

Efecto del matorral en la regeneración natural de *Pinus pinaster* Ait.

Encarna Rodríguez, Cristóbal Ordóñez, Felipe Bravo

RESUMEN

Los matorrales están reconocidos como nichos importantes de regeneración de otras especies leñosas. El objetivo de este trabajo fue evaluar las interacciones entre la regeneración natural de *Pinus pinaster* Ait. y el matorral acompañante a partir de dos estimadores del estado de la planta: el crecimiento relativo en volumen de plantas juveniles de diferentes tamaños y la supervivencia de plántulas jóvenes recién establecidas en condiciones de dosel arbóreo diferente (cerrado/abierto-huecos). Se observaron interacciones positivas y negativas actuando simultáneamente. En condiciones de dosel abierto, el efecto neto del matorral en el crecimiento de plantas juveniles fue negativo, con independencia del tamaño relativo del regenerado con respecto al matorral. Además de una escasa emergencia natural de plántulas a partir del banco de semillas del suelo en estas condiciones de dosel abierto, se observó una mortalidad total de las plantas emergidas en esas condiciones. El efecto neto del matorral en el crecimiento de plantas juveniles en condiciones de dosel cerrado fue positivo en plantas suprimidas, negativo en plantas de tamaño intermedio, y positivo en plantas emergentes de mayor tamaño. El efecto en la supervivencia de plántulas jóvenes recién establecidas fue positivo y alto. Los resultados sugieren que la presencia del matorral puede ser muy importante en la dinámica de establecimiento natural de *Pinus pinaster*.

1. INTRODUCCIÓN

La vegetación de sotobosque puede intervenir en la regeneración forestal a través de su influencia en los factores de sitio, ya que las plantas pueden modificar la luz, la temperatura y la humedad bajo su cubierta, alterando así las propiedades físicas y químicas del suelo. También pueden actuar como trampas de semilla y ofrecer protección frente a herbívoros (Callaway, 1995; García *et al.*, 2000; Holmgren *et al.*, 1997). Este mecanismo podría ser aprovechado por las plántulas de especies leñosas recién establecidas a la hora de soportar la irregularidad y condiciones de estrés típicas de ambientes mediterráneos. Aunque en determinadas circunstancias favorables la perturbación de la vegetación natural es mínima, tradicionalmente se propone eliminar o atenuar el efecto de la vegetación espontánea en los programas de reforestación con el fin de reducir la competencia, y facilitar el establecimiento de los plantones o plántulas provenientes de siembra directa (García-Salmerón, 1995; Mesón y Montoya, 1993). Sin embargo, son cada vez más numerosos los trabajos que resaltan la posibilidad de beneficiarse de los matorrales ya presentes, con el fin de reducir marras y aumentar el éxito de la regeneración tanto natural como artificial en ambientes con limitación de agua (por ejemplo Castro *et al.*, 2004; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005).

Las comunidades arbustivas muy densas pueden inhibir el crecimiento y el establecimiento de plántulas de especies arbóreas (Tabla 1), lo que puede provocar la muerte de las plántulas regeneradas na-

TABLA 1
Influencias potenciales del matorral en la regeneración de *Pinus pinaster*

| |
|--|
| <p>Influencias positivas</p> <ul style="list-style-type: none"> — Mejora de la fertilidad del suelo — Prolongación de la humedad en el suelo mediante sombreo — Menores temperaturas ambientales mediante sombreo, y reducción del flujo térmico y daños por helada — Interferencia física para el ramoneo — Mejora de la humedad edáfica mediante ascenso hidráulico — Mejora de la constitución de la planta <p>Influencias negativas</p> <ul style="list-style-type: none"> — Reducción acelerada de la humedad en el suelo — Sombra excesiva — Reducción del crecimiento de la planta — Aumento del hábitat de mamíferos predadores de semilla — Enterramiento por hojarasca — Barrera física a la llegada de semillas al suelo — Daño por fuego (a través de la continuidad del combustible en el suelo) |
|--|

Adaptado a partir de Keyes y Maguire (2005).

turalmente o de forma artificial (Keyes y Maguire, 2005). Sin embargo, en ambientes Mediterráneos la regeneración natural de muchas especies leñosas arbóreas y arbustivas presenta un patrón espacial asociado a otras plantas ya establecidas, lo que sugiere un efecto neto positivo en las interacciones planta-planta (Zamora *et al.*, 2004). Las interacciones planta-planta pueden ser positivas (facilitación), negativas (competencia y alelopatía) o neutras (Callaway y Walker, 1997). Los términos competencia y facilitación hacen referencia al balance neto de los cambios en el medio ambiente de una planta debido a la presencia de otra (Holmgren *et al.*, 1997). Entre los mecanismos implicados en la facilitación destaca el derivado del sombreo, que puede mejorar el estatus hídrico de la planta, aunque existen otros como cambios en la disponibilidad de nutrientes o una reducción de la presión por herbívoros (Tabla 1). Son numerosos los estudios que corroboran estas hipótesis y que aportan evidencias claras de que muchas especies pioneras (principalmente especies arbustivas) son nichos de regeneración importantes para otras especies (Callaway, 1995; Callaway y Walker, 1997; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005).

Por otro lado, varios estudios han indicado que una interacción positiva (facilitación) puede cambiar a una interacción negativa (competencia) cuando la especie beneficiaria se desarrolla (Callaway y Walker, 1997; Kellman y Kading, 1992; Kitzberger *et al.*, 2000; Pugnaire *et al.*, 1996), ya que a medida que una planta se desarrolla, necesita más espacio para acomodarse. Cuando la planta alcanza la altura del benefactor, puede haber una interferencia entre tallo y copa debido a una competencia por la luz y el espacio, y también puede haber una interferencia a nivel radical por competencia por nutrientes y agua (Kramer y Kozlowski, 1979). Según Grime (1979) la competencia entre las especies se hace más intensa a medida que aumenta el gradiente de productividad primaria. Según Bertness y Callaway (1994) la importancia de la facilitación aumenta a medida que incrementa el gradiente de estrés abiótico, aunque en plantas tolerantes al stress, el balance neto de la interacción puede ser negativo (Grime, 1979).

Pero, ¿cómo es el balance de la interacción entre la regeneración natural de *Pinus pinaster* Ait. y el matorral acompañante en masas mediterráneas?, ¿el matorral facilita o limita la supervivencia y el crecimiento de las plántulas?, ¿hay diferencias en la interacción en función de la estructura del dosel arbóreo? Los estudios sobre la influencia de la luz en el establecimiento natural de esta especie son

escasos. Estudios previos sobre regeneración natural de *Pinus pinaster* en masas de la Meseta Castellana indican que la cobertura del dosel tiene una influencia significativa en la germinación y el desarrollo temprano de las plántulas (Ruano *et al.*, 2009), así como en la densidad de plántulas después de una corta (González-Alday *et al.*, 2008). Por otra parte, hay poca información sobre el papel del matorral en este proceso, y las predicciones climáticas futuras (IPCC, 2007) indican que la expansión de los matorrales en los sistemas forestales es bastante probable debido a que estas especies pioneras, como por ejemplo *Cistus* spp., están adaptadas fisiológicamente a condiciones xéricas y fuegos recurrentes (Werner *et al.*, 1998; Herrero *et al.*, 2007).

El estudio del efecto del matorral y otras características del rodal, como puede ser el grado de cobertura de dosel, puede ayudar a identificar otros procesos y a determinar estrategias de manejo apropiadas para asegurar el éxito de la regeneración, tales como la preparación del sitio, control de vegetación acompañante o la selección de árboles para crear huecos de luz que favorezcan la regeneración de la especie. Por otro lado, el estudio de las interacciones planta-planta puede ayudar a entender las dinámicas poblacionales que conducen los cambios sucesionales en comunidades forestales y pueden ayudar a diseñar métodos de manejo de vegetación adecuados (Letourneau *et al.*, 2004), así como ayudar a la obtención de regeneración natural exitosa.

El objetivo de este trabajo es evaluar las posibles interacciones entre la regeneración natural de *Pinus pinaster* y el matorral acompañante, empleando un índice de facilitación relativa, o índice del efecto del vecino (Relative Neighbour Effect, RNE) a partir de dos estimadores del estado de la planta, el crecimiento relativo en volumen de plantas juveniles de diferentes tamaños, y la supervivencia de plántulas jóvenes recién establecidas.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Experimentos y origen de los datos

En el sitio experimental de Las Navas del Marqués se instaló en el año 2008 un conjunto de parcelas circulares estratificadas en función de la cobertura de dosel arbóreo, medida con ayuda de un densiómetro forestal. Este aparato consiste en una cajita de madera con un reflector esférico de forma cóncava y un nivel de burbuja para posicionarlo. Dentro de la capa reflectante hay grabados 24 cuadrados de 1cm². Situando el densiómetro a la altura del codo, con la mano extendida (perpendicular al cuerpo) y el densiómetro mirando hacia el dosel, se puede calcular el porcentaje de cobertura del dosel contando el número de cuadrados ocupados por vegetación (reflejada) y multiplicándolo por un factor (1,04) que nos dará la cobertura final.

En este sitio se llevaron a cabo de forma paralela dos estudios; uno para evaluar la interacción matorral-regenerado en plantas juveniles de *Pinus pinaster* de diferentes tamaños relativos con respecto a la altura del matorral circundante, y ver el efecto en el crecimiento en volumen del regenerado (Rodríguez-García *et al.*, 2011a), y otro estudio donde se evaluó el efecto del matorral en la supervivencia a las condiciones de verano de plántulas jóvenes de *Pinus pinaster* emergidas de forma natural (Rodríguez-García *et al.*, 2011b).

Primero, se identificaron dos tipos de dosel: dosel abierto (huecos o claros), con una densidad arbórea media de 56,59 árboles ha⁻¹, y dosel cerrado, con una densidad arbórea media de 146,19 árboles ha⁻¹. En cada tipo de dosel se instalaron tres parcelas circulares de 15 m de radio (Figura 1) y se midieron diferentes variables para caracterizar la estructura del dosel arbóreo (Tabla 2). Dentro de es-

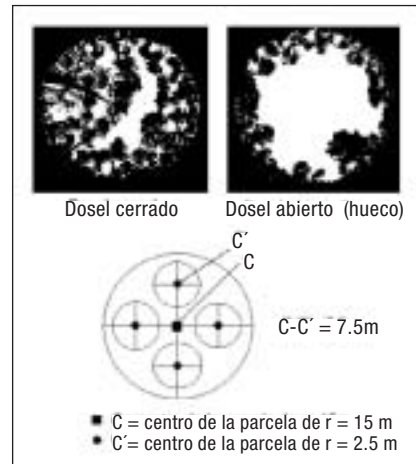


Figura 1

Fotografías hemisféricas tomadas en parcelas de dosel cerrado y dosel abierto, y esquema del tipo de parcelas utilizadas en el ensayo.

TABLA 2

Principales características de la estructura del estrato arbóreo y de sotobosque de *Cistus ladanifer* L., y la altura media y el diámetro basal medio de las plantas de *Pinus pinaster* empleadas en el ensayo de eliminación de matorral, en parcelas bajo dosel cerrado y dosel abierto (media \pm SE)

| Estructura arbórea | Descripción | Dosel cerrado | Dosel abierto |
|-----------------------|---|--------------------|------------------|
| CC-h* | Cobertura (%) | 32,14 \pm 0,55 | 5,10 \pm 0,57 |
| D | Densidad (N ha ⁻¹) | 146,19 \pm 15,37 | 56,59 \pm 5,32 |
| AB | Área basimétrica (m ² ha ⁻¹) | 16,66 \pm 0,79 | 7,50 \pm 0,69 |
| HO | Altura dominante de Assman (m) | 18,16 \pm 0,07 | 14,95 \pm 0,48 |
| Dbh | Diámetro normal (cm) | 32,14 \pm 0,55 | 35,92 \pm 1,17 |
| Condiciones lumínicas | Descripción | Dosel cerrado | Dosel abierto |
| AD | Apertura del dosel (%) | 47,8 \pm 5,0 | 61,6 \pm 2,4 |
| LAI | Índice de área foliar (m ² /m ²) | 0,6 \pm 0,1 | 0,3 \pm 0,04 |
| (%)Trans-Dir | Radiación transmitida directa (%) | 59,4 \pm 5,3 | 76,3 \pm 7,3 |
| (%)Trans-Dif | Radiación transmitida difusa (%) | 57,7 \pm 5,3 | 76,7 \pm 3,1 |
| (%)Trans-Tot | Radiación transmitida total (%) | 58,5 \pm 4,4 | 76,5 \pm 4,6 |

* Medida con un densiómetro esférico

tas parcelas de 15 m de radio se instalaron cuatro subparcelas circulares de radio 2.5 m que fueron empleadas para medir la cobertura y altura del matorral presente, caracterizar las condiciones ambientales de luz sobre el sotobosque, y las condiciones edáficas y microclimáticas en zonas bajo matorral y zonas abiertas sin matorral, en los dos tipos de cobertura de dosel. El ambiente lumínico bajo los dos tipos de dosel se caracterizó a partir de cinco fotografías hemisféricas tomadas al amanecer. Las imágenes fueron analizadas con el programa GLA 2.0., y los parámetros obtenidos fueron porcentaje de apertura de dosel (AD), índice de área foliar (LAI) y otros parámetros relacionados con la estructura del dosel y la radiación transmitida, como porcentaje de radiación directa (% Trans-Dir), radiación difusa (% Trans-Dif) y radiación total transmitida (% Trans-Tot). Las propiedades edáficas, se caracterizaron a partir de 24 muestras de suelo por parcela, en los primeros 20 cm, a finales de julio del 2008 (6 por subparcela: 3 bajo la cubierta de matorral y 3 en condiciones sin matorral). Las varia-

bles obtenidas fueron: contenido de agua en el suelo (VWC, %), concentración de nutrientes (P, Ca, K, Mg), porcentaje de materia orgánica (M.O.), el porcentaje de arena, limo y arcilla, y el PH. Las condiciones microclimáticas se midieron durante seis días, del 24 al 31 de julio del 2008, en tres puntos bajo la cubierta de matorral y en tres puntos libres de matorral, en una subparcela elegida al azar por tipo de dosel arbóreo (dos subparcelas en total). La temperatura y humedad atmosférica fueron medidas con sensores HOBO cada 30 minutos, en un intervalo de 10 cm sobre la superficie del suelo. La temperatura del suelo, a una profundidad de 3 cm, fue medida cada 15 minutos con un sensor de temperatura HOBO protegido con una cubierta de PVC.

Los valores de las variables edáficas fueron promediados por parcela y las diferencias entre microhabitats (matorral/no-matorral) y tipo de dosel fueron comprobadas mediante un análisis de varianza con diseño en split-plot (la parcela anidada en el tratamiento de dosel), mientras que las medidas microclimáticas registradas durante los seis días de medición fueron promediadas y las diferencias entre los microhabitats y entre los tipos de cobertura de dosel fueron testadas con un análisis de varianza.

Los resultados indicaron que los parámetros de luz variaron significativamente entre los dos tipos de dosel. El LAI fue dos veces mayor, mientras que la radiación transmitida a través del dosel, difusa y directa fue menor en las parcelas de dosel cerrado que en las parcelas de dosel abierto (Tabla 2). También se observaron diferencias microclimáticas y en las propiedades edáficas entre los dos tipos de dosel (Tabla 3). La temperatura media diaria del suelo, y la temperatura media al medio día, fueron significativamente menores en zonas de dosel cerrado bajo la cobertura del matorral que en si-

TABLA 3

Valores medios de propiedades edáficas y microclimáticas medidas en julio de 2008 en puntos de muestreo libres de matorral y bajo la cubierta de matorral (media \pm SE). Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$)

| Variable | Dosel cerrado | | Dosel abierto | |
|---------------------------|-------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| | Sin matorral | Bajo matorral | Sin matorral | Bajo matorral |
| Suelo | | | | |
| VWC (%) | 2,55 \pm 0,40a | 2,86 \pm 0,23a | 1,93 \pm 0,16b | 2,19 \pm 0,17b |
| Arena (%) | 84,13 \pm 0,94a | 83,24 \pm 0,73a | 83,04 \pm 0,63a | 83,00 \pm 0,70a |
| Arcilla (%) | 9,38 \pm 0,48a | 9,82 \pm 0,31a | 10,26 \pm 0,25a | 9,86 \pm 0,38a |
| Limo (%) | 6,49 \pm 0,62a | 6,66 \pm 0,42a | 6,43 \pm 0,038a | 7,14 \pm 0,49a |
| N (%) | 0,09 \pm 0,01a | 0,11 \pm 0,13a | 0,12 \pm 0,14b | 0,13 \pm 0,18b |
| P (mg Kg ⁻¹) | 26,38 \pm 2,64a | 27,66 \pm 2,64a | 19,60 \pm 2,28b | 19,33 \pm 2,12b |
| K (mg Kg ⁻¹) | 106,1 \pm 4,63a | 113,57 \pm 4,06a | 106,97 \pm 7,29a | 120,28 \pm 7,28a |
| Ca (mg Kg ⁻¹) | 3,77 \pm 0,35a | 4,01 \pm 0,35a | 4,55 \pm 0,52b | 4,75 \pm 0,42b |
| Mg (mg Kg ⁻¹) | 0,93 \pm 0,10a | 1,08 \pm 0,10a | 0,90 \pm 0,08a | 0,95 \pm 0,09a |
| M.O. (%) | 3,46 \pm 0,35a | 4,15 \pm 0,34a | 4,26 \pm 0,04a | 4,30 \pm 0,431a |
| pH | 5,94 \pm 0,04a | 5,84 \pm 0,03a | 5,86 \pm 0,10a | 5,84 \pm 0,08a |
| Microclima | | | | |
| Ts (°C) | 27,92 \pm 0,87a | 26,60 \pm 1,00a | 31,67 \pm 0,45b | 30,01 \pm 0,57b |
| Tsn (°C) | 33,37 \pm 0,79a | 27,77 \pm 0,87b | 39,36 \pm 0,71c | 33,03 \pm 0,82a |
| Ta (°C) | 23,17 \pm 0,21a | 22,55 \pm 0,47a | 25,17 \pm 0,55b | 23,69 \pm 0,53b |
| RHa (%) | 40,50 \pm 0,55a | 42,95 \pm 0,34b | 38,03 \pm 0,64c | 39,92 \pm 0,54a |

VWC (%): contenido volumétrico de agua en el suelo; **M.O.**: material orgánica; **Ts (°C)**: temperatura diaria media del suelo; **Tsn (°C)**: temperatura media del suelo al medio día (12-5 pm); **Ta (°C)**: temperatura atmosférica media; **RHa (%)**: humedad relativa atmosférica media (Rodríguez-García *et al.*, 2011a).

tios sin matorral. El contenido de N y Ca, y la temperatura del aire fueron significativamente menores en condiciones de dosel cerrado, mientras que la humedad atmosférica y el contenido de agua en el suelo y la concentración de fósforo fueron significativamente mayores. Bajo los dos tipos de cobertura de dosel, los micrositios bajo la cobertura del matorral presentaron significativamente mayor humedad atmosférica y menor temperatura del suelo al medio día, en comparación con los sitios de dosel abierto sin cobertura de matorral. Cabe destacar los 39 °C alcanzados de media en zonas sin dosel arbóreo y sin cobertura de matorral.

Experimento 1

Este ensayo tuvo como marco de referencia la parcela de 15 m de radio (sin influir en las subparcelas de 2.5 m de radio donde se llevó a cabo el experimento 2). Se evaluó el efecto de la eliminación y la presencia del matorral en el crecimiento relativo en volumen de plantas de *Pinus pinaster* de tres tamaños diferentes en relación con el matorral circundante (Rodríguez-García *et al.*, 2011a). Los tipos de situaciones de interacción regenerado-matorral considerados fueron: (1) plantas creciendo sin matorral (Mat-F) en 1 m de radio alrededor de la planta, estando el matorral, por lo general, más lejos de esa distancia; (2) plantas creciendo junto a matorral (Mat-P), y (3) plantas creciendo junto a matorral, el cual fue eliminado alrededor de la planta (Mat-R), en un superficie de 1 m de radio alrededor de la planta. En el tratamiento de eliminación de matorral (Mat-R), la parte aérea de los matorrales fue eliminada con unas tijeras de podar a ras de suelo a principios de marzo del 2008. Las plantas consideradas para los tratamientos Mat-P y Mat-R estaban totalmente rodeadas de matorral (generalmente en una superficie ocupada mayor a 1 m de radio alrededor de la planta).

Debido a la altura del matorral (Tabla 4), los tratamientos de no-matorral (Mat-F y Mat-R) deberían considerarse como plantas creciendo sin matorral pero con un probable efecto de sombreado del matorral circundante. En función del tamaño relativo del regenerado con respecto a la altura de los matorrales circundantes, se consideraron tres categorías: tamaño T1 o planta suprimida (altura planta $\leq 1/3$ de la altura del matorral), tamaño T2 o planta de tamaño intermedio (altura planta $> 1/3$ pero $< 2/3$ de la altura del matorral), y tamaño T3 o planta grande o emergente (tamaño planta $\geq 2/3$ de la altura del matorral). Las plantas elegidas por tamaño fueron homogéneas en edad. Tres plantas por categoría de tamaño fueron empleadas para cada tratamiento de matorral por parcela. Las plantas se-

TABLA 4

Altura (h), diámetro basal (d) y tamaño relativo de plantas juveniles de *Pinus pinaster* utilizadas para evaluar el tratamiento de eliminación de matorral, y cobertura y altura del matorral circundante (Rodríguez-García *et al.*, 2011a)

| | Variable | Tamaño | Dosel cerrado | Dosel abierto |
|--------------------|----------|---------------|-------------------|-------------------|
| Regenerado juvenil | h (cm) | T1 | 44,28 \pm 4,70 | 47,62 \pm 5,08 |
| | | T2 | 72,22 \pm 4,70 | 62,48 \pm 5,60 |
| | | T3 | 122,68 \pm 5,48 | 136,98 \pm 6,15 |
| | d (cm) | T1 | 0,93 \pm 0,13 | 1,03 \pm 0,14 |
| | | T2 | 1,54 \pm 0,13 | 1,49 \pm 0,15 |
| | | T3 | 2,60 \pm 0,15 | 3,24 \pm 0,16 |
| Matorral | Mat-cob | Cobertura (%) | 50,54 \pm 5,21 | 63,94 \pm 1,63 |
| | Mat-h | Altura (cm) | 135,73 \pm 6,88 | 128,75 \pm 4,26 |

T1, T2, T3, ver texto.

leccionadas estaban espacialmente separadas para evitar problemas de competencia intraespecífica. En todos los casos el matorral ocupó ese metro de radio, y fue homogéneo en altura y cobertura (Tabla 4) en todos los tratamientos y tipos de cobertura arbórea.

Una vez que las plantas fueron seleccionadas, se midió la altura y el diámetro basal al nivel del suelo en dos ocasiones, en marzo 2008 y enero 2009, y se calculó la tasa de crecimiento relativo en volumen (TCR-Vol, cm³) para cada planta de la siguiente forma:

$$TCR - Vol = \frac{V1 - V0}{V0} \quad [1]$$

donde TCR-Vol representa la fracción del incremento en volumen observado en un periodo de crecimiento, calculado como:

$$Vi = \frac{1}{3} \pi d_i^2 h_i \quad [2]$$

donde V_i es el volumen de la planta con $i=0$ siendo el volumen en marzo 2008 y $i=1$ siendo el volumen en enero del 2009; d es el diámetro basal de la planta (el valor medio a partir de dos medidas perpendiculares), y h es la altura de la planta (cm).

Las diferencias en la tasa de crecimiento relativo fueron examinadas con un modelo lineal general (GLM) y un diseño en split-plot, usando el tamaño de la planta, el tratamiento del matorral (desbroce/no desbroce/libre de matorral) y el tipo de dosel arbóreo (abierto/cerrado) como factores. Como el factor de dosel arbóreo estuvo asociado a la parcela, pero el resto de factores (presencia de matorral y tamaño de la planta) fueron split-asociados-partidos dentro de la parcela, la variación dentro de las parcelas fue examinada y el término error asociado con el factor de dosel en el GLM fue recalculado (parcela anidada dentro del tratamiento-factor de dosel).

Experimento 2

La primera semana de marzo de 2008, se establecieron parcelas de 1m de radio, a partir del centro de las subparcelas de 2,5 m de radio en los dos tipos de dosel, para observar el patrón de emergencia natural a partir del banco de semillas del suelo de plántulas de *Pinus pinaster* (Rodríguez-García *et al.*, 2011b). Todas las plantas emergidas fueron etiquetadas y numeradas, y se midió la distancia al centro geométrico del matorral más cercano, clasificando a la plántula con dos categorías: 1) establecida bajo la cobertura del matorral, a una distancia entre 0-30 cm desde el centro geométrico, y 2) establecida a una distancia mayor de 30 cm desde el centro del matorral. Se hizo un seguimiento mensual de la emergencia y la supervivencia de las plántulas desde marzo hasta agosto 2008. En febrero de 2009 se tomó una última medida de supervivencia.

2.2. Tipos de estimadores para sintetizar el efecto del matorral en el regenerado

Para resumir el balance neto de la interacción entre el regenerado y el matorral, utilizamos un índice de intensidad de interacción, el RNE o índice del efecto relativo del vecino (Callaway *et al.*, 2002), que informa sobre la intensidad de la interacción, independientemente del impacto de otros factores como el estrés abiótico (Broker *et al.*, 2005).

$$RNE = \frac{Xc - Xt}{x} \quad [3]$$

donde X es el valor del parámetro utilizado para definir el estado de la planta (crecimiento, supervivencia, producción de frutos, etc), en la presencia (c) y ausencia (t) del matorral vecino, y x es el valor más alto del par X_t , X_c . El índice modificado varía entre -1 y 1, donde un valor positivo indica facilitación y un valor negativo indica competencia.

Los estimadores utilizados para describir el estado de la planta en presencia y en ausencia del matorral fueron el crecimiento relativo en volumen (TCR-Vol, cm^3) durante una estación de crecimiento, de plantas juveniles de *Pinus pinaster* (experimento 1), y la supervivencia acumulada (S-acum), después de la primera estación de crecimiento de plántulas jóvenes establecidas en primavera (experimento 2). Debido a la diferencia del tamaño de las plantas, se establecieron cuatro categorías para evaluar la interacción en función del tamaño relativo de la planta con respecto al matorral: T0, para el estimador supervivencia (supervivencia de plantas entre 3-4 cm de altura), y T1, T2 y T3, para el estimador TCR-Vol de regenerado juvenil (ver altura del regenerado en la Tabla 4). En el caso del estimador TCR-Vol, el índice RNE se calculó como la diferencia entre el TCR-Vol de plantas creciendo en la presencia de matorral (Mat-P) y el TCR-Vol en ausencia de matorral, es decir el valor medio del RNE obtenido de la comparación entre plantas Mat-P y plantas a las que se les había eliminado el matorral (Mat-R) y entre plantas Mat-P y plantas creciendo en ausencia de matorral (Mat-F).

Para el estimador S-acum, el índice RNE se calculó como la diferencia entre la supervivencia en febrero 2009 de plántulas establecidas entre los 0-30 cm desde el centro del matorral (bajo la cobertura del matorral) y la supervivencia de plántulas establecidas a una distancia > 30 cm desde el centro del matorral. Hay que tener en cuenta que debido a la altura del matorral (Tabla 4), las plántulas establecidas a una distancia superior a 30 cm desde el matorral, tendrían un efecto de sombreado probable. En el plano horizontal, la presencia o ausencia de matorral podría ser matizada y suavizada como la proximidad de la plántula al matorral vecino, estando debajo o fuera de la cubierta del matorral.

3. RESULTADOS

3.1. Efecto del matorral en el crecimiento de plantas juveniles establecidas de diferentes tamaños

Los resultados del experimento 1 indicaron que el efecto del tratamiento del matorral en el TCR-Vol de las plantas fue bajo y varió significativamente ($F = 121,3$; $p < 0,01$) con el tipo de dosel arbóreo (Tabla 5). El TCR-Vol varió significativamente entre las clases de tamaño de las plantas ($F = 4,9$; $p < 0,001$), y fue mayor para las plantas de tamaño relativo mayor (T3) en ambos tipos de dosel arbóreo (Tabla 6). El efecto de la eliminación del matorral en el TCR-Vol de las plantas de tamaño T1 no fue significativo y no se observaron diferencias entre los tipos de dosel. La tasa de crecimiento relativo de las plantas de tamaño T2 o tamaño intermedio incrementó significativamente con el tratamiento de eliminación del matorral en condiciones de dosel abierto, y el crecimiento relativo para las plantas de tamaño T3 no se vio afectado por el tratamiento de eliminación del matorral. Sin embargo, la tasa de crecimiento relativo de las plantas T3 que crecieron libres de matorral (Mat-F) fue significativamente mayor que la tasa de crecimiento de aquellas plantas que crecieron en presencia de matorral (Mat-P). La tasa de crecimiento de las plantas de tamaño T3 en presencia de matorral y con dosel cerrado no fue significativamente distinta de la tasa de crecimiento relativo de las plantas de tamaño T3 creciendo en condiciones de dosel abierto y sin presencia de matorral.

TABLA 5

Resumen del modelo lineal general (GLM) y parámetros para el análisis del efecto del dosel, tratamiento de matorral y tamaño de planta en el logaritmo natural de la tasa de crecimiento relativo (LnTCR-Vol) de plantas de *Pinus pinaster*

| Modelo R ² _{adj} (0,66) | SS | g.l. | p-valor |
|---|---------|------|---------|
| Intercept | 2685,01 | 1 | 0,000 |
| Dosel (A) | 1,68 | 1 | 0,479 |
| Error de la parcela | 11,05 | 4 | |
| Matorral (B) | 3,30 | 2 | 0,167 |
| Tamaño planta (C) | 220,52 | 2 | 0,000 |
| B × C | 6,66 | 4 | 0,127 |
| A × B | 8,93 | 2 | 0,009 |
| A × C | 3,59 | 2 | 0,143 |
| A × B × C | 3,37 | 4 | 0,452 |
| Error del split-plot | 107,15 | 118 | |

R²_{adj}: coeficiente de determinación ajustado del modelo; SS: suma de cuadrados; g.l.: grados de libertad; p-valor: valor de probabilidad del efecto.

TABLA 6

Logaritmo natural de la tasa de crecimiento relativo en volumen (LnTCR-Vol), de plantas juveniles de *Pinus pinaster* de diferente tamaño, después de una estación de crecimiento en condiciones de matorral y dosel diferentes

| Dosel | Matorral | Tamaño | | |
|-------|----------|---------------|---------------|---------------|
| | | T1 | T2 | T3 |
| C | Mat-F | 2,96 ± 0,32a | 4,51 ± 0,32c | 6,09 ± 0,36d |
| | Mat-P | 3,29 ± 0,32a | 4,40 ± 0,32bc | 6,54 ± 0,36de |
| | Mat-R | 2,58 ± 0,32a | 4,50 ± 0,32c | 5,76 ± 0,40d |
| A | Mat-F | 3,36 ± 0,39ab | 4,44 ± 0,49bc | 7,91 ± 0,56e |
| | Mat-P | 3,20 ± 0,32a | 3,61 ± 0,32ab | 5,98 ± 0,32d |
| | Mat-R | 3,24 ± 0,32a | 4,67 ± 0,32a | 6,34 ± 0,34d |

C: dosel cerrado; A: dosel abierto; Mat-F: plantas sin matorral circundante; Mat-P: plantas en presencia de matorral; Mat-R: plantas con parte aérea del matorral eliminado.

3.2. Emergencia natural y supervivencia de plántulas recién establecidas

En el experimento 2, la emergencia de plántulas durante la primavera de 2008 comenzó en junio (pico de emergencia) en todas las parcelas y bajo los dos tipos de dosel y ambiente de matorral (Tabla 7), y se extendió hasta julio, con una emergencia muy baja y una mortalidad alta (Figura 2). Tanto la emergencia como la supervivencia fueron mayores en parcelas de dosel cerrado y bajo la cubierta del matorral (0-30 cm). En agosto de 2008 no se observaron plántulas supervivientes en parcelas de dosel abierto, y sólo 27 de 244 plántulas habían sobrevivido en condiciones de dosel cerrado, entre las cuales, 20 estaban establecidas bajo la cubierta del matorral. Las plantas muertas estaban desecadas en el momento de la evaluación, sin síntomas de daño por insectos u hongos. El estrés hídrico del verano pareció ser la principal cause de mortalidad.

TABLA 7
Emergencia de plántulas en la primavera 2008 a partir del banco de semillas del suelo, y supervivencia después del verano, en condiciones de dosel y matorral diferentes

| Dosel | Emergencia (2008) | | | | Supervivencia (Feb-2009) | | | |
|----------|-------------------|---------|---------|---------|--------------------------|---------|---------|---------|
| | Cerrado | | Abierto | | Cerrado | | Abierto | |
| Matorral | 0-30 cm | > 30 cm | 0-30 cm | > 30 cm | 0-30 cm | > 30 cm | 0-30 cm | > 30 cm |
| Junio | 117 | 81 | 38 | 26 | 19 | 7 | 0 | 0 |
| Julio | 4 | 1 | 3 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |

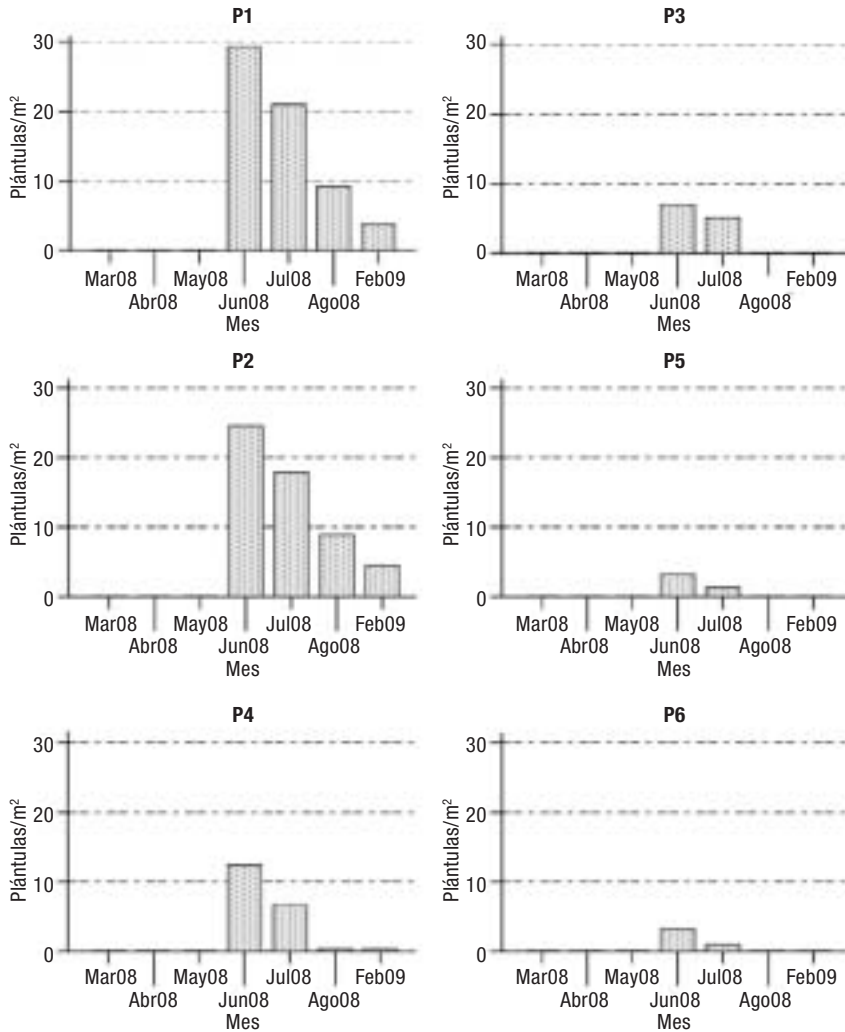


Figura 2

Densidad de plántulas establecidas en junio de 2008, y densidad de plántulas supervivientes hasta febrero 2009 en parcelas de dosel cerrado (P1, P2; P4) y dosel abierto (P3, P5, P6).

3.3. Efecto neto del matorral en plantas de diferentes tamaños

A partir de los resultados de los experimentos 1 y 2, y con los estimadores utilizados, se observaron interacciones positivas y negativas entre el matorral y el regenerado de forma simultánea (Figura 3). Considerando la tasa de crecimiento relativo en volumen (TCR-Vol), el índice RNE indicó que en condiciones de dosel abierto, la interacción fue negativa para todos los tamaños de planta, y que la intensidad de la interacción incrementó al aumentar el tamaño de la planta, aunque con una intensidad mayor para plantas de tamaño relativo intermedio (T2). En condiciones de dosel cerrado, la intensidad de la interacción aumentó con el tamaño de la planta para el estimador TCR-Vol, pero se observó un cambio en el signo de la interacción en función del tamaño de la planta, con un efecto positivo del matorral en plantas de tamaño T1, un efecto negativo en las de tamaño intermedio T2, y un efecto positivo en las plantas emergentes de tamaño T3. En el caso de la supervivencia de las plantas recién establecidas de tamaño T0, se observó una interacción positiva de intensidad alta en condiciones de dosel cerrado. Este índice no se pudo calcular para el dosel abierto debido a que murieron todas las plantas establecidas en estas condiciones.

4. DISCUSIÓN

Los estudios y resultados descritos se han centrado en el establecimiento y el crecimiento de la regeneración en fase temprana, y la interacción con matorral de *Cistus ladanifer*, después de una estación de crecimiento. Los resultados muestran interacciones positivas y negativas de forma simultánea, lo que coincide con resultados previos (Gómez-Aparicio *et al.*, 2005; Holmgren *et al.*, 1997; Holzapfel y Mahall, 1999). Se observaron situaciones diferentes en función del tipo de dosel arbóreo. 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. 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 (Rodríguez-García *et al.*, 2011b).

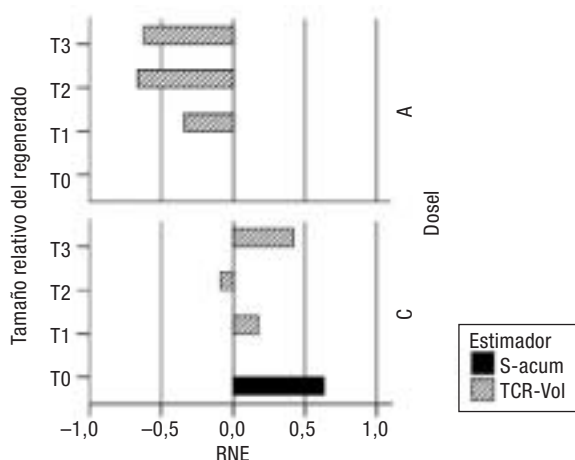


Figura 3

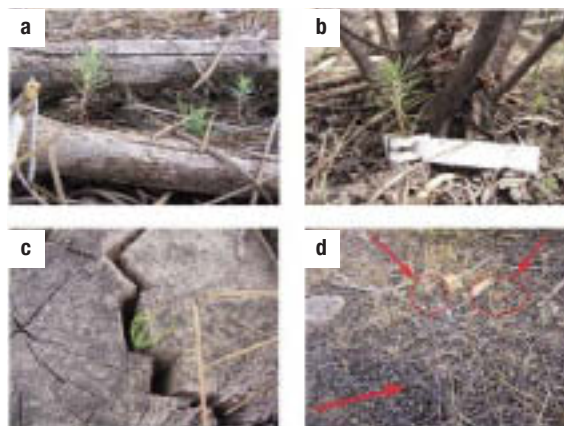
Efecto neto del matorral en el crecimiento relativo en volumen (TCR-Vol) y supervivencia (S-acum) de plantas de *Pinus pinaster* de diferentes tamaños. Valores positivos indican facilitación, y valores negativos competencia. C: dosel cerrado. A: dosel abierto.

Los cambios observados en el balance neto de la interacción entre el matorral y las plantas de diferentes tamaños bajo el dosel cerrado, y entre los tipos de dosel, podrían ser interpretados con el modelo propuesto por Holmgren *et al.* (1997). Este modelo describe el intercambio entre competición y facilitación en función de la hipótesis de que las plantas no pueden adaptarse simultáneamente a la sombra y a la tolerancia a la sequía (Smith y Huston, 1989). Otra aplicación más general formulada por Liancourt *et al.* (2005) dice que el resultado de facilitación parece ser una función (equilibrio) de una especie que cuente con ambas características: una baja tolerancia a un estrés concreto (por ejemplo un nivel bajo de luz en especies intolerantes a la sombra) y una fuerte capacidad de respuesta competitiva. *Pinus pinaster* es una especie demandante de luz (Awada *et al.*, 2003), y pionera que invade áreas perturbadas y puede crecer rápido, compitiendo con otras plantas (Richardson, 1998). El dosel abierto crea lo que es probable que sean las condiciones óptimas de luz para el crecimiento de *Pinus 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).

En unas condiciones de dosel abierto parecidas, si el regenerado estuviera establecido (abundante planta juvenil y con indicios de buen crecimiento), podría estudiarse la opción de la eliminación, de forma selectiva, del matorral, aunque son necesarios más ensayos para corroborar esta idea, ya que el efecto *per se* del tratamiento de eliminación de matorral fue bajo, pero podría haber influido en la respuesta de las plantas. Recientemente Zhao *et al.* (2009) observaron que el incremento medio anual en volumen para el *Pinus taeda* Linn variaba con el tratamiento de control de vegetación aplicado para la preparación del sitio. En esta situación también sería muy importante valorar el estatus social y el tamaño de la planta antes de la eliminación del matorral, ya que se ha visto que son factores importantes en el crecimiento de después de la eliminación del matorral (Casquet *et al.*, 2010).

Por el contrario, las plantas establecidas bajo dosel cerrado podrían presentar una capacidad competitiva alta debido a la mayor disponibilidad de nutrientes (mayor contenido en fósforo y agua en el suelo bajo dosel cerrado), pero baja tolerancia a las condiciones abióticas (como por ejemplo la sombra), y podrían por lo tanto, ser facilitadas por el matorral. Como se observó que el resultado de la interacción final varió con el tamaño de la planta, siendo negativo para las de tamaño intermedio, necesitamos otro razonamiento o explicación. La facilitación en condiciones de dosel cerrado, en el caso de las plantas juveniles suprimidas de tamaño T1 y plántulas recién emergidas de tamaño T0 (las cuales son menos tolerantes al estrés debido a su tamaño pequeño), podría estar asociada a 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; ésta mejora en las condiciones de humedad excedería a la demanda aumentada de humedad causada por el deterioro de la luz, resultando en una interacción positiva (Holmgren *et al.*, 1997). Otros estudios en sistemas mediterráneos describen resultados similares en plántulas de *Pinus sylvestris* L. y *Pinus nigra* Arn. (Castro *et al.*, 2004; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005), y *Pinus halepensis* Mill. (Gómez-Aparicio *et al.*, 2005), donde se observaron mayores porcentajes de supervivencia bajo la cobertura de matorral vivo de *Salvia lavandulifolia* Vahl, *Santolina canescens* Lag. y *Ulex parviflorus* Pourr., y bajo las ramas de matorral eliminado y colocado en el suelo imitando la cobertura del matorral, que en zonas abiertas sin vegetación o donde el matorral había sido eliminado. También se han observado efectos positivos del matorral en la supervivencia de plántulas de *Pinus ponderosa* Dougl. Ex Laws en masas norteamericanas en ambientes xéricos (Keyes *et al.*, 2005), y en otras coníferas como *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic-Serm. *et al.* en bosques de La Patagonia (Kitzberger *et al.*, 2000; Letourneau *et al.*, 2004).

En el caso de *Pinus pinaster*, recientemente se ha descrito un efecto positivo de los restos de madera (ramas y troncos en el suelo) en la regeneración de esta especie después de un incendio (Castro *et al.*,

**Figura 4**

Diferentes micrositios de establecimiento natural de plántulas de *Pinus pinaster* (a, b, c), y muerte por desecación de plántulas establecidas en micrositios donde se eliminó la parte aérea del matorral más cercano (d).
Autor de la foto (c): Pilar Valbuena.

2010), que parece estar relacionada con la mejora de las condiciones microclimáticas y edáficas bajo la sombra de los restos, ya que la presencia de ramas puede reducir la radiación y la temperatura del suelo y puede producir un aumento de la humedad relativa en el ambiente, reduciendo así el riesgo de daños por estrés hídrico. Aunque nosotros no hemos considerado estos ambientes, sí hemos observado ejemplos en el sitio experimental, y en otras condiciones en campo, que corroboran estos resultados (Figura 4).

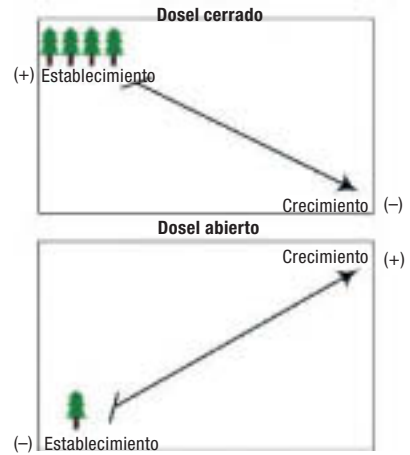
La interacción negativa observada entre el matorral y las plantas de tamaño intermedio o T2 en condiciones de dosel cerrado, podría deberse a que estas plantas son más competitivas por un mayor acceso a recursos edáficos, al tener un sistema radical más profundo o una densidad de raíces mayor (Kramer y Kozlowski, 1979), de forma que la limitación por luz podría tener más peso que la limitación por humedad y nutrientes, resultando en una interacción negativa. Por último, no podemos descartar la posibilidad de que el efecto positivo en el TCR-Vol de plantas del tamaño T3 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).

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 (Gómez-Aparicio *et al.*, 2005; Letourneau *et al.*, 2004), lo que señala la necesidad de considerar diferentes estimadores en la evaluación de las interacciones planta-planta (Maestre *et al.*, 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 (Grime, 1979), especialmente para plántulas pequeñas, como lo demuestra el índice RNE. En la Figura 5 se ilustra el conflicto para el regenerado entre crecer y sobrevivir en los dos ambientes de dosel arbóreo considerados.

5. CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio muestran interacciones positivas y negativas de forma simultánea, entre plantas de *Pinus pinaster* y matorral de *Cistus ladanifer* durante el mismo periodo de crecimiento. El estatus social y el tamaño de la planta, y la estructura del dosel arbóreo y la distancia al matorral parecen ser factores clave en el balance neto del efecto del matorral. Sin tener en cuenta el tipo de dosel arbóreo,

Figura 5
 Ilustración de los conflictos entre los individuos del regenerado en ambientes de dosel arbóreo diferente. 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. Adaptado a partir de Keyes y Maguire (2005).



la humedad relativa atmosférica y la temperatura del suelo al medio día variaron entre micrositios sin matorral y micrositios bajo la cubierta del matorral. Estos cambios en los factores de micrositio podrían determinar la fase de establecimiento temprana y el crecimiento de plantas de *Pinus pinaster*, así como la estructura de la regeneración. Es necesario continuar con la investigación en esta área para explorar los efectos del manejo del matorral en la regeneración de *Pinus pinaster* y otras especies forestales leñosas.

6. AGRADECIMIENTOS

Queremos mostrar nuestro agradecimiento al *Ministerio de Ciencia e Innovación* por la financiación de los proyectos AGL2001-1780, AGL2004-07094-C02-02 y AGL2007-65795, y la beca FPI: BES-2005-7498; a Pedro Abati y *La Sociedad de las Navas del Marqués*, S.A. por su apoyo en la realización de este trabajo y su ayuda con la selección del rodal de trabajo; a la Agencia Española de Meteorología (AEMET) por la facilitación de los datos climáticos; a E. Escalante, S. Bogino, C. Herrero, P. Valbuena, A. Sanz, I. Ruano, A. de Lucas, M. Gómez, Y. Pallavicini y J. Díez por asistencia en campo.

CONCLUSIONES E IMPLICACIONES PARA LA GESTIÓN

Existen interacciones negativas (competencia) y positivas (facilitación) entre plántulas de *Pinus pinaster* y el matorral. Estas interacciones pueden cambiar de signo con el desarrollo de las plántulas.

Las plántulas bajo cubierta (bien de matorral o bien de arbolado) tiene una mayor probabilidad de supervivencia inicial pero, una vez superada ésta, en la fase de establecimiento su potencial de crecimiento es reducido.

Los micrositios determinan la fase de establecimiento y crecimiento de las plántulas de modo que la estructura de los regenerados está determinada por cambios de la estación a escalas pequeñas.

7. LISTADO DE REFERENCIAS

- Awada, T., Radoglou, K., Fotelli, M. N., Constantinidou, H. I. A. (2003). Ecophysiology of seedlings of three Mediterranean pine species in contrasting light regimes. *Tree Physiology*, 23: 33-41.
- Bertness B., Callaway R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 191-193.
- Bloom, A. J., Chapin III, F. S., Money, H. A. (1985). Resource limitation in plants- an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 363-392.
- Callaway, R. M. (1995). Positive interactions among plants. *Botanical Review*, 61: 306-349.
- Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., Paolani, L., Pugnaire, F. I., 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.
- Callaway, R. M., Walker, L. R., (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78: 1958-1965.
- Casquet, 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. *Annals of Forest Science*, 67: 105.
- Castro, J., Allen, C. D., Molina-Morales, M., Marañón-Jiménez, S., Sánchez-Miranda, A., Zamora, R. (2010). Salvage logging versus the use of burnt wood as nurse object to promote post-fire tree seedling establishment. *Restoration Ecology*. doi:10.1111/j.1526-100X.2009.00619.x.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. A., Gómez-Aparicio, L. (2004). Benefits of using shrubs as nurse plants for restoration in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology*, 12 (3): 352-358.
- García, D., Zamora, R., Hódar, J. A., Gómez, J. M., Castro, J. (2000). Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation*, 95: 31-38.
- García-Salmerón, J. (1995). Manual de repoblaciones forestales II. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid.
- González-Alday, J., Martínez-Ruiz, C., Bravo, F. (2008). Evaluating different harvest intensities over understory plant diversity and pine seedlings, in a *Pinus pinaster* Ait. natural stand of Spain. *Plant Ecology*. doi: 10.1007/s11258-008-9490-2.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J., Baraza, E. (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14 (4): 1128-1138.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J., Zamora, R., Boettinger, J. L. (2005). Canopy vs. Soil effects of shrubs facilitating tree Seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 16: 191-198.
- Grime, J. P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley Chichester, UK.
- Herrero, C., San Martín, R., Bravo, F. (2007). Effect of heat and ash treatments on germination of *Pinus pinaster* and *Cistus laurifolius*. *Journal of Arid Environments*, 70: 540-548.
- 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*, 65: 1747-1761.
- IPCC (2007). Fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In, Cambridge University Press, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Kellman, M., Kading, M. (1992). Facilitation of tree seedling establishment in a sand dune succession. *Journal of Vegetation Science*, 3: 679-688.
- Keyes, C., Maguire, D. (2005). Positive seedling-shrub relationships in natural regeneration of ponderosa pine. Technical Report. PSW-GTR-198. USDA Forest Service, pp. 95-107.
- 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., Kozłowski, T. T. (1979). *Physiology of woody plants*, Academic Press, New York.
- Letourneau, F. J., Andenmatten, E., Schlichter, T. (2004). Effect of climatic conditions and tree size on *Austrocedrus chilensis*-shrub interactions in northern Patagonia. *Forest Ecology and Management*, 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 (6): 1611-1618.
- 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. *Journal of Ecology*, 94: 17-22.
- Mesón, M., Montoya, M. (1993). *Selvicultura mediterránea*. Mundi Prensa, Madrid.
- Pugnaire, F. I., Haase, P., Puigdefabregas, M., Cueto, M., Clark, S. C., Incoll, L. D. (1996). Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semiarid environment in southeast Spain. *Oikos*, 76: 455-464.
- Richardson, D. M. (1998). *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rodríguez-García, E., Ordóñez, C., Bravo, F. (2011a). Effects of shrub and canopy cover on the relative growth rate of *Pinus pinaster* Ait. seedlings of different sizes. *Annals of Forest Science*. (*In press*).
- Rodríguez-García, E., Bravo, F., Spies, T. (2011b). Effects of overstorey canopy, plant-plant interactions and soil properties on Mediterranean maritime pine seedling dynamics. *Forest Ecology and Management*. (*Under revision*).
- Ruano, I., Pando, V., Bravo, F. (2009). How do light and water influence *Pinus pinaster* Ait. germination and early seedling development? *Forest Ecology and Management* 258: 2647-2653.
- Smith, T. M., Huston, M. A. (1989). A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio*, 83: 49-69.
- Zhao, D., Kane, M., Borders, B. E., 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. *Annals of Forest Science*, 66: 705.
- Werner, C., Correia, O. A., Ryel, R. J., Beyschlag, W. (1998). Modeling whole plant primary production of macchia species: assessing the effects of photoinhibition and foliage orientation. *Revista de Biología* 16: 247-257.
- Zamora, R., García-Fayos, P., Gómez-Aparicio, L. (2004). Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica (pp. 371-393). En: Valladares, F. (Ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid.