



## 6º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

---

**6CFE01-183**

---

Montes: Servicios y desarrollo rural  
10-14 junio 2013  
Vitoria-Gasteiz



---

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales  
Vitoria-Gasteiz, 10-14 junio de 2013  
ISBN: 978-84-937964-9-5  
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

## Factores de sitio y regeneración forestal natural: el caso de *Pinus pinaster* en rodales de bosques Mediterráneos

RODRÍGUEZ-GARCÍA, E.<sup>1,2</sup>, BRAVO, F.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Producción Vegetal y Recursos Forestales. Universidad de Valladolid. Campus la Yutera, E.T.S. Ingenierías Agrarias. Edificio E. Avda. de Madrid, 44. 34004. Palencia.

<sup>2</sup> Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible. Universidad de Valladolid-INIA. E.T.S. Ingenierías Agrarias. Edificio E. Avda. de Madrid, 44. 34004. Palencia.

### Resumen

La investigación sobre las influencias de los factores ambientales (abióticos y bióticos) es crucial para los sistemas forestales que dependen de la regeneración natural. Los objetivos de este trabajo, centrado en masas de *Pinus pinaster*, fueron: 1) estudiar la aptitud de diferentes rodales designados para regeneración natural y analizar la dinámica de establecimiento y la relación entre la regeneración y factores de sitio; 2) analizar los efectos de la presencia del matorral, la cobertura de dosel y el tamaño del regenerado en el crecimiento relativo, y 3) estudiar la influencia de la estructura del dosel arbóreo, matorral y las propiedades edáficas en el establecimiento y supervivencia de plántulas. Los resultados indicaron que (1) la precipitación influyó significativamente en la densidad y estado de desarrollo del regenerado, (2) las propiedades edáficas combinadas con la disponibilidad hídrica podrían limitar el establecimiento natural en sistemas xéricos o durante años de sequía intensa, (3) el efecto del matorral en el crecimiento relativo de la regeneración varió con la cobertura del dosel arbóreo, (4) el estatus social y el tamaño de la planta determinaron la respuesta del crecimiento después del tratamiento de eliminación del matorral y (5) la emergencia natural y la supervivencia de las plántulas recién establecidas fue significativamente mejor en condiciones de cobertura de dosel arbóreo cerrado que en condiciones de dosel abierto.

### Palabras clave

Aptitud de rodal/ Densidad y desarrollo/ Supervivencia/ Interacciones planta-planta positivas

Tipo: Resumen extenso de trabajos ya publicados o proyectos relevantes ejecutados.

Mesa: Gestión de la biodiversidad y de las producciones: técnicas selvícolas, silvopascícolas y agroforestales.

Reto: Gestión forestal adaptativa al cambio global.

## 1. Introducción

La regeneración natural, incluyendo la reproducción sexual y la vegetativa, es el proceso que asegura el desarrollo sucesivo de generaciones de plantas en un ecosistema de paisaje concreto. Es un proceso complejo determinado por la influencia de múltiples factores, así como por las características ecológicas y demográficas de cada especie, la historia de sucesos estocásticos y las perturbaciones de las zonas donde estas habitan (PALUCH, 2005). La regeneración sexual implica varias etapas en el ciclo vital de las plantas leñosas, y el éxito de cada etapa y la transición de las plantas a otros estados más desarrollados dependen en última instancia de las interacciones entre múltiples factores. Estos factores, o factores de sitio, definen el hábitat de una especie y pueden ser considerados como todos los factores físicos (clima, fisiografía y suelo, etc.) y bióticos, es decir todas las interacciones con otras plantas, animales o microorganismos, que influyen en la supervivencia y el crecimiento de las plántulas (MATNEY & HODGES 1991; DOBROWOLSKA 1998; KITAJIMA & FENNER 2002; KITZBERGER et al 2000). *Pinus pinaster* es una especie con distribución natural Mediterránea, cuyo rango ha sido ampliamente extendido mediante plantación en otros países de Europa, Asia, África, Sudamérica y Oceanía (CAB-International 2002). En España es la segunda especie arbórea en extensión superficial (RODRÍGUEZ et al 2008). *P. pinaster* muestra una gran variación dentro de su rango natural de distribución; por ejemplo en España se reconocen 28 territorios ecológicos o Regiones de Procedencia (ALÍA et al 1996), con poblaciones adaptadas a las condiciones ecológicas locales. En general, se considera que *P. pinaster* tiene facilidad de regeneración (RODRÍGUEZ et al 2008). Sin embargo, las diferencias estacionales y entre las poblaciones pueden originar diferencias en la aptitud de las masas para el éxito de la regeneración, resultando en patrones de establecimiento heterogéneos, que van desde nula o escasa hasta una regeneración excesiva. En general, se considera que *P. pinaster* tiene un marcado temperamento heliófilo (RODRÍGUEZ y MADRIGAL 2008; RODRÍGUEZ et al 2008), aunque no está claro el efecto de la luz en la regeneración de esta especie, y sobre todo en las masas de pino negral (poblaciones de regiones con una clima marcadamente Mediterráneo del centro, este y sur de España, y norte de África). En muchos sistemas forestales se encuentran mayores densidades de regeneración en masas abiertas que en masas muy densas (ver RODRÍGUEZ et al 2008 y referencias citadas), confirmando el carácter heliófilo atribuido a la especie. Aunque, por otro lado existen ejemplos donde se aconseja la utilización de un estrato arbóreo para atenuar las condiciones ambientales extremas, sobre todo en las épocas de mayor estrés hídrico (RODRÍGUEZ et al 2008). Por otro lado, el aspecto más conocido de la regeneración natural de *P. pinaster* es la respuesta a los incendios forestales. Son numerosos los trabajos desarrollados para el estudio de la dinámica post-incendio (CALVO et al 2003; GALLEGOS et al 2003; CALVO et al 2005; CALVO et al 2008), ya que se trata de uno de una de las perturbaciones más frecuentes en ambientes Mediterráneos (CAB-International 2002; MADRIGAL 2005; CALVO et al 2008), y que más afecta a las masas de esta especie. La regeneración natural tras incendio suele ser abundante, precoz y de gran intensidad (ver CALVO et al (2008), aunque sólo algunas poblaciones presentan adaptaciones al fuego, existiendo otras masas con menor proporción de piñas serotinas (TAPIAS et al 2001; TAPIAS et al 2004; GIL et al 2009), y por lo tanto, más susceptibles al fracaso de la regeneración natural en función de esta característica y la severidad o intensidad del incendio (VEGA et al 2008). En este trabajo se resumen parte de los resultados más importantes de varios estudios realizados recientemente que, integrados en la tesis

doctoral de la primera autora (RODRÍGUEZ-GARCÍA, 2011), se centraron en la ecología de la regeneración natural de *P. pinaster* en masas forestales del centro de España.

## 2. Objetivos

Los objetivos fueron: 1) estudiar la aptitud de diferentes rodales designados para regeneración natural y analizar la dinámica de establecimiento y la relación entre la regeneración y factores de sitio; 2) analizar los efectos de la presencia del matorral, la cobertura de dosel y el tamaño del regenerado en el crecimiento relativo, y 3) estudiar la influencia de la estructura del dosel arbóreo, matorral y las propiedades edáficas en el establecimiento y supervivencia de plántulas.

## 3. Material y métodos

### 5.1. Éxito de regeneración natural, aptitud de los rodales y factores de sitio limitantes (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011b)

Dentro de cada rodal seleccionado (Tabla 1) se llevó a cabo un muestreo sistemático (Figura 1). El comienzo fue aleatorio, instalando en cada nodo de la malla cuadrada una parcela circular de 2.5 m de radio, dividida en cuatro cuadrantes.

Tabla 1. Principales características de los rodales estudiados de *Pinus pinaster* en cinco poblaciones del centro de España (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011b).

D	Po	Rodal	Localización	N	ST	SA	ABa (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	DFS (m)	Alt (m.s.n.m.)	P (mm)	T (°C)
CH	MC	1	41°15'N-4°45'W	22	6	2007	8,80±2,9	20,70±33	750±15	440	13,8
		2	41°30'N-4°30'W	23	4	2005	9,93±3,7	9,89±9	788±12	493	12,1
		3	41°30'N-4°30'W	16	3	2005	652±57	10,00±18	795±39	493	121
AC	GD	7	40°33'N-4°20'W	13	2	2007	12,88±3,1	4,61±3,1	1261±11,3	739	10,6
		8	40°33'N-4°20'W	14	10	2007	12,32±2,7	3,96±3,1	1097±12,3	739	10,6
F	GH	9	40°30'N-6°30'W	26	5	2006	0,58±2,2	27,90±25,0	351±24,9	672	15,4
		10	40°30'N-6°30'W	25	7	2006	0,38±1,5	58,14±42,9	607±61,5	1050	15,4
		11	40°30'N-6°30'W	30	6	2006	0,00±0,0	90,68±28,4	804±89,7	1050	15,4
EN	MG	12	40°24'N-0°45'W	29	7	2006	23,07±6,9	2,95±1,3	1115±32,9	404	12,3
		13	40°24'N-0°45'W	29	4	2006	24,12±4,4	2,63±1,1	1101±32,9	404	12,3
	AB	14	40°20'N-1°20'W	9	3	2007	31,61±11,6	56,91±51,1	1375±32,7	355	11,0
		15	40°20'N-1°20'W	5	4	2007	29,20±5,5	3,15±1,5	1321±15,6	355	11,0
		16	40°20'N-1°20'W	6	4	2007	15,50±6,4	4,08±2,6	1259±10,5	355	11,0
		17	40°20'N-1°20'W	6	3	2007	11,92±6,6	4,76±2,8	1209±15,2	355	11,0

D, perturbación; CH, corta a hecho en dos tiempos con reserva de árboles semilleros; AC, aclareo sucesivo; F, fuego; EN, entresaca; Po, población; MC, Meseta Castellana; GD, Guadarrama; GH, Sierra de Gata-Las Hurdes; MG, Maestrazgo; AB, Albarracín; N, número de parcelas muestreadas por rodal; ST, años transcurridos desde la perturbación hasta el año del muestreo (SA); ABa, área basimétrica; DFS, distancia más cercana a la fuente de semilla; Alt, altitud; P, precipitación media anual; T, temperatura media anual. Los valores de la tabla corresponden al valor medio ± error estándar.

Dentro de cada parcela se midieron todas las plantas con un diámetro normal máximo de 7.5 cm. Se midió la altura y el diámetro basal, y se caracterizó el vigor de cada planta y el estatus social (plántula dominante o sumergida) con respecto a otros individuos de la misma especie o matorral circundante. Todas las plantas medidas con categoría de no dañada y dominante fueron consideradas como plantas viables.

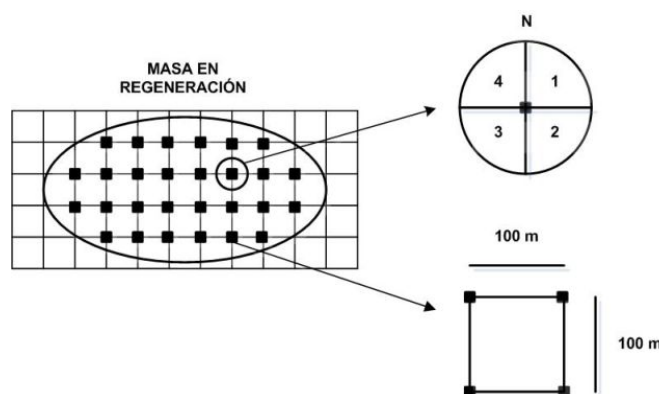


Figura 1. Esquema del dispositivo del muestreo y parcelas divididas en cuadrantes

La edad de cada planta fue estimada visualmente en el campo contando el número de verticilos. Luego se calcularon las edades media, modal, mediana y máxima por parcela para identificar los principales años de establecimiento por parcela. La edad mediana fue elegida en todos los análisis porque en algunas parcelas (8,53 % de 328 parcelas) se observaron dos modas de año de establecimiento. En estos casos la mediana es el mejor estadístico descriptivo para representar el valor central de los años de establecimiento (HÄRDLE & SIMAR 2007). Se utilizaron variables de precipitación y temperatura para caracterizar el clima local de cada rodal. La precipitación en cada estación (otoño, invierno, primavera, verano) del año central de establecimiento de cada parcela, y del año previo a éste fue calculada. El año central de establecimiento coincidió con el año modal de establecimiento calculado (año con más frecuencia) en el 82.6 % de las parcelas. Por lo tanto, los términos precipitación durante el año central de establecimiento (año mediano) y la precipitación durante el año previo al año central de establecimiento deberían ser considerados como la precipitación durante estaciones diferentes de dos años consecutivos y centrales dentro de un periodo de establecimiento (entre el primer y el último evento de establecimiento). Dentro de las parcelas se midieron numerosas variables ambientales o factores de sitio, relacionadas con la estructura del rodal, la vegetación acompañante, y las propiedades edáficas relacionadas con la fertilidad, la estructura y textura del suelo (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011b). La aptitud de los rodales para el éxito de la regeneración se evaluó en cada rodal a partir de la densidad de planta viable (VD) por ha, calculadas sin considerar grupos de plantas de edades diferentes. Se establecieron 10 categorías para evaluar los estados de desarrollo de la regeneración por parcela (Tabla 2). La presencia o ausencia de cada categoría (estado de regeneración) fue codificada como una variable *dummy* (1/0) en cada parcela por rodal. Una densidad de 2000 pies viables  $ha^{-1}$  es la densidad mínima requerida para considerar la regeneración como exitosa (MATNEY & HODGES 1991).. Partiendo de este umbral se consideró que un rodal era apto para la regeneración natural (éxito de regeneración) cuando se observó una densidad entre 2001-5000 pies viables  $ha^{-1}$ . Una densidad menor podría considerarse como insuficiente y por lo tanto no exitosa, mientras que un establecimiento superior a 5000 plantas por hectárea podría resultar en la necesidad de realizar clareos para reducir esta regeneración excesiva.

Principalmente, se emplearon técnicas estadísticas de análisis multivariante para conocer la aptitud de los rodales y los factores de sitio más importantes o determinantes de la regeneración natural de esta especie, en cada situación de manejo selvícola y zona de procedencia. Para más detalles, se puede consultar la publicación original (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011b).

Tabla 2. Estados de desarrollo de la regeneración establecidos para describir la regeneración natural de *P. pinaster* en función de la densidad media de plantas viables y la altura media por parcela (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011b)

VD (N ha <sup>-1</sup> )	Abundancia	Altura (cm)	Estado	Categoría
0	Ausente		Sin regeneración	V0
1-2000	Escasa	0-30	Plántula	V1
		31-130	Juvenil	V2
		>130	Árbol	V3
2001-5000	Deseable	0-30	Plántula	V4
		31-130	Juvenil	V5
		>130	Árbol	V6
>5000	Excesiva	0-30	Plántula	V7
		31-130	Juvenil	V8
		>130	Árbol	V9

VD, densidad de planta viable

### 5.1. Efectos de las interacciones planta-planta, la estructura del rodal y las propiedades edáficas en la dinámica de establecimiento temprano (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011a) y establecimiento tardío (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011c)

En el año 2008 se llevaron a cabo dos estudios de forma paralela en el rodal 8 (Tabla 1), en un conjunto de parcelas circulares estratificadas en función de la cobertura del dosel arbóreo (Figura 2). Uno de los estudios (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011c) fue diseñado para estudiar el efecto del matorral (experimentalmente a partir de un ensayo de eliminación de matorral) y la cobertura del dosel en el crecimiento relativo en volumen de regenerados juveniles de *P. pinaster* de tres tamaños diferentes (crecimiento en la fase tardía del establecimiento), mientras que el otro estudio (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011a) se centró en la emergencia, crecimiento y supervivencia de plántulas emergidas a partir del banco de semillas natural del suelo (fase temprana del establecimiento). Para ello, se establecieron dos tipos de cobertura de dosel: zonas abiertas (huecos), con una densidad media de 56.59 árboles ha<sup>-1</sup>, y zonas de cobertura cerrada, con una media de 146.19 árboles ha<sup>-1</sup>. En cada tipo de dosel se establecieron tres parcelas de radio 15 m (Figura 2). Éstas sirvieron como referencia para la caracterización de la estructura del dosel, y como marco de referencia para el experimento de eliminación de matorral. Dentro de cada parcela por tipo de dosel se identificaron tres situaciones o ambientes de relación entre el matorral y el regenerado juvenil presente: 1) plantas creciendo libres de la influencia del matorral, 2) plantas creciendo en la presencia del matorral, y 3) plantas creciendo con matorral, que fue eliminado (1 m de superficie alrededor de la planta seleccionada) a comienzos del ensayo en marzo (eliminación de parte aérea con tijeras de podar). Se seleccionaron plantas de *P. pinaster* de tres tamaños relativos diferentes (T1, sumergidas; T2, intermedias; T3, emergentes) con respecto al matorral. El parámetro calculado para evaluar el efecto del matorral, el tipo de dosel y el tamaño de la planta fue la tasa de crecimiento relativo en volumen (RGR), que se calculó a partir de dos medidas de altura

y diámetro basal de la planta, tomadas en marzo 2008 y a finales del experimento (enero 2009). Dentro de las parcelas de 15 m se establecieron cuatro sub-parcelas circulares de radio 2,5 m. Las subparcelas se utilizaron para la caracterización de diversas variables ambientales o factores de sitio (luz, propiedades edáficas químicas y físicas, y temperatura y humedad ambiental) que fueron utilizados para caracterizar diferentes microambientes relacionados con la presencia de cobertura de matorral, cobertura arbórea y zonas abiertas sin ningún tipo de dosel.

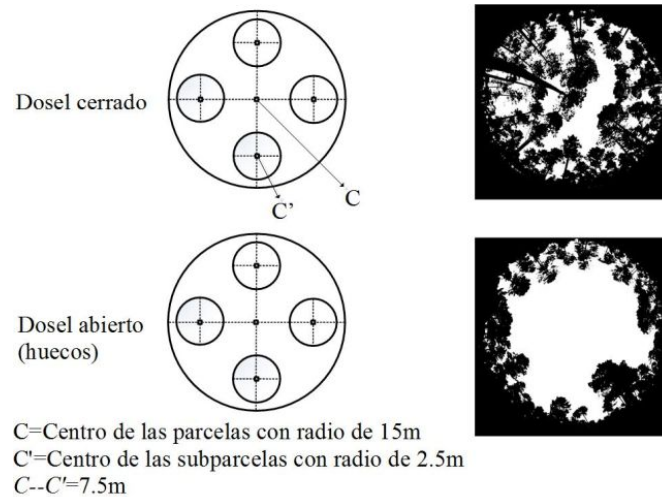


Figura 2. Esquema de las parcelas y subparcelas establecidas por tipo de dosel

Para el estudio de la etapa temprana de establecimiento (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011a), y teniendo como referencia el centro de la subparcela de 2,5 m de radio, se hizo el seguimiento de la emergencia natural de plántulas, crecimiento y supervivencia en una parcela circular de 1 m de radio desde Marzo de 2008 hasta enero de 2010. Las plántulas establecidas antes del año 2008 (etiquetadas como germinadas en el otoño previo, y probablemente de no más de un año de edad, interpretado a partir de su altura y la presencia de los cotiledones secos en algunas plántulas) y encontradas en el momento del comienzo del ensayo se etiquetaron y se incluyeron en el grupo de las plántulas establecidas antes de la primavera del 2008 (*Seed<08*). Las plántulas que emergieron entre marzo-agosto del 2008 fueron etiquetadas e incluidas en el grupo de plántulas de la primavera de 2008 (*Seed08*), mientras que las plántulas emergidas entre febrero-agosto del año 2009, se incluyeron en el grupo de la primavera 2009 (*Seed09*). Los muestreos de la emergencia y supervivencia fueron mensuales en los dos años. En cada visita se anotó la supervivencia o no de las plántulas establecidas en el mes anterior, y se etiquetaron y midieron las plántulas emergidas nuevas. La distancia entre la planta y el centro geométrico del matorral más cercano se midió en el momento que se registró la plántula y se le dio la categoría de estar bajo la cubierta del matorral (0-30 cm) o establecida a más de 30 cm (con posible efecto de sombreado). La relación entre la probabilidad de supervivencia de las plántulas y los factores ambientales fue evaluada considerando diversos factores cuantitativos, como las variables de luz, estructura del dosel arbóreo y sotobosque, y variables edáficas registradas previamente en las parcelas de 2.5 m, y factores categóricos registrados en el estudio como la distancia de la plántula al matorral más cercano (0-30 cm= 1; >30 cm= 2), y el grupo de

establecimiento (otoño/ primavera). Finalmente, para conocer la intensidad y el signo de la interacción entre el matorral y el regenerado, en ambos estudios, se utilizó un índice relativo (CALLAWAY et al 2002) conocido como índice de efecto del vecino (RNE), con el que se resumió el efecto neto de la interacción entre el matorral y el regenerado, y se determinó el impacto de la facilitación/ competencia en el crecimiento relativo en volumen de plantas juveniles establecidas (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011c), y en la supervivencia de plántulas jóvenes (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011a). Las técnicas estadísticas empleadas para el análisis de los datos en estos dos estudios fueron variadas; pero los principales análisis consistieron en modelos lineales generales (GLMs) para detectar diferencias significativas entre tratamientos (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011c) y modelos lineales generalizados (GLZs) para conocer la probabilidad de un suceso (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011a).

#### 4. Resultados

*Éxito de regeneración natural, aptitud de los rodales y factores de sitio limitantes (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al, 2011b)*

Los resultados de este estudio muestran los factores ambientales que conducen la regeneración natural de en masas mediterráneas de cinco poblaciones de *Pinus pinaster* después de perturbación por métodos selvícolas o fuego (Figura 3). Los resultados indican que la recuperación de bosques de *P. pinaster* en masas quemadas, y el reemplazamiento de las masas intervenidas selvícolamente, puede producirse pronto después de las cortas o un incendio, si las condiciones climáticas y otros factores locales dependientes de la estructura del rodal hacen que el rodal sea apto para la regeneración natural. La regeneración fue muy heterogénea, con núcleos de densidades y estados de desarrollo de la regeneración diferentes, mezclados con zonas con escasa o nula regeneración, dentro de los rodales, los cuales presentaron diferencias significativas en densidad total y densidad de regenerado viable. No se observaron diferencias significativas en densidad total entre rodales perturbados por fuego y aclareo sucesivo, y en densidad de planta viable entre rodales perturbados por fuego y entresaca. Las diferencias temporales en el año de muestreo y el número de años transcurridos desde la perturbación hasta el año de muestreo ejercieron desde poca a moderada influencia dependiendo de la población evaluada, aunque no fue significativa en ningún caso. El conjunto de variables ambientales fue el que explicó un mayor porcentaje de variación de la distribución de la densidad del regenerado. Estos factores variaron en función de la población y perturbación considerada, pero se observó un efecto generalizado del clima, donde la precipitación fue la variable significativa más importante. Las propiedades edáficas, especialmente la textura del suelo combinada con la disponibilidad de agua a partir de la precipitación y otros factores relacionados con los lechos de germinación de las semillas parecieron ser muy importantes en algunas poblaciones, indicando que el establecimiento natural de *P. pinaster* podría estar limitado temporal y espacialmente en ambientes xéricos y en años de intensa sequía. Los resultados sugieren que los efectos de los factores ambientales pueden variar de ambientes méxicos a xéricos o en función de un gradiente de disponibilidad de agua dentro del rodal. Se observaron dinámicas de establecimiento más complejas (mayor porcentaje de variación no explicada por los factores medidos) en masa perturbadas por incendio y en masas intervenidas con entresaca. En las primeras, la disponibilidad de un banco de semillas y abundante precipitación en otoño y primavera después del incendio fueron las variables ambientales más importantes en la regeneración natural. En las segundas, la altura del



dosel arbóreo, y el porcentaje de elementos gruesos en el suelo fueron las variables más limitantes de la regeneración. Un buen ejemplo del efecto de los factores ambientales, pero condicionados temporalmente (variación temporal en la disponibilidad de recursos, interacciones con otros organismos, etc.), fueron los dos rodales (7 y 8) sometidos a aclareo sucesivo en años diferentes en masas de la Sierra de Guadarrama. A pesar de esta variabilidad, el estudio indica claramente que la regeneración natural puede ser muy efectiva (exitosa) en masas de *P. pinaster* del centro de España, y que puede ser una opción forestal viable en muchos tipos de masas.

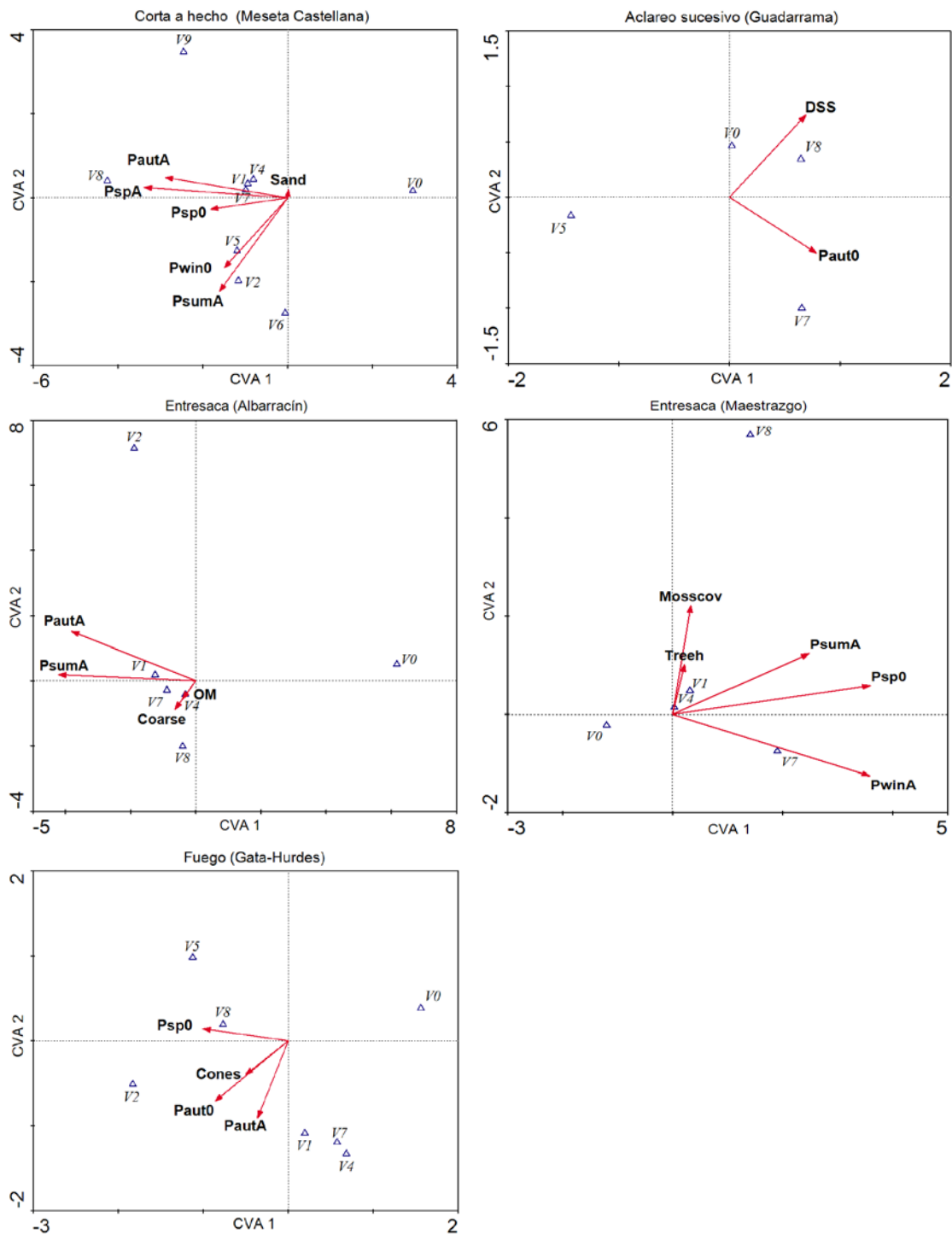


Figura 3. Biplots de los análisis discriminantes (Canonical Variates Analyses, CVAs) de los estados de desarrollo de la regeneración (Tabla 2) y su relación con las variables ambientales medidas. Sólo aparecen las significativas ( $p < 0.05$ ). Paut0, precipitación de otoño en el año central de establecimiento; PautA, precipitación en otoño del año previo al año central de establecimiento; Psp0 y Pwin0, precipitación en primavera e invierno, respectivamente, en el año central de establecimiento; PsumA y PwinA, precipitación en verano y en invierno en el año previo al año central de establecimiento; Sand, % de arena; DSS, distancia (m) más cercana a la fuente semillera; OM y Coarse, % de materia orgánica y % de elementos gruesos en el suelo (primeros 20 cm), respectivamente; Mosscov, cobertura (%) de musgo sobre el suelo; Tree, altura (m) de los árboles adultos del dosel (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011b)

*Efectos del matorral y la cobertura de dosel en el crecimiento relativo de plantas de P. pinaster de diferentes tamaños (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011c)*

Los resultados de este estudio muestran interacciones positivas y negativas simultáneas entre el matorral de *Cistus ladanifer* y el regenerado de *P. pinaster* en una misma estación de crecimiento. El crecimiento relativo del regenerado varió significativamente con el tamaño de la planta, y fue mayor en plantas de mayor tamaño con independencia del matorral, lo que sugiere que el tamaño de la planta antes de un tratamiento de eliminación de matorral puede determinar la respuesta después de la eliminación. El tipo de tratamiento de control de la vegetación puede influir en esta respuesta dependiendo del tipo de dosel. La respuesta en crecimiento relativo en volumen a la eliminación del matorral fue baja en general, excepto en las plantas de tamaño intermedio en condiciones de dosel arbóreo abierto. Esto sugiere la necesidad de utilizar, además del crecimiento, otro estimador para evaluar el estado de la planta y la interacción con el matorral. La fuerza de la interacción entre el matorral y el regenerado aumentó con el tamaño de la planta, y fue mayor en plantas establecidas bajo dosel abierto. Se observó, en parcelas de dosel cerrado, un cambio de signo en la interacción de positivo (facilitación) a negativo (competencia) cuando el regenerado incrementó en tamaño, mientras que en parcelas de dosel abierto, la interacción fue negativa para todos los tamaños de planta. Las condiciones microclimáticas y edáficas estuvieron influenciadas significativamente por la cobertura del dosel arbóreo y la presencia o no del matorral, lo que podría influir en la dinámica de establecimiento de *P. pinaster*.

*Efectos de la estructura del dosel, las interacciones planta-planta y las propiedades del suelo en las dinámicas de establecimiento de P. pinaster (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011a)*

La emergencia natural y la supervivencia de plántulas de *Pinus pinaster* fueron significativamente mejores en condiciones de cobertura de dosel cerrada que en huecos durante dos años consecutivos. El patrón de establecimiento varió entre el primer y el segundo año de observación, lo que sugiere la existencia de pulsos de establecimiento que varían de un año a otro. La radiación solar pareció ser un factor importante en el nicho de regeneración de *P. pinaster* en el sistema estudiado, donde una menor radiación estuvo asociada con un incremento en la probabilidad de supervivencia de la plántula durante las condiciones del verano. El matorral tuvo un efecto neto fuerte y positivo en la supervivencia de las plántulas, siendo menor la probabilidad de mortalidad para las plántulas establecidas cerca del matorral. La probabilidad de mortalidad fue menor para las plántulas de mayor edad y tamaño. La disponibilidad de calcio y magnesio, la humedad del suelo y las propiedades químicas (pH) influyeron significativamente en la probabilidad de supervivencia de las plántulas durante el verano.

## 5. Discusión

### *Factores abióticos*

El factor limitante de la regeneración natural más importante a nivel regional fue la precipitación. Otros estudios han indicado influencias climáticas en varios estados del proceso de regeneración de *P. sylvestris* (ver TEGELMARK (1998) y *P. ponderosa* (LEAGUE & VELEN 2006), así como una influencia positiva del clima local y regional en el crecimiento radial de árboles adultos de *P. pinaster* en masas Mediterráneas (BOGINO y BRAVO 2008). *P. pinaster* es una especie estenoica con un

estrecho rango de condiciones óptimas de precipitación, especialmente la precipitación de otoño, en masas Mediterráneas (GANDULLO y SÁNCHEZ-PALOMARES 1994).. Esto indica que la regeneración de *P. pinaster* podría estar limitada temporalmente en condiciones de sequía intensa o en ambientes xéricos. Esto podría también indicar que la precipitación en otoño (relacionado con la formación de la semilla) y primavera (relacionado con la germinación), las principales estaciones de lluvia en los climas Mediterráneos, son los factores principales que disparan o desencadenan la regeneración natural. Sin embargo, la precipitación durante invierno y verano podrían también afectar positivamente a la regeneración forestal, sobre todo en las masas del Maestrazgo y de la Meseta Castellana. En masas de ésta última población, se ha observado previamente la influencia significativa de la precipitación en verano (simulando la precipitación) en la germinación y el desarrollo temprano de la regeneración de plantas de *P. pinaster* (RUANO et al 2009). Estos resultados resaltan la importancia de conocer el umbral de precipitación por encima del cual se producirá un pico de regeneración o un evento de establecimiento importante, así como el efecto del cambio climático en la regeneración natural de esta y otras especies forestales en sistemas Mediterráneos. Además de la influencia de la precipitación, se observaron relaciones significativas entre la regeneración natural y otros factores de sitio relacionados con las propiedades edáficas, tales como el porcentaje de elementos gruesos en el suelo, el contenido de arena y materia orgánica en el suelo, así como la influencia de propiedades químicas como el pH del suelo y contenido en nutrientes. De forma general, se relaciona la influencia de estos factores con las condiciones del lecho de germinación y con una mayor retención de agua en el suelo, por lo que estos resultados sugieren que una vez que ocurra la germinación, la regeneración persistirá en situaciones donde la combinación de la precipitación-sustrato-relieve, promueva una disponibilidad de agua media anual suficiente como para mantener el establecimiento de las plantas (GIL et al 1990). En el estudio de emergencia y supervivencia se observó que la emergencia natural de plantas a partir del banco de semillas del suelo y la supervivencia de las plántulas fueron significativamente mejores en condiciones de dosel cerrado (48 % de apertura de dosel) que en condiciones de dosel abierto (62% de apertura de dosel) durante dos años consecutivos (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011a). En estas parcelas el porcentaje de mortalidad de las plántulas emergidas en primavera fue del 100%, indicando una relación positiva entre cobertura de dosel y probabilidad de supervivencia a las condiciones del verano. RUANO et al. (2009), comparando la germinación de semillas sembradas de *P. pinaster* en parcelas de diferente área basimétrica eliminada (0, 25, 50, 100 %), observaron una mayor tasa de supervivencia en parcelas con una retención del 75% del área basimétrica (equivalente a un 54% de apertura de dosel). Estos resultados confirman la idea de que la radiación solar podría ser un factor muy importante en la definición del nicho de regeneración de *P. pinaster* en masas Mediterráneas. En el sitio experimental de nuestro estudio, la probabilidad de mortalidad aumentó con el incremento de la radiación, lo que podría estar relacionado con condiciones microambientales más estresantes en condiciones de dosel abierto. A pesar de la naturaleza intolerante a la sombra de *P. pinaster*, el establecimiento pareció ser mejor en condiciones de dosel cerrado que abierto.

#### *Factores bióticos*

La vegetación acompañante influyó de manera significativa en la dinámica de establecimiento natural de *P. pinaster*. En los estudios centrados en el establecimiento y el crecimiento de la regeneración (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011a, 2011c) y la

interacción con matorral de *Cistus ladanifer*, los resultados indicaron interacciones positivas y negativas de forma simultánea, lo que coincide con resultados previos (HOLMGREN et al 1997; HOLZAPFEL y MAHALL 1999; GÓMEZ-APARICIO et al 2005). Se observaron tipos de interacción matorral-regenerado diferentes en función de la estructura del dosel arbóreo, tamaño relativo de la planta y estimador usado para describir el estado de la planta (crecimiento relativo en volumen/ supervivencia). En condiciones de dosel abierto, el efecto neto del matorral en el crecimiento relativo en volumen de plantas juveniles, fue negativo con independencia del tamaño de la planta, incrementando la intensidad con el tamaño relativo de la planta. El dosel abierto crea lo que es probable que sean las condiciones óptimas de luz para el crecimiento de *P. pinaster*. Si las condiciones abióticas no son particularmente duras para esta especie (menor temperatura edáfica al mediodía y mayor humedad atmosférica relativa en condiciones de sombra del matorral), podríamos esperar competencia como interacción final (LIANCOURT et al 2005). Por el contrario, la facilitación en condiciones de dosel cerrado en el caso de las plantas juveniles sumergidas de menor tamaño, las cuales son menos tolerantes de estrés debido a su tamaño pequeño, podría estar conectada con una mejora en las condiciones de humedad, probablemente relacionada con la reducción de la temperatura del suelo y el incremento de la humedad relativa bajo la sombra del matorral, lo que excedería la demanda aumentada de humedad causada por el deterioro de la luz, resultando en una interacción positiva (HOLMGREN et al 1997). La interacción negativa observada entre el matorral y las plantas de tamaño intermedio en condiciones de dosel cerrado, podría deberse a que estas plantas son más competitivas por un mayor acceso a recursos edáficos, porque tengan un sistema radical más profundo o una densidad de raíces mayor (KRAMER & KOZLOWSKI 1979), de forma que la limitación de la luz podría tener más peso que la limitación de humedad y nutrientes, resultando en una interacción negativa. Por último, no podemos descartar la posibilidad de que el efecto positivo en la tasa de crecimiento relativo en volumen de plantas de mayor tamaño en condiciones de dosel cerrado haya aparecido como una adaptación a la competencia por la luz y el espacio, ya que el correspondiente incremento en la inversión en el crecimiento de la parte aérea en respuesta a la sombra de una planta vecina, permite a una planta superar al matorral circundante (BLOOM et al 1985). Finalmente, no podemos descartar una interacción indirecta que tenga como resultado la facilitación del crecimiento relativo en volumen del regenerado en condiciones de dosel cerrado (BROOKER et al 2008), donde podrían darse efectos cruzados entre los árboles del dosel y los matorrales, y donde las especies podrían competir por recursos diferentes. El dosel arbóreo podría tener un efecto negativo en el crecimiento de las plantas de *Pinus pinaster* (respaldado por una correlación negativa entre el volumen inicial de la planta y la densidad arbórea, LAI, materia orgánica en el suelo y contenido volumétrico de agua en el suelo) y el matorral (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011b). El matorral podría tener un efecto negativo en el regenerado, pero si el beneficio de la supresión (árboles adultos en el matorral) fuera mayor que los efectos negativos directos, podría ocurrir una facilitación indirecta. Estudios previos indican una baja respuesta en la tasa de crecimiento, y poco o no significativo efecto del matorral en este estimador del estado de las plantas, en la regeneración de especies leñosas (LETOURNEAU et al 2004; GÓMEZ-APARICIO et al 2005), lo que señala la necesidad de considerar diferentes estimadores en la evaluación de las interacciones planta-planta (MAESTRE 2006). Esta baja respuesta podría deberse a un coste energético en condiciones adversas, lo que implicaría una tasa menor de crecimiento relativo pero una mayor supervivencia, especialmente para plántulas pequeñas, como lo

demuestra el índice RNE (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011a, c). En la Figura 4 se ilustra el conflicto para el regenerado entre crecer y sobrevivir en los dos ambientes de dosel arbóreo considerados. Las plántulas emergidas bajo la sombra de doseles (arbóreo y matorral) tienen mayor probabilidad inicial de supervivencia, pero los supervivientes de la fase de establecimiento tienen un reducido potencial de crecimiento. Las plántulas emergidas en zonas de dosel abierto tienen una probabilidad baja de supervivencia, pero las plantas establecidas tienen mayor potencial de crecimiento.

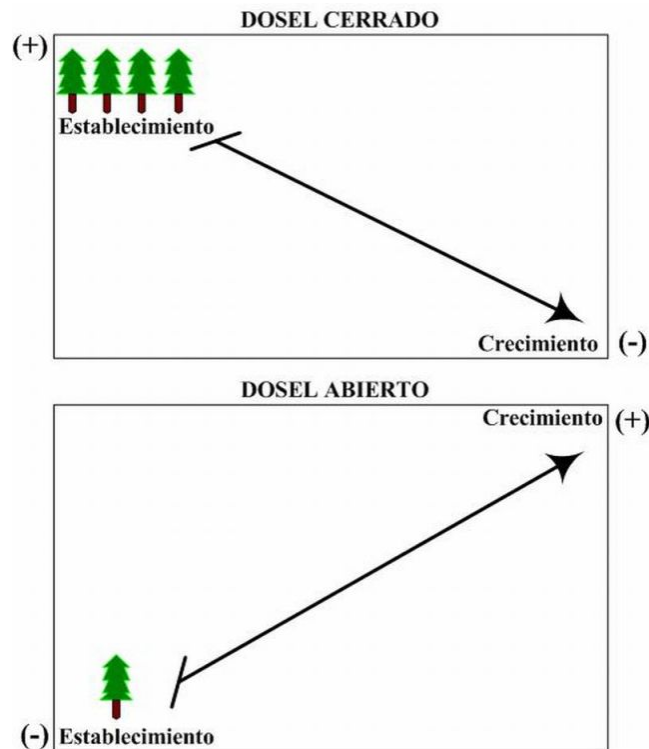


Figura 4. Conflictos entre las plantas en ambientes de dosel arbóreo diferente (adaptado a partir de KEYES & MAGUIRE 2005)

#### Factores intrínsecos

Considerando el estimador de crecimiento relativo en volumen (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011b), la fuerza de la interacción entre el matorral y el regenerado aumentó con el tamaño de la planta. Por otro lado, el crecimiento relativo del regenerado varió significativamente con el tamaño de la planta, y fue mayor en plantas de mayor tamaño con independencia del matorral, lo que sugiere que el tamaño de la planta antes de un tratamiento de eliminación de matorral puede determinar la respuesta después de la eliminación (CAQUET et al 2010). El tipo de tratamiento de control de la vegetación también puede influir en esta respuesta (ZHAO et al 2009). Esto sugiere que las plantas por debajo de una cierta altura o distancia con respecto al matorral podrían ser afectadas por el matorral de forma diferente. Por lo tanto, las dimensiones espaciales, tanto horizontal como vertical, deberían considerarse en los estudios de interacciones planta-planta. Por otro lado, la tasa de mortalidad de las plántulas de *P. pinaster* varió en función del tamaño o época de establecimiento de la planta (RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011a), ya que las plántulas más jóvenes tuvieron más probabilidad de morir durante el verano, que las establecidas con anterioridad. En los

sistemas Mediterráneos, la sequía estival es uno de los factores de estrés más importantes que afecta al establecimiento de las plántulas, por lo que estas diferencias en la mortalidad de las plántulas observadas podría estar relacionada con el tamaño de las plántulas, así como con su habilidad para soportar el estrés medioambiental y crecer lo suficientemente rápido para capturar recursos durante periodos secos y calurosos (HOLMGREN et al 1997; CAVENDER y BAZZAZ 2000).

## 6. Conclusiones

La influencia del clima sobre la instalación del regenerado (con pulsos de regeneración claramente asociados a las precipitaciones) sugiere que la programación de las cortas debiera tener en cuenta los ciclos climáticos de manera que acompañen a las previsiones de producción de piña para facilitar la germinación y primera instalación del regenerado. Una adecuada programación de cortas de regeneración, modulada por las condiciones del mercado, facilitaría la regeneración de estas masas. Por otro lado, dado que la distribución espacial del regenerado es heterogénea (posiblemente debido a condiciones de la estación como la textura del suelo a escala micro) deben programarse claros en aquellos casos en que la regeneración sea explosiva. Aunque a nivel global la regeneración no sea excesiva puede ser que esto sea una combinación de zonas con escasa o nula regeneración con otras con densidades de regenerado excesivas. Un adecuado tratamiento de estas situaciones puede facilitar que una estructura forestal que facilite su estabilización y, en el futuro, una adecuada provisión de bienes y servicios. El papel ambivalente del matorral (facilitación de la instalación y competencia que puede limitar el crecimiento de las plántulas jóvenes) hace que el seguimiento de su estado, y de las plántulas, para programar el momento adecuado de los desbroces que deben limitarse a los sitios y momentos en que tengan un mayor impacto sobre el regenerado. Por supuesto, el papel que el matorral puede jugar con otros componentes del ecosistema como, entre otros, la fauna debe considerarse igualmente y, por tanto, la programación del momento de los desbroces debe combinarse con una adecuada distribución espacial de las labores llegando a reservar algunas zonas de matorral.

## 7. Agradecimientos

Al *Ministerio de Ciencia e Innovación*; a la AEMET, a todos los técnicos y agentes forestales que nos ayudaron; a *La Sociedad de las Navas del Marqués, S.A.*; a los compañeros del Dpto. de Producción Vegetal y Recursos Forestales.

## 8. Referencias

ALÍA, R.; MARTÍN, S.; DE MIGUEL, J.; GALERA, R.M.; AGÜNDEZ, D.; GORDO, J.; SALVADOR, L.; CATALÁN, G.; GIL, L. (eds.); 1996. Regiones de procedencia de *Pinus pinaster* Aiton. Área de Selvicultura y Mejora. INIA-CESEFOR, Madrid.

BLOOM, A.J.; CHAPIN III, F.S.; MOONEY, H.A.; 1985. Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annu Rev Ecol Syst* 16, 363-392.

BOGINO, S.M.; BRAVO, F.; 2008. Growth response of *Pinus pinaster* Ait. to climatic variables in central Spanish forests. *Ann For Sci* 65, 2-12.

BROOKER, R.W.; MAESTRE, F.T.; CALLAWAY, R.M.; LORTIE, C.J.; CAVIERES, L.A.; KUNSTLER, G.; LIANCOURT, P.; TIELBÖRGER, K.; TRAVIS, J.M.J.; ANTHELME, F.; ARMAS, C.; COLL, L.; CORCKET, E.; DELZON, S.; FOREY, E.; KIKVIDZE, Z.; OLOFSSON, J.; PUGNAIRE, F.; QUIROZ, C.L.; SACCONI, P. SHIFFERS, K.; SEIFAN, M.; TOUZARD, B.; MICHALET, R.; 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *J Ecol* 96, 18-34.

CAB-International, 2002. *Pinus pinaster* Aiton. En: Pines of silvicultural importance: compiled from the Forestry compendium. CABI Publishing, UK, pp. 316-328.

CALVO, L.; MARCOS, E.; TÁRREGA, R.; SANTALLA, S.; TORRES, O.; VALBUENA, L.; LUIS-CALABUIG, E.; 2005. The competition effects of understory on *Pinus pinaster* natural regeneration after wildfire. *Forest Ecol Manag* 234S.

CALVO, L.; SANTALLA, S.; MARCOS, E.; VALBUENA, L.; TÁRREGA, R.; LUIS, E.; 2003. Regeneration after wildfire in communities dominated by *Pinus pinaster*, an obligate seeder, and in others dominated by *Quercus pyrenaica*, a typical resprouter. *Forest Ecol Manag* 184.

CALVO, L.; SANTALLA, S.; VALBUENA, L.; MARCOS, E.; TÁRREGA, R.; LUIS-CALABUIG, E.; 2008. Post-fire natural regeneration of a *Pinus pinaster* forest in Nw Spain. *Plant Ecol* 197, 81-90.

CALLAWAY, R.; M., BROOKER, R.W.; CHOLER, P.; KIKVIDZE, Z.; LORTIE, C.J.; MICHALET, R.; PAOLANI, L.; PUGNAIRE, F.; NEWINGHAM, B.; ASCHHOUG, E.T.; ARMAS, C.; KIKODZE, D.; COOK, B.J.; 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417, 844-848.

CAQUET, B.; MONTPIED, P.; DREYER, E.; EPRON, D.; COLLET, C.; 2010. Response to canopy opening does not act as a filter to *Fagus sylvatica* and *Acer* sp. advance regeneration in a mixed temperate forest. *Ann For Sci* 67, 105.

CAVENDER-BARES, J.; BAZZAZ, F.A.; 2000. Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia* 124, 8-18.

DOBROWOLSKA, D.; 1998. Structure of silver fir (*Abies alba* Mill.), natural regeneration in the *Jata* reserve in Poland. *FOREST ECOL MANAG* 110, 237-247.

GALLEGOS, V.; FERNÁNDEZ, P.; VALLE, G.; 2003. Postfire regeneration in *Pinus pinea* L. and *Pinus pinaster* Aiton in Andalucía (Spain). *Environ Manage* 31, 86-89.

GANDULLO, J.M.; SÁNCHEZ-PALOMARES, O. (eds.); 1994. Estaciones ecológicas de los pinares españoles. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.

GIL, L.; GORDO, J.; CATALÁN, G.; PARDOS, J.A.; 1990. *Pinus pinaster* Aiton en el paisaje vegetal de la Península Ibérica. *Ecología* 1, 469-495.



- GIL, L.; LÓPEZ, R.; GARCÍA-MATEOS, A.; GONZÁLEZ-DONCEL, I.; 2009. Seed provenance and fire-related reproductive traits of *Pinus pinaster* in central Spain. *Int J Wildland Fire* 18, 1003-1009.
- GÓMEZ-APARICIO, L.; GÓMEZ, J.M.; ZAMORA, R.; BOETTINGER, J.L.; 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *J Veg Sci* 16, 191-198.
- HÄRDLE, W.; SIMAR, L.; 2007. Applied multivariate statistical analysis. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M.; HUSTON, M.; 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78, 1966-1975.
- HOLZAPFEL, C.; MAHALL, B.E.; 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* 80, 1747-1761.
- KITAJIMA, K.; FENNER, M.; 2000. Ecology of seedling regeneration. In: Fenner, M. (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 331-359.
- KITZBERGER, T.; STEINAKER, D.; VEBLEN, T.; 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81, 1914-1924.
- KRAMER, P.J.; KOZLOWSKI, T.T.; 1979. *Physiology of woody plants*. Academic Press, New York.
- LEAGUE, K.; VEBLEN, T.; 2006. Climatic variability and episodic *Pinus ponderosa* establishment along the forest-grassland ecotones of Colorado. *Forest Ecol Manag* 228, 98-107.
- LETOURNEAU, F.J.; ANDENMATTEN, E.; SCHLICHTER, T.; 2004. Effect of climatic conditions and tree size on *Austrocedrus chilensis*-shrub interactions in northern Patagonia. *Forest Ecol Manag* 191, 29-38.
- LIANCOURT, P.; CALLAWAY, R.M.; MICHALET, R.; 2005. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86, 1611-1618.
- MADRIGAL, J.; 2005. Procedimientos metodológicos para la determinación de la regeneración natural potencial de masas arboladas afectadas por incendios forestales. Una aplicación a la repercusión del paisaje en masas de *Pinus pinaster* Ait. In: Universidad Internacional de Andalucía, pp. 287-301.
- MAESTRE, F.T.; VALLADARES, F.; REYNOLDS, J.F.; 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *J Ecol* 94, 17-22.

MATNEY, D.T.; HODGES, D.J.; 1991. Evaluating Regeneration Success. In: Duryea, M.L., Dougherty, P.M. (eds.), Forest Regeneration Manual. Kluwer Academic, Dordrecht.

PALUCH, J.; 2005. The influence of the spatial pattern on forest floor vegetation and silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration in uneven-aged forest. *Forest Ecol Manag* 205, 283-298.

RODRÍGUEZ-GARCÍA, E.; 2011. Regeneración Natural de *Pinus pinaster* en bosques Mediterráneos. Tesis Doctoral. E. T. S. Ingenierías Agrarias. Universidad de Valladolid. Palencia.

RODRÍGUEZ-GARCÍA, E.; BRAVO, F.; SPIES, T.A.; 2011a. Effects of overstorey canopy, plant-plant interactions and soil properties on *Pinus pinaster* seedling dynamics. *Forest Ecol Manag* 262, 244-251.

RODRÍGUEZ-GARCÍA, E.; GRATZER, G.; BRAVO, F.; 2011b. Climatic variability and other site factor influences on natural regeneration of *Pinus pinaster* Ait. *Ann For Sci* 6, 811-823.

RODRÍGUEZ-GARCÍA, E.; JUEZ, L.; BRAVO, F.; 2010. Environmental influences on post-harvest natural regeneration of *Pinus pinaster* Ait. in Mediterranean forest stands submitted to seed-tree selection method. *Eur J Forest Res* 129, 1119-1128.

RODRÍGUEZ-GARCÍA, E.; ORDÓÑEZ, C.; BRAVO, F.; 2011c. Effects of shrub and canopy cover on the relative growth rate of *Pinus pinaster* Ait. seedlings of different sizes. *Ann For Sci* 68, 337-346.

RODRÍGUEZ, R.J.; MADRIGAL, J.; 2008. Selvicultura de *Pinus pinaster* Ait. subsp. *atlantica* H. de Villar. In: Serrada, R.; Montero, G.; Reque, J.A. (eds.); Compendio de selvicultura aplicada en España. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria. Ministerio de Educación y Ciencia. Madrid, pp. 367-398.

RODRÍGUEZ, R.J.; SERRADA, R.; LUCAS, J.A.; ALEJANO, R.; DEL RÍO, M.; TORRES, E.; CANTERO, A.; 2008. Selvicultura de *Pinus pinaster* Ait. subsp. *mesogeensis* Fieschi & Gaussen. In: SERRADA, R., MONTERO, G., REQUE, J.A. (eds.), Compendio de selvicultura aplicada en España. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria. Ministerio de Educación y Ciencia, Madrid, pp. 399-430.

RUANO, I.; PANDO, V.; BRAVO, F.; 2009. How do light and water influence *Pinus pinaster* ait. germination and early seedling development? *Forest Ecol Manag* 258, 2647-2653.

SMITH, T.M.; HUSTON, M.A.; 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio* 93, 49-69.

TAPIAS, R.; CLIMENT, J.; PARDOS, J.A.; GIL, L.; 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecol* 171, 53-68.

TAPIAS, R.; GIL, L.; FUENTES-UTRILLA, P.; PARDOS, J.A.; 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of South-eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn., and *P. pinea* L. *J Ecol* 89, 629-638.

TEGELMARK, D.O.; 1998. Site factors as multivariate predictors of the success of natural regeneration in Scots pine forests. *Forest Ecol Manag* 109, 231-239.

VEGA, J.A.; FERNANDEZ, C.; PEREZ-GOROSTIAGA, P.; FONTURBEL, T.; 2008. The influence of fire severity, serotiny, and post-fire management on *Pinus pinaster* Ait. recruitment in three burnt areas in Galicia (NW Spain). *Forest Ecol Manag* 256, 1596-1603.

ZHAO, D.; KANE, M.; BORDERS, B.; HARRISON, M.; RHENEY, J.W.; 2009. Site preparation and competing vegetation control affect loblolly pine long-term productivity in the southern Piedmont/Upper Coastal Plain of the United States. *Ann For Sci* 66, 705.