

Colonización vegetal de tierras agrarias abandonadas en Europa: impacto en la fijación de carbono

Eduardo Velázquez^{1,2,*} 

- (1) Instituto Tecnológico Agrario de Castilla y León. Crta. De Burgos 119, Finca Zamadueñas. 47071 Valladolid, España.
(2) Departamento de Producción Vegetal y Recursos Forestales, Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (iuFOR), Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, Avda. de Madrid 57, 34004 Palencia, España.

* Autor para correspondencia / Corresponding author: Eduardo Velázquez [eduardo.velazquez.martin@gmail.com]

> Recibido / Received: 25/07/2025 – Aceptado / Accepted: 06/03/2026

Cómo citar / How to cite: Velázquez, E. 2026. Colonización vegetal de tierras agrarias abandonadas en Europa: impacto en la fijación de carbono. *Ecosistemas*, 35(2): 3083. <https://doi.org/10.7818/ECOS.3083>

Colonización vegetal de tierras agrarias abandonadas en Europa: impacto en la fijación de carbono

Resumen: En este trabajo analizamos el impacto de la colonización vegetal en tierras agrarias abandonadas del continente europeo en términos de secuestro de CO₂ atmosférico. A través de una revisión sistemática, seleccionamos 78 artículos científicos en los que analizamos en que compartimentos del ecosistema se había estudiado la fijación de C (suelo, biomasa aérea y subterránea, madera muerta y hojarasca), y cuales habían sido los patrones y factores determinantes de dicho proceso mediante el uso de análisis de la varianza y regresiones lineales y no lineales. Nuestros resultados indican que la fijación de C en el suelo ha sido mucho más estudiada que en la biomasa viva, la hojarasca y la madera muerta, y que los flujos de C entre compartimentos apenas han recibido atención. A lo largo de la colonización vegetal de tierras agrarias abandonadas el carbono orgánico del suelo (COS) mostraba, en general, un patrón de aumento, pero podía experimentar también una disminución y patrones más complejos. El carbono en la biomasa aérea (CBA), también aumentaba, pero podía saturarse a partir de 60-80 años después del abandono debido a la existencia de procesos de auto-aclareo. El aumento en el COS a lo largo de la sucesión venía explicado principalmente por la precipitación y la temperatura media anual, lo que podía relacionarse con cambios en la actividad microbiana y la degradación de la hojarasca, y por el contenido en N del suelo. Esta última variable también influía de forma positiva en el CBA junto con la densidad de individuos arbóreos en las etapas iniciales. Para favorecer la fijación de C en los nuevos bosques y zonas de matorral desarrollados en tierras agrarias abandonadas es necesario desarrollar actuaciones relacionadas con la gestión forestal sostenible y promover un uso extensivo del territorio.

Palabras clave: sucesión ecológica; biomasa; suelo; clima; nutrientes; historia de uso del suelo

Vegetation colonization of abandoned agricultural land in Europe: impact on carbon sequestration

Abstract: In this study, we analyse the impact of plant colonisation on abandoned agricultural lands in Europe in terms of atmospheric CO₂ sequestration. Through a systematic revision, we selected 78 scientific articles in which we analysed which compartments of the ecosystem had been analysed for C fixation (soil, above-ground and below-ground biomass, dead wood and litter), and what the patterns and determining factors of this process had been. To this end, we used analysis of variance and linear and no linear regression. Our results indicate that C fixation in the soil has been studied much more than in living biomass, litter and dead wood, whereas carbon flows between compartments, have received little attention. After agricultural abandonment, soil organic carbon (SOC) generally showed an increasing pattern, but could also experience a decrease and more complex patterns. Carbon in above-ground biomass (CAGB) also increased throughout plant colonisation but could become saturated from 60-80 years after abandonment onwards, due to self-thinning processes. The increase in SOC throughout succession was mainly explained by mean annual precipitation and temperature, which could be related to changes in microbial activity and litter degradation, and by soil N content. The latter variable also had a positive influence on CAGB, together with tree density in the initial stages. In order to promote carbon sequestration in new forests and shrubland areas developed on abandoned agricultural land, it is necessary to develop actions related to sustainable forest management and promote extensive land use.

Keywords: ecological succession; biomass; soil; climate; nutrients; land use history

Introducción

Durante la segunda mitad del S. XX, el abandono de tierras agrarias ha sido uno de los cambios de uso del suelo más comunes en muchas zonas del mundo como América del Norte, China, Europa y Oceanía (Palombo et al., 2013; Haddaway et al., 2014; Beilin et al., 2014; Zhou et al., 2024). Este fenómeno viene explicado por el éxodo de una parte importante de la población rural y la reducción paulatina de las actividades agrícolas y ganaderas a consecuencia de la industrialización de las zonas urbanas (Kauppi et al., 2006). También se produce debido a procesos de colonización interna (Rhemtulla et al., 2009) o

crisis socio-económicas (Schierhorn et al., 2013). El abandono de tierras agrarias suele tener lugar en zonas de suelos someros, pedregosos, de fuerte pendiente, con un elevado contenido en arcilla o un drenaje deficiente. Zonas, por tanto, en las que la productividad agraria es baja o muy baja y la mecanización de las labores se encuentra fuertemente restringida (Fig. 1; MacDonald et al., 2000; Cramer et al., 2008). En otras ocasiones, dicho proceso tiene lugar en áreas remotas con un difícil acceso a los mercados para la producción agraria o ganadera (Ramankutty, 2006).

Desde una perspectiva ecológica, una de las principales consecuencias del abandono de tierras agrarias es el inicio de la colonización vegetal como consecuencia de la sucesión secundaria (Glenn-Lewin et al., 1992). A lo largo de este proceso se produce el cambio de un sistema dominado por plantas herbáceas a otro dominado por plantas leñosas, lo que implica necesariamente un aumento del carbono (C) acumulado en la biomasa (Yang et al., 2011), y en particular, en la biomasa aérea (troncos y ramas de árboles y arbustos). La tasa de acumulación del C en la biomasa aérea (CBA), sin embargo, varía a lo largo del tiempo; aumenta en las etapas iniciales, asociadas con el establecimiento de los primeros árboles, pero sufre un progresivo declive tras la mortalidad de estos, para estabilizarse con posterioridad (Peet et al., 1981).

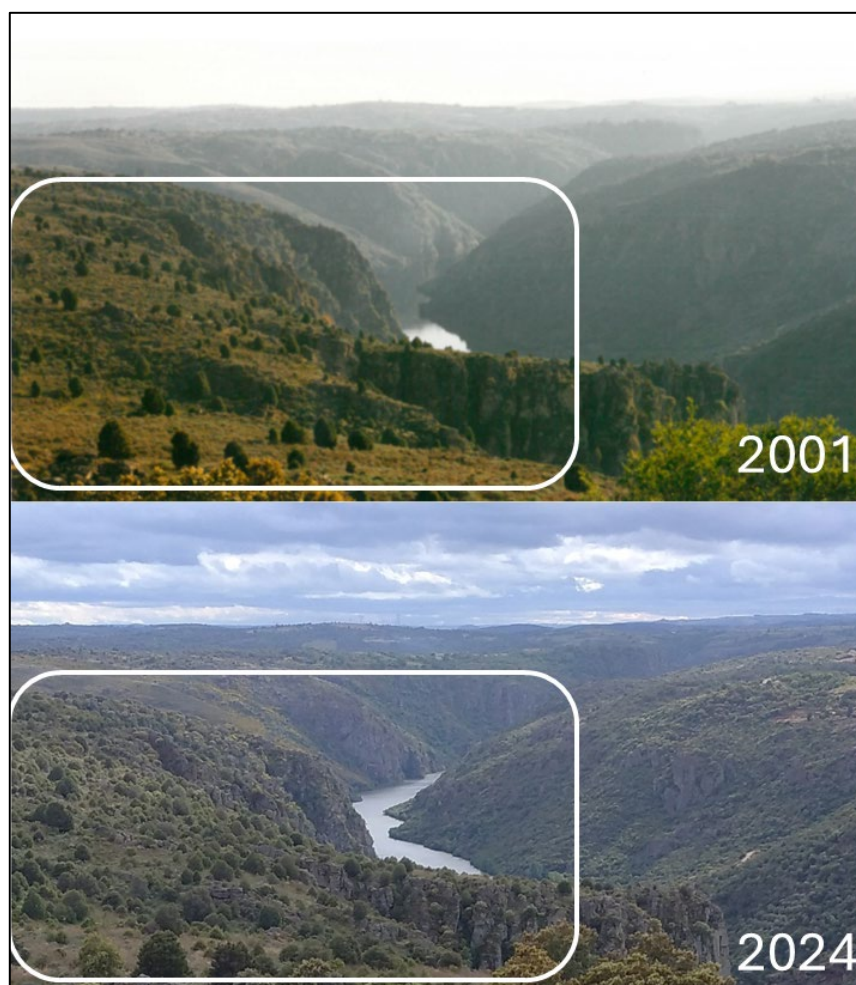


Figura 1. Bosque dominado por *Juniperus oxycedrus* L. desarrollado en pastizales abandonados (Fariza, Zamora; España), aspecto en 2001 y 2024. En la península ibérica, el abandono agrícola ha tenido lugar en zonas de suelos pedregosos y poco productivos, con elevada pendiente, en las que la mecanización de la actividad agraria era difícil. Foto: el autor.

Figure 1. Forest dominated by *Juniperus oxycedrus* L. developed on abandoned pastures (Fariza, Zamora; Spain), aspect in 2001 and 2024. In the Iberian Peninsula, agricultural land abandonment has occurred in zones of stony and low productive soils, with steep slopes, and in which mechanisation of agricultural activity was difficult. Photo: The author.

Algunos autores sugieren que dicho declive en la tasa de acumulación del CBA suele tener lugar entre 50 y 100 años después del inicio del proceso de colonización (Thuille et al., 2000), para otros el CBA puede aumentar a lo largo de cientos de años hasta alcanzar un estado estacionario dinámico (Luyssaert et al., 2008). El C también puede acumularse en la biomasa subterránea, que almacena una proporción nada despreciable del C fijado a través de la fotosíntesis en muchos ecosistemas forestales (Heinman y Reichstein, 2008). Sin embargo, en la mayoría de estudios el C acumulado en la BS (CBS) no suele cuantificarse debido a las dificultades y al elevado costo que supone su muestreo (Vargas et al., 2008). Durante la colonización vegetal, el C también puede acumularse en la madera muerta (CMM) y en la hojarasca (CHOJ). Estas reservas tienen una importancia clave debido a su elevado tiempo de persistencia (Herrero et al., 2014) y a su importancia para el metabolismo y la circulación de C en el sistema planta-suelo (Cortez et al., 2007; Castro et al., 2010), respectivamente.

La sucesión secundaria en tierras agrarias abandonadas también supone un incremento del carbono orgánico del suelo (COS; Post y Kwon, 2000; McLauchlan, 2006). La reserva de C en los suelos forestales puede llegar a ser mucho mayor que en la biomasa viva (Doblas-Miranda et al., 2013). Además, al contrario que esta última, no está sujeta a pérdidas repentinas debido al efecto de perturbaciones como incendios forestales y plagas, por lo que tiene una mayor estabilidad temporal y cumple un papel clave para el secuestro de CO₂ atmosférico (Lal, 2004). Sin embargo, persisten bastantes incertidumbres acerca de la dinámica del COS durante el proceso de colonización vegetal en tierras agrarias abandonadas. Mientras algunos autores han descrito un aumento, otros hacen referencia a una disminución (Jackson et al., 2002). Por otra parte, parece que los suelos desarrollados en tierras agrarias abandonadas acumulan C hasta un umbral determinado a partir del cual se produce un estado estacionario. Sin embargo, el momento en el que se produce dicho efecto de saturación del sumidero (en caso de que exista) no está claro (McLauchlan, 2006). También existe cierta controversia en relación con el papel que tienen el suelo superficial y el suelo profundo ($\leq$ y $\geq$ 15 cm de profundidad, respectivamente) en la recuperación del COS. Aunque el primero concentra la mayor parte de los microorganismos metabólicamente activos y posee, por tanto, una mayor tasa de fijación de C (Shi et al., 2013), el segundo suele acumular una mayor reserva de C (Lal, 2004).

Una vez cesa el uso agrario y comienza el proceso de colonización vegetal, la acumulación de C en los compartimentos anteriormente mencionados puede seguir distintas trayectorias y mostrar tasas más o menos elevadas en función de una serie de condicionantes iniciales entre los que se incluyen la historia de uso del suelo (p. ej. si la zona era un cultivo o un pastizal; Post y Kwon, 2000), la existencia de masas forestales en las proximidades o árboles aislados en mitad de la parcela que favorezcan la dispersión de propágulos (Ruskule et al., 2012), y la conectividad con ecosistemas cercanos (Ibáñez et al., 2014). Posteriormente, a lo largo del proceso, otros factores pasan a tener un rol más relevante. Las variables climáticas como la precipitación y la temperatura media anual (PMA y TMA, respectivamente), tienen un efecto clave en la dinámica del CBA (Anderson et al., 2006) y el COS (Cortez et al., 2007). De hecho, en tierras agrarias abandonadas, el COS puede aumentar o disminuir en función de estas (Jackson et al., 2002), aunque dicho aumento muestra patrones distintos en el suelo superficial o en el suelo profundo. Otros factores directores del proceso de acumulación de C en los distintos compartimentos del ecosistema a lo largo de la colonización vegetal de tierras agrarias abandonadas son el tipo de uso del suelo previo al abandono (McLauchlan, 2006) y el contenido en nutrientes de este, en particular, el de nitrógeno (N; Knops y Tilman, 2000; Poulton et al., 2003). Asimismo, en los suelos de textura fina la materia orgánica suele estar más protegida de la descomposición que en los de textura gruesa, por lo que suelen tener una mayor reserva de C (Laganière et al., 2010). Los factores bióticos, y en particular, los relacionados con la estructura de la vegetación, también influyen en la dinámica del C a lo largo de la sucesión (Glenn-Lewin et al., 1992). Por ejemplo, normalmente se asume que, en bosques jóvenes, una elevada densidad de individuos puede favorecer el desarrollo de mecanismos de competencia simétrica por el agua y los nutrientes del suelo, lo que afecta de forma negativa al crecimiento de los árboles y por tanto a la fijación de C en la biomasa viva (Bormann y Gordon, 1984).

Por todo lo expuesto, el desarrollo de nuevos bosques y zonas de matorral en tierras agrarias abandonadas ha tenido un impacto crucial para el secuestro de CO₂ atmosférico en Europa (Schierhorn et al., 2013; Velázquez et al., 2022). En este continente, dicho impacto puede haber sido similar o incluso superior al que han tenido las forestaciones y reforestaciones, porque, aunque la tasa de acumulación de C en estas es mayor que en los nuevos bosques y zonas de matorral desarrollados en tierras agrarias abandonadas, la superficie que ocupan estos últimos es mucho mayor (Fuchs et al., 2016). Sin embargo, no existe, según mi conocimiento, una revisión sobre el impacto que ha tenido la colonización vegetal en tierras agrarias abandonadas del continente europeo en términos de fijación de C, analizando la dinámica y los factores determinantes de este proceso en los principales compartimentos del ecosistema. Las revisiones de Johnson et al. (2000); Anderson et al. (2006) y Poeplau et al. (2011) analizan los factores determinantes del proceso de acumulación de C durante la sucesión secundaria en general. Otros trabajos de revisión más recientes sí tratan sobre la fijación de C debida a la colonización vegetal en tierras agrarias abandonadas, pero se centran exclusivamente en el COS (Kurganova et al., 2015; Novara et al., 2017; Bell et al., 2021).

El objetivo de este trabajo es revisar de forma exhaustiva los artículos científicos que han analizado el impacto de la colonización vegetal en tierras agrarias abandonadas en términos de fijación de C, en Europa, entre 1974 y 2024. En particular, prestaremos atención a: (1) la importancia relativa de los distintos compartimentos del ecosistema (biomasa aérea y subterránea, madera muerta, hojarasca y suelo) en la fijación de C, (2) los patrones de cambio de las reservas de C en dichos compartimentos, y (3) los principales factores bióticos y abióticos que explican estos patrones. También mencionaremos las principales estrategias de restauración y gestión forestal identificadas para los nuevos bosques y zonas de matorral desarrolladas en tierras agrarias abandonadas.

Métodos

Con el fin de obtener los artículos que tratan sobre la acumulación de C en tierras agrarias abandonadas, en *Web of Science*, aplicamos la máscara de búsqueda sobre temas de estudio (*Topic Search*): *TS = (((agricultural AND land) OR farmland OR crop OR cultivated OR post-agroenic) AND abandon* AND (recovery OR revegetation OR succession OR old-field OR (woody AND encroachment)) AND (carbon AND (soil OR biomass)))*, filtrando por la palabra *Europe* y señalando el rango temporal 1974-2024, correspondiente a los últimos 50 años. Se seleccionó el año 1974 como inicio del periodo de tiempo estudiado porque a pesar de que el abandono de tierras agrarias comienza a ser registrado como fenómeno en décadas anteriores, no es hasta dicho año que *Web of Science* muestra las primeras publicaciones sobre el tema. Asimismo, se seleccionaron publicaciones escritas en inglés y en las que las palabras clave anteriormente mencionadas aparecían en el título, el resumen o el texto de estas. Se obtuvieron 153 publicaciones entre las que se excluyeron, en primer lugar, los libros de texto, las actas de congresos y las revisiones bibliográficas y, en segundo lugar, aquellos artículos correspondientes a estudios de caso que mencionaban la palabra *Europa*, pero no se habían realizado en dicho continente. También se excluyeron de la revisión los trabajos desarrollados en

regiones bajo administración de alguno de los estados miembros de la UE pero que no se encuentran en el continente europeo (ej. Islas Canarias y Guayana Francesa), así como los trabajos publicados en revistas que no cumplían con los mínimos estándares de calidad exigibles (ej. revisión por pares y controles de calidad) o que pedían dinero para publicar en las mismas. Finalmente fueron seleccionados 78 artículos publicados entre 1996 y 2024 ([Tabla A1 del Anexo](#)), cuyas áreas de estudio se situaban principalmente en la Cuenca Mediterránea, los Alpes y el Este de Europa ([Fig. 2](#)). En todos ellos, los cambios en el C acumulado a lo largo de la sucesión se estudiaron mediante el uso de crono-secuencias o sustituciones espacio-tiempo ([Walker et al., 2010](#)).

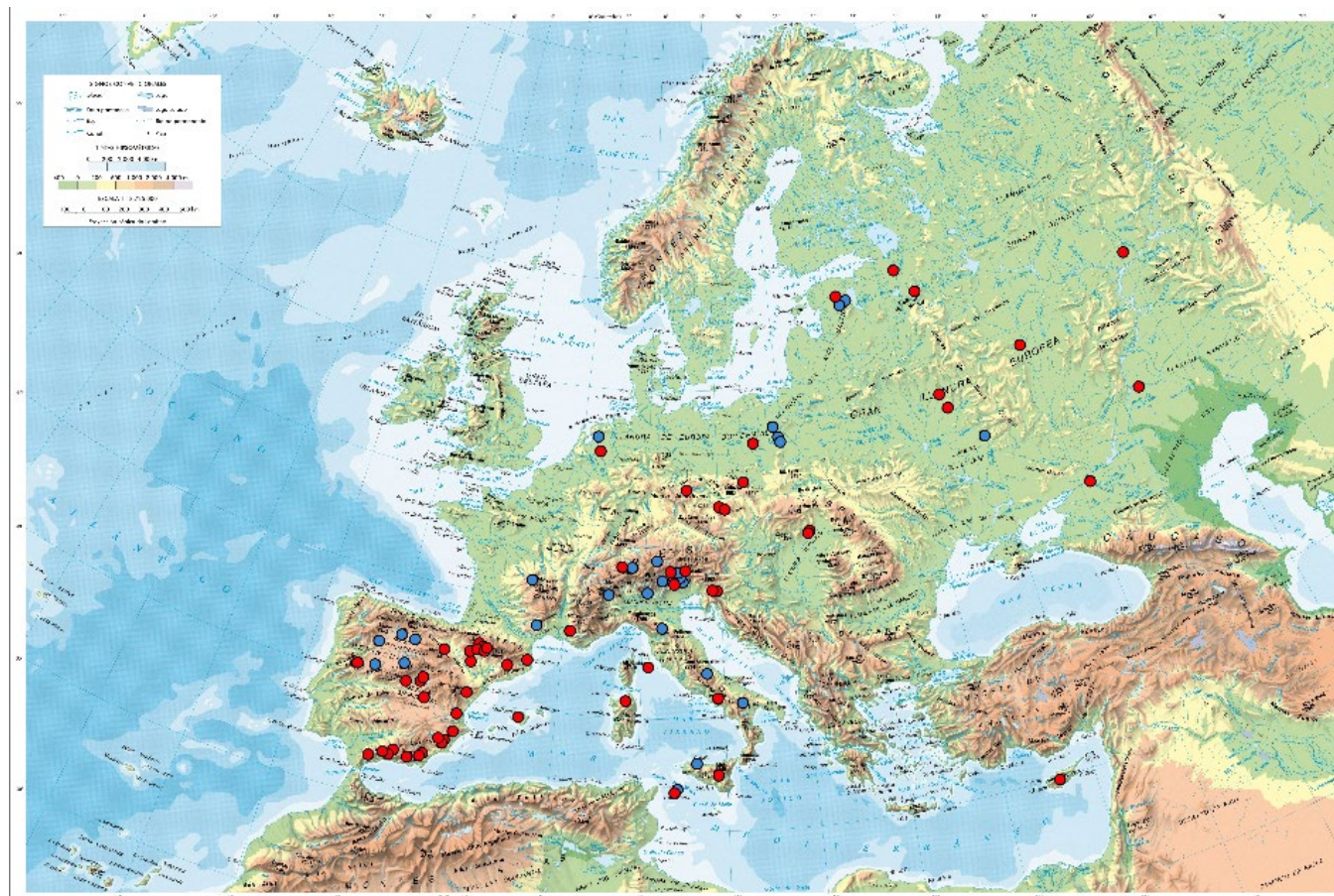


Figura 2. Localización geográfica de los estudios que han analizado la fijación de C en los distintos compartimentos del ecosistema en los nuevos bosques y zonas de matorral desarrollados en tierras agrarias abandonadas en Europa. Los puntos rojos representan los trabajos que han analizado las reservas de C exclusivamente en el suelo. Los puntos azules, los estudios que han considerado, además, las reservas de C en otro compartimento (biomasa aérea, subterránea, hojarasca y/o madera muerta).

Figure 2. Geographical distribution of studies that have analysed C fixation in the different ecosystem compartments in newly established forests and shrubland areas on abandoned agricultural land in Europe. The red dots represent studies that have analysed C stocks exclusively in the soil. The blue dots represent studies that have also considered C stocks in another compartment (i.e. above-ground biomass, below-ground biomass, litter and/or dead wood).

Para analizar la importancia relativa de los distintos compartimentos del ecosistema en la fijación de C, se anotó el número y la proporción (%) de artículos que aportaban datos acerca del COS, el CBA, el CMM y el CHOJ. Para analizar si los valores máximos del COS en el suelo superficial (0-15 cm de profundidad) y en todo el perfil diferían de forma significativa entre los estudios desarrollados en las distintas zonas climáticas según Köppen-Geiger ([Peel et al., 2007](#); [Beck et al., 2023](#)) y en zonas con diferentes tipos de vegetación (bosque, matorral, estepa y pastizal), se llevó a cabo un ANOVA de dos vías. Para aquellas variables en las que se encontraron diferencias significativas, se llevaron a cabo test *post-hoc* de Tukey para determinar los pares de zonas climáticas o tipos de vegetación entre los que había diferencias más significativas. Se llevó a cabo un proceso similar para analizar si los valores máximos del CBA diferían de forma significativa entre los estudios desarrollados en las distintas zonas climáticas según Köppen-Geiger y en zonas con diferentes tipos de bosque según el tipo de especie arbórea o arbustiva dominante (coníferas, frondosas y angiospermas de hoja perenne).

También se tomaron datos acerca del número y la proporción (%) de sitios de estudio en los que se observaron distintos patrones de cambio en el C acumulado en los distintos compartimentos; una acumulación, una disminución, sin cambios, y otros patrones más complejos como una acumulación seguida de una disminución y viceversa.

Entre los principales factores bióticos y abióticos que explicaban los patrones de cambio anteriormente mencionados, se seleccionaron tan sólo dos variables climáticas, la temperatura y la precipitación media anual (TMA y PMA), al ser aquellas de las que ofrecían datos una amplia mayoría de artículos y con las que, por tanto, era posible realizar una comparación a escala continental. Para analizar si los cambios en los valores máximos del C acumulado en el suelo y la biomasa aérea (los compartimentos más importantes), dependían de la TMA y la PMA, se realizaron regresiones entre ambos pares de variables, ajustando a un modelo lineal y a tres modelos no-lineales o asintóticos ([Tabla A1 del Anexo](#); [Crawley et al., 2007](#)). Entre todos ellos fue seleccionado el modelo con el menor número de términos, los valores más bajos del Criterio de Información de Akaike y el Error Residual de los Mínimos Cuadrados Residuales (AIC y RMSE según sus siglas en inglés). En el caso del suelo, se diferenció entre el COS acumulado en el suelo superficial y en todo el perfil (0-15 y 0-80 cm de profundidad, respectivamente).

Resultados

Un 96 % de los artículos encontrados (74) se centraron en el estudio de los cambios en las reservas de C en el suelo a lo largo de la sucesión secundaria en tierras agrarias abandonadas, y el 82 % (64) analizaron este compartimento de forma exclusiva. De todos los 74 artículos que analizaron el contenido en C en el suelo, 68 aportaron datos propiamente del carbono orgánico del suelo (COS; $\text{Mg C} \cdot \text{ha}^{-1}$), el resto tan sólo dieron el porcentaje de materia orgánica (% ó g/100 g de suelo), lo que, debido a las variaciones en la densidad aparente de las muestras, dificulta la realización de comparaciones. Los cambios en las reservas de C en el resto de compartimentos fueron analizados en un porcentaje mucho menor de artículos. Tan sólo un 18 y un 10 % (14 y 10 trabajos, respectivamente), analizaron los cambios en el CBA y la CHOJ. Mientras que tan sólo un 8 % (6 trabajos) analizaron los cambios en el CBS y la CMM. Sólo tres artículos ([Risch et al., 2008](#); [Velázquez et al., 2023](#); [Weissgeber et al., 2024](#)) tuvieron en cuenta todos los compartimentos y sólo uno ([Uri et al., 2012](#)) analizó los flujos de C entre la biomasa y el suelo a través del desfronde.

El máximo COS acumulado en los suelos de tierras agrarias abandonadas mostró diferencias significativas en función del tipo de clima tanto en el suelo superficial ($F_{6,38} = 25.5$, $P < 0.001$) como en todo el perfil ($F_{6,61} = 6.67$, $P < 0.001$). El máximo COS acumulado en el suelo superficial fue significativamente mayor en los suelos de tierras agrarias abandonadas situados en zonas de clima Mediterráneo caluroso (Csa), templado oceánico (Cfb) y continental húmedo de verano cálido (Dfb), que en los situados en zonas de estepa fría semiárida (BSk), clima Mediterráneo de verano cálido (Csb) y clima subártico (Dfc; [Fig. 3a](#)). De hecho, el máximo COS acumulado alcanzó su valor más alto ($79.9 \text{ Mg C} \cdot \text{ha}^{-1}$) en los suelos de un bosque mixto de coníferas y frondosas, situado en una zona de clima Mediterráneo caluroso (Csa; Maddaloni, Sur de Italia), 100 años después del abandono ([Marzaioli et al., 2010](#)), y su valor más bajo ($3.45 \text{ Mg C} \cdot \text{ha}^{-1}$) en los suelos de un área de matorral situada en una zona de estepa fría semiárida (BSk; Las Pedroñeras, España Central), cuatro años después del abandono ([Acín-Carrera et al., 2013](#)). El máximo COS acumulado en todo el perfil ([Fig. 3b](#)), alcanzó su valor más alto ($275 \text{ Mg C} \cdot \text{ha}^{-1}$) en los suelos de un bosque mixto de coníferas y frondosas en una zona de clima templado oceánico (Cfb; Apeninos, Italia Central), > 60 años después del abandono ([Pellis et al., 2019](#)), y su valor más bajo ($12 \text{ Mg C} \cdot \text{ha}^{-1}$) en los suelos de una zona de estepa fría semiárida (BSk; Astracán, Rusia), 42 años después del abandono ([Kalinina et al., 2015](#)). El máximo COS acumulado, sin embargo, sólo mostró diferencias significativas en función del tipo de vegetación teniendo en cuenta todo el perfil del suelo ($F_{3,59} = 3.32$, $P < 0.05$), con valores más bajos en los suelos desarrollados en zonas de vegetación esteparia que en zonas de matorral y bosque ([Fig. 3c](#)).

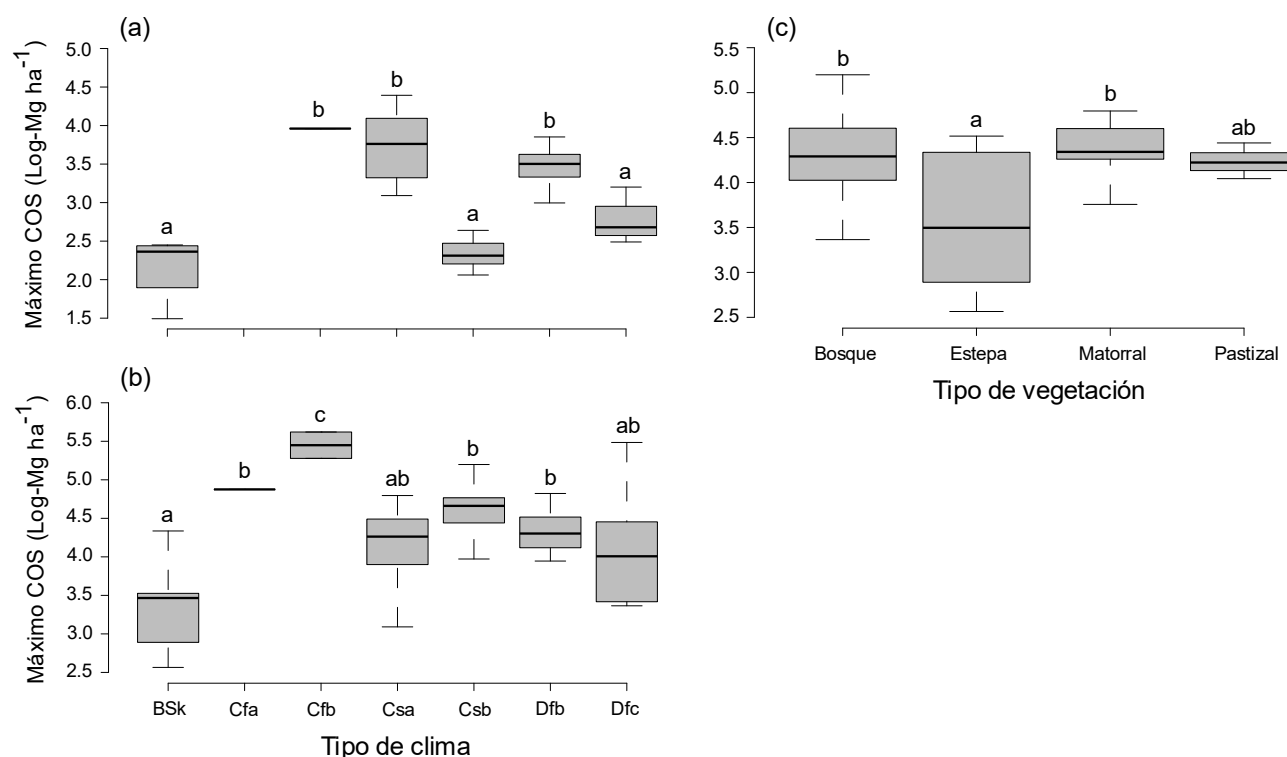


Figura 3. Valores máximos del carbono orgánico del suelo (COS) acumulado a lo largo de la colonización de tierras agrarias abandonadas en Europa en el suelo superficial (0-15 cm de profundidad) (**a**) y en todo el perfil (0-80 cm de profundidad) (**b**), según los datos de 68 artículos publicados entre 1996 y 2024. Diferencias en función del tipo de vegetación (**c**) y del clima (**a,b**) (Köppen-Geiger; Peel et al., 2007): estepa fría semi-árida (BSk), templado, sin estación seca y verano caluroso (Cfa), templado oceánico (Cfb), Mediterráneo de verano caluroso (Csa), Mediterráneo de verano cálido (Csb), continental húmedo de verano cálido (Dfb), subártico (Dfc) y frío de verano seco y cálido (Dsb). Las letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo con los tests post hoc de Tukey HSD de comparación por pares.

Figure 3. Maximum values of accumulated soil organic carbon (SOC) during the colonisation of abandoned agricultural land in Europe in the surface soil (0-15 cm depth) (**a**) and throughout the soil profile (0-80 cm depth) (**b**), based on data from 68 articles published between 1996 and 2024. Differences according to vegetation type (**c**) and climate (**a,b**) (Köppen-Geiger; Peel et al., 2007): cold semi-arid steppe (BSk), temperate, no dry season and hot summer (Cfa), temperate oceanic (Cfb), Mediterranean with hot summer (Csa), Mediterranean with warm summer (Csb), humid continental with warm summer (Dfb), subarctic (Dfc) and cold with dry and warm summer (Dsb). Different letters indicate significant differences according to Tukey's HSD post hoc tests for pairwise comparisons.

El máximo CBA acumulado durante la colonización vegetal en tierras agrarias abandonadas no mostró diferencias significativas en función del tipo de bosque, pero si en función del tipo de clima ($F_{5,24} = 16.02$, $P < 0.001$; Fig. 4), alcanzando su valor máximo ($400 \text{ Mg C} \cdot \text{ha}^{-1}$) en un bosque de coníferas dominado por *Picea abies*, situado en una zona de clima continental húmedo de verano cálido (Dfb) en los Alpes Italianos, 100 años después del abandono (Thuille y Schulze, 2006), y su valor mínimo ($14.6 \text{ Mg C} \cdot \text{ha}^{-1}$) en otro bosque de coníferas, dominado por *Juniperus oxycedrus*, en una zona de estepa fría semiárida (BSk; España Central; Velázquez et al., 2023), 50 años después del abandono.

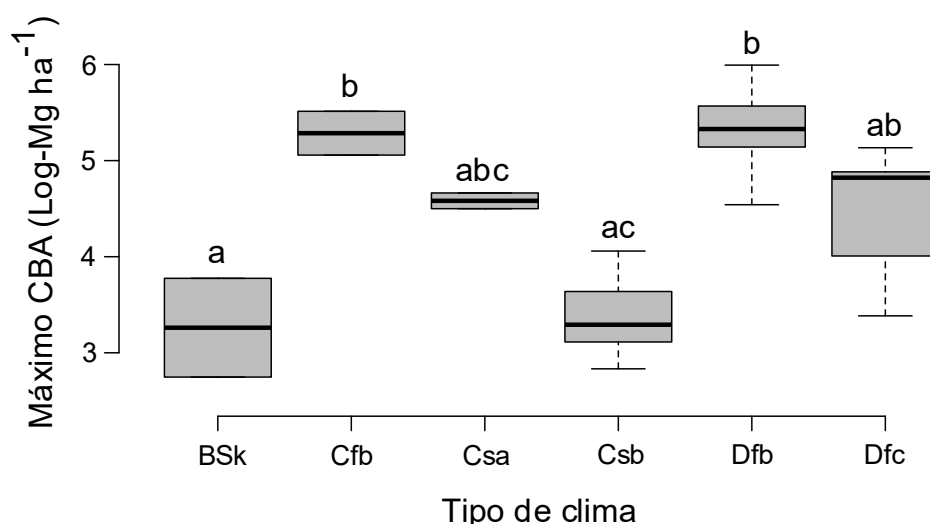


Figura 4. Valores máximos del carbono en la biomasa aérea (CBA), acumulado durante la colonización de tierras agrarias abandonadas en Europa, según los datos de 18 artículos publicados entre 1996 y 2024. Diferencias en función del tipo de clima (Köppen-Geiger; [Peel et al., 2007](#)). Las letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo a los test post hoc de Tukey HSD de comparación por pares. El resto de especificaciones son como en la [Fig. 3](#).

Figure 4. Maximum values of carbon in aboveground biomass (CBA), accumulated during colonisation of abandoned agricultural lands in Europe, based on data from 18 articles published between 1996 and 2024. Differences according to climate type (Köppen-Geiger; [Peel et al., 2007](#)). Different letters indicate significant differences according to Tukey's HSD post hoc tests for pairwise comparisons. All other specifications are as in [Fig. 3](#).

Los patrones de cambio en el COS se analizaron en los 122 sitios contemplados en los 74 trabajos que contabilizaron esta variable. De todos ellos, en 71 sitios (58 %) se observó un patrón de acumulación de COS, mientras que en 16 y 14 sitios (13 y 11 %, respectivamente) se observaron patrones de disminución seguida de un aumento y viceversa. En 12 sitios (9 %) se observaron patrones de disminución y en 6 (5 %) no se registraron cambios. También se observaron patrones más complejos; en los suelos de viñedos abandonados hace 155-231 años, en Hungría ([Spohn et al., 2016](#)) y de antiguos campos de cereal abandonados entre 0 y 46 años atrás, en el Sur de España ([Trigalet et al., 2016](#)) se observó un aumento inicial del COS seguido de una disminución y un nuevo aumento al final del periodo analizado. Por su parte, [Van Hall et al. \(2017\)](#), en una cronosecuencia de campos abandonados entre 0 y 50 años atrás Eslovenia, registraron un fuerte aumento inicial del COS durante los 5-10 años siguientes al abandono, seguido por un periodo de 20-25 años sin apenas cambios en esta variable.

De los 26 sitios estudiados en los 13 trabajos en los que se analizó el CBA y que ofrecían datos en relación con sus patrones de cambio, 24 (92 %), reportaron un patrón de aumento. Sólo [Bose et al. \(2014\)](#) y [Facioni et al. \(2019\)](#), en sus estudios realizados en los bosques de coníferas y frondosas desarrollados en tierras agrarias abandonadas de los Países Bajos, y en los bosques dominados por especies de hoja perenne en el Centro-Sur de Italia, respectivamente, revelaron un patrón de aumento a lo largo de los primeros 50-75 años, seguido de un periodo de hasta 50 años en el que el CBA apenas experimentaba cambios o incluso experimentaba una ligera disminución.

En relación con el papel de las variables climáticas en los cambios en los valores máximos de COS ([Tabla A2 del Anexo](#)), en el suelo superficial, estos se relacionaban de forma positiva y significativa con la PMA según un modelo de Michaelis-Menten cuya pendiente alcanzaba un máximo con PMA > 1300 mm, para reducirse después ([Fig. 5a](#)). En todo el perfil, se relacionaban de la misma forma y según el mismo modelo con la TMA, ([Fig. 5b](#)), y con la PMA según un modelo lineal ([Fig. 5c](#)).

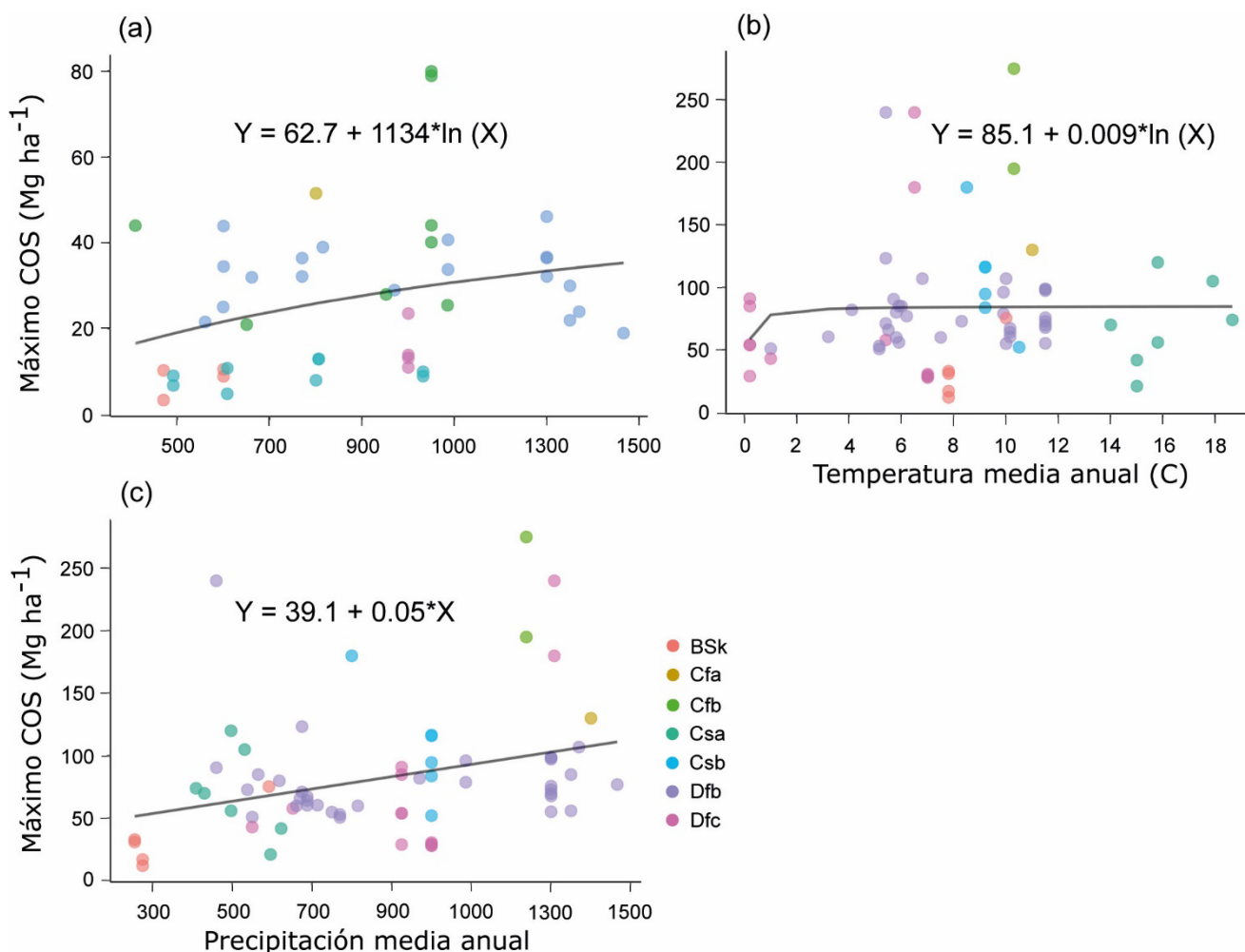


Figura 5. Relación entre los valores máximos del carbono orgánico del suelo (COS) acumulado durante la colonización vegetal de tierras agrarias abandonadas en el suelo superficial (a) y en todo el perfil del suelo (c) y la precipitación media anual (PMA; mm). Relación entre los valores máximos del carbono orgánico del suelo (COS) acumulado durante la colonización vegetal de tierras agrarias abandonadas en todo el perfil del suelo y la temperatura media anual (TMA; °C) (b). Los puntos representan 113 sitios de estudio, en toda Europa, citados en 40 artículos publicados entre 1996 y 2024. Los colores representan el tipo de clima de cada sitio de estudios según (Köppen-Geiger; Peel et al., 2007); estepa fría semi-árida (BSk), templado, sin estación seca y verano caluroso (Cfa), templado oceánico (Cfb), Mediterráneo de verano caluroso (Csa), Mediterráneo de verano cálido (Csb), continental húmedo de verano cálido (Dfb), subártico (Dfc) y frío de verano seco y cálido (Dsb).

Figure 5. Relationship between the maximum values of soil organic carbon (SOC) accumulated during the vegetation colonisation of abandoned agricultural land in the topsoil (a) and throughout the soil profile (c), and the mean annual precipitation (MAP; mm). Relationship between the maximum values of soil organic carbon (SOC) accumulated during the vegetation colonisation of abandoned agricultural land throughout the soil profile and the mean annual temperature (MAT; °C) (b). The points represent 113 study sites across Europe, cited in 40 articles published between 1996 and 2024. The colours represent the climate type of each study site according to (Köppen-Geiger; Peel et al., 2007); cold semi-arid steppe (BSk), temperate, no dry season and hot summer (Cfa), temperate oceanic (Cfb), Mediterranean with hot summer (Csa), Mediterranean with warm summer (Csb), humid continental with warm summer (Dfb), subarctic (Dfc) and cold, dry and warm summer (Dsb).

Los valores máximos del CBA se relacionaban de forma negativa con la TMA, según un modelo lineal ($R^2 = 0.10$; $P \leq 0.05$; Fig. 6a) y de forma positiva con la PMA, según un modelo asintótico de dos parámetros (Fig. 6b; Tabla A2 del Anexo).

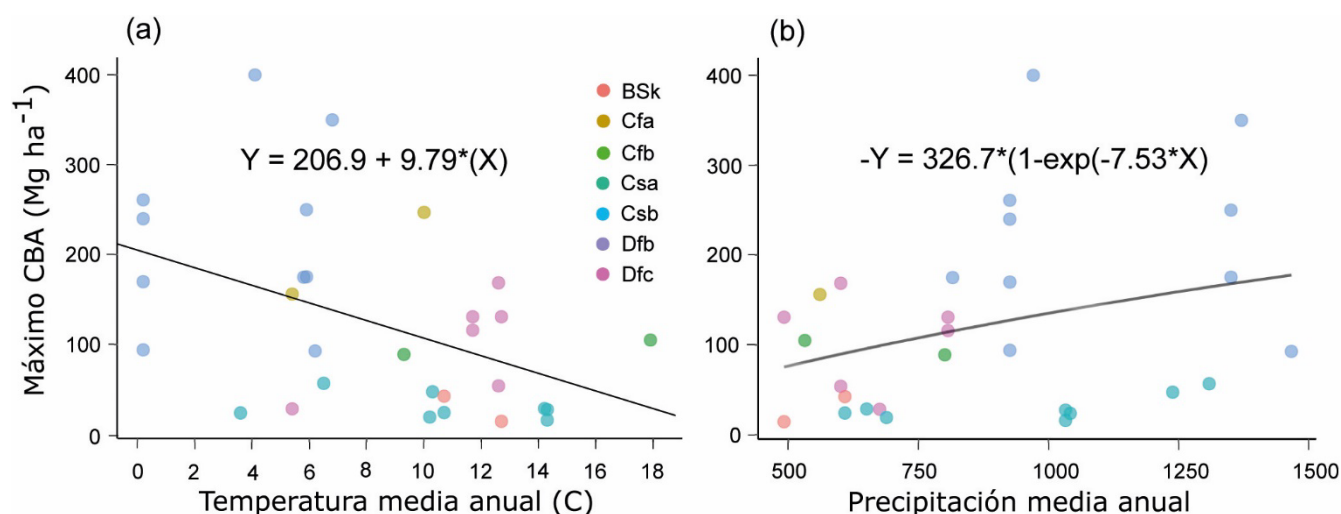


Figura 6. Relación entre los valores máximos del carbono en la biomasa aérea (CBA), acumulado durante la colonización vegetal de tierras agrarias abandonadas y la temperatura media anual (TMA; °C) (a), y la precipitación media anual (PMA; mm) (b), en 30 sitios de estudio, en toda Europa, según los datos de 13 artículos publicados entre 1996 y 2024. El resto de las especificaciones son como en la Fig. 5.

Figure 6. Relationship between maximum values of carbon in aboveground biomass (CBA), accumulated during vegetation colonisation of abandoned agricultural land, and the annual mean temperature (TMA; °C) (a), and the mean annual precipitation (PMA; mm) (b), at 30 study sites across Europe, based on data from 13 articles published between 1996 and 2024. The remaining specifications are as in Fig. 5.

Discusión

Papel de los distintos compartimentos del ecosistema en la fijación de C

Nuestros resultados confirman el papel central del suelo (Fig. A1 del anexo) en los estudios sobre acumulación de C en tierras agrarias abandonadas (Zhou et al., 2024). Curiosamente, varios de los trabajos centrados en el análisis de los cambios en el COS tras el abandono agrícola hacen referencia al papel de la vegetación en dichos cambios, estimando la riqueza de especies, atributos funcionales y/o formas de crecimiento (Nóvak et al., 2014; Schneider et al., 2024), la cobertura de las diferentes especies (Romero-Díaz et al., 2017), o la composición florística existente en las distintas etapas sucesionales (Kalinina et al., 2015; Lasanta et al., 2020; Molina et al., 2023). En ninguno de ellos, sin embargo, se cuantifican las reservas de C en la biomasa (viva o muerta), estableciéndose una relación entre la acumulación del C en esta y en el suelo. El hecho de que el COS, en el suelo superficial, mostrara una mayor acumulación en zonas de clima Mediterráneo caluroso (Csa; Fig. 3a) se debe a que, en este tipo de zonas, las temperaturas son elevadas durante una parte importante del año, la humedad del suelo es baja y la hojarasca se compone principalmente de especies de hoja perenne, cuyas hojas contienen un elevado contenido en lignina. Todos estos factores hacen que la descomposición de la hojarasca sea lenta y se acumule una gran cantidad de C en el suelo superficial (Cortez et al., 2007; Castro et al., 2010; La Mantia et al., 2023). Por el contrario, teniendo en cuenta todo el perfil, la mayor acumulación del COS se produce en zonas de clima continental húmedo de verano cálido (Dfb) lo que responde a la mayor lixiviación del C hacia capas profundas en climas más húmedos (Oddi et al., 2025). Es importante destacar que, teniendo en cuenta todo el perfil del suelo (0-80 cm de profundidad) el COS alcanzó valores particularmente elevados (123 Mg C · ha⁻¹) en los suelos de bosques dominados por *Betula pendula*, en Estonia, tan sólo seis años después del abandono (Uri et al., 2012). Estos resultados se explican por el hecho de que, en este tipo de bosques, muy comunes en tierras agrarias abandonadas del Centro-Norte de Europa (Fig. 7a), tras la colonización de los abedules, se produce una menor oxidación interna de los ácidos húmicos, lo que conlleva una rápida pérdida de materia orgánica en el suelo superficial y una acumulación de la misma en el suelo profundo (Jonczak et al., 2023).

En relación con el CBA, el hecho de que este mostrara valores elevados en bosques desarrollados en zonas de clima continental húmedo de verano cálido (Dfb) responde a la relación positiva y significativa existente entre las tasas de crecimiento de los árboles durante la sucesión secundaria, la humedad y la temperatura, registrada a escala global (Anderson et al., 2006). El CBA registró su máximo en los bosques de coníferas desarrollados en pastizales abandonados de los Alpes italianos (400 Mg C · ha⁻¹; Thuille y Schulze, 2006), 75-100 años después del abandono. También alcanzó valores elevados (250-270 Mg C · ha⁻¹), tras un periodo similar, en bosques de coníferas (Bose et al., 2014), en bosques mixtos de coníferas y especies de hoja caduca (Weissgeber et al., 2024), y en bosques de especies de hoja caduca (Alberti et al., 2008), desarrollados en tierras agrarias abandonadas de los Países Bajos, el Macizo Central francés y los Apeninos, respectivamente.

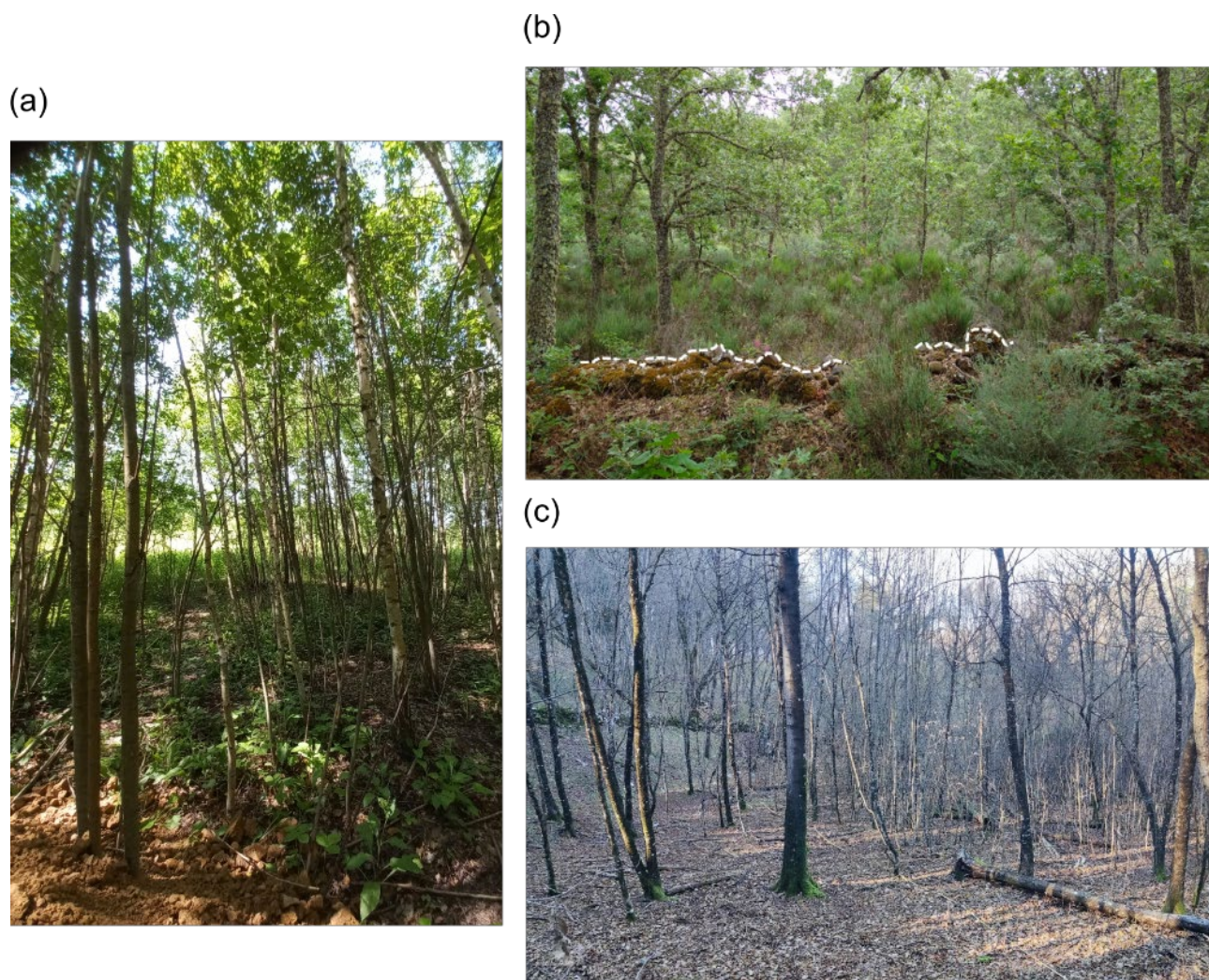


Figura 7. Aspecto de los nuevos bosques desarrollados en tierras agrarias abandonadas en Europa: bosque dominado por *Betula pendula* Roth. desarrollado en antiguos campos de cultivo (Región de Moscú, Rusia (a)) bosque dominado por *Quercus pyrenaica* Willd. desarrollado en un antiguo cultivo de fresas en Linares de Riofrío (Salamanca, España), 41-62 años después del abandono (b) (la línea discontinua indica el trazo del antiguo muro de piedra seca, aún distinguible, que delimitaba la parcela), bosque dominado por *Ostrya carpinifolia* Scopoli, 1772 y *Q. humilis* Mill. desarrollado en una antigua pradera de siega en el fondo de una dolina kárstica (Podgorski Kras, Eslovenia), 25 años después del abandono (c). Fotos: Irina Kurganova, el autor, Mateja B. Valjavec.

Figure 7. Appearance of new forests developed on abandoned agricultural land in Europe: a forest dominated by *Betula pendula* Roth. developing on former farmland (Moscow Region, Russia (a)), a forest dominated by *Quercus pyrenaica* Willd. developed on a former strawberry field in Linares de Riofrío (Salamanca, Spain), 41-62 years after abandonment (b) (the dotted line indicates the outline of the former dry stone wall, still distinguishable, which marked the boundary of the plot), forest dominated by *Ostrya carpinifolia* Scopoli, 1772 and *Q. humilis* Mill. developed on a former hay meadow at the bottom of a karst doline (Podgorski Kras, Slovenia), 25 years after abandonment (c). Photos: Irina Kurganova, the author, Mateja B. Valjavec.

El escaso número de trabajos que tuvieron en cuenta el CBS contrasta con la importancia de dicho compartimento para la acumulación de C durante la sucesión secundaria (Clemmensen et al., 2013) y está relacionado con las dificultades para realizar mediciones directas de dicha variable. De hecho, en los trabajos que analizaron el CBS, este fue estimado mediante el uso de ecuaciones alométricas que permitían el cálculo de la BS a partir de medidas dendrométricas de la parte aérea de los árboles (ej. Ruiz-Peinado et al., 2012). El CBS alcanzó valores entre 21 y 62 Mg C · ha⁻¹ (Alberti et al., 2008; Uri et al., 2012; Velázquez et al., 2023). En ambiente Mediterráneo, y entre 40 y 65 años después del abandono, la proporción de C acumulado en la BS respecto a la BA era más alta en zonas con PMA < 1000 mm (35 %; Velázquez et al., 2023) que en zonas con PMA > 1000 mm (26 %; Pellis et al., 2019), lo que se relaciona con la mayor alocaión de recursos en las raíces en las zonas de menor precipitación para hacer frente a los periodos de sequía estival.

El escaso número de trabajos que tuvieron en cuenta la CMM puede estar relacionado con el hecho de que esta se genera debido a la mortalidad de los primeros árboles que colonizan las tierras agrarias abandonadas, lo que suele tener lugar tras un periodo de tiempo mayor (~100 años; Hooker y Compton, 2003) que el periodo medio considerado en los estudios analizados (82 años). Sea como fuere, las reservas de C en la MM y la HOJ alcanzaron valores máximos de 12-14 Mg C · ha⁻¹ entre 60 y 100 años después del abandono (Alberti et al., 2008; Badalamenti et al., 2019; Pellis et al., 2019), lo que les sitúa como compartimentos menores desde el punto de vista de la acumulación de C.

Patrones de cambio en la acumulación de C

Los patrones de cambio registrados en el COS fueron enormemente variables. La mayor parte de los trabajos que registraron un aumento en el COS se desarrollaron en zonas que partían de un bajo nivel inicial (ej. Badalamenti et al., 2019; Kurganova et al., 2019; Company et al., 2022; Cortijos-López et al., 2023). En los suelos de bosques caducifolios desarrollados en tierras agrarias abandonadas en los Apeninos (Italia; Chiti et al., 2018) y la Región de Moscú (Rusia; Kurganova et al., 2019), 64 y 35 años después del abandono, el COS fue un 120 y un 134 % mayor, respectivamente, que el registrado en campos contiguos aún en uso. En los bosques dominados por *Quercus ilex* de la Isla Pantelleria (Italia), > 100 años después del abandono, el COS era un 200 % mayor que en las zonas de matorral (*maquia*) desarrollados en etapas iniciales (Badalamenti et al., 2019). El aumento del COS durante la colonización vegetal de tierras agrarias abandonadas viene explicado por la mayor protección del suelo frente a la erosión, la reducción de la descomposición de la MO al desaparecer el laboreo (Marzaioli et al., 2010; Rhyzova et al., 2020) y el aumento de los aportes de MO procedentes de residuos vegetales de especies herbáceas (Vaccari et al., 2012; Bohner et al., 2019).

Algunos autores también señalaron la existencia de un aumento del COS en las etapas iniciales de la sucesión secundaria en tierras agrarias abandonadas seguido de una estabilización (Velázquez et al., 2023) o incluso una disminución (ej. Pellis et al., 2019; Ovsepyan et al., 2019; Bell et al., 2021) en las etapas finales. Por ejemplo, en los *Phaeozems* de los bosques deciduos desarrollados en cultivos abandonados de la Región de Moscú (Rusia), las parcelas abandonadas hace 7 años registraron una tasa de acumulación del COS de $1.31 \text{ Mg C} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ y las abandonadas hace 35, una tasa de $0.42 \text{ Mg C} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ (Ovsepyan et al., 2019). El hecho de que la acumulación de COS disminuya con la edad de abandono podría indicar un efecto de saturación del sumidero de C en el suelo (Stewart et al., 2007), o simplemente, ser el resultado de una contribución proporcionalmente mayor de los aportes de MO al suelo durante las etapas iniciales de la sucesión respecto a las etapas finales (Bell et al., 2021; Velázquez et al., 2023).

La mayor parte de los trabajos que detectaron una disminución del COS durante la colonización vegetal en tierras agrarias abandonadas, se desarrollaron en sistemas como los pastizales de montaña (Alberti et al., 2008, 2011; Nadal-Romero et al., 2016; Oddi et al., 2025) y las praderas de siega (Rhyzova et al., 2020), en los que el contenido en C era elevado antes del abandono. Dicha disminución se explica por la reducción de los aportes MO procedentes de residuos vegetales de las especies herbáceas y la rápida descomposición de la MO del suelo durante las primeras etapas de la sucesión en este tipo de sistemas (Alberti et al., 2008; Rhyzova et al., 2020). La disminución del COS que se producía en el suelo superficial de los bosques desarrollados en cultivos abandonados de Polonia Central (Jonczak et al., 2023), venía explicada, sin embargo, porque la colonización de los abedules (*Betula pendula* Roth) provocaba un aumento en la proporción de fracciones de C más lábiles ó susceptibles a la degradación en la hojarasca, aumentando por tanto su tasa de mineralización. Algunos de los trabajos que registraron una disminución del COS tras el abandono encontraron una recuperación posterior a partir del momento en el que los aportes de residuos vegetales de la vegetación colonizadora compensaban las pérdidas iniciales (Navas et al., 2012; Rhyzova et al., 2020). En cultivos de cereal abandonados de la península ibérica, la disminución de las reservas del C durante las etapas iniciales de la sucesión puede venir explicada por el hecho de que, en muchas ocasiones, en los suelos de este tipo de sistemas la comunidad microbiana es menor y menos diversa que en los bosques adyacentes debido al efecto negativo de los laboreos frecuentes y el uso de pesticidas (Zornoza et al., 2009), lo que genera a su vez, una menor tasa de descomposición de la hojarasca y una menor incorporación de C al suelo (Acuña-Mínguez et al., 2024). Dicha disminución también puede estar relacionada con el aumento de la erosión tras el abandono de la actividad agraria (Ruecker et al., 1999), particularmente en sistemas agrícolas con una baja cobertura herbácea (ej. almendrales; Rodrigo-Comino et al. (2018).

Según los trabajos analizados, las reservas de C en el suelo no alcanzaban valores similares a los existentes en los ecosistemas semi-naturales cercanos hasta 80 después del abandono en los bosques de coníferas desarrollados en pastizales alpinos (Thuille y Schulze, 2006) y hasta 100-150 años después del abandono en la Taiga y la estepa húmeda (Kalinina et al., 2015). Sin embargo, en la estepa semiárida de la parte europea de Rusia, la acumulación de C en el suelo se producía apenas 30 años después del abandono (Ovsepyan et al., 2019). Se produjera o no dicha recuperación, varios trabajos indicaron una saturación del sumidero de C en el suelo entre los 28 y 55 años (Alberti et al., 2008; Guidi et al., 2014; Van Hall et al., 2017; Pellis et al., 2019) o entre 60 y 80 años después del abandono (Cortijos-López et al., 2023; Velázquez et al., 2023).

En relación con el papel del suelo profundo y el suelo superficial en la fijación de C, los trabajos analizados mostraron que, mientras el suelo superficial mostraba mayores tasas de acumulación, el suelo profundo acumulaba una mayor reserva de C (p. ej. Novák et al., 2014; Gabarrón-Galeote et al., 2015; Nadal-Romero et al., 2016). Dicha reserva, sin embargo, no era necesariamente más estable, y algunos trabajos mostraron, de hecho, una disminución (Sokolowska et al., 2020), lo que viene explicado por la reducción de la actividad microbiana en horizontes profundos.

Aunque la colonización vegetal de plantas leñosas en tierras agrarias abandonadas tenía un claro efecto de retraso (*lag-effect*; Fig. A2 del anexo), y no se producía hasta unos años después del abandono (p. ej. 15-20; Velázquez et al., 2023). A partir de entonces y durante las primeras décadas, el CBA seguía un claro patrón de aumento, con una elevada tasa de acumulación (Uri et al., 2012; Aosaar et al., 2016; Velázquez et al., 2023). Dicha tasa, sin embargo, se reducía entre 60 y 80 años después del abandono (Bose et al., 2014; Weissgeber et al., 2024), y 100 años después podía volverse incluso negativa (Thuille et al., 2000), lo que viene explicado por la existencia de fenómenos de auto-aclareo.

Aunque la CBS también aumentó (Alberti et al., 2008; Uri et al., 2012; Velázquez et al., 2023), algunos autores detectaron una disminución de la importancia relativa de este compartimento en relación con la BA (p. ej. Bijak et al., 2013), lo que corrobora la tendencia general de los árboles a acumular más C en la BA (y menos en la BS) durante la sucesión secundaria (Law et al., 2003). El CMM y el CHOJ también aumentaron durante la sucesión secundaria en tierras agrarias abandonadas (p. ej. Alberti et al., 2008; Pellis et al., 2019; Velázquez et al., 2023), alcanzando valores máximos 60-100 años después del abandono, lo que

puede explicarse por la existencia de un punto de saturación en la máxima cantidad de materia orgánica mineralizable (Badalamenti et al., 2019) o en los aportes orgánicos procedentes del desfronde (Uri et al., 2012).

Factores determinantes de la acumulación de C

La relación positiva y significativa entre los valores máximos del COS en el suelo superficial y la PMA (Fig. 5a) puede deberse al hecho de que, según aumenta la precipitación y, por tanto, la humedad del suelo también aumenta la actividad microbiana, produciéndose una mayor descomposición de la materia orgánica (Zeglin et al., 2013). Resulta destacable, sin embargo, que los valores máximos del COS fueran especialmente altos entre 800 y 1100 mm, lo que corrobora los resultados de trabajos anteriores que indican que la máxima acumulación del COS se produce en un rango de PMA entre 650 y 900-1000 (Alberti et al., 2011; Gabarrón-Galeote et al., 2015; Novara et al., 2017) o entre 450 y 900 mm (Bell et al., 2021). El hecho de que, con valores de PMA > 1300 mm, la pendiente de la curva de Michaelis-Menten se redujera, sugiere que, en climas excesivamente lluviosos, se producen pérdidas de C (Thuille y Schulze, 2006; Pellis et al., 2019). En contraste, la relación lineal, positiva y significativa entre los valores máximos de COS en todo el perfil y la PMA (Fig. 5c) indica que el COS puede seguir acumulándose en horizontes profundos. La relación positiva y significativa entre los valores máximos del COS y la TMA en todo el perfil del suelo (Fig. 5b) por su parte, está en línea con los resultados de Poeplau et al. (2011), Novara et al. (2017) y Pellis et al. (2019). Es interesante observar el hecho de que, en nuestro caso, los valores máximos del COS aparecieron con una TMA entre 4 y 12 °C, mientras que en la revisión efectuada por Bell et al. (2021) para la península ibérica, dichos valores se alcanzaron con una TMA de 13-17 °C, lo que puede deberse al menor rango de TMA analizado en este estudio.

Aunque nuestros resultados indican la existencia de una relación positiva entre los valores máximos del CBA y la PMA (Fig. 6b; Tabla A3 del Anexo), es importante destacar que en los nuevos bosques y zonas de matorral desarrollados en tierras abandonadas en el Centro-Norte de España, el CBA estaba relacionado de forma negativa con la precipitación media del mes más seco (Velázquez et al., 2023), lo que puede explicarse por la estrecha relación entre esta y la CBS, y la importancia de una baja precipitación estival para el desarrollo de los sistemas radicales en climas de tipo Mediterráneo sub-húmedo (Moreno et al., 2011). Estos resultados sugieren que el efecto de la precipitación en la acumulación de C en el suelo se produce de forma indirecta, a través del efecto que tiene esta variable en la dinámica de la vegetación (Wang et al., 2020) y los aportes de materia orgánica (Uri et al., 2012).

En relación con el tipo de uso agrícola previo al abandono, la capacidad de secuestro de C en el suelo era mayor en los cultivos leñosos que los cultivos de cereal abandonados (Spohn et al., 2016; Romero-Díaz et al., 2017; Badalamenti et al., 2019) porque, al encontrarse en zonas de mayor pendiente y suelos someros, apenas recibían aportes de materia orgánica y por tanto, tenían un nivel inicial de COS más bajo (Calvo de Anta et al., 2020). Sin embargo, en aquellos sistemas agrarios en los que los aportes de materia orgánica en forma de abono o residuos vegetales eran mayores, la acumulación de C a lo largo de la colonización vegetal tras el abandono era menor y podían producirse incluso pérdidas (ej. Navas et al., 2012). La intensidad de uso también era importante. En tierras agrarias abandonadas de la República Checa, Kopecky y Vojta (2009) detectaron que el COS era menor en aquellos suelos en los que el laboreo había sido más intenso. De hecho, las marcas dejadas por el laboreo seguían distinguiéndose en el perfil de los suelos de los bosques templados desarrollados en cultivos abandonados de la parte europea de Rusia, más de 100 años después del abandono (Kalinina et al., 2018).

Otro de los legados del uso agrícola previo es el contenido en N que, según varios de los trabajos analizados, mostró una relación positiva y significativa con el COS (p. ej. Alberti et al., 2011; Uri et al., 2012; Spohn et al., 2016; Velázquez et al., 2023). Dicho aumento paralelo entre el COS y el N se producía sobretudo en aquellas zonas en las que el valor inicial de dicho elemento era menor y, por tanto, resultaba más limitante para la producción primaria (Rastetter et al., 1992), y también en aquellas en las que se registró una presencia importante de especies con organismos simbióticos fijadores de N (ej. Nadal-Romero et al., 2018). En otras zonas, sin embargo, no se detectó una relación clara entre el contenido de N y el COS (Bell et al., 2021). En la cronosecuencia desarrollada por Aossar et al. (2016) en campos abandonados de Estonia, el contenido en N en el suelo superficial aumentó debido a la presencia de bacterias fijadoras simbióticas en las raíces de los árboles de la especie dominante (*Betula pendula* Roth), mientras que el COS disminuía debido a la menor tasa de descomposición de la hojarasca de dicha especie. La mayor disponibilidad de N en el suelo de muchas tierras agrarias abandonadas como legado de las fertilizaciones previas provoca que los árboles que se desarrollan en estas tengan tasas de crecimiento mayores que las que presentan en los bosques pre-existentes de zonas adyacentes y, por tanto, una mayor acumulación de C en la biomasa viva durante la sucesión secundaria (Bose et al., 2014; Vilà-Cabrera et al., 2017; Alfaro-Sánchez et al., 2019). La influencia del contenido en N en el CBA puede provocar, a su vez, un efecto positivo indirecto en el COS a través de un aumento de los aportes de materia orgánica en forma de hojarasca, como ocurre en los bosques desarrollados en prados de siega abandonados en el fondo de las dolinas eslovenas (Valjavec et al., 2022; Fig. 7c). De hecho, los aportes de hojarasca pueden explicar el aumento de la ratio C:N durante la sucesión secundaria en tierras agrarias abandonadas (Kopecky y Vojta, 2009; Spohn et al., 2016; Bell et al., 2021). Los suelos de muchas tierras agrarias abandonadas cuentan también con un mayor contenido en P, lo que incrementa la actividad de enzimas como la fosfatasa y reduce la limitación de este elemento para la producción primaria (Acuña-Minguez et al., 2024). Sin embargo, a lo largo de la sucesión secundaria, el contenido en P en los suelos de tierras agrarias abandonadas puede disminuir debido a la erosión (p. ej. Ruecker et al., 1999) o aumentar debido a los aportes de residuos vegetales con un alto contenido en dicho elemento (Kalinina et al., 2015).

La textura del suelo también ejercía una influencia clave en la dinámica del COS. En general, este mostraba un mayor aumento en suelos de textura fina, en los que está más protegido de la degradación física y química (p. ej. Bose et al., 2014; Lichner et al., 2023; Fig. A3 del Anexo). Por el contrario, Velázquez et al. (2023) registraron un mayor aumento del COS en suelos de textura gruesa. Dichos suelos, sin embargo, estaban en zonas que habían sido utilizadas como pastizales durante ciertas épocas del año antes de su abandono, por lo que habrían contado con un mayor aporte de residuos vegetales.

Muchos trabajos también mencionaron la densidad de individuos arbóreos como factor determinante para la acumulación del CBA. En los bosques más maduros, desarrollados en tierras agrarias abandonadas, los procesos de autoaclareo provocaban una reducción de la competencia por la luz y los nutrientes y, por tanto, un mayor crecimiento de los árboles persistentes, lo que daba lugar a una relación negativa entre la densidad de individuos y la CBA (Uri et al., 2012; Bose et al., 2014; Aossar et al., 2016; Jonczak et al., 2023). En etapas más tempranas, sin embargo, dicha relación podía ser positiva (Velázquez et al., 2023). El tipo de vegetación existente en los nuevos bosques y zonas de matorral desarrollados en tierras agrarias abandonadas también resultaba determinante para la acumulación de C en el suelo. Al estudiar la fijación de C en el suelo de los nuevos bosques desarrollados en pastizales abandonados de los Alpes y los Apeninos, Pellis et al. (2019) detectaron un mayor COS en los Apeninos, donde los bosques estaban dominados por especies de hoja caduca que, en los Alpes, donde estaban dominados por especies de hoja perenne. En ambientes mediterráneos, sin embargo, la acumulación del COS en tierras agrarias abandonadas venía determinada por la cobertura de especies herbáceas (Gabarrón-Galeote et al., 2015). Esto puede explicarse por el hecho de que, en este tipo de especies, la mayor parte de los aportes de MO proceden de las raíces, por lo que están, por tanto, más protegidos frente a la degradación (Meyer et al., 2012) (Fig. A4 del Anexo).

Restauración, gestión forestal y territorial

La colonización vegetal de tierras agrarias abandonadas ha resultado clave para el proceso de expansión forestal que ha tenido lugar en el continente europeo (Palmero-Iniesta et al., 2021). Los nuevos bosques y zonas de matorral desarrollados en tierras agrarias abandonadas son una realidad, por lo que, durante la última década ha cobrado fuerza la idea de que las estrategias dirigidas a una correcta gestión de la regeneración natural de estas zonas resultan más efectivas (y menos costosas) para mitigar los efectos del cambio climático que las enfocadas al aumento (aún mayor) de la superficie forestal mediante la plantación de árboles (Tölgyesi et al., 2022). El desarrollo de ciertas actuaciones en estos nuevos bosques y zonas de matorral resulta crucial, además, para favorecer su adaptación al cambio climático. Por ejemplo, los hayedos desarrollados en tierras agrarias abandonadas de la Cataluña interior muestran un mayor crecimiento y una menor densidad de la madera que los hayedos maduros situados en zonas cercanas, lo que les hace ser más sensibles a las sequías (Alfaro-Sánchez et al., 2019). En este caso, la realización de cortas selectivas haría que los árboles persistentes resistieran mejor este fenómeno (Sohn et al., 2016). Asimismo, la realización de quemas prescritas en los bosques desarrollados en tierras agrarias abandonadas puede contribuir a aumentar el contenido de C mineral en el suelo (Nave et al., 2022). En aquellas zonas donde el matorral desarrollado tras el abandono agrícola muestre una mayor densidad pueden realizarse claros, lo que provocaría un aumento de la fijación de C en la vegetación restante, teniendo efectos positivos para la regulación del ciclo hidrológico (Korchani et al., 2022) y la prevención de incendios forestales (Madrigal et al., 2017). En general, las actuaciones en el marco de una silvicultura moderada no sólo tendrían un efecto positivo en las reservas de C existentes en el suelo (Bernués et al., 2011) y la biomasa (Aldea et al., 2017) de los nuevos bosques y zonas de matorral desarrollados en tierras agrarias abandonadas, si no que, además, contribuirían a evitar la extracción ilegal de madera y leña (Chiti et al., 2018).

Pese a todo lo expuesto líneas arriba, es importante señalar que en las tierras agrarias abandonadas en las que no existan fuentes de propágulos en las proximidades (e.g. bosques maduros, setos vegetales o árboles aislados), la colonización vegetal va a ser lenta o inexistente (Cuesta et al., 2012). Por otra parte, en aquellas tierras agrarias abandonadas en las que exista una fuerte degradación del suelo (Robledano-Aymerich et al., 2014), la colonización vegetal no va a contribuir por sí sola a la reducción de la erosión (Rodrigo-Comino et al., 2018; Cortijos-López et al., 2023). En este tipo de áreas, por tanto, puede ser necesario desarrollar estrategias de restauración activa (Selwyn et al., 2023). Estas estrategias no consisten sólo en la plantación de árboles, sino también en la implantación de posaderos para facilitar la dispersión de semillas, el desarrollo de un pastoreo de baja intensidad para favorecer la diversidad de especies, o la introducción de plantas leguminosas para aumentar la disponibilidad de N y el secuestro de C en el suelo y la vegetación (Bonet, 2004). También es importante desarrollar actuaciones para aumentar la cobertura de especies herbáceas, a fin de promover la estabilización de las reservas de C en el suelo (Thuille y Schulze, 2006; Gabarrón-Galeote et al., 2015). Por último, en tierras agrarias abandonadas de suelos arenosos y con un bajo contenido inicial en C, pueden realizarse enmiendas orgánicas a fin de favorecer el aumento del COS (ej. Halassy et al., 2020).

Desde un punto de vista más relacionado con la gestión territorial, y para la península ibérica, Lasanta et al. (2024) y Lloret et al. (2024) han señalado recientemente que la promoción de un uso extensivo del territorio sería la estrategia más exitosa para favorecer un aumento de la fijación de C y la biodiversidad de los ecosistemas. Dicha estrategia contribuiría, además, al desarrollo de un paisaje más fragmentado, diverso y resiliente frente a perturbaciones como los incendios forestales, así como a la lucha contra la despoblación de las zonas de media montaña.

Conclusiones

1. La gran mayoría de los trabajos sobre fijación de C durante la colonización vegetal en tierras agrarias abandonadas realizados en Europa se han centrado en el análisis de la dinámica del C en el suelo, siendo muchos menos los que han tenido en cuenta la dinámica del C en otros compartimentos del ecosistema, así como los flujos de C existentes entre compartimentos.
2. El COS, en general, aumenta durante la colonización vegetal de tierras agrarias abandonadas, pero sigue patrones muy variados relacionados con el clima, el tipo de uso previo al abandono y los cambios en los aportes de C tras la colonización vegetal de especies leñosas. En general, se acumula más C en el suelo de aquellos sistemas que partían de un contenido inicial menor de este elemento.
3. Durante la sucesión secundaria en tierras agrarias abandonadas, el CBA sigue un claro patrón de aumento, pero puede alcanzar un máximo a partir de 60-80 años después del abandono, debido a la existencia de procesos de auto-aclareo.

4. Entre los factores determinantes de la acumulación de C en el suelo durante el proceso de colonización vegetal en tierras agrarias abandonadas destacan la PMA, que se relaciona de forma positiva con el COS en el suelo superficial hasta un máximo de 800-1100 mm, y la TMA que se relaciona de forma positiva con el COS en todo el perfil. Ambas relaciones vienen explicadas por los cambios en la actividad microbiana y la descomposición de la hojarasca en los distintos tipos de climas.
5. Otros factores determinantes de la acumulación de C en el suelo en tierras agrarias abandonadas son el tipo de uso agrícola previo al abandono (se produce una mayor acumulación de COS en antiguos cultivos leñosos), y el contenido en N, que suele aumentar de forma paralela al COS.
6. Una mayor densidad de individuos en los nuevos bosques desarrollados en tierras agrarias abandonadas provoca un aumento en el CBA durante las etapas iniciales, y una disminución en etapas posteriores, antes de que se produzcan los procesos de auto-aclareo.
7. El secuestro de C en el suelo y la biomasa de los nuevos bosques y matorrales desarrollados en tierras agrarias abandonadas puede favorecerse llevando a cabo cortas selectivas, quemas prescritas y clareos, e impulsando usos como la ganadería extensiva en las zonas afectadas por el abandono agrícola.

Disponibilidad de datos y código

Los datos y el código de R utilizados para la realización de los análisis del presente artículo se encuentran disponibles en abierto, en el siguiente enlace:

https://zenodo.org/records/19144222?token=eyJhbGciOiJIUzUxMiJ9.eyJpZCI6ImY2OGQzOWJlLTFjMzQtNDc3Yy04ZTQyLWUxOTQzNDQwOTVINyIsImRhdGEiOiNt9LCjYyYW5kb20iOiI4ZGJmZmE3ZTEzZjcwM2JmM2FkMzc3YTg3ODNmZmUxZiJ9.YRGvIHhb21tZ2Vi-1-BBT8ldYmN85Ab6qTb_F21QxXM4UGVAwL8gNEN37CVL6bd5eF1JckVVLFGiiFrCDzIQQ

Financiación, permisos requeridos, potenciales conflictos de interés y agradecimientos

Este estudio ha sido financiado por la Comisión Europea a través del proyecto CASE-CO2 (H2020-MSCA-IF-2017, DLV; 799885).

El autor declara no tener ningún conflicto de interés.

El autor quiere expresar su agradecimiento a A. Escudero y J. Vayreda por sus sugerencias durante la preparación de la primera propuesta del proyecto CASE-CO2, así como a F. Bravo y M^a. B. Turrión por su apoyo durante el desarrollo del mismo. También quiere agradecer a J. Company, N. Delcourt, J. Jonczak, M. B. Valjavec, I. Kurganova y Mart-Jan Schelhaas por los datos, comentarios y fotografías aportados para el presente trabajo.

Referencias

- Acín-Carrera, M., Marques, M. J., Carral, P., Álvarez, A. M., López, C., Martín-López, B., & González, J. A. (2013). Impacts of land-use intensity on soil organic carbon content, soil structure and water-holding capacity. *Soil Use and Management*, 29, 547–556. <https://doi.org/10.1111/sum.12064>
- Acuña-Mínguez, B., Rincón, A., Valladares, F., Cordero, I., & Bravo-Oviedo, A. (2024). Natural forest colonisation as a management strategy to restore soil functioning of abandoned agricultural lands. *Journal of Applied Ecology*, 61, 2690–2700. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14780>
- Alberti, G., Peressotti, A., Piussi, P., & Zerbi, G. (2008). Forest ecosystem carbon accumulation during a secondary succession in the Eastern Prealps of Italy. *Forestry*, 81, 1–11. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpm026>
- Alberti, G., Leronni, V., Piazzini, M., Petrella, F., Mairota, P., Peressotti, A., ... Rühl, J. (2011). Impact of woody encroachment on soil organic carbon and nitrogen in abandoned agricultural lands along a rainfall gradient in Italy. *Regional Environmental Change*, 11, 917–924. <https://doi.org/10.1007/s10113-011-0229-6>
- Aldea, J., Bravo, F., Bravo-Oviedo, A., Ruiz-Peinado, R., Rodríguez, F., & Del Río, M. (2017). Thinning enhances the species-specific radial increment response to drought in Mediterranean pine-oak stands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 237, 371–383. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.02.009>
- Alfaro-Sánchez, R., Jump, A. S., Pino, J., Díez-Nogales, O., & Espelta, J. M. (2019). Land use legacies drive higher growth, lower wood density and enhanced climatic sensitivity in recently established forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 276–277, 107630. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107630>
- Anderson, K. J., Allen, A. P., Gillooly, J. F., & Brown, J. H. (2006). Temperature dependence of biomass accumulation rates during secondary succession. *Ecology Letters*, 9, 673–682. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00914.x>
- Aosaar, J., Mander, Ü., Varik, M., Becker, H., Morozov, G., & Maddison, M. (2016). Biomass production and nitrogen balance of naturally afforested silver birch (*Betula pendula* Roth.) stand in Estonia. *Silva Fennica*, 50, 1628. <https://doi.org/10.14214/sf.1628>
- Badalamenti, E., Battipaglia, G., Gristina, L., Novara, A., Rühl, J., Sala, G., ... La Mantia, T. (2019). Carbon stock increases up to old growth forest along a secondary succession in Mediterranean island ecosystems. *PLOS ONE*, 14, e0220194. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220194>
- Beck, H. E., McVicar, T. R., Vergopolan, N., Berg, A., Lutsko, N. J., Dufour, A., ... Miralles, D. (2023). High-resolution Köppen–Geiger maps for 1901–2099 based on constrained CMIP6 projections. *Scientific Data*, 10, 724. <https://www.nature.com/articles/s41597-023-02549-6>
- Beilin, R., Lindborg, R., Stenseke, M., Pereira, H. M., Llausàs, A., Slätmo, E., ... Queiroz, C. (2014). Analysing how drivers of agricultural land abandonment affect biodiversity and cultural landscapes using case studies from Scandinavia, Iberia and Oceania. *Land Use Policy*, 36, 60–72. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2013.07.003>
- Bell, S. M., Terrer, C., Barriocanal, C., Jackson, R. B., & Rosell-Melé, A. (2021). Soil organic carbon accumulation rates on Mediterranean abandoned agricultural lands. *Science of the Total Environment*, 759, 143535. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.143535>
- Bernués, A., Ruiz, R., Olaizola, A., Villalba, D., & Casasús, I. (2011). Sustainability of pasture-based livestock farming systems in the European Mediterranean context: Synergies and trade-offs. *Livestock Science*, 139, 44–57. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2011.03.018>

- Bijak, S., Zasada, M., Bronisz, A., Bronisz, K., Czajkowski, M., Ludwisiak, Ł., ... Wojtan, R. (2013). Estimating coarse roots biomass in young silver birch stands on post-agricultural lands in central Poland. *Silva Fennica*, 47, Article 963. <https://doi.org/10.14214/sf.963>
- Bohner, A., Karrer, J., Walcher, R., Brandl, D., Michel, K., Anrberger, A., ... Zaller, J. G. (2019). Ecological responses of semi-natural grasslands to abandonment: Case studies in three mountain regions in the Eastern Alps. *Folia Geobotanica*, 54, 211–225. <https://doi.org/10.1007/s12224-019-09355-2>
- Bonet, A. (2004). Secondary succession of semi-arid Mediterranean old-fields in south-eastern Spain: Insights for conservation and restoration of degraded lands. *Journal of Arid Environments*, 56, 213–233. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(03\)00048-X](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(03)00048-X)
- Bormann, B. T., & Gordon, J. C. (1984). Stand density effects in young red alder plantations: Productivity, photosynthate partitioning and nitrogen fixation. *Ecology*, 65, 394–402.
- Bose, A., Schelhaas, M.-J., Mazerolle, M. J., & Bongers, F. (2014). Temperate forest development during secondary succession: Effects of soil, dominant species and management. *European Journal of Forest Research*, 133, 511–523. <https://doi.org/10.1007/s10342-014-0781-y>
- Calvo de Anta, R., Luís, E., Febrero-Bande, M., Galíñanes, J., Macías, F., Ortiz, R., & Casás, F. (2020). Soil organic carbon in peninsular Spain: Influence of environmental factors and spatial distribution. *Geoderma*, 370, Article 114365. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114365>
- Castro, H., Fortunel, C., & Freitas, H. (2010). Effects of land abandonment on plant litter decomposition in a Montado system: Relation to litter chemistry and community functional parameters. *Plant and Soil*, 333, 181–190. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0333-2>
- Chiti, T., Emanuele, B., Guido, P., Lucia, P., Chiriaco, M.V., & Riccardo, V. (2018). Soil organic carbon pool's contribution to climate change mitigation on marginal land of a Mediterranean montane area in Italy. *Journal of Environmental Management* 218: 593-601. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.04.093>
- Clemmensen, K.E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., ... Lindahl, B.D. (2013). Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science* 339 : 1615–1618. <https://doi.org/10.1126/science.1231923>
- Company, J., Valiente, N., Fortesa, J., García-Comendador, J., Lucas-Borja, M. E., Ortega, R., ... Estrany, J. (2022). Secondary succession and parent material drive soil bacterial community composition in terraced abandoned olive groves from a Mediterranean hyper-humid mountainous area. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 332: 107932. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107932>
- Cortez, J., Garnier, E., Pérez-Harguindeguy, N., Debussche, M., & Gillon, D. (2007). Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil* 296: 19-34. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9285-6>
- Cortijos-López, M., Sánchez-Navarrete, P., Lasanta, T., & Nadal-Romero, E. (2023). How do acid or alkaline soil environments affect soil organic carbon stocks in a post-abandonment secondary succession process in Mediterranean mountain areas? *Catena*, 232, 107384. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2023.107384>
- Cramer, V. A., Hobbs, R. J., & Standish, R. J. (2008). What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 104–112. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.005>
- Crawley, M. J. (2007). *The R book*. John Wiley & Sons.
- Cuesta, B., Rey Benayas, J. M., Gallardo, A., Villar-Salvador, P., & González-Espinosa, M. (2012). Soil chemical properties in abandoned Mediterranean cropland after succession and oak reforestation. *Acta Oecologica*, 38, 58–65. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.09.004>
- Doblas-Miranda, E., Rovira, P., Brotons, L., Martínez-Vilalta, J., Retana, J., Pla, M., & Vayreda, J. (2013). Soil carbon stocks and their variability across the forests, shrublands and grasslands of peninsular Spain. *Biogeosciences*, 10, 8353–8361. <https://doi.org/10.5194/bg-10-8353-2013>
- Facioni, L., Burrascano, S., Chiti, T., Giarrizzo, E., Zanini, M., & Blasi, C. (2019). Changes in plant diversity and carbon stocks along a succession from semi-natural grassland to sub-Mediterranean *Quercus cerris* L. woodland in Central Italy. *Phytocoenologia*, 49, 393–408. <https://doi.org/10.1127/phyto/2019/0299>
- Fuchs, R., Schulp, C. E., Hengeveld, G. M., Verburg, P. H., Clevers, J. G. P. W., Schelhaas, M.-J., & Herold, M. (2016). Assessing the influence of historic net and gross land changes on the carbon fluxes of Europe. *Global Change Biology*, 22, 2526–2539. <https://doi.org/10.1111/gcb.13191>
- Gabarrón-Galeote, M.A., Trigalet, S. & van Wesemael, B. (2015). Effect of land abandonment on soil organic carbon fractions along a Mediterranean precipitation gradient. *Geoderma* 249-250, 69-78. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.03.007>
- Gamper, S. M., Tasser, E., & Tappeiner, U. (2007). Short-time effects of land-use changes on O-horizon in subalpine grasslands. *Plant and Soil*, 299, 101–115. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9366-6>
- Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K., & Veblen, T. T. (1992). *Plant succession: Theory and prediction* (Population and Community Biology Series 11). Cambridge University Press.
- Guidi, C., Magid, J., Rodeghiero, M., Gianelle, D., & Vesterdal, L. (2014). Effects of forest expansion on mountain grassland: Changes within soil organic carbon fractions. *Plant and Soil*, 385, 373–387. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2315-2>
- Haddaway, N. R., Styles, D., & Pullin, A. S. (2014). Environmental impacts of farmland abandonment in high altitude/mountain regions: A systematic map of the evidence. *Environmental Evidence*, 3, 17. <https://doi.org/10.1186/2047-2382-3-17>
- Halassy, M., Kövendi-Jakó, A., Reis, B. P., Sztár, K., Seyidova, Z., & Török, K. (2020). N immobilization treatment revisited: A retarded and temporary effect unfolded in old-field restoration. *Applied Vegetation Science*, 24, e12555. <https://doi.org/10.1111/avsc.12555>
- Heinman, H., & Reichstein, M. (2008). Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, 451, 289–292. <https://doi.org/10.1038/nature06591>
- Herrero, C., Krankina, O., Monleón, V. J., & Bravo, F. (2014). Amount and distribution of coarse woody debris in pine ecosystems of North-Western Spain, Russia and the United States. *iForest*, 7, 53–60. <https://doi.org/10.3832/for0644-007>
- Hooker, T. D., & Compton, J. E. (2003). Forest ecosystem carbon and nitrogen accumulation during the first century after agricultural abandonment. *Ecological Applications*, 13, 299–313.
- Ibáñez, I., Katz, D. S. W., Peltier, D., Wolf, S. M., & Connor Barrie, B. T. (2014). Assessing the integrated effects of landscape fragmentation on plants and plant communities: The challenge of multiprocess–multiresponse dynamics. *Journal of Ecology*, 102, 882–895. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12223>
- Jackson, R. B., Banner, J. L., Jobbágy, E. G., Pockman, W. T., & Wall, D. H. (2002). Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature*, 418, 623–626. <https://doi.org/10.1038/nature00910>
- Johnson, C., Zarin, D., & Johnson, A. (2000). Post-disturbance aboveground biomass accumulation in global secondary forests. *Ecology*, 81, 1395–1401. <https://doi.org/10.2307/177216>
- Jonczak, J., Oktaba, L., Pawłowicz, E., Chojnacka, A., Regulaska, E., Słowinska, S., ... Wójcik-Gront, E. (2023). Soil organic matter transformation influenced by silver birch (*Betula pendula* Roth) succession on abandoned from agricultural production sandy soil. *European Journal of Forest Research*, 142, 367–379. <https://doi.org/10.1007/s10342-022-01527-8>

- Kalinina, O., Goryachkin, S. V., Lyuri, D. I., & Giani, L. (2015). Post-agrogenic development of vegetation, soils, and carbon stocks under self-restoration in different climatic zones of European Russia. *Catena*, 129, 18–29. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.02.016>
- Kalinina, O., Chertiv, O., Frolov, P., Goryachkin, S., Kuner, P., Küper, J., ... Giani, L. (2018). Alteration process during the post-agricultural restoration of Luvisols of the temperate broad-leaved forest in Russia. *Catena*, 171, 602–612. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.08.004>
- Kauppi, P. E., Ausubel, J. H., Fang, J., Mather, A. S., Sedjo, R. A., & Waggoner, P. E. (2006). Returning forests analyzed with the forest identity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 47. <https://doi.org/10.1073/pnas.0608343103>
- Knops, J. M. H., & Tilman, D. (2000). Dynamics of soil nitrogen and carbon accumulation for 61 years after agricultural abandonment. *Ecology*, 81, 88–98.
- Kopecký, M., & Vojta, J. (2009). Land-use legacies in post-agricultural forests in the Doupovské Mountains, Czech Republic. *Applied Vegetation Science*, 12, 251–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01023.x>
- Korchani, M., Nadal-Romero, E., Lasanta, T., & Tague, C. (2022). Carbon sequestration and water yield trade-offs following restoration of abandoned agricultural lands in Mediterranean mountains. *Environmental Research*, 207, 112203. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2021.112203>
- Kurganova, I., Lopes de Guereny, V., & Kuzyakov, Y. (2015). Large-scale carbon sequestration in post-agrogenic ecosystems in Russia and Kazakhstan. *Catena*, 133, 461–466. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.06.002>
- Kurganova, I., Merino, A., Lopes de Guereny, V., Barros, N., Kalinina, O., Giani, L. & Kuzyakov, Y. (2019). Mechanisms of carbon sequestration and stabilization by restoration of arable soils after abandonment: A chronosequence study on Phaeozems and Chernozems. *Geoderma* 354, 113882. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.113882>
- Laganière, J., Angers, D. A., & Paré, D. (2010). Carbon accumulation in agricultural soils after afforestation: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 16, 439–453. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01930.x>
- La Mantia, T., Gristina, L., Rivaldo, E., Pasta, S., Novara, A. & Rühl, J. (2013). The effects of post-pasture woody plant colonization on soil and aboveground litter carbon and nitrogen along a bioclimatic transect. *iForest* 6 (4), 238–246. <https://doi.org/10.3832/for0811-006>
- Lal, R. (2004). Soil carbon sequestration to mitigate climate change. *Geoderma*, 123, 1–22. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.01.032>
- Lasanta, T., Sánchez-Navarrete, P., Medrano-Moreno, L. M., Korchani, M., & Nadal-Romero, E. (2020). Soil quality and soil organic carbon storage in abandoned agricultural lands: Effects of revegetation processes in a Mediterranean mid-mountain area. *Land Degradation & Development*, 31, 2830–2845. <https://doi.org/10.1002/ldr.3655>
- Lasanta, T., Cortijos-López, M., Errea, M. P., Llena, M., Sánchez-Navarrete, P., Zabalza, J., & Nadal-Romero, E. (2024). Shrub clearing and extensive livestock as a strategy for enhancing ecosystem services in degraded Mediterranean mid-mountain areas. *Science of the Total Environment*, 906, 167668. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.167668>
- Law, B. E., Sun, O. J., Campbell, J., van Tuyl, S., & Thornton, P. E. (2003). Changes in carbon storage and fluxes in a chronosequence of ponderosa pine. *Global Change Biology*, 9, 510–524. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00624.x>
- Lichner, L., Sürda, P., Toková, L., Holos, S., Kollár, J., & Igaz, D. (2023). Impact of duration of land abandonment on soil properties. *Journal of Hydrology and Hydromechanics*, 71, 148–155. <https://doi.org/10.2478/johh-2023-0011>
- Lloret, F., Escudero, A., Lloret, J., & Valladares, F. (2024). An ecological perspective for analysing rural depopulation and abandonment. *People and Nature*, 6, 490–506. <https://doi.org/10.1002/pan3.10606>
- Luyssaert, S., Schulze, E.-D., Börner, A., Knohl, A., Hessenmöller, D., Law, B. E., Ciais, P., & Grace, J. (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455, 213–215. <https://doi.org/10.1038/nature07276>
- MacDonald, D., Crabtree, J. R., Wiesinger, G., Dax, T., Stamou, N., Fleury, P., ... Gibon, A. (2000). Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management*, 59, 47–69.
- Madrigal, J., Fernández-Migueláñez, I., Hernando, C., Guijarro, M., Vega-Nieva, D. J., & Tolosana, E. (2017). Does forest biomass harvesting for energy reduce fire hazard in the Mediterranean basin? A case study in the Caroig Massif (Eastern Spain). *European Journal of Forest Research*, 136, 13–26. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-1004-5>
- Marzaioli, R., D'Ascoli, R., De Pascale, R. A., & Rutigliano, F. A. (2010). Soil quality in a Mediterranean area of Southern Italy as related to different land-use types. *Applied Soil Ecology*, 44, 205–212. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.12.007>
- McLauchlan, K. (2006). The nature and longevity of agricultural impacts on soil carbon and nutrients: A review. *Ecosystems*, 9, 1364–1382.
- Meyer, S., Leifeld, J., Bahn, M., & Fuhrer, L. (2012). Free and protected soil organic carbon dynamics respond differently to abandonment of mountain grassland. *Biogeosciences*, 9, 853–865. <https://doi.org/10.5194/bg-9-853-2012>
- Molina, J. A., Martín-Sanz, P. M., Valverde-Asenjo, I., Sánchez-Jiménez, A., & Quintana, J. R. (2023). Mediterranean grassland succession as an indicator of changes in ecosystem biodiversity and functionality. *Biodiversity and Conservation*, 32, 95–118. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02481-y>
- Moreno, G., Gallardo, J. F., & Vicente, M. A. (2011). How Mediterranean deciduous trees cope with long summer drought? The case of *Quercus pyrenaica* forests in Western Spain. In Bredemeier, M., Cohen, S., Godbold, D. L., Lode, E., Pichler, V., & Schleppei, P. (Eds.), *Forest management and the water cycle: An ecosystem-based approach* (Ecological Studies 212, pp. 189–201). Springer-Verlag.
- Nadal-Romero, E., Cammeraat, E., Pérez-Cardiel, E., & Lasanta, T. (2016). How do soil organic carbon stocks change after cropland abandonment in Mediterranean humid mountain areas? *Science of the Total Environment*, 566–567, 741–752. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.05.031>
- Nadal-Romero, E., Otal-Lain, I., Lasanta, T., Sánchez-Navarrete, P., Errea, P., & Cammeraat, E. (2018). Woody encroachment and soil carbon stocks in subalpine areas in the Central Spanish Pyrenees. *Science of the Total Environment*, 636, 727–736. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.324>
- Navas, A., Gaspar, L., Quijani, L., López-Vicente, M., & Machín, J. (2012). Patterns of soil organic carbon and nitrogen in relation to soil movement under different land uses in mountain fields (South Central Pyrenees). *Catena*, 94, 43–52. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2011.05.012>
- Nave, L. E., DeLyser, K., Domke, G. M., Holub, S. M., Janowiak, M. K., Ontl, T. A., ... Swanston, C. W. (2022). Soil carbon in the South Atlantic United States: Land use change, forest management, and physiographic context. *Forest Ecology and Management*, 520, 120410. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120410>
- Nóvak, T. J., Incze, J., Spohn, M., Glina, B., & Giani, L. (2014). Soil and vegetation transformation in abandoned vineyards of the Tokaj Nagy-Hill, Hungary. *Catena*, 123, 88–98. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2014.07.017>
- Novara, A., Gristina, L., Sala, G., Galati, A., Crescimanno, M., Cerdà, A., ... La Mantia, T. (2017). Agricultural land abandonment in Mediterranean environment provides ecosystem services via soil carbon sequestration. *Science of the Total Environment*, 576, 420–429. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10.123>

- Oddi, L., Bergò, S. E., Lerda, C., Bresciani, L., Galvagno, M., Celi, L. R., & Siniscalco, C. (2025). Consequences of ten-year abandonment in a subalpine grassland: Soil and litter decomposition changes. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 4, 424–434. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaf018>
- Osvepyan, L., Kurganova, I., Lopes de Guerenyu, V., & Kuzyakov, Y. (2019). Recovery of organic matter and microbial biomass after abandonment of degraded agricultural soils: The influence of climate. *Land Degradation & Development*, 30, 1861–1874. <https://doi.org/10.1002/ldr.3387>
- Palmero-Iniesta, M., Pino, J., Pesquer, L., & Espelta, J. M. (2021). Recent forest area increase in Europe: Expanding and regenerating forests differ in their regional patterns, drivers and productivity trends. *European Journal of Forest Research*, 140, 793–805. <https://doi.org/10.1007/s10342-021-01366-z>
- Palombo, C., Chirici, G., Marchetti, M., & Tognetti, R. (2013). Is land abandonment affecting forest dynamics at high elevation in Mediterranean mountains more than climate change? *Plant Biosystems*, 147, 1–11. <https://doi.org/10.1080/11263504.2013.772081>
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen–Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11, 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Pellis, G., Chiti, T., Rey, A., Curiel-Yuste, J., Trotta, C., & Papale, D. (2019). The ecosystem carbon sink implications of mountain forest expansion into abandoned grazing land: The role of subsoil and climatic factors. *Science of the Total Environment*, 672, 106–120. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.03.329>
- Peet, R. K. (1981). Changes in biomass and production during secondary forest succession. In West, D. C., Shugart, H. H., & Botkin, D. B. (Eds.), *Forest succession: Concepts and applications* (pp. 324–338). Springer.
- Poeplau, C., Don, A., Vesterdal, L., Leifeld, J., van Wesemael, B., Schumacher, J., & Gensior, A. (2011). Temporal dynamics of soil organic carbon after land-use change in the temperate zone: Carbon response functions as model approach. *Global Change Biology*, 17, 2415–2427. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02408.x>
- Post, W. M., & Kwon, K. C. (2000). Soil carbon sequestration and land-use change: Processes and potential. *Global Change Biology*, 6, 317–327.
- Poulton, P. R., Pye, E., Hargreaves, P. R., & Jenkinson, D. S. (2003). Accumulation of carbon and nitrogen by old arable land reverting to woodland. *Global Change Biology*, 9, 942–955. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00633.x>
- Ramankutty, N. (2006). Global land-cover change: Recent progress, remaining challenges. In E. F. Lambin & H. J. Geist (Eds.), *Land-use and land-cover change* (pp. 9–41). Springer-Verlag.
- Rastetter, E. B., McKane, R. B., Shaver, G. R., & Melillo, J. M. (1992). Changes in C storage by terrestrial ecosystems: How C:N interactions restrict responses to CO₂ and temperature. *Water, Air, and Soil Pollution*, 64, 327–344.
- Rhemtulla, J. M., Mladenoff, D. J., & Clayton, M. K. (2009). Historical forest baselines reveal potential for continued carbon sequestration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, 106, 6082–6087. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810076106>
- Rhyzova, I. M., Telesnina, V. M., & Sitnikova, A. A. (2020). Dynamics of soil properties and carbon stocks structure in postagrogenic ecosystems of Southern Taiga during natural reforestation. *Eurasian Soil Science*, 53, 240–252. <https://doi.org/10.1134/S1064229320020106>
- Risch, A., Jurgensen, M. F., Page-Dumroese, D. S., & Schütz, M. (2008). Long-term development of above- and below-ground carbon stocks following land-use change in subalpine ecosystems of the Swiss National Park. *Canadian Journal of Forest Research*, 38, 1590–1602. <https://doi.org/10.1139/X08-014>
- Robledano-Aymerich, F., Romero-Díaz, A., Belmonte-Serrato, F., Zapata-Pérez, V. M., Martínez-Hernández, C., & Martínez-López, V. (2014). Ecogeomorphological consequences of land abandonment in semiarid Mediterranean areas: Integrated assessment of physical evolution and biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 197, 222–242. <https://doi.org/10.1016/j.AGEE.2014.08.006>
- Rodrigo-Comino, J., Martínez-Hernández, C., Iserloh, T., & Cerdà, A. (2018). Contrasted impact of land abandonment on soil erosion in Mediterranean agriculture fields. *Pedosphere*, 28, 617–631. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(17\)60441-7](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(17)60441-7)
- Romero-Díaz, A., Ruiz-Sinoga, J. D., Robledano-Aymerich, F., Brevik, E. C., & Cerdà, A. (2017). Ecosystem responses to land abandonment in Western Mediterranean Mountains. *Catena*, 149, 824–835. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.08.013>
- Ruecker, G., Schad, P., Alcobilla, M. M., & Ferrer, C. (1999). Natural regeneration of degraded soils and site changes on abandoned agricultural terraces in Mediterranean Spain. *Land Degradation & Development*, 9, 179–188.
- Ruiz-Peinado, R., Montero, G., & del Río, M. (2012). Biomass models to estimate carbon stocks for hardwood tree species. *Forest Systems*, 21, 42–52. <https://doi.org/10.5424/fs/2112211-02193>
- Ruskule, A., Nikodemus, O., Kasparinska, Z., Kasparinskis, R., & Brūmelis, G. (2012). Patterns of afforestation on abandoned agriculture land in Latvia. *Agroforestry Systems*, 85, 215–231. <https://doi.org/10.1007/s10457-012-9495-7>
- Schneider, M. V., Oberholzer, S., & Speranza, C. I. (2024). Revegetation is key for soil organic carbon sequestration on abandoned and degraded land in northern Spain. *Geoderma Regional*, 38, e00835. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2024.e00835>
- Selwyn, M., Pino, J., & Espelta, J. M. (2023). Disentangling the importance of intrinsic and extrinsic seed dispersal factors in forest restoration success: A global review. *Restoration Ecology*, 31, e13868. <https://doi.org/10.1111/rec.13868>
- Schierhorn, F., Müller, D., Beringer, T., Prishchepov, A. V., Kümmerle, T., & Balmann, A. (2013). Post-Soviet cropland abandonment and carbon sequestration in European Russia, Ukraine and Belarus. *Global Biogeochemical Cycles*, 27, 1175–1185. <https://doi.org/10.1002/2013GB004654>
- Shi, S. W., Zhang, W., Zhang, P., Yu, Y., & Ying, F. (2013). A synthesis of change in deep soil organic carbon stores with afforestation of agricultural soils. *Forest Ecology and Management*, 296, 53–63. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.026>
- Sohn, J. A., Saha, S., & Bauhus, J. (2016). Potential of forest thinning to mitigate drought stress: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 380, 261–273. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.046>
- Sokolowska, J., Jósefowska, A., Wóznica, K., & Zaleski, T. (2020). Succession from meadow to mature forest: Impacts on soil biological, chemical and physical properties—Evidence from the Pieniny Mountains, Poland. *Catena*, 189, 104503. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104503>
- Spohn, M., Nývák, T. J., Incze, J., & Giani, L. (2016). Dynamics of soil carbon, nitrogen, and phosphorus in calcareous soils after land-use abandonment – A chronosequence study. *Plant & Soil*, 401, 185–196. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2513-6>
- Stewart, C. E., Paustian, K., Conant, R. T., Plante, A. F., & Six, J. (2007). Soil carbon saturation: Concept, evidence and evaluation. *Biogeochemistry*, 86, 19–31. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9140-0>
- Thuille, A., & Schulze, E.-D. (2006). Carbon dynamics in successional and afforested spruce stands in Thuringia and the Alps. *Global Change Biology*, 12, 325–342. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01078.x>
- Thuille, A., Buchmann, N., & Schulze, E.-D. (2000). Carbon stocks and soil respiration rates during deforestation, grassland use and subsequent Norway spruce afforestation in the Southern Alps, Italy. *Tree Physiology*, 20, 849–857.

- Tölgyesi, C., Buisson, E., Helm, A., Temperton, V. M., & Török, P. (2022). Urgent need for updating the slogan of global climate actions from “tree planting” to “restore native vegetation”. *Restoration Ecology*, 30, e13594. <https://doi.org/10.1111/rec.13594>
- Trigalet, S., Gabarrón-Galeote, M. A., van Oost, K., & van Wesemael, B. (2016). Changes in soil organic carbon pools along a chronosequence of land abandonment in southern Spain. *Geoderma*, 268, 14–21. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.01.014>
- Uri, V., Varik, M., Aosaar, J., Kanal, A., Kukumägi, M., & Lõhmus, K. (2012). Biomass production and carbon sequestration in a fertile silver birch (*Betula pendula* Roth) forest chronosequence. *Forest Ecology and Management*, 267, 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.033>
- Vaccari, F. P., Lugato, E., Gioli, B., D'Acqui, L., Genesio, L., Toscano, P., ... Miglietta, F. (2012). Land use change and soil organic carbon dynamics in Mediterranean agro-ecosystems: The case study of Pianosa Island. *Geoderma*, 175–176, 29–36. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.01.021>
- Valjavec, M. B., Čarni, A., Žlindra, D., Zorn, M., & Marinšek, A. (2022). Soil organic carbon stock capacity in karst dolines under different land uses. *Catena*, 218, 106548. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2022.106548>
- Van Hall, R. L., Cammeraat, L. H., Keesstra, S. D., & Zorn, M. (2017). Impact of secondary vegetation succession on soil quality in a humid Mediterranean landscape. *Catena*, 149, 836–843. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.05.021>
- Vargas, R., Allen, M.F. & Allen, E.B. (2008). Biomass and carbon accumulation in a fire chronosequence of a seasonally dry tropical forest. *Global Change Biology*, 14, 109–124. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01462.x>
- Velázquez, E., Martínez-Jaraíz, C., Wheeler, C., Mitchard, E.T.A. & Bravo, F. (2022). Forest expansion in abandoned agricultural lands has limited effect to offset carbon emissions from Central-North Spain. *Regional Environmental Change*, 22, 132. <https://doi.org/10.1007/s10113-022-01978-0>
- Velázquez, E., Turrión, M. B., & Bravo, F. (2023). Carbon accumulation over 70 years of old-field succession driven by live biomass in a Mediterranean continental environment. *Forest Ecology and Management*, 548, 121422. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121422>
- Vilà-Cabrera, A., Espelta, J. M., Vayreda, J., & Pino, J. (2017). “New forests” from the twentieth century are a relevant contribution for C storage in the Iberian Peninsula. *Ecosystems*, 20, 130–143. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0019-6>
- Walker, L. R., Wardle, D. A., Bardgett, R. D., & Clarkson, B. D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98, 725–736. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x>
- Wang, H., Yue, C., Mao, Q., Zhao, J., Ciais, P., Li, W., ... Mu, X. (2020). Vegetation and species impacts on soil organic carbon sequestration following ecological restoration over the Loess Plateau, China. *Geoderma*, 371, Article 114389. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114389>
- Weissgeber, M., Chanteloup, L., & Bonis, A. (2024). Carbon stock increase during post-agricultural succession in central France: No change of the superficial soil stock and high variability within forest stages. *New Forests*, 55, 1533–1555. <https://doi.org/10.1007/s11056-024-10044-y>
- Yang, Y. H., Luo, Y. Q., & Finzi, A. C. (2011). Carbon and nitrogen dynamics during forest stand development: A global synthesis. *New Phytologist*, 190, 977–989. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03645.x>
- Zeglin, L. H., Bottomley, P. J., Jumpponen, A., Rice, C. W., Arango, M., Lindsley, A., ... Myrold, D. D. (2013). Altered precipitation regime affects the function and composition of soil microbial communities on multiple time scales. *Ecology*, 94, 2334–2345.
- Zhou, H., Wang, J., Sun, M., Wang, J., & Yang, K. (2024). Evolution of farmland abandonment research from 1993 to 2023 using CiteSpace-based scientometric analysis. *Journal of Geovisualization and Spatial Analysis*, 8, 20. <https://doi.org/10.1007/s41651-024-00177-1>
- Zornoza, R., Guerrero, C., Mataix-Solera, J., Scow, K. M., Arcenegui, V., & Mataix-Beneyto, J. (2009). Changes in soil microbial community structure following the abandonment of agricultural terraces in mountainous areas of Eastern Spain. *Applied Soil Ecology*, 42, 315–323. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.05.011>

Anexo / Annex

Tabla A1. Modelos lineales y no lineales utilizados en las regresiones entre los valores máximos del carbono orgánico del suelo (COS; Mg C · ha⁻¹) en el suelo superficial y en todo el perfil (0 ≤15 y 0 ≤ 80 cm de profundidad, respectivamente), la temperatura y la precipitación media anual (TMA y PMA respectivamente), en los sitios de estudio de 68 artículos científicos publicados entre 1996 y 2024 y desarrollados en Europa. Los mismos modelos fueron utilizados en las regresiones entre los valores máximos del carbono en la biomasa aérea (CBA; Mg C · ha⁻¹), la TMA y la PMA en los sitios de estudio de 13 artículos científicos publicados durante el mismo periodo y desarrollados en el mismo ámbito geográfico. En las ecuaciones, la letra Y hace referencia a los valores máximos del COS y el CBA y la letra X a los valores de la TMA y la PMA.

Table A1. Linear and nonlinear models used in regressions of maximum soil organic carbon values (COS; Mg C · ha⁻¹) in the surface soil and throughout the profile (0 ≤ 15 and 0 ≤ 80 cm depth, respectively), temperature, and annual average precipitation (TMA and PMA, respectively), at the study sites of 68 scientific articles published between 1996 and 2024 and conducted in Europe. The same models were used in the regressions between the maximum values of carbon in aboveground biomass (CBA; Mg C · ha⁻¹), AAT, and AAP at the study sites of 13 scientific articles published during the same period and conducted in the same geographic area. In the equations, the letter Y refers to the maximum values of COS and CBA, and the letter X refers to the values of TMA and PMA.

Modelo de regresión	Ecuación
(1) Lineal	$Y \sim a + b(X)$
(3) Asintótico de dos parámetros	$Y \sim a \times (1 - \exp(-b \times X))$
(2) Asintótico de tres parámetros	$Y \sim a - b \times \exp(-c \times X)$
(4) Michaelis-Menten	$Y \sim (a \times X) / (b + X)$

Tabla A2. Modelos de regresión entre los valores máximos del carbono orgánico del suelo (COS; Mg C · ha⁻¹) en el suelo superficial y en todo el perfil (0 ≤15 y 0 ≤ 80 cm de profundidad, respectivamente), la temperatura y la precipitación media anual (TMA y PMA respectivamente), en los sitios de estudio de 68 artículos científicos publicados entre 1996 y 2024, en Europa. Se indican los valores del criterio de información de Akaike (AIC), la variación del criterio de información de Akaike (ΔAIC), el error medio residual cuadrado (RMSE), el valor y el error estándar (EE) de los parámetros del modelo, y el coeficiente de determinación (R²) de los modelos lineales. ** y * indican significación con P ≤ 0.001 y ≤ 0.05, respectivamente. El modelo elegido (aquel con los valores más bajos de AIC y RMSE), aparece señalado en negrita.

Table A2. Regression models for the relationship between maximum soil organic carbon values (SOC; Mg C · ha⁻¹) in the surface soil and throughout the profile (0 ≤ 15 and 0 ≤ 80 cm depth, respectively), mean annual temperature and precipitation (MAT and MAP respectively), at the study sites of 68 scientific articles published between 1996 and 2024 in Europe. The values of the Akaike information criterion (AIC), the variation in the Akaike information criterion (ΔAIC), the root mean square error (RMSE), the value and standard error (SE) of the model parameters, and the coefficient of determination (R²) of the linear models are shown. ** and * indicate significance at P ≤ 0.001 and ≤ 0.05, respectively. The chosen model (the one with the lowest AIC and RMSE values) is highlighted in bold.

Profundidad	Modelo	AIC	ΔAIC	RMSE	Parámetro	Valor	EE	R ²
ssup	mCOS ~ a+b(TMA) ¹	389.82	0	17.21	a	25.61**	6.82	-0.02
		-	-	-	b	0.10*	0.55	-
	mCOS ~ a+b*ln(TMA) ³	389.85	0.03	17.22	a	45.40**	5.21	-
		-	-	-	b	-0.07*	0.03	-
tperf	mCOS ~ a+b(TMA) ¹	733.34	0.27	50.86	a	73.23**	13.88	-0.01
		-	-	-	b	1.09	1.52	-
	mCOS ~ a*BA/(b+TMA) ²	733.07	0.29	50.76	a	83.72**	6.49	-
		-	-	-	b	1.92	0.80	-
	mCOS ~ a+b*ln(TMA)³	732.78	0	50.65	a	85.16**	6.99	-
		-	-	-	b	0.09	0.11	-
ssup	mCOS ~ a+b(PMA) ¹	385.77	0.46	16.45	a	11.14	8.16	0.06*
		-	-	-	b	0.02*	0.01	-
	mCOS ~ a+b*ln(PMA)³	385.31	0	16.37	a	62.69	42.30	-
		-	-	-	b	1134.9	1400.19	-
tperf	mCOS ~ a+b(PMA)¹	716.76	0	48.67	a	39.07*	16.88	0.09*
		-	-	-	b	0.05**	0.01	-
	mCOS ~ a*BA/(b+PMA) ²	717.66	0.9	49.00	a	114.95**	29.11	-
		-	-	-	b	6.45**	0.56	-
	mCOS ~ a+b*ln(PMA) ³	717.32	0.56	48.88	a	153.79**	56.46	-
		-	-	-	b	702.39	586.38	-

Abreviaturas: suelo superficial (ssup), todo el perfil (tperf). ¹ Modelo lineal. ² Modelo asintótico de dos parámetros. ³ Modelo de Michaelis-Menten.

Tabla A3. Modelos de regresión entre los valores máximos del carbono en la biomasa aérea (CBA; $\text{Mg C} \cdot \text{ha}^{-1}$), la TMA y la PMA en los sitios de estudio de 13 artículos científicos publicados entre 1996 y 2024, en Europa. Se indican los valores del criterio de información de Akaike (AIC), la variación del criterio de información de Akaike (ΔAIC), el error medio residual cuadrado (RMSE), el valor y el error estándar (EE) de los parámetros del modelo, y el coeficiente de determinación (R^2) de los modelos lineales. El modelo elegido (aquel con los valores más bajos de AIC y RMSE), aparece señalado en negrita.

Table A3. Regression models relating the maximum values of carbon in aboveground biomass (CBA; $\text{Mg C} \cdot \text{ha}^{-1}$), MAT and MAP at the study sites of 13 scientific articles published between 1996 and 2024 in Europe. The values of the Akaike information criterion (AIC), the variation in the Akaike information criterion (ΔAIC), the root mean square error (RMSE), the value and standard error (SE) of the model parameters, and the coefficient of determination (R^2) of the linear models are shown. The chosen model (the one with the lowest AIC and RMSE values) is highlighted in bold.

Modelo	AIC	ΔAIC	RMSE	Parámetro	Valor	EE	R^2
mCBA ~ a+b(TMA)¹	361.3	0	90.24	a	206.95	34.87	0.18*
	-	-	-	b	-9.80	3.61	-
mCBA ~ a+b*ln(TMA) ²	366.1	4.81	97.77	a	113.02	19.94	-
	-	-	-	b	-0.08	0.03	-
mCBA ~ a+b(PMA) ¹	352.7	0.08	95.43	a	23.88	59.13	0.06
	-	-	-	b	0.11	0.06	-
mCBA ~ a*(1-exp(-b*PMA))³	352.6	0	95.29	a	326.7	548.83	-
	-	-	-	b	-7.53	2.3**	-
mCBA ~ a+b*ln(PMA) ²	352.7	0.005	95.30	a	568	1205	-
	-	-	-	b	3200	8900	-

¹ Modelo lineal. ² Modelo de Michaelis-Menten. ³ Modelo asintótico de dos parámetros



Figura A1. Toma de muestras de suelo superficial en olivares abandonados de la Serra Tramuntana (Mallorca, España). El suelo ha sido el compartimento del ecosistema más estudiado en términos de fijación de C durante la sucesión secundaria en tierras agrarias abandonadas en Europa. Aunque el suelo superficial (0-15 cm de profundidad) es más activo secuestrando C, la mayor parte de las reservas de este elemento se acumulan en el suelo profundo (> 15 cm de profundidad). Foto: Jaume Company.

Figure A1. Sampling of surface soil in abandoned olive groves in the Serra Tramuntana (Mallorca, Spain). Soil has been the most studied ecosystem compartment in terms of carbon sequestration during secondary succession on abandoned agricultural land in Europe. Although the topsoil (0-15 cm deep) is more active in sequestering carbon, most of the carbon reserves accumulate in the subsoil (> 15 cm deep). Photo: Jaume Company.



Figura A2. Encinas (*Quercus ilex* L.) colonizando un antiguo campo de centeno abandonado en Calzada de Tera (Zamora, España). La colonización vegetal de plantas leñosas en tierras agrarias abandonadas muestra un efecto de retraso (lag-effect), y suele tener lugar entre 15-20 años después del abandono. Foto: el autor.

Figure A2. Holm oaks (*Quercus ilex* L.) colonising a former abandoned rye field in Calzada de Tera (Zamora, Spain). The colonisation of abandoned agricultural land by woody plants exhibits a lag effect and usually takes place 15–20 years after abandonment. Photo: the author.



Figura A3. Aspecto a principios de primavera de un bosque dominado por *Quercus robur* L. desarrollado en un campo de cultivo abandonado en la Reserva Forestal Kifhoek (Países Bajos). Los suelos de textura fina, con una elevada proporción de limos y arcillas, favorecen la acumulación de C en el suelo y, de forma indirecta, en la biomasa. Foto: Mart-Jan Schelhaas.

Figure A3. A view in early spring of a forest dominated by *Quercus robur* L., which has developed on abandoned farmland in the Kifhoek Forest Reserve (Netherlands). The fine-textured soils, with a high proportion of silt and clay, promote carbon accumulation in the soil and, indirectly, in the biomass. Photo: Mart-Jan Schelhaas.



Figura A4. Pastizal dominado por *Lupinus* sp. desarrollado en un antiguo campo de cultivo en el Oblast Vladimir (Rusia). Las herbáceas aportan una gran cantidad de residuos vegetales al suelo superficial procedentes sobretodo de sus raíces, lo que contribuye a aumentar el contenido en materia orgánica y, por ende, la acumulación de C. Foto: www.pikarabu.ru.

Figure A4. Grassland dominated by *Lupinus* sp., developed on a former arable field in the Vladimir Oblast (Russia). The herbaceous plants contribute a large amount of plant debris to the topsoil, mainly from their roots, which helps to increase the organic matter content and, consequently, carbon sequestration. Photo: www.pikarabu.ru.