

La investigación en regeneración natural de las masas forestales

Marta Pardos, Felipe Bravo, Francisco Javier Gordo, Gregorio Montero, Rafael Calama

RESUMEN

La consecución de la regeneración natural constituye un objetivo fundamental en la gestión sostenible de los sistemas forestales, lo que justifica la necesidad de establecer líneas de investigación centradas en el estudio de este proceso. La investigación en regeneración natural se ha abordado tradicionalmente desde dos perspectivas diferenciadas. La primera se centra en el estudio individualizado de cada una de las fases que definen el proceso (fructificación, dispersión, germinación...), lo que permite identificar los distintos cuellos de botella que condicionan el éxito de la regeneración. La segunda aproximación plantea el estudio integral del proceso en su conjunto, estudiando el regenerado establecido e identificando aquellos factores que favorecen el proceso. En el presente capítulo se describen y discuten en detalle estas dos aproximaciones al estudio de la regeneración, concretándolas en las líneas de investigación sobre el estudio de la regeneración natural en *Pinus pinea* L. y *Pinus pinaster* Ait. desarrolladas a través de distintos proyectos de investigación en el INIA, la UVA y el IUGFS.

1. PROCESOS Y FACTORES CLAVES EN LA REGENERACIÓN

La regeneración natural permite la continuidad espacial y temporal de una masa forestal. Dicha regeneración comprende la sucesión en el tiempo de una serie de fases que abarcan desde la fecundidad del adulto; la producción de fruto y dispersión de las semillas; la predación pre- y post-dispersión de las semillas; su germinación y nascencia; la supervivencia y crecimiento de las plántulas en los periodos iniciales (más críticos para la supervivencia) y durante los años posteriores de consolidación de su permanencia, hasta alcanzar el estado de monte bravo. El desarrollo de estas distintas fases y la consecución de las mismas se ven muy influidos por los factores ambientales (ej., luz, temperatura, agua) (Smith, 1986; Matthews, 1989), al que se unen la multiplicidad de factores de clima (p. ej., déficit de la presión de vapor atmosférico) y suelo (p. ej., nutrientes minerales, textura) y la concurrencia de otros seres vivos presentes (competencia inter e intraespecífica, facilitación y predación), que marcan de forma primordial las sucesivas etapas de la regeneración de una masa arbórea. En todo caso, la importancia relativa de cada uno de estos procesos puede variar según los requerimientos ecológicos y las características biológicas de cada especie, la densidad y composición de la comunidad vegetal, el estado sucesional dentro de la comunidad, la densidad de los predadores y las variaciones temporales en los factores climáticos (Clark *et al.*, 1999).

De acuerdo a lo anterior, el estudio de la regeneración natural de las especies forestales se ha abordado desde dos perspectivas diferentes. Algunos estudios plantean el análisis individualizado de los distintos procesos que abarcan la regeneración, identificando los factores de influencia para cada uno de ellos (p. ej., Rey y Alcántara 2000; Ordóñez *et al.*, 2004; Sagnard *et al.*, 2002), de manera tal que el proceso de regeneración se considera como un sistema com-

puesto por una serie secuencial de estados (desde la emergencia de la flor hasta el regenerado establecido) definido por la probabilidad de transición entre ellos. Una segunda línea de trabajo plantea el estudio integral de la regeneración desde un aspecto más fenomenológico, centrándose en el regenerado ya establecido, y asociando la probabilidad final de éxito a las condiciones ambientales de aquellas estaciones donde se ha instalado el regenerado (p. ej., Grassi *et al.*, 2004; Eerikainen *et al.*, 2007; Rodríguez-García *et al.*, 2007). La primera aproximación permite identificar qué proceso puede constituir el cuello de botella en la regeneración, aún a costa de una mayor complejidad experimental. Por otra parte, la segunda aproximación, al requerir muestreos más sencillos, en muchos casos no sujetos a un diseño experimental, permite abarcar un rango de heterogeneidad espacial más amplio. En ese sentido puede ser más eficiente a la hora de establecer los factores limitantes a la regeneración y determinar la probabilidad de consecución del regenerado, pero sin llegar a explicar la dinámica del proceso. En el presente capítulo se expondrá, en primer lugar, un análisis de los procesos en los que se puede descomponer la regeneración forestal; en segundo lugar, se describirá el estudio del establecimiento del regenerado; seguidamente se analizarán los métodos de modelización de la regeneración, para terminar con una perspectiva de los programas de investigación que sobre regeneración de pinares de *Pinus pinea* L. y *Pinus pinaster* Ait. se están desarrollando en la Meseta Castellana.

2. ESTUDIO INDIVIDUALIZADO DE LOS PROCESOS Y LOS FACTORES IMPLICADOS EN LA REGENERACIÓN NATURAL

2.1. Fructificación

La disponibilidad de fruto y semilla viable es un elemento clave para la regeneración natural, constituyendo el primer cuello de botella que puede limitar la consecución de la misma. El análisis del patrón espacial y, en especial, del patrón temporal de fructificación de las especies vegetales se considera un elemento clave en el estudio de la ecología reproductiva y evolutiva de las mismas (Herrera *et al.*, 1998). El estudio de la fructificación de las especies forestales requiere disponer de datos fiables acerca de las cosechas, medidos a nivel de individuo o por superficie, en un amplio rango de características ambientales y/o de gestión, durante una serie de años, lo que constituye una seria limitación. La producción de fruto y/o semilla puede estimarse de distintas maneras:

- Recolección directa de frutos en las plantas (p. ej., Calama *et al.*, 2008).
- Recolección de frutos o semillas en trampas establecidas a tal fin en el área de estudio (p. ej., Sork *et al.*, 1993).
- Estimación visual de cosechas (p. ej., Eis, 1976; Koenig *et al.*, 1994).

La variabilidad espacial en la producción de fruto se ha asociado tradicionalmente a atributos propios de la estación (características edáficas, climáticas y orográficas), de la masa forestal (espesura, madurez) y del árbol (edad, dimensiones, competencia, genotipo) (Sirois, 2000; García *et al.*, 2000; Calama *et al.*, 2008). Por el contrario, el estudio de la vecería (patrón sincronizado de variabilidad interanual en la producción de fruto) ha despertado mucho mayor interés en la ecología forestal, habiéndose postulado diferentes hipótesis para explicar este patrón, entre las que cabe citar las teorías de asignación y agotamiento de recursos, la teoría de saciación de predadores, la sincronía entre producción y niveles poblacionales de polinizadores y/o dispersores, la teoría de polinización anemógama, y la hipótesis de economía de escalas. Pese a la gran can-

tividad de trabajos publicados, hasta el momento no se ha identificado ninguna teoría como la más adecuada, proponiéndose incluso la posibilidad de intervención conjunta de distintas hipótesis, cobrando más importancia uno u otra según las condiciones ambientales (Calama *et al.*, 2011). Desde el punto de vista de la gestión forestal, la mayor parte de los trabajos se han centrado en describir estos patrones temporales de variabilidad, siendo muy pocos los que se han aventurado a desarrollar modelos que permitan predecir la producción y disponibilidad de fruto en un año determinado (Calama *et al.*, 2011).

2.2. Dispersión primaria

La heterogeneidad espacial en la lluvia de semillas es considerada como un determinante fundamental en la dinámica de la regeneración natural (Nathan *et al.*, 2000), condicionando el patrón espacial de aparición del regenerado. En semillas dispersadas por el viento, la abundancia de la lluvia de semillas disminuye normalmente de forma monótonica con la distancia al árbol padre, no siendo éste el patrón de reclutamiento para semillas dispersadas por animales o el agua. El estudio de la dispersión primaria de semilla se ha abordado principalmente utilizando trampas de recogida semilla ubicadas en distintos estratos y a diferentes distancias de los potenciales árboles padre (Cottrell, 2004), lo que obliga a que tanto la distancia de dispersión como la verdadera fuente de semilla sean inferidos de algún modo (Nathan *et al.*, 2000). A partir de los datos anteriores, se construyen mediante técnicas de máxima verosimilitud y modelización inversa (Ribbens *et al.*, 1994), curvas empíricas de dispersión de semilla a un punto determinado basadas en funciones de densidad de probabilidad conocida (Normal, Weibull, Poisson...). Una alternativa a estos modelos de dispersión inversa lo constituyen los modelos mecanicistas (ej., Nathan *et al.*, 2002), que describen la curva de dispersión como un proceso físico a partir de las características físicas de los árboles, las semillas y la intensidad del agente dispersor (normalmente viento).

Otros trabajos estudian el patrón de dispersión recurriendo a la identificación genética de pies progenitores y plántulas descendientes (Ouborg *et al.*, 1999). Estas últimas técnicas tienen como principal ventaja el poder asignar sin error el árbol madre de cada plántula, y como inconveniente el que se refieren únicamente al regenerado emergido, no considerando aquella semilla llegada a puntos donde no ha podido germinar y establecerse.

Los trabajos de dispersión primaria se centran en dos aspectos principales: (1) predecir la abundancia de semillas en un punto dado y el efecto del patrón espacial, madurez y composición específica del arbolado adulto (Houle, 1995) y (2) predecir la dispersión a larga distancia (Nathan, 1999; Bullock y Clarke, 2000).

2.3. Predación pre y post-dispersión. Dispersión secundaria

La fauna juega un papel fundamental en la dinámica de las especies vegetales, estableciendo tanto relaciones de antagonismo (predación directa de la semilla antes o después de la dispersión de la misma) que pueden constituir un factor limitante a la regeneración, como de mutualismo (dispersión secundaria de semillas por frugívoros y granívoros hasta micrositios alejados o inaccesibles desde la fuente original) (Janzen, 1971). Mientras que la predación pre-dispersión tiene efectos sobre la cantidad total de semilla disponible, la predación post-dispersión y la dispersión secundaria tienen consecuencias demográficas severas, sobre todo para semillas que no se entierran (Van der Wall *et al.*, 2005), alterando el patrón inicial de disponibilidad de semi-

lla surgido tras la dispersión primaria y modificando, por tanto, el patrón espacial de establecimiento de plántulas.

Pese a su importancia como potencial factor limitante a la disponibilidad de semilla, la predación pre-dispersión en especies forestales ha sido muy poco estudiada (Jordano, 1989; Worthy *et al.*, 2006), principalmente debido a su complejidad. Este tipo de estudios requieren el seguimiento de frutos en el árbol (por marcaje o conteo fotográfico) o la realización de muestreos en el suelo buscando restos del fruto consumido, que posteriormente deben relacionarse con la producción total de fruto sano. En el caso de la predación post-dispersión, los dispositivos experimentales se basan en instalar puntos de control donde se deposita semilla (o fruto) y realizar un seguimiento de la evolución de las mismas. Estos puntos suelen estar protegidos de forma tal que sólo permitan el acceso de un tipo específico de predadores (Ordóñez *et al.*, 2004). Los estudios de predación pre y post-dispersión pueden acompañarse del inventario de potenciales predadores mediante censos, trampeo clásico o fototrampeo.

La finalidad principal de los estudios de predación es identificar los atributos del individuo, de la masa o de la estación que determinen la probabilidad de consumo de semilla en un punto del espacio e instante determinados. En ese sentido, y desde un punto de vista general, se ha identificado un efecto significativo de la cobertura vegetal en la tasa de predación de semillas grandes por roedores, ya que una cubierta vegetal alta y abundante influye favorablemente sobre los patrones de búsqueda de alimento (Hulme, 1997; Hulme y Hunt, 1999). En cualquier caso, se identifican grandes patrones de variabilidad intra e interanual (Ordóñez *et al.*, 2004) asociados tanto a los ciclos de las especies como a la fluctuación de sus poblaciones (Laliberté *et al.*, 2008). Otros efectos generales identificados son la preferencia por almacenar y no preñar directamente semillas grandes (Alcántara *et al.*, 2000; Zhang *et al.*, 2008), la influencia del patrón de fragmentación de los rodales (Santos y Tellería, 1997) o la distancia a los pies padres. Una segunda finalidad es la de cuantificar la tasa máxima de predación, lo que permite determinar si la predación puede o no ser (según años y condiciones ambientales) un factor limitante a la regeneración, como se ha identificado en distintas especies del género *Quercus* (Santos y Tellería, 1997; Zhang *et al.*, 2008), pero también en especies del género *Pinus* de semilla pequeña —p. ej., en poblaciones relicticas de *Pinus sylvestris* L. del sudeste español, donde se ha descrito hasta un 90% de predación pre-dispersión y entre el 60-90% de predación post-dispersión (Castro *et al.*, 1999) o en regenerados post-incendio de *Pinus nigra* Arnold (Ordóñez *et al.*, 2004).

La dispersión secundaria es una consecuencia indirecta de los procesos de predación, puesto que se produce cuando los predadores, bien por defecación, extravío o almacenaje de la semilla, la depositan en un punto que no hubiese alcanzado originalmente. El patrón final de presencia de la semilla tras la dispersión secundaria, terciaria, etc., puede ser muy diferente al patrón de dispersión primaria (Houle, 1995), ya que las semillas alcanzarán distancias mucho mayores. Esta dispersión secundaria a largas distancias por animales es común en especies de semilla grande (p. ej., *Fagaceas* y *Pinus* de semilla grande; Jordano y Godoy, 2002; Hardesty *et al.*, 2006). El estudio de la dispersión por animales suele complementar al estudio de la predación, y requiere bien del marcaje de frutos o semillas y su posterior seguimiento (se han propuesto distintas técnicas que van del etiquetado al marcaje radioactivo), o bien del seguimiento —mediante observación directa o radio-control remoto— de la actividad de los propios predadores. Los objetivos de estos estudios abarcan tanto cuantificar qué porcentaje de semillas son dispersadas por los animales, como la identificación de microhábitats preferenciales para la captura-depósito de las semillas por parte de la fauna (Van der Wall *et al.*, 2005).

2.4. Germinación y emergencia

Tras los procesos de dispersión la semilla alcanza un punto donde, si el microhábitat es adecuado, se producirá la germinación y emergencia de la plántula. Los estudios sobre germinación tienen distintas finalidades principales: (1) evaluar la capacidad germinativa de las especies y comparar cómo distintos factores extrínsecos (procedencia, tamaño, abundancia de cosecha, técnicas para favorecer la germinación...) pueden afectar a la variabilidad intra-específica; (2) identificar los niveles de humedad, luz y temperatura óptimos para la germinación; y (3) definir los nichos espacio-temporales más favorables a la germinación. En los dos primeros casos, los experimentos germinativos suelen realizarse en condiciones controladas en cámara o invernadero, de acuerdo a las normas ISTA, y correspondiéndose el ensayo con un diseño experimental clásico. El tercer tipo de experiencias suelen desarrollarse en campo, y permiten identificar en condiciones naturales los atributos de microhábitat (cobertura, exposición) y los factores climáticos que definen el patrón espaciotemporal de emergencia.

El porcentaje de emergencia total (indicador de la capacidad germinativa) se ha relacionado con la heterogeneidad macroambiental (Ordóñez *et al.*, 2004; Laliberté *et al.*, 2008), especialmente asociada a luz, cobertura, y contenido de agua en el suelo (Urbieto *et al.*, 2008). A nivel de micrositio el momento de inicio y la velocidad de germinación presentan una variabilidad más acentuada que la capacidad germinativa total (Ordóñez *et al.*, 2004). Esto sugiere que factores como la textura del suelo, el porcentaje de materia orgánica, la microtopografía, o la cobertura herbácea, sin afectar la capacidad germinativa total, condicionan una emergencia más temprana y/o más rápida, según afecten a la temperatura y contenido de agua del suelo (Castro *et al.*, 2005; Laliberté *et al.*, 2008). Otros factores que afectan a la variabilidad en la capacidad germinativa final son la cantidad de semillas producidas (Sagnard *et al.*, 2007) y el tamaño de las mismas (Pardos *et al.*, 2005; Urbieto *et al.*, 2008). El nicho óptimo (tanto en capacidad germinativa final como en velocidad de germinación) tiene también una componente temporal definida por la variabilidad interanual en factores climáticos, algo que se ha evidenciado especialmente en los medios mediterráneos (Gómez-Aparicio *et al.*, 2005; Urbieto *et al.*, 2008; Calama *et al.*, ver capítulo 8).

Por último, e independientemente de la tasa de germinación, la presencia de una capa densa de herbáceas inhibe la emergencia, posiblemente a través de diversos mecanismos como el constituir una barrera física que impide la penetración de la radícula en el suelo, y la competencia directa por nutrientes y agua.

2.5. Supervivencia y crecimiento

Una vez producida la germinación e instalación de la plántula, deben darse una serie de condiciones adecuadas a la supervivencia y posterior crecimiento de la misma. El estudio de estas fases se realiza a partir del seguimiento en el tiempo de plántulas emergidas, seleccionadas de forma sistemática (parcelas, transectos...) o dirigida, de forma tal que se pueda relacionar la supervivencia y desarrollo de las plántulas con distintas condiciones microambientales (luz, cobertura, posición respecto al arbolado adulto) y climáticas. Una gran parte de los trabajos se orientan a identificar si existe una relación espacial y temporal entre la cantidad de semilla dispersada y la cantidad de plántulas finalmente establecidas (hipótesis de acoplamiento, según Schupp, 1995) o si son eventos independientes (desacoplamiento), lo que permite definir distintas estrategias específicas (Shibata y Nakashizuka, 1995). Para especies de zonas templadas se ha identificado generalmente la existencia de acoplamiento en la fase inicial (relación directa entre la abundancia de

semillas y la presencia de plántulas), aunque el patrón se pierde al existir largas diferencias en la supervivencia inicial entre micrositios (Rey y Alcántara, 2000), asociadas con el temperamento de las especies (Shibata y Nakashizuka, 1995; Sagnard, 2007), el tamaño de la semilla (Moles *et al.*, 2005), condiciones del microhábitat (Ordóñez *et al.*, 2004; Pardos *et al.*, 2007; Laliberté *et al.* 2008), competencia intra-específica (Shibata y Nakashizuka, 1995; Houle, 1995; Eerikainen *et al.*, 2007) o la acción de predadores (Howe y Smallwood, 1982). Desde el punto de vista temporal, las teorías clásicas en ecología postulan que los años de buena cosecha y dispersión se corresponden con años de elevadas tasas de supervivencia (teoría de escape de predadores, Janzen, 1971, confirmada, p. ej., en Harms *et al.*, 2000, o Nathan y Müller-Landau, 2000). Sin embargo, esta teoría se ha demostrado incorrecta para otras especies (Takeuchi y Nakashizuka, 2007) en las que la mortalidad del primer año puede mostrar gran variabilidad interanual, no relacionada con el tamaño de la cosecha sino con condiciones climáticas que afecten a factores como el momento de emergencia o la disponibilidad hídrica durante los meses de sequía (Urbieta *et al.*, 2008).

3. ESTUDIO DEL REGENERADO EXISTENTE PARA UNA ESPECIE Y CIRCUNSTANCIAS CONCRETAS

3.1. Influencia de las condiciones de luz

La estructura de la masa forestal ejerce una influencia considerable sobre el patrón de reclutamiento del regenerado. En concreto, los huecos creados en la masa se consideran un factor determinante de la dinámica espacial y temporal de la regeneración natural, especialmente en bosques con estructura compleja (Coates y Burton, 1997). Un hueco natural se forma tras la muerte o poda natural de ramas grandes, muerte de un árbol o grupo de árboles, que crean una apertura en la masa (Coates y Burton, 1997). El patrón del sotobosque, especialmente en su relación con los huecos que se abren en la masa, tiene un efecto en la regeneración. El tamaño del hueco afecta al crecimiento de las plantas, especialmente en especies intolerantes a la sombra (Cole y Newton, 2009). Cada hueco, según su tamaño, presenta una combinación característica de regímenes de luz, que se correlacionan con otros atributos microclimáticos, que en conjunto determinan las respuestas del regenerado (Coates y Burton, 1997). Además, como la disponibilidad lumínica puede variar drásticamente en distancias cortas dentro del hueco, la posición en el mismo resulta también crítica (Grassi *et al.*, 2004). En algunas especies (p. ej., las mediterráneas) se ha observado que el máximo crecimiento y supervivencia no ocurre a pleno sol, aunque el nivel óptimo de luz tiende a incrementarse con la intolerancia a la sombra de las especies (Lieffers y Stadt, 1994). Para algunas coníferas de Norte América (Carter y Klinka, 1992) encontraron que un incremento de humedad del suelo requiere un aumento del PAR con el fin de mantener igual tasa de crecimiento.

La cantidad de luz que llega al suelo depende de la localización geográfica (especialmente importante en latitudes altas), de la densidad de la masa y del tamaño y orientación de los posibles huecos en la espesura (Poulson y Platt, 1989). Además, se requieren huecos mayores en las exposiciones de umbría para obtener el régimen lumínico deseado (Malcolm *et al.*, 2001). La altura y estructura de la masa que rodea al hueco influyen en gran medida en la proporción de luz que llega al regenerado. Cuanto más se adapte la especie arbórea al tamaño del hueco más se minimizará la mortalidad en las primeras edades y se maximizarán las tasas de crecimiento.

Las especies intolerantes a la sombra suelen ser más susceptibles a la competencia radical que las especies tolerantes (Tyron y Chapin, 1983). Los árboles adultos crean sombra sobre el regenerado, por tanto reducen la cantidad de luz necesaria para la fotosíntesis, lo que puede limitar el crecimiento (Mitchell y Kirby, 1990).

3.2. Influencia de la diversidad del micrositio

Las condiciones del micrositio pueden ser de gran importancia para el establecimiento del regenerado, jugando un papel fundamental para determinar el éxito de la regeneración. Winsa (1995) concluye que parte de una buena calidad de semilla, el suelo y la preparación del micrositio son cruciales para la emergencia del regenerado. Por ejemplo, *Pinus sylvestris* germina adecuadamente con un suelo preparado (con humus y suelo intacto) para mantener la humedad de la semilla lo suficientemente alta para permitir la germinación (Oleskog y Sahlén, 2000). Por otra parte, la materia muerta ofrece varias ventajas potenciales al regenerado, siendo importante el estado de pudrición de la misma (Mori *et al.*, 2004). Por ejemplo, para diferentes especies de *Abies* y *Picea* se establece una asociación estrecha entre la presencia de madera muerta y la germinación y supervivencia del regenerado; en algunos casos siendo necesaria la presencia de troncos para que la especie se regenere (Moris *et al.*, 2004; Parish y Antos, 2005). Por el contrario, una capa de musgo puede inhibir en gran medida el establecimiento del regenerado (LePage *et al.*, 2000). En general, la presencia de una capa densa de hierba dificulta el contacto de la semilla dispersada con el suelo mineral. Por ejemplo, Rodríguez-García *et al.* (2007, 2010 y 2011b) trabajando con regenerados de *Pinus pinaster* Ait. encontraron una correlación negativa entre la cobertura herbácea y la densidad del regenerado. Además, la intensidad de la competencia con herbáceas aumenta al disminuir la disponibilidad hídrica (Davis *et al.*, 1998). Junto con el sustrato, la posición microtopográfica también condiciona la supervivencia. Así, la elevación y la pendiente en determinados microsítios proporcionan protección frente a la acumulación de hojarasca (Parish y Antos, 2005).

3.3. Dinámica espacial del regenerado

El comportamiento del regenerado depende de los patrones de disponibilidad de recursos. Estos recursos varían espacial y temporalmente, difiriendo la capacidad de las especies para tolerar la escasez de recursos. Además, puede ocurrir que más de un recurso sea limitante simultáneamente, o en diferentes momentos en un mismo sitio, o para diferentes especies que crecen juntas (Latham, 1992). En una masa mixta, las diferencias en el comportamiento de las especies a lo largo de un gradiente de recursos determinarán los patrones de abundancia del regenerado de cada una de ellas. En este sentido, las técnicas de estadística espacial se emplean para comprender los procesos implicados en la dinámica de la regeneración (Camarero *et al.*, 2000; Grassi *et al.*, 2004). Un primer paso para conocer los procesos detrás de la regeneración es identificar los patrones espaciales del arbolado adulto y del regenerado. Para ello, uno de los métodos más utilizados en ecología para caracterizar el patrón espacial del regenerado es la función $K(d)$ de Ripley (Ripley, 1981), que muestra un tipo, una escala y una intensidad del patrón para un número de puntos distribuidos en un plano, mediante el análisis de las distancias entre ellos. La función $K(d)$ de Ripley es un estadístico eficiente para el análisis del patrón espacial, permitiendo discriminar entre una distribución agregada, regular o al azar, independientemente del área de la parcela muestreada (Rozas, 2002). Por ejemplo, el patrón espacial del regenerado de *Pinus sylvestris* en la Sierra de Guadarrama es agregado (Pardos *et al.*, 2005), repitiéndose el patrón descrito para esta especie en el norte de la Península Ibérica (González-Martínez y Bravo, 2001) y para otros pinos mediterráneos como *Pinus pinea* y *Pinus uncinata* (Camarero *et al.*, 2005; Barbeito *et al.*, 2008). Además, existen funciones intertipo que describen la relación espacial entre el regenerado de diferente edad o altura (Moeur, 1993; Wang *et al.*, 2003). Por otra parte, si se quiere identificar el grado en que la regeneración natural varía según el tamaño y la

proximidad de la copa del árbol más cercano (siendo un factor que favorece la facilitación y la dispersión) se tiene que recurrir a una aproximación donde las copas del árbol se proyectan en una cuadrícula, en lugar de considerarse puntos. Esto resulta de gran importancia cuando se estudia la dinámica del regenerado en especies de copa amplia e irregular, como es el caso del *Pinus pinea* (Barbeito *et al.*, 2008). El tiempo es otro factor importante a tener en cuenta para inferir procesos a partir del patrón espacial, ya que nos permite distinguir entre los efectos de competencia y un posible efecto más marcado de agregación en las etapas iniciales de crecimiento del regenerado (Getzin *et al.*, 2008). Cuando no existen datos cronosecuenciados, la edad o las clases de edad de las plantas se pueden emplear como sustitutos demográficos para incluir un componente del tiempo en el análisis (Barbeito *et al.*, 2009).

3.4. Impacto de herbívoros sobre el regenerado

Para asegurar el éxito de la regeneración natural, la presión por ungulados debe mantenerse controlada. Tanto la caza mayor como las especies de ganado doméstico pueden cambiar la forma y arquitectura del regenerado, retardar su crecimiento (Kuiters y Slim, 2002), reducir la calidad de la madera (González-Martínez *et al.*, 2001) e incluso matarlo si la presión herbívora es demasiado fuerte (Izhaki y Ne'eman, 1996), de tal forma que pueden evitar que el regenerado llegue al estado adulto (Zamora *et al.*, 1999). Además, debido a su ramoneo selectivo, los herbívoros pueden promover cambios en la composición de las especies arbóreas (Puttman, 1996); pero también, al comerse la hierba densa, pueden favorecer la germinación y establecimiento de determinadas especies leñosas, de forma que los ungulados tienen un impacto sobre la sucesión cíclica de pastos en matorral y viceversa (Vera, 2000). Por otra parte, el acotamiento a la caza y ganado normalmente conduce a un desarrollo rápido de un estrato herbáceo, que impide la regeneración de muchas especies. Por tanto, el ramoneo debe controlarse más que eliminarse completamente (Mitchell y Kirby, 1990).

El efecto de los herbívoros sobre el regenerado es especialmente nocivo en los ambientes mediterráneos, ya que la tasa de crecimiento lento de las especies agrava el impacto de los ungulados (Egli, 1998). En las últimas décadas las poblaciones de caza y ganado han aumentado por encima de la capacidad del monte, produciéndose fenómenos de sobrepastoreo (Rooney y Waller, 2003), que afectan negativamente a la regeneración de especies forestales debido al ramoneo selectivo de rebrotes y regenerado (Zamora *et al.*, 1996). Además, la presión por sobrepastoreo presenta una variación temporal, aunque la población de ungulados se mantenga constante; de forma que la presión herbívora será mayor en años muy secos en los que hay poca producción de pasto, concentrándose principalmente en verano, periodo que todavía puede ser activo para el crecimiento del regenerado (Zamora *et al.*, 2001). Los efectos del ramoneo sobre el crecimiento del regenerado se observan el año en que se produce (con disminución de la biomasa) y al año siguiente (con disminución de la tasa de crecimiento de los entrenudos) (Honkanen *et al.*, 1994). Otro aspecto a considerar es que la intensidad del ramoneo es función del tamaño del regenerado: las plantas de menos de 5-10 cm o superiores a 150 cm son menos pastoreadas; las primeras, porque pueden quedar ocultas entre el matorral; las segundas, porque sus brotes apicales se escapan del diente del ungulado (Crawley, 1997).

3.5. Efecto del estrato arbustivo y herbáceo

El establecimiento del regenerado en las fases iniciales de crecimiento puede verse comprometido o facilitado por la competencia herbácea y arbustiva, siendo muy sensibles en las pri-

meras etapas del crecimiento a dicha competencia. La interacción entre individuos de la misma, o diferentes, especies y el balance entre competencia y facilitación depende del estado de desarrollo la planta, fisiología, condiciones ambientales, etc., donde generalmente el incremento del estrés abiótico conlleva una potenciación del efecto de la facilitación mejorando el crecimiento y supervivencia de las plántulas que coexisten. El equilibrio entre la facilitación y la competencia no es estable y con el tiempo pueden revertirse los efectos. También la cobertura arbórea juega un papel relevante en la dinámica del regenerado; Rodríguez-García *et al.* (2011a) encontraron que la nascencia y supervivencia de plántulas de *Pinus pinaster* fueron significativamente mayores en rodales con coberturas del 30% (146 árboles/ha) que en las de sólo el 5% (57 árboles/ha) La presencia de vegetación herbácea aumenta la competencia por la luz, el agua y los nutrientes. La importancia de este factor parece estar muy relacionada con la disponibilidad de agua en el suelo, sobre todo en los ambientes mediterráneos donde los déficits hídricos durante el periodo vegetativo son notables; pero también con la disponibilidad lumínica (Laliberté *et al.*, 2008). En este sentido, es conocido el efecto negativo que se produce cuando coinciden condiciones de sequía y sombra, dado que algunos mecanismos fisiológicos de aclimatación a la sombra no parecen adecuados en condiciones de sequía, por lo que el desarrollo de la planta puede verse comprometido. En condiciones naturales, las «sombras vivas» que proporcionan el dosel arbóreo o el sotobosque al regenerado pueden agravar el estrés hídrico por competencia con el regenerado creando una situación de sombra seca (Valladares y Pearcy, 2002); o, por el contrario, ofrecer microambientes más adecuados que los circundantes (aumento de la cantidad de materia orgánica, atenuación del calentamiento foliar) en situaciones de facilitación (Sack y Grubb, 2002). Rodríguez-García *et al.* (2011c) encontraron que la respuesta de las plántulas de *Pinus pinaster* frente a la cobertura arbórea y del matorral dependía de su tamaño por lo que el balance entre competencia y facilitación es dinámico. En todo caso, el efecto positivo o negativo del sotobosque variará en función de la especie del regenerado y la densidad del sotobosque (Harrington, 2006). Además, hay que considerar que el sotobosque no permanece estático y, a menos que se elimine, crece a la vez que lo hace el regenerado con el que compete.

3.6. Efecto del fuego. Regeneración post-incendio

El fuego es el principal factor que afecta la dinámica de diversas especies de los ecosistemas mediterráneos (Natham, 1999). Algunas de estas especies son capaces de desarrollar estrategias específicas frente al fuego, como la serotinidad, es decir, la permanencia durante largo tiempo de los conos maduros pero cerrados en la copa. En las especies leñosas del hemisferio norte la serotinidad se restringe a las coníferas, produciéndose en una quinta parte de las especies del género *Pinus* (Lamont, 1991). Como estrategia de evolución, la serotinidad requiere de un mecanismo de liberación de las semillas que se encuentra regulado por factores ambientales asociados a condiciones favorables para el establecimiento de la planta (Lamont, 1991). El fuego se considera, por tanto, el principal factor ambiental asociado a la apertura de los conos serotinos. Estos conos se abren en dos etapas: primero se funde la resina que sella las escamas y luego las escamas se abren para liberar la semilla (Harlow *et al.*, 1964). Sin embargo, la serotinidad puede resultar poco ventajosa cuando la frecuencia, extensión e intensidad de los fuegos es demasiado baja (McMaster y Zedler, 1981). Por ello muchas de las especies serotinas presentan una doble estrategia de dispersión de la semilla con y sin fuego, albergando conos serotinos que permanecen cerrados después de la maduración y conos no serotinos que se abren siguiendo el ciclo de maduración de cada especie (Natham, 1999).

En especies serotinas, la densidad de semilla producida tras un incendio es muy elevada. En *Pinus halepensis* puede alcanzar más de 800 semillas por m² (Saracino y Leone, 1993). En esta especie, el fuego genera nuevas oportunidades de establecimiento del regenerado, ya que se reduce la competencia interespecífica y se generan condiciones a microescala favorables para la germinación y el crecimiento (Ne'eman *et al.*, 1992). Esta especie junto con *Pinus brutia* pertenece dentro de los pinos mediterráneos al tipo funcional «R», caracterizado por presentar rasgos, aparte de la serotinidad, como un periodo juvenil corto y una capacidad de dispersión por el viento a grandes distancias (Fyllas *et al.*, 2008).

3.7. Efecto de la sequía

Para ambientes mediterráneos y en ausencia de fuego, la sequía es el factor más importante que conduce los procesos de cambio de vegetación (Rebetez y Dobbertin, 2004). Entre los factores que afectan el proceso de reclutamiento, la luz y la disponibilidad hídrica son esenciales (Smith y Huston, 1989; Sack y Grubb, 2002). Bajo un ambiente mediterráneo, la mayoría de las plantas sufren estrés hídrico en verano, de forma que la disponibilidad de agua en el suelo durante el verano es crucial para el establecimiento del regenerado (Pardos *et al.*, 2005). La respuesta fisiológica al estrés hídrico es diferente en el regenerado que en los árboles. En general, el regenerado presenta potenciales hídricos más negativos, como consecuencia de un sistema radical menos desarrollado y del patrón de recarga y descarga del agua desde la superficie hasta las capas más profundas del suelo (Matzner *et al.*, 2003). Los arbustos también juegan un papel importante en el potencial hídrico estival, ya que compiten por los recursos, inhibiendo el establecimiento del regenerado y su crecimiento (Dunne y Parker, 1999). El regenerado varía ampliamente en su capacidad para hacer frente a la sequía. Así, hay especies que son tolerantes a la sequía, pudiendo soportar la deshidratación extrema del protoplasto o evitar potenciales hídricos bajos (Kozlowski y Pallardy, 2002). Hay otras especies, que, sin embargo, son evitadoras de la sequía, cerrando estomas rápidamente en cuanto las condiciones de sequía se acentúan. Otras adaptaciones del regenerado de especies leñosas para evitar la sequía son la presencia de menor número de hojas y estomas y más pequeños, la existencia de ceras epidérmicas, el desarrollo de un mesófilo en empalizada más grueso, la baja resistencia al flujo de agua y un elevado potencial de crecimiento radical. Los tratamientos selvícolas pueden modular el efecto de la sequía, llegando en algún caso a tener un impacto sobre la germinación y el crecimiento inicial superior a ésta (Ruano *et al.*, 2009).

3.8. Efecto del tratamiento selvícola. Efecto de las operaciones selvícolas

La demanda social por un rango mayor de opciones de gestión forestal, junto con la aplicación de los conceptos de ecosistema y ecología del paisaje han conducido a una redefinición de las prácticas forestales y la exploración de opciones de silvicultura alternativas, basadas en la emulación de los regímenes de las perturbaciones naturales, seguidos de regeneración natural (Coates y Burton, 1997; Parish y Antos, 2005). En cualquier caso, la disminución en la densidad de árboles padre afecta significativamente los procesos de regeneración mediante el incremento de las distancias de polinización y las tasa de alogamia, las variaciones en la producción de semilla y en el porcentaje de viabilidad de la misma y las modificaciones en los patrones de predadores y dispersadores (Dessard y Bar-Hen, 2005). En ese sentido, el aclareo sucesivo uniforme presenta sus ventajas frente a las cortas a hecho. Los árboles remanentes no sólo proporcionan semillas para la regeneración natural, sino que también crean un ambiente favorable para el regenerado. Por ejemplo, la temperatura del suelo durante el día es más estable, lo que reduce la

probabilidad de heladas tardías; el regenerado está menos expuesto al viento y el contenido de agua en el suelo es más estable (se evitan escorrentías y sequías extremas); y hay menos competencia por vegetación acompañante (Holgen y Hänell, 2000). Sin embargo, el mantenimiento de una densidad elevada de árboles padre tras la corta puede también traer desventajas al regenerado futuro, ya que aumenta la competencia por luz, agua y nutrientes (De Chantal *et al.*, 2003). La comparación de la emergencia del regenerado en la parte norte o sur del árbol juega un papel importante cuando se realizan cortas por aclareo sucesivo.

La corta y la posterior saca de la madera de coníferas pueden tener efectos muy negativos sobre la supervivencia de la regeneración avanzada (Stokes *et al.*, 2009). En estas operaciones se puede eliminar, verse seriamente dañada o enterrada entre los restos de corta entre un 40-60% de dicha regeneración (Newton y Cole, 2006). Además, la regeneración avanzada remanente puesta en luz puede necesitar varios años para modificar la morfología de su copa y reemplazar las acículas aclimatadas a la sombra (Parish y Antos, 2005).

3.9. Efecto de las plagas y patógenos

El estudio de las plagas y los patógenos se ha centrado normalmente en los árboles adultos, más que en el regenerado (Romagosa y Robinson, 2003). La introducción de plagas y patógenos exóticos es un fenómeno de importancia ecológica creciente, que altera los ecosistemas naturales, desplazando las especies nativas, alterando los hábitats y modificando los procesos ecológicos clave (ej., Mack *et al.*, 2000). Existen numerosos estudios que examinan el impacto de las plagas y los patógenos en sus huéspedes, centrándose en los patrones de mortalidad y en los patrones de la vegetación asociados (ej., Stone y Wolfe, 1996). Teniendo en cuenta la especificidad de las plagas y patógenos, el reclutamiento de las especies varía tras el ataque, pudiendo verse favorecidas el regenerado de aquellas especies inmunes al ataque y que sacan ventaja de las nuevas condiciones de luz que se producen tras la muerte de la especie principal (Runkle, 2007; Wagner *et al.*, 2010). Tras una plaga o una infección por patógenos los niveles de luz, temperatura del suelo y cantidad de materia seca que se incorpora al suelo varían lentamente a medida que los árboles pierden la hoja y mueren al cabo de varios años. La dinámica de descomposición de estas estructuras muertas (tanto en pie como caídas en el monte) y su relación con la regeneración forestal no están bien entendida hasta la fecha en los bosques mediterráneos.

4. MODELIZACIÓN DE LA REGENERACIÓN

Un modelo de regeneración es un conjunto de relaciones matemáticas que permite simular y predecir la incorporación de regenerado en una masa forestal, a partir de una serie de atributos intrínsecos a la masa (p. ej., espesura, edad, dimensiones de los árboles) y extrínsecos (características edáficas, variables climáticas, selvicultura aplicada). En relación con lo expuesto en los apartados anteriores, los modelos de regenerado pueden desarrollarse desde dos aproximaciones diferentes: (1) modelos multietápicos, donde la regeneración se considere como una secuencia de procesos modelizados de forma independiente y (2) modelos de regenerado, donde se modeliza la presencia y desarrollo de regenerado establecido.

Los modelos multietápicos (Rey y Alcántara, 2000; Ordóñez *et al.*, 2006; Sagnard *et al.*, 2007) consideran el número final de plántulas establecidas como la multiplicación de distintos procesos, cada uno modelizado independientemente:

$$N(t) = Nf \cdot (1 - \pi Ppre) \cdot Ns/f \cdot \pi Dd \cdot (1 - \pi Ppost) \cdot \pi G \cdot \pi S \quad [1]$$

Donde $N_d(t)$ es el número de plántulas establecidas en un instante t en un punto d ; N_f el número de frutos producidos por el árbol (o árboles) fuente de semilla; N_s/f el número de semillas por fruto; π_{Ppre} y π_{Ppost} la probabilidad de predación predispersión y postdispersión de frutos y semillas respectivamente; π_{Dd} la probabilidad de dispersión de semilla a una distancia d determinada; π_G es la probabilidad de germinación de una semilla dispersada en un punto d ; y π_S la probabilidad de supervivencia de una plántula emergida hasta que se considere establecida. Los modelos para cada uno de los procesos se ajustan de forma independiente, pudiendo sustituirse por valores medios o parámetros de máxima verosimilitud en el caso de no disponer de datos adecuados para la modelización.

Los modelos de regenerado pueden predecir la cantidad de regenerado establecido en un punto determinado, independientemente de su tamaño, lo que definen los modelos de regenerado establecido (p. ej., Erikainen *et al.*, 2007; Rodríguez-García *et al.*, 2007 y 2010; Barbeito *et al.*, 2011). Otros modelos predicen el número de plantas que entre dos instantes se incorpora a una clase de dimensión determinada (p. ej., más de 7,5 cm de diámetro normal), dando lugar a los denominados modelos de reclutamiento (Vanclay, 1992; Lexerod y Eid, 2005; Bravo *et al.*, 2008; Adame *et al.*, 2010).

En el caso de los modelos de regenerado, una de las principales dificultades metodológicas viene dada por la gran variabilidad espacio-temporal en la presencia-ausencia de regenerado. Al objeto de evitar estimaciones sesgadas, los datos deben abarcar todo el rango posible de condiciones de influencia, y cubrir (de forma sistemática) puntos de muestreo donde no haya presencia de regenerado. Una aproximación al análisis lo constituyen los modelos en dos etapas (Lexerod y Eid, 2005; Gould *et al.*, 2006; Bravo *et al.*, 2008; Adame *et al.*, 2010), que predicen (1) la probabilidad de presencia de regenerado a través de un modelo binomial; (2) la cantidad esperada de regenerado establecido, a través de un modelo lineal o no lineal condicional a la presencia de regenerado. Una alternativa a los modelos bietápicos lo constituyen los modelos generalizados, que asumen otro tipo de distribuciones, como la Poisson (Erikainen *et al.*, 2007), binomial negativa (Barbeito *et al.*, 2011) o distribuciones mixtas infladas en cero (Fortin y DeBlois, 2007).

5. PROGRAMA DE INVESTIGACIÓN EN REGENERACIÓN DE PINO PIÑONERO

La investigación en regeneración natural de *Pinus pinea* se ha desarrollado desde las distintas aproximaciones planteadas, evaluándose tanto los procesos de influencia de forma independiente, como la situación actual del regenerado establecido en función de distintas variables (especialmente luz incidente). Asimismo, uno de los objetivos básicos de la línea de investigación es la construcción de un modelo integral multi-etápico para la regeneración en la especie.

El programa de investigación en regeneración natural del pino piñonero se inició en 2003, dentro del proyecto SC-99-017: «Modelos selvícolas para el aprovechamiento sostenible de masas de *Pinus pinea*», con la instalación en la provincia de Valladolid de siete parcelas de 60 m x 80 m en el monte de UP 43 «Corbejón y Quemados», TM La Pedraja del Portillo, sometidas a distintos tratamientos de regeneración (control, cortas a hecho en dos tiempos y aclareo sucesivo uniforme). Este proyecto se continuó con el Programa Estratégico del INIA CPE 03-001-C5: «Bases para la gestión sostenible de las masas de *Pinus pinea* en la Península Ibérica: modelos ecológicos, selvícolas, diversidad genética y valoración económica y social de las producciones» (2005-2008). Durante el periodo de ejecución del mismo se estudió en estas parcelas el patrón espacial y temporal de aparición y supervivencia del regenerado, considerando la influencia de

variables propias del árbol, de la masa y ecológico-climáticas sobre distintos aspectos del proceso de regeneración, como son la instalación, supervivencia y desarrollo del regenerado. Asimismo, se estudió todo el regenerado existente en una parcela control de 0,48 ha, no intervenida desde hacía más de 15 años, relacionando su posición con la cobertura espacial de las copas.

Al finalizar el mismo se inició el proyecto RTA2007-00044-00-00: «La regeneración de *Pinus sylvestris* y *Pinus pinea* en el contexto del cambio climático: efecto de los factores ambientales» (2007-2010), en el que se continuaba con la línea anterior, pero se profundizaba sobre distintos aspectos de la regeneración: el patrón espacial y temporal de la dispersión primaria y secundaria, la predación post-dispersión y la germinación; procesos todos ellos que se modelizan en función de los tratamientos de regeneración y las condiciones ambientales. Todos los modelos anteriores, junto con el modelo de producción de piña desarrollado por Calama *et al.* (2011), se incorporarán en un simulador que permitirá definir, mediante simulaciones aleatorias, la probabilidad de conseguir una regeneración adecuada en un punto del espacio determinado. Además, se abrió una nueva línea de investigación enfocada en el seguimiento del estado fisiológico del regenerado de distintas clases de edad a lo largo de un gradiente natural de luz. El objetivo último de esta línea es el desarrollo de un sistema de modelos simultáneos compatibles que permitan describir el estado fisiológico de una planta en función de las variables ambientales y de la propia planta, describiendo el crecimiento y la probabilidad de supervivencia para un estado futuro en función del estado fisiológico actual y las condiciones ambientales futuras. Todas estas nuevas aproximaciones condujeron a la ampliación de la red de parcelas, extendiéndose al Monte de UP 17 «Común y Escobares», T.M. Nava del Rey.

En la actualidad se acaba de iniciar el nuevo proyecto AGL2010-15521: «Dinámica y gestión en masas heterogéneas de *Pinus pinea*: de la respuesta fisiológica a la modelización a escala regional en un escenario de cambio global» (2011-2013), que intenta ampliar el campo de estudio, centrándose en las masas mixtas de *Pinus pinea* y *Quercus* en la provincia de Valladolid. El objetivo es estudiar la dinámica de regeneración, estado fisiológico, ocupación del espacio, crecimiento y producción en masas mixtas *Pinus pinea-Quercus* al objeto de construir un modelo integral para la gestión de las mismas. La hipótesis básica del trabajo se sustenta en desarrollar modelos para la dinámica de los sistemas a distintas escalas espaciales —desde la planta individual hasta los modelos de idoneidad ambiental a escala de paisaje y funcionales— de procesos fisiológicos como el intercambio gaseoso hasta la dinámica de sustitución a escala de rodal, y la posterior integración de los mismos en una única herramienta global. Estos modelos serán lo suficientemente robustos y flexibles como para permitir simular la evolución del sistema forestal bajo diferentes supuestos de gestión y escenarios de cambio global.

6. PROGRAMA DE INVESTIGACIÓN EN REGENERACIÓN DE PINO NEGRAL

Al igual que en el caso anterior, la investigación en regeneración natural de *Pinus pinaster* se ha basado en la utilización de las diferentes estrategias antes descritas. Así el programa de investigación sobre regeneración en pino negral que mantiene, desde el año 2001, el grupo de Silvicultura y Cambio Global (Instituto de Investigación en Gestión Forestal Sostenible, <http://sostenible.palencia.uva.es>) se ha centrado durante su desarrollo en el estudio los siguientes aspectos: (1) influencia de los tratamientos selvícolas tanto en la regeneración como en la sucesión ecológica y (2) impacto de los factores ambientales y bióticos sobre los procesos demográficos del regenerado.

Con el objeto de alcanzar estos objetivos ha sido preciso instalar una amplia red de parcelas de seguimiento de la regeneración y un sitio de ensayo de seguimiento intensivo en el monte Nº 32 «Común de la Torre y Jaramiela» de Cuéllar (Segovia). La financiación para estas actividades ha provenido fundamentalmente de Proyectos del Plan Nacional de I+D (ver agradecimientos) y la colaboración y facilidades aportadas por los Servicios Territoriales y Centrales de la Consejería de Medio Ambiente (Junta de Castilla y León) y de la empresa Unión Resinera.

En la actualidad se están obteniendo los primeros resultados consistentes de todo este esfuerzo y es de esperar que un futuro próximo se pueda desarrollar un módulo de regeneración forestal a los simuladores de la especie actualmente existentes. Además, el conocimiento que sobre los procesos básicos de la regeneración (ver los capítulos sobre *Pinus pinaster* en este volumen) estamos obteniendo permitirán un mejor desarrollo de métodos de gestión adaptadas a las condiciones sociales y ambientales actuales.

7. AGRADECIMIENTOS

Este capítulo se encuadra dentro de los proyectos que sobre regeneración de *Pinus pinaster* y *Pinus pinea* desarrollan los autores. Los proyectos sobre regeneración de *Pinus pinaster* son los siguientes: Proyecto AGL-2007-65795-C02-01 (Dinámica de masas maduras y primer desarrollo de pinares mediterráneos), proyecto AGL2004-07094-C02-02 («Regeneración natural y primer desarrollo de rodales forestales para masas de *Pinus pinaster* Ait.») y proyecto AGL-2001-1780 («Dinámica de rodales de pino negral (*Pinus pinaster* Ait.) en el Sistema Ibérico Meridional: Estructura genética, regeneración y dinámica forestal») financiados todos ellos por el Plan Nacional de I+D+i del Ministerio de Ciencia e Innovación. Los proyectos sobre regeneración de *Pinus pinea* han sido: SC-99-017: «Modelos selvícolas para el aprovechamiento sostenible de masas de *Pinus pinea*»; CPE 03-001-C5: «Bases para la gestión sostenible de las masas de *Pinus pinea* en la Península Ibérica: modelos ecológicos, selvícolas, diversidad genética y valoración económica y social de las producciones», RTA2007-00044-00-00: «La regeneración de *Pinus sylvestris* y *Pinus pinea* en el contexto del cambio climático: efecto de los factores ambientales» y AGL2010-15521: «Dinámica y gestión en masas heterogéneas de *Pinus pinea*: de la respuesta fisiológica a la modelización a escala regional en un escenario de cambio global».

Asimismo se agradece la colaboración de los servicios forestales de Ávila, Segovia, Soria y Valladolid (Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Castilla y León), Cáceres (Consejería de Agricultura y Desarrollo Rural. de la Junta de Extremadura) y Teruel (Consejería de Medio Ambiente del Gobierno de Aragón), a las entidades propietarias de los montes de utilidad pública y a la Unión Resinera por las facilidades dadas en la instalación y mantenimiento de los dispositivos experimentales en sus montes.

8. LISTADO DE REFERENCIAS

- Adame, P., Río, M., Cañellas, I. (2010). Ingrowth model for pyrenean oak stands in north-western Spain using continuous forest inventory data. *Eur. J. For. Res.* 129: 669-678.
- Alcántara, J. M., Rey, P. J., Sánchez-Lafuente, A. M., Valera, F. (2000). Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant-seed disperser interaction. *Oikos* 88: 362-370.
- Barbeito, I., Fortin, M. J., Montes, F., Cañellas, I. (2009). Response of pine natural regeneration to small-scale spatial variation in a managed Mediterranean mountain forest. *Appl. Veg. Sci.* 12: 488-503.

- Barbeito, I., Le May, V., Calama, R., Cañellas, I. (2011). Regeneration of Mediterranean *Pinus sylvestris* under two alternative shelterwood systems within a multiscale framework. *Can. J. For. Res.* 41: 341-351.
- Barbeito, I., Pardos, M., Calama, R., Cañellas, I. (2008). Effect of stand structure on Stone pine (*Pinus pinea* L.) regeneration dynamics. *Forestry* 81(5): 617-629.
- Bravo, F., Pando, V., Ordóñez, C., Lizarralde, I. (2008). Modelling ingrowth in Mediterranean pine forests: A case study from Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Mediterranean maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) stands in Spain *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 17(3): 250-260.
- Bullock, J. M., Clarke, R. T. (2000). Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* 124: 506-521.
- Calama, R., Mutke, S., Gordo, J., Montero, G. (2008). An empirical ecological-type model for predicting stone pine (*Pinus pinea* L.) cone production in the Northern Plateau (Spain). *For. Ecol. Manag.* 255 (3/4): 660-673.
- Calama, R., Mutke, S., Tomé, J. A., Gordo, F. J., Montero, G., Tomé, M. (2011). Modelling spatial and temporal variability in a zero-inflated variable: the case of stone pine (*Pinus pinea* L.) cone production. *Ecol. Mod.* 222: 606- 618. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2010.09.020.
- Camarero, J. J., Gutiérrez, E., Fortin, M. J. (2000). Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *For. Ecol. Managem.* 134: 1-16.
- Camarero, J. J., Gutiérrez, E., Fortin, M. J., Ribbens, E. (2005). Spatial patterns of tree recruitment in a relict population of *Pinus uncinata*: forest expansion through stratified difusión. *J. Biogr.* 32: 1979-1992.
- Carter, R. E., Klinka, K. (1992). Variation in shade tolerance of Douglas fir, western hemlock and western red cedar in coastal British Columbia. *For. Ecol. Managem.* 127: 249-269.
- Castro, J., Gómez, J. M., García, D., Zamora, R., Hódar, J. A. (1999). Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in Southern Spain. *Pl. Ecol.* 145: 115-123.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. A., Gómez, J. M. (2005). Ecology of seed germination of *Pinus sylvestris* L. at its southern, Mediterranean distribution range. *Invest. Agrar: Sist Recur Fo* 14(2): 143-152.
- Clark, J. S., Backahe, B., Camill, P., Cleveland, B., Hille Ris Lambers, J., Lichter, J., McLachlan, J., Mohan, J., Wyckoff, P. (1999). Interpreting recruitment limitation in forests. *Am. J. Bot.* 86: 1-16.
- Clark, J. S., Silamn, M., Kern, R., Macklin, E., Hiller Ris Lambers, J. (1999). Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80: 1475-1494.
- Cottrell, T. R. (2004). Seed rain traps for forest lands: considerations for trap construction and study design. *BC Journal of Ecosystems and management*, 5(1): 1-6.
- Coates, K. D., Burton, P. J. (1997). A gap-based approach for development and silvicultural systems to address ecosystems management objectives. *For. Ecol. Managem.* 99: 337-354.
- Cole, E., Newton, M. (2009). Tenth-year survival and size of underplanted seedlings in the Oregon Coast Range. *Can. J. For. Res.* 39: 580-595.
- Crawley, M. J. (1997). Plant-herbivore dynamics. En *Plant Ecology* (eds. M.J. Crawley), 2ª Edición, Blackwell Scientific Publications, Oxford: 401-474.
- Davis, M. A., Wrage, K. J., Reich, P. B. (1998). Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *J. Ecol.* 86: 652-661.
- De Chantal, M., Leinonen, K., Ilvesniemi, H., Westaman, C. J., (2003). Combined effects of site preparation, soil properties, and sowing date on the establishment of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* from seeds. *Can. J. For. Res.* 33: 931.
- De Steven, D. (1991). Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field sucesión: seedling emergence. *Ecology* 72: 1066-1075.
- Dessard, H., Bar-Hen, A. (2005). Experimental design for spatial sampling applied to the study of tropical forest regeneration. *Can. J. For. Res.* 35: 1149-1155.

- Dunne J. A., Parker V. T. (1999). Species-mediated soil moisture availability and patchy establishment of *Pseudotsuga menziesii* in chaparral. *Oecologia* 119: 36-45.
- Eerikainen, K., Miina, J., Valkonen, S. (2007). Odels for the establishment and the development of established seedlings in uneven-aged, Norway spruce dominated forest stands of southern Finland. *For. Ecol. Manage.* 242: 444-461.
- Egli, B. R. (1998). Effects of grazing on the natural forest of western Crete. En: *Ecological basis of livestock grazing in Mediterranean ecosystems* (eds. V.P. Papanastasis, D. Peter). EUR 18308, Luxembourg: 103-106.
- Eis, S. (1976). Association of western white pine cone crops with weather variables. *Can. J. For. Res.* 6: 6-12.
- Erefur, C., Bergsten, U., De Chantal, M. (2008). Establishment of direct seeded seedlings of Norway spruce and Scots pine: Effects of stand conditions, orientation and distance with respect to shelter tree and fertilization. *For. Ecol. Managem.* 255: 1186-1195.
- Fortin, M., DeBlois, J. (2007). Modelling tree recruitment with zero-inflated models: the example of hardwood stands in Southern Québec. *Forest Sci.* 53 (4): 529-539.
- Fyllas, N. M., Dimitrakopoulos, G., Troumbis, A.Y. (2008). Regeneration dynamics of a mixed Mediterranean pine forest in the absence of fire. *For. Ecol. Managem.* doi: 10.1016/j.foreco.2008.06.046.
- García, D., Zamora, R., Gómez, J. M., Jordano, P., Hódar, J. A. (2000). Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology* 88: 436-446.
- Getzin, S., Wiegand, K., Schumacher, J., Gougeon, F. A. (2008). Scale-dependent competition at the stand level assessed from crown areas. *For. Ecol. Managem.* 255: 2478-2485.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M., Zamora, R. (2005). Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *J. Ecol.* 93: 1194-1202.
- González-Martínez S.C., Bravo F. (2001). Density and population structure of the natural regeneration of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the High Ebro Basin (Northern Spain). *Ann. For. Sci.* 58: 277-288.
- Gould, P. J., Steiner, K. C., McDill, M. E., Finley, J. C. (2006). Modeling seed-origin oak regeneration in the central Appalachians. *Can. J. For. Res.* 36: 833-844.
- Grassi, G., Minotta, G., Tonon, G., Bagnaresi, U. (2004). Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Can. J. For. Res.* 34: 141-149.
- Hardesty, B. D., Hubbell, S. P., Bermingham, E. (2006). Genetic evidence of frequent long-distance recruitment in a vertebrate-dispersed tree. *Ecol. Lett.* 9(5): 516-525.
- Harlow, W. M. C., Côté, W.A. Jr, Day, A. C. (1964). The opening mechanism of pine cone scales. *J. For.* 62: 538-540.
- Harms, K. E., Wright, S. J., Calderón, O., Hernández, A., Herre, E. A. (2000). Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.
- Harrington, T. B. (2006). Five-year growth responses of Douglas-fir, western hemlock and western redcedar seedlings to manipulated levels of overstory and understory competition. *Can. J. For. Res.* 36: 2439-2453.
- Herrera, C. M., Jordano, P., Guitián, J., Traveset, A. (1998). Annual variability in seed production by Woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist* 152(4): 576-594.
- Holgen, P., Hänell, B. (2000). Performance of planted and naturally regenerated seedlings in *Picea abies*-dominated shelterwood stands and clearcuts in Sweden. *For. Ecol. Managem.* 127: 129-138.
- Honkanen, T., Haukioja, E., Suomela, J. (1994). Effects of simulated defoliation and debudding on needle and shoot growth in Scots pine (*Pinus sylvestris*): implications of plant source/sink relationships for plant-herbivore studies. *Funct. Ecol.* 8: 631-639.
- Houle, G. (1992). Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. *J. Ecol.* 80: 99-108.

- Houle, G. (1995). Seed dispersal and seedling recruitment: the missing links. *EcoScience* 2(3): 238-244.
- Howe, H. F., Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Hulme, P. E. (1997). Postdispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia*, 111: 91-98.
- Hulme, P. E., Hunt, M. K. (1999). Rodent post-dispersal seed predation in deciduous woodland: predator response to absolute and relative abundance of prey. *Journal of Animal Ecology* 68: 417-428.
- Izhaki, I., Ne'eman, G. (1996). The effect of porcupine and bast scale on Aleppo pine recruitment after fire. *Acta Oecol.* 17: 97-107.
- Jactel, H., Nicoll, B. C., Branco, M. *et al.*, (2009). The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Ann. For. Sci.* 66: 701.
- Janzen, D. H. (1971). Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Jordano, P. (1989). Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects of seed removal by birds. *Oikos* 55: 375-386.
- Jordano, P., Godoy, J. A. (2002). Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. En: Levey D.J., Silva W., Galetti M. (eds), *Seeds dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Commonwealth Agricultural Bureau, Wallingford, UK, pp. 305-321.
- Kizilinski, M. L., Orwig, D. A., Cobb, R. C., Foster, D. R. (2002). Direct and indirect ecosystem consequences of an invasive pest on forests dominated by eastern hemlock. *J. Biog.* 29: 1489-1503.
- Koenig, W. D., Mumme, R. L., Carmen, W. J., Stanback, M. T. (1994). Acorn production by oaks in Central Coastal California: variation within and among years. *Ecology* 75: 99-109.
- Kozłowski, T. T., Pallardy, S. G. (2002). Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot. Rev.* 68(2): 270-334.
- Kuiters, A. T., Slim, P. A. (2002). Regeneration of mixed forest in a Dutch forest-heathland, following a reduction of ungulate densities. *Biol. Conserv.* 105: 65-74.
- Laliberté, E., Cogliastro, A., Bouchard, A. (2008). Spatiotemporal patterns in seedling emergence and early growth of two oak species direct-seeded on abandoned pastureland. *Ann. For. Sci.* 65: 407.
- Lamont, B. B. (1991). Canopy seed storage: what's in a name? *Oikos* 60: 266-268.
- Latham, R. E. (1992). Co-occurring tree species change rank in seedling performance with resources varied experimentally. *Ecology* 73(6): 2129-2144.
- LePage, P. T., Canham, C. D., Coates, K. D., Bartemacci, P. (2000). Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in northern temperate forests of British Columbia. *Can. J. For. Res.* 30: 415-427.
- Lexerod, T., Eid, N. (2005). Recruitment models for Norway spruce, Scots pine, birch and other broadleaves in young growth forests in Norway. *Silva Fennica* 39(3): 391-406.
- Lieffers, V. J., Stadt, K. J. (1994). Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis* and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light transmission. *Can. J. For. Res.* 24: 1193-1198.
- Mack, R. N., Simberloff, D. S., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10: 689-710.
- McMaster, G. S., Zedler, P. H. (1981). Delayed seed dispersal in *Pinus torreyana* (Torrey pine). *Oecologia* 51: 62-66.
- Malcolm, D. C., Mason, W. L., Clarke, G. C. (2001). The transformation of conifer forests in Britain-regeneration, gap size and silvicultural systems. *For. Ecol. Managem.* 151: 7-23.
- Matthews, J. D. (1989). *Silvicultural systems*. Oxford Science Publications. 284 pp.
- Matzner S. L., Rice K.J., Richards J. H. (2003). Patterns of stomatal conductance among blue oak (*Quercus douglassi*) size classes and populations: implications for seedling establishment. *Tree Physiol.* 23: 777-784.

- Mitchell, F. J. G., Kirby, K. J. (1990). The impact of large herbivores on the conservation of semi-natural woods in the British uplands. *Forestry* 63: 333-353.
- Moeur, M. (1993). Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *For. Sci.* 39: 756-775.
- Moles, A. T., Ackerly, D. D., Webb, C. O., Tweddle, J. C., Dickie, J. B., Westoby, M., (2005). A brief history of seed size. *Science* 307: 576-580.
- Mori, A., Mizumachi, E., Osono, T., Doi, Y. (2004). Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *For. Ecol. Managem.* 196: 287-297.
- Mutke S., Gordo F. J., Gil L. (2005). Variability of Mediterranean Stone pine cone production: yield loss as response to climatic change. *Agric. For. Met.* 132: 263-272.
- Nakashizuka, T. (2001). Species coexistence in temperate mixed deciduous forests. *Trends Ecol. Evol.* 16: 205-210.
- Nathan, R., Horn, H. S., Chave, J., Levin, S. A. (2002). Mechanistic model for tree seed dispersal by wind in dense forest and open landscapes. En: Levey, D., Silva, W.R., Galetti, M. (eds.) *Seed dispersal and frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI, Wallingford, pp. 69-82.
- Nathan, R., Müller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 15: 278-285.
- Natham R., Safriel, U. N., Noy-Meir, I., Schiller, G. (1999). Seed release without fire in *Pinus halepensis*, a Mediterranean serotinous wind-dispersed tree. *J. Ecol.* 87: 659-669.
- Nathan, R., Safriel, U., Noy-Meir, I., Schiller, G. (2000). Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology* 81 (8): 2156-2169.
- Ne'eman, G., Lahav, H, Izhaki, I. (1992). Spatial pattern of seedlings 1 year after FIRE in Mediterranean pine forest. *Oecologia* 91: 365-370.
- Newton, M., Cole, E.C. (2006). Harvesting impacts on understory regeneration in two-storied Douglas-fir stands. *West. J. Appl. For.* 21(1): 14-18.
- Normas ISTA. (2010). International rules for seed testing. International Seed Testing Association.
- Oleskog, G., Sahlén, K. (2000). Effects of seedbed substrate on moisture conditions and germination of Scots pine (*Pinus sylvestris*) seed in a mixed conifer stand. *New Forests* 20: 119-113.
- Ordóñez, J. L., Franco, S., Retana, J. (2004). Limitation of the recruitment of *Pinus nigra* in a gradient of post-fire environmental conditions. *Ecoscience* 11(1): 296-304.
- Ordóñez, J. L., Molowny-Horas, R., Retana, J. (2006). A model of the recruitment of *Pinus nigra* from unburned edges after large wildfires. *Ecological Modelling*.
- Ordóñez, J. L., Retana, J. (2004). Early reduction of post fire recruitment of *Pinus nigra* by post-dispersal seed predation in different time-since-fire habitats. *Ecography* 27: 449-458.
- Ouborg, N. J., Piquot, Y., Van Groenendael. (1999). Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *J. Ecol.* 87(4): 551-568.
- Pardos M., Montes F., Aranda I., Cañellas I. (2007). Influence of environmental conditions on germinant survival and diversity of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in central Spain. *Eur. J. For. Res.* 126: 37-47. doi: 10.1007/s10342-005-0090-6.
- Pardos, M., Ruiz del Castillo, J., Cañellas, I., Montero, G. (2005). Ecophysiology of natural regeneration of forest stands in Spain. *Invest. Agr. Sist. Recur. For.* 14 (3): 434-445.
- Parish, R., Antos, J.A. (2005). Advanced regeneration and seedling establishment in small cutblocks in high-elevation spruce-fir forest at Sicamous Creek, southern British Columbia. *Can. J. For. Res.* 35: 1877-1888.
- Poulson, T. L., Platt, W. J. (1989). Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology* 70: 553-555.
- Putnam, R. J. (1996). Ungulates in temperate forest ecosystems: perspectives and recommendations for future research. *For. Ecol. Managem.* 88: 205-214.
- Rebetez, M., Dobbertin, M. (2004). Climate change may already threaten Scots pine stands in the Swiss Alps. *Theor. Appl. Climatol.* 79: 1-9.

- Rey, P. J., Alcántara, J. M. (2000). Recruitment of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- Ribbens, E. J., Silander, A., Pacala, S. W. (1994). Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology* 75: 1794-1806.
- Ripley, B. D. (1981). *Spatial statistics*, John Wiley & Sons, New York.
- Rodríguez-García, E., Bravo, F., Spies, T. A. (2011a). Effects of overstorey, plant-plant interactions and soil properties on Mediterranean maritime pine seedling dynamics. *Forest Ecology and Management* 262: 244-251.
- Rodríguez-García, E., Gratzler, G., Bravo, F. (2011b). Post-disturbance natural establishment of *Pinus pinaster* and environmental factors in five Mediterranean populations of central Spain. *Annals of Forest Science* (aceptado 30 enero 2011).
- 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. *European Journal of Forest Research* 129:1 119-1128. doi: 10.1007/s10342-010-0399-7.
- Rodríguez-García, E., Juez, L., Guerra, B., Bravo, F. (2007). Análisis de la regeneración natural de *Pinus pinaster* Ait. en los arenales de Almazán-Bayubas (Soria, España) *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 16(1): 25-38.
- Rodríguez-García, E., Ordóñez, C., Bravo, F. (2011c). Effects of shrub and canopy cover on the relative growth rate (RGR) of *Pinus pinaster* seedlings of different sizes. *Annals of Forest Science* 68(2): 337-346.
- Rooney, T. P., Waller, D. M. (2003). Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *For. Ecol. Managem.* 181: 165-173.
- Romagosa, M. A., Robinson, D. J. (2003). Biological constraints on the growth of hardwood regeneration in upland Piedmont forests. *For. Ecol. Manag.* 175: 545-561.
- Rozas, V. (2002). Estructura y patrones de regeneración del roble y el haya en un bosque maduro del litoral occidental de Cantabria. *Invest. Agr.: Sist. Rec. For.* 11(1): 107-136.
- Ruano, I., Pando, V., Bravo, F. (2009). How do light and summer rainfall influence *Pinus pinaster* Ait. germination and early seedling development? *Forest Ecology and Management* 258(12): 2647-2653.
- Runkle, J. R. (2007). Impacts of beech bark disease and deer browsing on the old-growth forest. *Am. Midl. Nat.* 157: 241-249.
- Sack, L., Grubb, P. J. (2002). The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia* 131: 175-185.
- Sagnard, F., Pichot, C., Dreyfus, P., Jordano, P., Fady, B. (2007). Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: recolonization dynamics in a plantation forest. *Ecol. Model.* 203: 464-474.
- Santos, T., Tellería, J. L. (1997). Vertebrate predation on Holm oak, *Quercus ilex*, acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *For. Ecol. Manage.* 98: 181-187.
- Saracino, A., Leone, V. (1993). Ecological features and dynamics of seed dispersal after fire in a *Pinus halepensis* Mill. forest. En: *Fire in Mediterranean Ecosystems* (eds. L. Trabaud y R. Prodon), pp. 151-159. Commission of the European Communities, France.
- Schupp, E. W. (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice and patterns of plant recruitment. *Amer. J. Bot.* 82: 399-409.
- Shibata, M., Nakashizuka, T. (1995). Seed and seedling demography of four co-occurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. *Ecology* 76(4): 1099-1108.
- Sirois, L. (2000). Spatiotemporal variation in black-spruce cone and seed crops along a boreal forest-tree line transect. *Can. J. For. Res.* 30: 900-909.
- Smith, D. M. (1986). *The practice of silviculture* (8th edition). John Wiley & Sons. 525 pp.
- Smith, T., Huston, M. (1989). A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio* 83: 49-69.

- Sork, V. L., Bramble, J., Sexton, O. (1993). Ecology of mast fruiting in three species of North-American deciduous oaks. *Ecology* 74(2): 528-541.
- Stokes, V., Kerr, G., Ireland, D. (2009). Seedling height and the impact of harvesting operations on advance regeneration of conifer species in upland Britain. *Forestry*. doi: 10.1093/forestry/cpn053.
- Stone, W. E., Wolfe, M. L. (1996). Response of understory vegetation to variable tree mortality following a mountain pine beetle epidemic in lodgepole pine stands in northern Utah. *Vegetatio* 122: 1-12.
- Takeuchi, Y., Nakashizuka, T. (2007). Effect of distance on seed/seedling fate of two dipterocarp species. *For. Ecol. Manage.* 247: 167-174.
- Tyron, P. R., Chapin, F. S. I. (1983). Temperature control over root growth and root biomass in taiga forest trees. *Can. J. For. Res.* 13: 827-833.
- Urbíeta, I. R., Pérez-Ramos, I.M., Zavala, M. A., Marañón, T., Kone, R. K. (2008). Soil water content and emergence time control seedling establishment in three co-occurring Mediterranean oak species. *Can. J. For. Res.* 38: 2382-2393.
- Valladares, F., Pearcy, R. W. (2002). Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Pl. Cell Environ.* 25: 749-759.
- Van der Wall, S. B., Kuhn, K. M., Beck, M. J. (2005). Seed removal, seed predation and secondary dispersal. *Ecology* 86: 801-806.
- Vanclay, J. (1992). Modelling regeneration and recruitment in a tropical rain forest. *Can. J. For. Res.* Vol. 22: 1235-1248.
- Vera, F. W. M. (2000). *Grazing ecology and forest history*. CAB International Publishing, UK.
- Wagner, S., Collet, C., Madsen, P., Nakashizuka, T., Nyland, R. D., Sagheb-Talebi, K. (2010). Beech regeneration research: from ecological to silvicultural aspects. *For. Ecol. Manage.* 259: 2172-2182.
- Wang, Z. F., Peng, S.L., Li, Z. (2003). Spatial pattern of *Cryptocarya chinensis* life stages in lower subtropical forest, China. *Bot. Bul. Acad. Sin.* 44: 159-166.
- Winsa, H. (1995). Influence of rain shelter and site preparation on seedling emergence of *Pinus sylvestris* L. after direct seedling. *Scand. J. For. Res.* 10: 167-175.
- Worthy, F. R., Law, R., Hulme, P. E. (2006). Modelling the quantitative effects of pre- and post-dispersal seed predation in *Pinus sylvestris* L. *Journal of Ecology* 94: 1201-1213.
- Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J., García, D. (2001). Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. *For. Ecol. Manage.* 144: 3-42.
- Zamora, R., Gómez-Sal, A., Soriguer, R., Fernández-Haeger, J., Jordano, D., Jordano, P. (1996). Herbivoría en espacios protegidos. *Ecosistemas* 18: 70-71.
- Zamora, R., Hódar, J. A., Gómez, J. M. (1999). Plant-herbivore interaction: beyond binary vision. En: *Handbook of functional ecology* (eds. F. Puignaire, F. Valladares), Marcel Dekker, New York: pp. 677-718.
- Zhang, H., Chen, Y., Zhang, Z. (2008). Differences of dispersal fitness of large and small acorns of Liaodong oak (*Quercus liaotungensis*) before and after seed caching by small rodents in a warm temperate forest, China. *For. Ecol. Manage.* 255: 1243-1250.