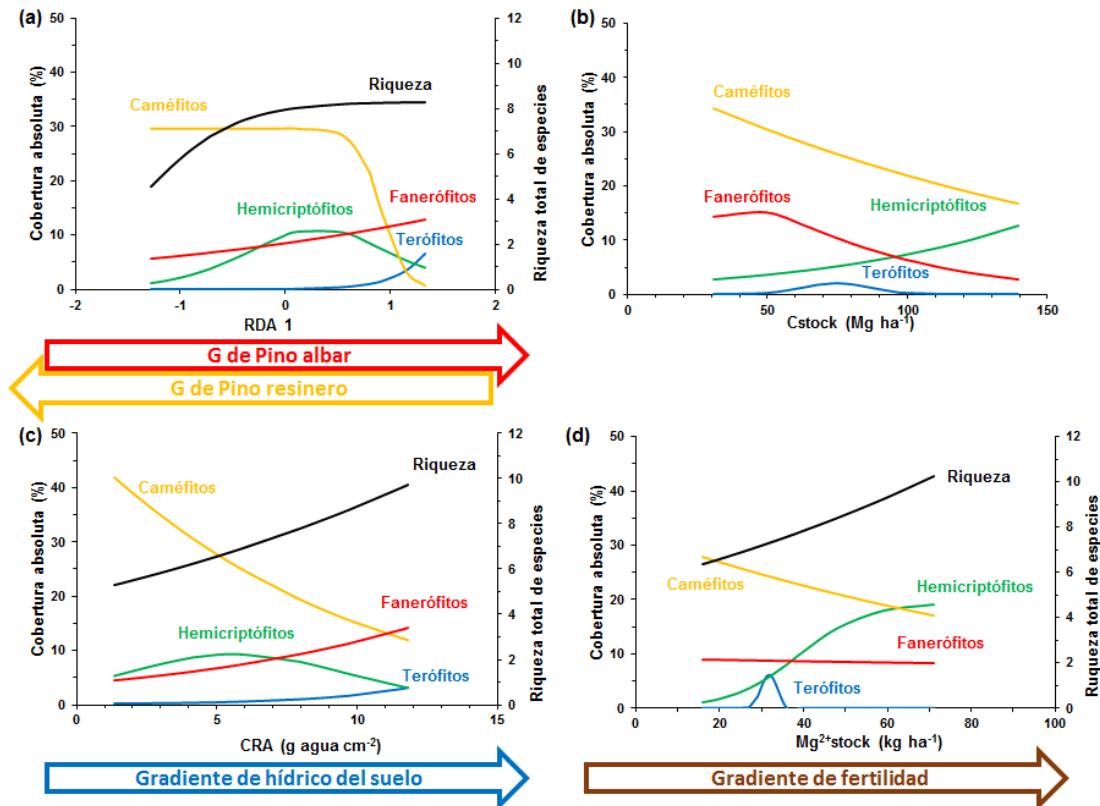


Figura 3. Curvas de respuesta derivadas de los modelos de HOF para la cobertura de formas de vida de Raunkiær y riqueza total de especies del sotobosque, en relación con RDA1 (a) y las propiedades significativas del suelo: Cstock (b), CRA (c) y $Mg^{+2} stock$ (d). Abreviaturas como en la Figura 1. Modificado de López-Marcos et al. (2019).

Los geófitos (<0,5%) mostraron una respuesta indeterminada (HOF model I) a lo largo de RDA1, y para todas las propiedades edáficas significativas (CRA, Cstock y $Mg^{+2} stock$), dada su baja cobertura; modelo que no se muestra en la Figura 3.

Los terófitos mostraron una tendencia creciente a lo largo del eje RDA1 (HOF model II; Figura 3a) y a medida que aumenta la CRA (HOF model II; Figura 3.c). Sin embargo, mostraron una curva unimodal asimétrica para Cstock, con un máximo alrededor de $75\ Mg\ ha^{-1}$ (HOF model V; Figura 3.b), y para el $Mg^{+2} stock$, con un máximo alrededor de $30\ kg\ ha^{-1}$ (HOF model V, Figura 3.d).

Los hemicriptófitos mostraron una respuesta unimodal simétrica a lo largo de RDA1 (HOF model V; Figura 3.a) y a lo largo del gradiente de CRA (HOF modelo IV; Figura 3.c), con óptimos en la parte media de los gradientes, donde se ubican las parcelas mixtas. Sin embargo, los hemicriptófitos mostraron una tendencia creciente al aumentar Cstock (HOF model II; Figura 3.b), y creciente limitada por debajo de un máximo al aumentar $Mg^{+2} stock$ (HOF model III; Figura 3.d).

Los caméfitos mostraron una tendencia decreciente a partir de un máximo en el extremo izquierdo del eje RDA1 (HOF model III; Figura 3.a), y una tendencia decreciente al aumentar CRA (HOF model II; Figura 3.c), Cstock (HOF model II; Figura 3.b) y $Mg^{+2} stock$ (HOF model II; Figura 3.d).

Finalmente, los fanerófitos mostraron una tendencia creciente a lo largo del eje RDA1 (HOF model II; Figura 3.a), y a medida que aumenta la CRA (HOF model II; Figura 3.c), aunque mostraron una respuesta unimodal asimétrica al aumentar Cstock, con un máximo alrededor de $50\ Mg\ ha^{-1}$ (HOF model V; Figura 3.b), y una tendencia decreciente a medida que aumenta $Mg^{+2} stock$ (HOF model II; Figura 3.d).

5. Discusión

Cuando se evaluó la riqueza y composición del sotobosque y su relación con el estado del suelo se identificaron dos gradientes (Figura 2): un gradiente primario definido por la capacidad de retención de agua y asociado a la composición del estrato arbóreo, y un gradiente secundario de fertilidad, perpendicular al anterior, definido por el stock de carbono (Cstock) y el stock de magnesio intercambiable ($Mg^{+2}stock$). Estos resultados sugieren una mayor fertilidad en las masas mixtas, que se encuentran en la parte intermedia del gradiente hídrico primario (RDA1 y CRA) donde es mayor la fertilidad (Cstock y $Mg^{+2}stock$).

Gradiente del estrato arbóreo

El gradiente de estrés hídrico asociado a la composición estrato arbóreo indicó que el pino resinero toleraba menor contenido de agua en el suelo (carácter xérico; Bravo-Oviedo and Montero 2008) que el pino albar (carácter mesófilo de; Bravo-Oviedo and Montero 2008; Figura 2).

Riqueza de especies

Por otro lado, la riqueza del sotobosque alcanzó el nivel máximo en las masas puras de pino albar y en las masas mixtas (Figura 3.a). Es decir, las masas mixtas, bajo mayor estrés hídrico que las puras de pino albar, eran capaces de mantener la riqueza del sotobosque (López-Marcos et al. 2019).

La riqueza del sotobosque también aumentó con la fertilidad, ya que se correlacionó positivamente con $Mg^{+2}stock$ (Figura 3.d), de acuerdo con la relación entre el aumento de la retención de nutrientes y la biodiversidad descrita por Tilman et al. (1997). En el área de estudio, se ha descrito un sobre-rendimiento en las masas mixtas, en comparación con los monocultivos (Riofrío et al. 2017), que podría explicarse, en parte, por una mayor fertilidad del suelo (mayor $Mg^{+2}stock$).

Respuestas de las formas de vida del sotobosque a la composición del dosel y fertilidad edáfica

En los terófitos, la semilla es el órgano que sobrevive a la temporada desfavorable, su germinación puede verse limitada por el estrés hídrico, pero no por la fertilidad del suelo, ya que la semilla proporciona los nutrientes necesarios para germinar (Rivas-Martínez et al. 2002). Por ello, la cobertura de terófitos aumenta con el área basal de *P. sylvestris*, es decir, a medida que aumenta la capacidad de retención de agua del suelo, y alcanza su máximo en niveles muy bajos de fertilidad (Figura 3).

Los fanerófitos son leñosas con las yemas de resistencia ubicadas a más de 25 cm sobre el suelo, que retienen compuestos de reserva y, por lo tanto, no dependen tanto de la fertilidad del suelo, aunque el crecimiento de sus brotes está limitado por el agua del suelo (Rivas-Martínez et al. 2002). Por ello, la cobertura fanerófitos se correlaciona positivamente con CRA y negativamente con la fertilidad (Cstock y $Mg^{+2}stock$; Figura 3).

La cobertura de caméfitos disminuye cuando aumenta CRA, lo que sugiere su carácter tolerante al estrés hídrico (Figura 3.c), probablemente debido a una mayor eficiencia en el uso del agua (Scartazza et al. 2014).

La cobertura de hemicriptófitos es máxima en las masas mixtas (Figura 3), donde CRA es intermedia, lo que podría ser, en parte, resultado de la facilitación abiótica de los caméfitos bajo un estrés hídrico intermedio, de acuerdo a la hipótesis de gradiente de estrés de Maestre et al. (2009). La hipótesis de gradiente dice que el balance entre facilitación y competencia entre las especies variará a lo largo de un gradiente de estrés abiótico, siendo la facilitación más común en condiciones de alto estrés abiótico en comparación con condiciones abióticas más benignas (Bertness and Callaway 1994).

En el área de estudio, bajo condiciones de estrés hídrico moderado, como ocurre en las masas mixtas con valores intermedios de CRA, se puede esperar que la facilitación sea el resultado neto dominante mientras que la competencia prevalecería en ambos extremos del gradiente de estrés hídrico (es decir, bajo las masas puras de pino albar y pino resinero). En las masas mixtas, los caméfitos pueden asumir el papel de facilitadores mientras que los hemicriptófitos actúan como

beneficiarios, y ambas formas de vida pueden considerarse tolerantes al estrés hídrico (sensu Grime 1977), ya que ambas son más abundantes para un valor bajo de capacidad de retención de agua en el suelo. De hecho, la cobertura de caméfitos es similar en las masas puras de pino albar y en las masas mixtas. Sin embargo, la cobertura de hemicriptófitos alcanza su máximo en las masas mixtas en condiciones de estrés hídrico moderado. Más investigaciones son necesarias para respaldar esta posibilidad. Además, los hemicriptófitos son la única forma de vida de Raunkiær cuya cobertura se relacionó positivamente con el aumento de la fertilidad, mostrando un aumento de su cobertura a medida que aumentaban Cstock y Mg⁺²stock puesto que son indicadoras de buena fertilidad (Mark et al. 2000; Sigcha et al. 2018).

6. Conclusiones

La mezcla de ambas especies de pinos mantiene una riqueza del sotobosque similar a la de las masas monoespecíficos de pino albar, para un menor contenido de agua en el suelo. El sotobosque responde al gradiente de área basal de ambas especies de *Pinus* asociado con un gradiente de estrés hídrico. Los hemicriptofitos están relacionadas con un mejor estado de fertilidad del suelo (definido por el stock de carbono orgánico total y de Magnesio intercambiable). Concluimos que la mezcla de ambas especies de *Pinus* debe continuar siendo favorecida en el área de estudio porque ayuda a mantener la riqueza del sotobosque en condiciones de mayor estrés hídrico, lo cual resulta muy interesante en el actual escenario de cambio climático, y mejora la fertilidad del suelo.

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 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

AIZPIRU, I.; ASEGINOLAZA, C.; URIBE-ECHEBARRÍA, P.M.; ET AL. 2007. Claves ilustradas de la Flora del País Vasco y Territorios Limítrofes. Gobierno Vasco. Departamento de Medio Ambiente y de Ordenación del Territorio. Vitoria (Spain).

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. Akademiai Kiado. Budapest (Hungary).

ALDAY, 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 36:349–356. doi: 10.1016/j.actao.2010.03.001

ANTOS J.A. 2009. Understory Plants in Temperate Forests. In: Owens J.N.; Lunday H.G. (eds.): *Forests and Forests Plants*. Centre for Forest Biology, University of Victoria. Victoria (Canada)

BARBIER, S.; GOSSELIN, F., BALANDIER, P. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved-A critical review for temperate and boreal forests. *For Ecol Manage* 254:1–15. doi: 10.1016/j.foreco.2007.09.038

BERTNESS, M.D.; CALLAWAY, R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Tree* 9:191–193. doi: [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)

BRANDTBERG, 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. doi: 10.1016/S0378-1127(99)00183-8

BRAVO-OVIEDO, A.; MONTERO, G. 2008. Descripción de los caracteres 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.; 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. doi: 10.5424/fs/2014233-06256

CAVARD X, BERGERON Y, CHEN HYH, PARÉ D (2011) Effect of forest canopy composition on soil nutrients and dynamics of the understorey: Mixed canopies serve neither vascular nor bryophyte strata. *J Veg Sci* 22:1105–1119. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01311.x

CHEN, Y.; CAI, X.; ZHANG, Y.; RAO, X.; FU, A. 2017. Dynamics of understory shrub biomass in six young plantations of southern subtropical China. *Forests* 8:1–12. doi: 10.3390/f8110419

COLWELL, R.K. 2009. Biodiversity: Concepts, Patterns and Measurement. In: SIMON, A.L. (ed.): *The Princeton Guide to Ecology*. pp 257–263. Princeton University Press. Princeton (USA).

EUROPEAN COMMISSION 2010. Green paper. On Forest Protection and Information in the EU: Preparing forests for climate change. Bruxelles (Belgium).

FELTON, 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. doi: 10.1016/j.foreco.2010.06.011

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

GRIME J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am Nat* 111:1169–1194.

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

INOUE, T.; FUKUZAWA, K.; WATANABE, T.; YOSHIDA, T.; SHIBATA, H. 2017. Spatial pattern of soil nitrogen availability and its relationship to stand structure in a coniferous-broadleaved mixed forest with a dense dwarf bamboo understory in northern Japan. *Ecol Res* 32:227–241. doi: 10.1007/s11284-017-1434-7

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

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

LIU, Y.; LEI, P.; XIANG, W. YAN, W.; CHEN, X. 2017. Accumulation of soil organic C and N in planted forests fostered by tree species mixture. *Biogeosciences* 14:3937–3945. doi: 10.5194/bg-14-3937-2017

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>

MAESTRE, F.T.; CALLAWAY, R.M.; VALLADARES, F.; LORTIE, C.J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *J Ecol* 97:199–205. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x

MAGRAMA 2012. Infraestructura de datos espaciales. <https://sig.mapama.gob.es/geoportal/> MAPA 1994.Tomo III. In: *Métodos oficiales de Análisis*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid (Spain).

MARK, A.F.; DICKINSON, K.J.M.; HOFSTEDE, R.G.M. 2000. Alpine Vegetation, Plant Distribution, Life Forms, and Environments in a Perhumid New Zealand Region: Oceanic and Tropical High Mountain Affinities. *Arctic, Antarct Alp Res* 32:240–254. doi: 10.2307/1552522

MARTÍNEZ-RUIZ, C.; FERNÁNDEZ-SANTOS, B. 2005. Natural revegetation on topsoiled mining-spoils according to the exposure. *Acta Oecol* 28:231–238. doi: 10.1016/j.actao.2005.05.001

MCPFE 2003. Improved pan-European indicators for sustainable forest management as adopted by the MCPFE Expert Level Meeting. In: *Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe*. Vienna (Austria).

MESTRE, 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. doi: 10.1186/s40663-017-0093-z

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.

NILSSON, M.C.; WARDLE, D.A. 2005. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: Evidence from the northern Swedish boreal forest. *Front Ecol Environ* 3:421–428. doi: 10.1890/1540-9295(2005)003[0421:UVAAFE]2.0.CO;2

OKSANEN, J.; BLANCHET, F.G.; KINTD, R.; LEGENDRE, P.; MINCHIN, P.R.; O'HARA, R.B.; SIMPSON, G.L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M.H.H.; WAGNER, H. 2016. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-5.

OLSEN, S.R.; SOMMERS, L.E. 1982. Phosphorus. In: PAGE A.L.; MILLER, R.H.; KEENEY, D.R. (eds.): *Methods of Soil Analysis*. pp 403–427. American Society of Agronomy. Madison, WI (USA).

OU, G.; MA, H.; XU, H. TANG, J. 2015. Understory plant diversity in mixed and pure plantations of *Jatropha curcas* vs. Native vegetation in the lower-middle reaches of the Lancang-Mekong river watershed, China. *Pakistan J Bot* 47:1391–1398.

PAN Y.D., BIRDSEY R.A., FANG J.Y. HOUGHTON, R.; KAUPPI, P.E.; KURZ, W.A., PHILLIPS, O.L.; SHVIDENKO, A.; LEWIS, S.L.; CANADELL, J.G.; CIAIS, P.; JACKSON, R.B.; PACALA, S.W.; MCGUIRE, A.D.; PIAO, S.; RAUTIAINEN, A.; SITCH,S.; HAYES, D. 2018. Impact of understory vegetation on soil carbon and nitrogen dynamic in aerially seeded *Pinus massoniana* plantations. *PLoS One* 13:1–13. doi: 10.1371/journal.pone.0191952.

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

RAUNKIAER C. 1934. The life forms of plants and their bearing on geography. Oxford University Press. Oxford, UK

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

RIVAS-MARTÍNEZ, S.; DÍAZ, T.E.; FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F.; IZCO, J.; LOIDI, J.; LOUSÁ, 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 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

RODRÍGUEZ, E.; JUEZ, L.; GUERRA, B.; BRAVO, F. 2007. Análisis de la regeneración natural de *Pinus pinaster* Ait. en los arenales de Almazán-Bayubas (Soria, España). *For Syst* 16:25–38

SAETRE, P.; BRANDTBERG, P.O.; LUNDKVIST, H.; BENGTSSON, J. 1999. Soil organisms and carbon, nitrogen and phosphorus mineralisation in Norway spruce and mixed Norway spruce - Birch stands. Biol Fertil Soils 28:382–388. doi: 10.1007/s003740050508

SAETRE, P.; SAETRE, L.S.; BRANDTBERG, P.O. LUNDKVIST, H.; BENGTSSON, J. 1997. Ground vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce- birch stands. Can J For Res 27:2034–2042. doi: 10.1139/x97-177

SCARTAZZA, A.; VACCARI, F.P.; BERTOLINI, T.; DITOMMASI, P.; LAUTERI, M.; MIGLIETTA, F.; BRUGNOLI, E. 2014. Comparing integrated stable isotope and eddy covariance estimates of water-use efficiency on a Mediterranean successional sequence. Oecologia 176:581–594. doi: 10.1007/s00442-014-3027-2

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

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)

SIGCHA, F.; PALLAVICINI, Y.; CAMINO, M.J.; MARTÍNEZ-RUIZ, C. 2018. Effects of short-term grazing exclusion on vegetation and soil in early succession of a Subhumid Mediterranean reclaimed coal mine. Plant Soil 426:197–209. doi: 10.1007/s11104-018-3629-2

SMITH, R.L.; SMITH, T.M. 2003. Elements of Ecology, 5th Ed. Benjamin Cummings, San Francisco (USA)

SMITH, W.G. 1913. Raunkiaer's "life-forms" and statistical methods. J Ecol 1:16–26

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

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

WALKLEY, A. 1947. A critical examination of rapid method for determining organic carbon in soils. Soil Sci 63:251–254. doi: 10.1097/00010694-194704000-00001

YARIE, J. 1978. The role of understory vegetation in the nutrient cycle of forested ecosystems in the mountain. University of British Columbia. Vancouver.