



TESIS DOCTORAL

FACTORES CLAVES PARA LA GESTIÓN DE LA REGENERACIÓN NATURAL EN PINARES MEDITERRÁNEOS

where u_i and u_{ij} are two random effects common for the observations from the same plot and seed trap respectively. Random effects are assumed to be independent among levels and normally distributed with mean 0 and variances σ^2_{plot} and σ^2_{trap} , respectively.

Model accuracy and unbiasedness were evaluated through the root mean squared error (RMSE), mean error (E) and model efficiency (EF). Adding random effects in the model had a major consequence on the predictions. The expectation of the model conditional on the random effect is μ_{ij} . However, when the expectation of the model

is μ_{ij} and the response variable is y_{ij} , the model can be expressed as $y_{ij} = \mu_{ij} + u_i + u_{ij} + \epsilon_{ij}$, where ϵ_{ij} is the error term. The model was fitted using the restricted maximum likelihood (REML) method. The significance was set at $\alpha=0.05$. The resulting generic model could be expressed as



Universidad de Valladolid

ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR DE INGENIERÍAS AGRARIAS
INSTITUTO UNIVERSITARIO DE INVESTIGACIÓN
EN GESTIÓN FORESTAL SOSTENIBLE

TESIS DOCTORAL:

***Factores claves para la gestión de la regeneración natural
en pinares mediterráneos***

Presentada por Irene Ruano Benito para optar al grado de
doctora por la Universidad de Valladolid

Dirigida por:
Felipe Bravo Oviedo



*A mi padre,
que se fue demasiado pronto*

*A Darío,
que vino para devolvernos la sonrisa*

ÁRBOL EN ALGÚN BOSQUE

*Tal vez antes de ser mujer
fui árbol en algún bosque
y mis ramas crecían hacia el cielo
siempre intentando ver
el horizonte*

*y estuve allí por siglos
enraizada
aferrada a la tierra
bebiendo el cielo
habitada de pájaros y estrellas*

*Tal vez antes de ser mujer
diseminé retoños
dejé semillas
y el viento fue mi amante
en los silencios
mi piel era corteza
mis colores símbolos
del transcurso del tiempo
en crecimiento*

*A veces pienso en ello
y el bosque
no es un lugar extraño*

*Tal vez antes de ser mujer
fui árbol en algún bosque
aún siento el latido de la tierra
en mis venas
y hay días que regresan los pájaros
y anidan*

*Anamaria Mayol,
Argentina 1953
Pájaros*

INDICE

Agradecimientos.....	1
Abstract.....	5
Resumen.....	7
1 Introducción.....	9
1.1 El proceso de la regeneración natural.....	11
1.2 El caso de la regeneración natural en los bosques mediterráneos.....	15
1.3 La gestión de la regeneración natural.....	16
1.4 Especies de estudio.....	18
1.5 Objetivos de la tesis.....	23
2 Dispositivos experimentales.....	27
2.1 Sitio experimental de Mata de Cuéllar (Segovia).....	29
2.2 Sitio de manejo adaptativo de Moratalla (Murcia).....	34
2.3 Ensayo de densidad mediante diseño de anillos Nelder.....	41
3 Métodos estadísticos.....	47
4 Análisis de los factores considerados.....	57
4.1 Producción y dispersión de semilla.....	59
4.2 Almacenamiento de semillas en el suelo.....	62
4.3 Germinación.....	64
4.4 Establecimiento.....	64
5 Resultados.....	69
5.1 Producción y dispersión de semilla.....	71
5.2 Almacenamiento de semillas en el suelo.....	74
5.3 Germinación.....	77
5.4 Establecimiento.....	78
6 Discusión.....	89
6.1 Producción y dispersión de semilla.....	91
6.2 Almacenamiento de semillas en el suelo.....	95
6.3 Germinación.....	97
6.4 Establecimiento.....	98

6.5	El proceso de la regeneración natural.....	100
7	Conclusiones.....	103
	Conclusions.....	109
8	Bibliografía.....	111
ANEXO I: PROGRAMACIÓN ESTADÍSTICA.....		127
	Estudio I: Las condiciones climáticas extremas limitan la disponibilidad de semilla para lograr la regeneración natural de las masas de <i>Pinus pinaster</i>	129
	Estudio II: La depredación de semillas de <i>Pinus pinaster</i> después de la dispersión: factores clave y sus efectos en el banco de semillas edáfico.....	145
	Estudio III: Efecto de los clareos en el crecimiento y el potencial reproductivo en la regeneración post-fuego de <i>Pinus halepensis</i>	149
	Estudio IV: Interacciones intra- e inter-específicas en plántulas de pinos mediterráneos bajo diferentes densidades de masa usando el diseño de anillos Nelder.....	153
ANEXO II: TRABAJOS PUBLICADOS EN REVISTAS SCI A RAÍZ DE LA TESIS.....		163

AGRADECIMIENTOS

Una tesis lleva un largo camino de trabajo detrás. Yo la empecé hace más de cuatro años y cuando miro atrás parece increíble todo lo que he vivido. Así que es complicado no dejarse a nadie en el tintero en este apartado, lo siento si alguien termina de leer este apartado (que todos sabemos que será el más leído) y descubre que no hice una mención especial. Y también siento si mezclo en este apartado los agradecimientos meramente académicos o científicos con los personales, porque en un trabajo de tanto tiempo me parece imposible no hacerlo, sobre todo cuando he tenido una vivencia personal que ha marcado un antes y un después en mi vida.

Tengo que dar las gracias al Ministerio de Educación (o como se llame ahora, porque en estos años saltamos de un grupo a otro) por la financiación recibida a través su programa estatal de promoción del talento y su empleabilidad y subprograma de formación del profesorado universitario. Hablando más claro, por mi beca FPU, vaya. Pero quería poner este nombre tan largo y motivador, para resaltar la ironía de lo que nos espera a la mayoría de las personas que estamos obteniendo el doctorado. Tenemos talento y parece que quieren darnos empleo ¡y nada menos que nos formaron para ser profesores universitarios!

También quiero dar las gracias a todos los que han hecho posible que yo haya manejado la cantidad de datos que he tenido a mi disposición. La investigación forestal no tiene futuro en España si no va de la mano de las administraciones, primero por los recursos, disposición de datos y de sitios experimentales y segundo porque tenemos que dar soluciones a los problemas de los gestores. Por lo tanto gracias a la Junta de Castilla y León, concretamente a la sección de Segovia por cedernos el sitio experimental de Mata de Cuéllar y a la de Valladolid por todas las facilidades para montar los anillos Nelder en Calabazanos. Y gracias a la Región de Murcia, que empezamos el trabajo de Moratalla gracias a que ellos nos plantearon el estudio.

Y es que yo habré trabajado mucho estos años, pero es complicado gestionar tantas cosas sin una gran red de personas alrededor. Y los pequeños detalles a veces son los que menos se notan pero no por ello son prescindibles. Y ahí tengo que dar las gracias a Celia Redondo, que siempre está ahí para solucionarnos mil dudas sobre dietas, nóminas, papeleo... y siempre con una sonrisa.

Quiero dar las gracias a mi tutor Felipe por algo que, ya empiezo, está cerca de lo personal. Y es que quiero agradecerte tu apoyo y comprensión durante la enfermedad de mi padre y mucho más durante el duelo. Tus palabras de apoyo, tus ojos emocionados contándome tu experiencia personal, tus palabras de ánimo. No creo que muchos “jefes” empaticen con sus “subordinados” como tú lo has hecho conmigo, y lo

pongo entre comillas porque nunca he sentido nuestra relación como jefe-subordinada. Y también quiero darte las gracias por la alegría y los dos besos que me plantaste cuando te dije que estaba embarazada. De nuevo saliéndote del papel de jefe, porque por desgracia son pocas las mujeres que reciben esa alegría y esas facilidades en el trabajo al quedarse embarazadas.

En los últimos tiempos he pasado mucho tiempo al ordenador, pero no puedo olvidar todas las jornadas de campo, que son muchas. No puedo enumerar a todos porque son tantos lo que han hecho posible esto... Pero sí que quiero dar las gracias a Carlos por los muestreos en Cuéllar. Si lo piensas llevamos desde el 2006 yendo a muestrear... ¡ya diez años! Nos ha dado tiempo a compartir muchas vivencias, esos viajes contándonos nuestras penas y aprendiendo a reírnos de nuestras miserias. Y así nació una amistad que nunca pensé que podría tener con mi profesor de ordenación. Gracias por todos estos años... ¡salud y huevos fritos!

Celia, gracias, gracias y mil gracias. Has sido una gran compañera de trabajo, he aprendido de ti muchísimas cosas, y no solo de trabajo, que al final es lo de menos. Lo mejor es que te has convertido en una gran amiga. Gracias por darme refugio en tu despacho, escucharme cuando necesitaba hablar y darme la mano cuando no tenía fuerzas ni para hablar. Para mí fue un gran bajón cuando te fuiste de la escuela, temía que perdiéramos el contacto, pero nada más alejado de la realidad. Tu capacidad de empatía con los demás es brutal y eso te hace tener un corazón enorme y como ya te he dicho otras veces, es muy fácil quererte. Espero seguir compartiendo experiencias contigo y seguir creciendo juntas. Y con Celia tengo que dar las gracias a las mejores, a Marta y Carmen, por haber formado un grupo de mujeres luchadoras. Me encanta estar a vuestro lado y aprender tanto de vosotras. Vuestros abrazos y consejos me arropan y me dan calor, me dan fuerza y me iluminan. ¡Gracias!

Y es que siempre he presumido del buen ambiente de trabajo que hay en la escuela. Ese club del té en el que debatíamos sobre la levedad del ser, que era un buen refugio donde consolarnos cuando la tesis, y lo que no era la tesis, nos sacaba de quicio y donde nos reíamos a carcajadas como si fuera un sábado por la tarde en un bar. Gracias a todos y todas, de nuevo no enumero nombres porque ya sabéis quienes sois y no quiero cometer el error de dejarme a alguien en el olvido. Pero quiero dar las gracias especialmente a Lu, ese quilombo argentino que llegó con aires surferos y resultó ser uno de los pilares básicos para que yo siguiera adelante. Gracias no solo por ser una gran compañera, siempre dispuesta a dejar lo suyo para ayudarme, si no también por los momentos vividos fuera de la escuela. Gracias por sacarme del sofá ese día que me llevaste a coger caca de caballo. Nunca pensé que una actividad así pudiera ser tan terapéutica. Gracias por cuidar a la Cuba como una más de la manada. Pero sobre todo, gracias por enseñarme que por muy dolorosa que pueda llegar a ser la vida, hay que seguir sonriendo porque seguimos vivos y eso sí que merece la pena.

También quiero dar las gracias a Maite, la psicóloga de la asociación española contra el cáncer. Esto puede parecer puramente personal, porque ella fue capaz de guiarnos en la máxima oscuridad en los momentos más difíciles de nuestras vidas. Pero creo que ella es una de las personas más importantes para que esta tesis esté terminada. Estuve a punto de tirar la toalla cuando no tenía fuerzas para seguir adelante y ella me ayudó a poner orden en mi cabeza y no abandonar. Gracias, tu trabajo tiene que ser muy duro pero totalmente imprescindible.

Y en todos estos años de tesis, llegó la estancia, ¡mi temida estancia! Me costó mucho, muchísimo, salir de mi zona de confort, y creo que no lo habría hecho si Rubén no hubiera estado ahí, insistiendo en trabajar juntos. Gracias por hacerlo, porque ahora recuerdo mi estancia en Nancy como una de las mejores experiencias vividas. Dura, sí, pero también muy gratificante. Y fue allí donde me convertí en una discípula eRrriana... gracias Mathieu por trabajar conmigo esos tres meses, en los que aprendí de estadística más que en toda mi vida, y de nuevo gracias Rubén por lo mismo, ahora todo lo hago con bucles en R. Pero no solo de estadística vive el becario investigador y disfruté muchísimo. ¡Gracias por sacarme de paseo! Fue genial conocer a Leti, Pablo y Nacho en esta experiencia, gracias por compartir conmigo esos tres meses.

Y la familia, siempre está ahí la familia... Aunque no tengan ni idea de investigación o del mundo forestal, es difícil llevar a cabo un trabajo como este sin una red familiar que te apoye, por lo menos para mí habría sido imposible. Dicen que la verdadera patria del ser humano es la infancia, y vosotros, mis abuelos, mis tíos y mis primos, sois mi infancia. Gracias por estar siempre ahí, a pesar de las distancias, que cada vez son mayores. Y entre las grandes virtudes que tenemos los nietos de la Meles, esta vez ha sido fundamental la buena mano de Pablo Cabrejas con las figuras y las portadas. Gracias a mi hermano. Soy muy afortunada de ser tu hermana, me has servido de guía en esto de la investigación pero más importante, me has enseñado mucho en esta vida. Gracias por estar cuando te he necesitado. Gracias a mi madre. Eres una mujer valiente y luchadora y te admiro por haber mantenido la sonrisa cuando tu corazón solo podía llorar. Te has mantenido a flote cuando lo normal habría sido hundirte y sé que lo has hecho por nosotros. Gracias de corazón, que además nunca te lo digo. Gracias a mi padre. No has podido llegar a ver este momento, y eso me duele en el alma. No por el momento en sí, si no por todos los momentos en los que no has estado y no estarás. Pero por suerte pude disfrutar mucho de ti y descubrir a la persona que más admiraré en el mundo. Me siento muy orgullosa de parecerme tanto a ti. Y gracias a mi nueva familia, a la que empecé a formar contigo, David. Son muchos los baches que estamos pillando en el camino pero también mucha felicidad... soy muy afortunada de tener a mi lado una persona como tú, que me sacas la sonrisa cuando nadie puede hacerlo. Gracias a mi perra Cuba, el que tenga un perro sabrá lo importante que puede ser tener el apoyo de un ser que no te exige hablar, simplemente te acompaña en la vida. Y por último gracias a Darío, cómo un ser tan pequeño puede traer tanta felicidad.

ABSTRACT

Natural regeneration methods contribute to perpetuate natural ecosystems in the long term so it is one of the main issues in sustainable forest management. Natural regeneration is a complex process comprised of different sub-processes, each of them driven by multiple factors. Consequently it is crucial to identify these factors and determine their influence on the entire process, especially in Mediterranean ecosystems where there is a high inter-annual climate variability and strong drought during summer, increasing by the consequences of the climate change.

The main objective of this thesis was to identify the key factors of the natural regeneration and their effects during the process to develop alternative procedures for the management of Mediterranean forest to tackle climate change. To meet this objective natural regeneration process has been analysed considering different factors along the sub-processes of two of the main forest species in the Mediterranean basin: *Pinus pinaster* and *Pinus halepensis*. The specific objectives were: 1) to quantify the effect of climate and stand density on the inter-annual pattern of *Pinus pinaster* seed dispersal; 2) to analyse the space-temporal effect of predation on the *Pinus pinaster* belowground seed bank; 3) to evaluate the effect of pre-commercial thinning on sapling size, annual growth and reproduction in post-fire regeneration of *Pinus halepensis* along the time and under different exposures; 4) to analyse inter- and intra-specific interactions of *Pinus pinaster* and *Pinus halepensis* seedlings under different densities. Different experimental designs like split-plot design or Nelder wheel design were installed and different statistical methods were employed to carry out this thesis.

Pinus pinaster seed production started three years before dispersal. Dispersal began in spring, immediately after ripening completion, and maximum dispersion occurred in summer. Predation was low until autumn when it significantly reduced the belowground seed bank. Finally seeds germinated the next spring until summer.

Climatic variables were significant during phenological phases governing seed production: temperature seems to control primary cone growth. Absence of precipitation limits secondary growth while it appears to hinder final cone ripening. Moreover stand density is one of the main drivers for seed production and dispersal, obtaining seed limitations in low stand density areas. The trend appeared to be slightly quadratic or asymptotic.

Seed rain, micro-site conditions and summer drought were crucial to understand the effects of predation on the belowground seed bank: seed rain, distance to the nearest stump, en la base area and drought had positive effects on the final belowground seed bank whereas the number of neighbouring trees had a negative effect. Covers of herbaceous species, pine needle litter and shrub species had positive effects too.

Regarding post-fire regeneration of *Pinus halepensis*, pre-commercial thinning operations had a generally positive effect on sapling size, annual growth and reproductive potential, all of which accelerate tree maturation. But positive effects were

indiscernible until 2-3 years later. Sapling size and annual growth were higher in thinned plots than in un-thinned plots 2-4 years after treatment. Maximum annual growth occurred 3 and 4 years after thinning and declined 5 years after thinning, though still higher than in un-thinned plots. Cone counts were higher 2-5 years after thinning, depending on the cone type. Serotinous cones were lower and until the fifth year there were no differences between un-thinned and thinned plots.

The results suggest climatic and stand-related factors are the key to obtain a successful natural regeneration. In terms of forest management it could be possible to improve natural regeneration success carrying out silvicultural treatments to improve stand-related factors. Moreover the knowledge on the impact of climate may help anticipate restoration treatments in order to alleviate these constraints.

RESUMEN

La regeneración natural es un método efectivo para perpetuar los ecosistemas forestales por lo que es uno de los principales objetivos de la gestión forestal sostenible. Es un proceso complejo compuesto por diferentes sub-procesos los cuales pueden verse afectados por variados factores. Por lo tanto es clave identificar esos factores y definir sus efectos durante todo el proceso, especialmente en los ecosistemas mediterráneos donde existe una variabilidad climática inter-anual importante y una fuerte sequía estival, lo que se incrementa como consecuencia del cambio climático.

El principal objetivo de esta tesis fue identificar los factores claves de la regeneración natural y sus efectos para desarrollar alternativas de gestión y así abordar las consecuencias del cambio climático en los bosques mediterráneos. Para lograr este objetivo se han analizado diferentes factores a lo largo de los sub-procesos que forman la regeneración natural de dos especies forestales representativas de la cuenca mediterránea: *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis*. Los objetivos específicos fueron: 1) cuantificar el efecto del clima y la densidad de la masa en el patrón inter-anual de dispersión de semillas de *Pinus pinaster*; 2) analizar el efecto espacio-temporal de la depredación en el banco de semillas edáfico de *Pinus pinaster*; 3) evaluar el efecto de los claros semi-sistemáticos en el tiempo y bajo diferentes exposiciones en el tamaño, el crecimiento anual y el potencial reproductivo de la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis*; 4) analizar las interacciones inter- e intra-específicas entre *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis* bajo diferentes densidades. Se han utilizado diferentes diseños experimentales como el diseño en split-plot o los anillos Nelder, al igual que diferentes métodos estadísticos para realizar esta tesis.

La producción de semilla de *Pinus pinaster* empezó tres años antes de la dispersión. La dispersión empezó en primavera a continuación de la maduración del cono, y la máxima dispersión ocurrió en verano. La depredación fue baja hasta el otoño, momento en el que el banco de semillas edáfico se vio significativamente reducido. Finalmente las semillas germinaron la siguiente primavera.

Las variables climáticas fueron significativas durante las fases fenológicas de maduración de la semilla: la temperatura parece que controla el crecimiento primario del cono. La ausencia de precipitación limita el crecimiento secundario mientras que su presencia parece dificultar la maduración final del cono. Además la densidad de la masa es uno de los principales factores para la producción y dispersión de semilla, encontrando limitaciones en la cantidad de semilla en zonas con una densidad de masa baja. Esta tendencia parece ser ligeramente cuadrática o asintótica.

La lluvia de semilla, las condiciones de micro-sitio y la sequía estival fueron clave para entender el efecto de la depredación en el banco de semillas edáfico. Concretamente la lluvia de semilla, la distancia al tocón más cercano, el área basimétrica y la sequía estival tuvieron efectos positivos en el banco de semillas edáfico mientras que el número de

árboles vecinos tuvo un efecto negativo. Las coberturas de pinocha, especies herbáceas y especies leñosas tuvieron también un efecto positivo en dicho banco de semillas.

En cuanto a la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis*, los claros semi-sistemáticos tuvieron en general un efecto positivo en el tamaño, el crecimiento anual y el potencial reproductivo del regenerado, lo que acelera la maduración de la masa. Pero estos efectos positivos no son perceptibles hasta pasados 2-3 años. El tamaño del regenerado y el crecimiento anual fueron mayores en las parcelas tratadas que en las parcelas no tratadas 2-4 años después del tratamiento. El máximo crecimiento anual se produjo 3 y 4 años después del claro y vuelve a disminuir al quinto año, aunque todavía es mayor que en las parcelas no tratadas. El número de conos fue mayor 2-5 años después del claro, dependiendo del tipo de cono. En relación a los conos serótinicos, fueron los menos abundantes y hasta después de 5 años no hubo diferencias entre las zonas tratadas y no tratadas.

Los resultados obtenidos en esta tesis sugieren que el clima y los factores relacionados con la densidad de la masa son claves para obtener una regeneración natural exitosa. En términos de gestión forestal sería posible mejorar las condiciones para la regeneración llevando a cabo tratamientos selvícolas que mejoren los factores relacionados con la masa. Además el conocimiento del impacto del clima puede ayudar para anticipar tratamientos selvícolas que alivien dicho impacto.

A large, mature pine tree stands prominently in a forest. The tree has a thick, dark trunk and a dense, green canopy of needles. In the foreground, a person wearing a bright red jacket is seen from behind, looking up at the tree. The background is filled with other pine trees, creating a lush green environment. A semi-transparent banner with a row of green dots is positioned across the middle of the image, containing the word "INTRODUCCIÓN" in a bold, black, sans-serif font.

INTRODUCCIÓN

1. INTRODUCCIÓN

1.1 El proceso de la regeneración natural

La regeneración natural es un proceso complejo que se puede dividir en diferentes subprocesos: producción de semilla, dispersión de semilla, almacenamiento de semilla, germinación y establecimiento (Harper, 1977; Price et al., 2001). Se puede producir una gran pérdida de potencial reproductivo entre la producción de semilla y el establecimiento del regenerado por lo que la regeneración natural se considera como el momento más crítico de la dinámica de las masas forestales (Clark et al., 1999) porque su objetivo principal es conseguir la renovación de la masa forestal para perpetuar el bosque.

Durante todo el proceso diferentes factores y las interacciones entre ellos pueden afectar el éxito de la regeneración, poniéndolo en riesgo (Figura 1). Se pueden definir dos grandes grupos de factores potenciales: factores intrínsecos al proceso y factores extrínsecos. Algunos de los factores intrínsecos al proceso pueden ser las características edáficas y la topografía, pero uno de los más importantes es el factor climático: temperatura, humedad y los regímenes de radiación. Por otro lado los factores extrínsecos están relacionados con la actividad humana, como pueden ser el pastoreo, los incendios provocados, el cambio de uso del suelo, los tratamientos selvícolas... (Rodríguez-García et al., 2008). La clave es identificar qué factores son determinantes y cómo responden las especies vegetales a ellos para poder diseñar las estrategias selvícolas adecuadas para obtener una regeneración exitosa (Price et al., 2001). Dichas estrategias se deben basar en el conocimiento de las respuestas a diferentes tipos, tamaños e intensidades de perturbaciones durante todo proceso (Coates and Burton, 1997).

La producción de semilla y su dispersión son el inicio del proceso. La dispersión de semillas depende directamente de la cantidad de semillas producidas, la disponibilidad de agentes dispersores (viento y animales principalmente) y la distancia máxima sobre la que es capaz de dispersarse (Price et al., 2001). Además el proceso de dispersión juega un rol importante en la futura distribución espacial de las plántulas. Por todo ello la dispersión de semilla se considera uno de los procesos claves para entender la dinámica de los bosques (Dovčiak et al., 2005; Nathan and Muller-Landau, 2000).

El estudio de la dispersión de semilla en la cuenca mediterránea se ha centrado básicamente en el estudio de los patrones espaciales de diferentes especies de coníferas: *Pinus halepensis* (Nathan and Ne'eman, 2004); *Abies alba* y *Fagus sylvatica* (Sagnard et al., 2007); *Pinus pinea* (Manso et al., 2012); *Pinus pinaster* (Juez et al., 2014). Pero el efecto del clima en la producción de semilla, el cual puede ser un factor clave para determinar la dinámica temporal de la dispersión de semilla, apenas ha sido analizado. Algunos estudios confirman la importancia del clima en las fases claves de la

maduración del cono, limitando o aumentando la producción de semillas (Calama et al., 2011; Keyes and Manso, 2015; Mutke et al., 2005). Por lo tanto el clima debe ser uno de los factores a analizar en los estudios de regeneración.



Figura 1. Sub-procesos en los que se puede dividir el proceso de la regeneración natural y los diferentes factores que pueden afectar a cada uno de ellos. Figura adaptada de Price et al. (2001)

Una vez dispersada la semilla, ésta llega al suelo donde permanecen viables durante un período más o menos largo formando el banco de semillas edáfico. En ese momento diferentes factores pueden limitar la germinación futura de dichas semillas. Los principales factores pueden ser las difíciles condiciones climáticas para la germinación, principalmente la sequía, o la depredación de dichas semillas antes de que puedan germinar (Marañón et al., 2008). Además hay que tener en cuenta la dormición de las semillas. Esto ocurre cuando una semilla tiene las condiciones adecuadas para germinar y no lo hace (Marañón, 2001). Este hecho hará que la semilla permanezca más o menos tiempo en el suelo hasta germinar, aumentando el riesgo de depredación por parte de roedores, pájaros o insectos. Por lo tanto el tamaño y la dinámica del banco de semillas puede ser un componente clave del proceso, especialmente en ecosistemas mediterráneos (Keeley, 1991; Ne'eman and Izhaki, 1999; Marañón, 2001).

La depredación de semillas se ha estudiado en otras especies de pinos tanto en España *Pinus sylvestris* L. (Castro et al., 1999), *Pinus nigra* Arn. (Lucas-Borja et al., 2010; Ordóñez and Retana, 2004) y *Pinus pinea* L. (Manso et al., 2014a) o como en Escocia *Pinus*

sylvestris (Worthy et al., 2006) y en Italia *Pinus cembra* L. (Zong et al., 2010). Este tipo de estudios analizan la depredación de las semillas poniendo la misma cantidad de semillas a lo largo del tiempo, sin tener en cuenta la época del año (Castro et al., 1999; Lucas-Borja et al., 2010; Manso et al., 2014a; Walters et al., 2005). Al reponer las semillas depredadas en cualquier época del año, no se está teniendo en cuenta si la fuente de semilla sigue dispersando semillas o se deberían agotar. Además se puede provocar un efecto llamada de los depredadores en época de escasez de alimento que desvirtúe los resultados. Por lo tanto sería interesante replantear el diseño experimental para analizar la depredación de semillas de una manera más integrada en el proceso de regeneración de cada especie.

Hay que tener en cuenta que no todas las semillas que son depredadas de los dispositivos experimentales son consumidas. En muchas ocasiones las plantas mantienen una relación de mutualismo con los animales ya que los depredadores actúan de agente dispersante realizando la llamada dispersión secundaria (Herrera 2001). Pueden mover las semillas a micro-sitios que favorecerán la germinación y el futuro establecimiento de la planta (Hirsch et al., 2012; Vander Wall et al., 2005). Estas semillas dispersadas por los animales pueden jugar un papel importante en la siguiente fase de establecimiento (Chambers and MacMahon, 1994).

La fase de germinación y establecimiento serán el final de la fase de regeneración. Los estados de semilla y plántula son clave ya que son los más susceptibles de estrés ambiental y presentan mayores tasas de mortalidad (Grime, 1979). La germinación y la supervivencia en los primeros meses son claves para poder establecer un primer estado de diseminado que formará el futuro latizal. Los sub-procesos de germinación y supervivencia en los primeros meses son especialmente complejos, sobre todo en el ecosistema mediterráneo, debido al estrés hídrico durante el verano y las interacciones con otros factores (Sánchez-Gómez et al., 2006a y 2006b; Marañón et al., 2008; Ruano et al., 2009; Barbeito et al., 2011; Rodríguez-García et al., 2011a).

Estas fases están altamente relacionadas y en muchas ocasiones se estudia de manera conjunta. Existen trabajos sobre la germinación, supervivencia y el crecimiento en distintas situaciones de sombra y estrés hídrico: para especies mediterráneas como *Quercus coccifera* L. o *Arbutus unedo* L. (Sánchez-Gómez et al., 2006a y 2006b) o *Pinus pinaster* (Rodríguez-García., 2008, 2010, 2011a, 2011b y 2011c); para especies calcícolas como *Colutea hispanica* Talavera & Arista, *Gypsophila struthium* (Wilk.) G. López., *Thymus lacaitae* Pau., *Lepidium subulatum* L. y *Helianthemum squamatum* (L.). Dum. (Matesanz et al., 2008); para *Pinus pinaster*, *P. halepensis* Mill., *P. canariensis* Sweet. y *P. pinea* L. (Chambel et al., 2007) Muchos de ellos se realizaron en vivero, controlando no sólo la luz y el agua disponible, si no también la temperatura, la composición del suelo, las plagas. Esto facilita el análisis pero impide tener en cuenta las condiciones ambientales de las masas forestales. Para ello los dispositivos experimentales en masas

forestales permiten analizar los efectos de los factores en las diferentes fases de la regeneración natural de una manera más integrada. Aislar los factores y las interacciones es más complejo pero permite obtener conclusiones más aplicadas a las condiciones naturales de las masas forestales.

En los estudios sobre regeneración natural, y especialmente en ecosistemas como el mediterráneo, donde las plantas sufren estados de estrés, se suele analizar la fase de establecimiento desde el punto de vista de la falta de regenerado. Pero también es necesario conocer el comportamiento de las especies mediterráneas ante altas densidades. En masas ya establecidas las altas densidades producen una competencia por los recursos que pueden llegar a reducir el crecimiento del árbol. Pero se pueden observar efectos de competencia y de facilitación al mismo tiempo en otras fases de desarrollo, como en la fase de establecimiento. Ante un regenerado con alta densidad se puede producir competencia, por ejemplo entre el regenerado por los recursos como la luz y el agua o con otras plantas que pueden inhibir el establecimiento o el crecimiento de las especies arbóreas. Pero al mismo tiempo se puede producir un efecto de facilitación ya que se reduce la velocidad del viento o la evapotranspiración, otras especies pueden ser una protección contra los herbívoros. También se ha observado que de una interacción positiva se puede cambiar a una interacción negativa cuando se desarrolla la especie beneficiaria (Callaway et al., 1996; Zamora et al., 2008; Rodríguez-García et al., 2011c; Uhl et al., 2015). Por lo tanto el balance neto de estas interacciones es un punto a investigar.

Hasta ahora la mayoría de los estudios analizan masas puras pero apenas existen investigaciones que comparen masas mixtas y puras en parcelas similares. A priori, si se conocen los nichos de las especies y sus diferencias, se podría simplificar el análisis como masa mixta integrando estos conocimientos, pero hay que conocer las estrategias de competencia de cada especie y sus comportamiento bajo presión por competencia inter- e intra-específica ya que, al estar compartiendo nicho en una masa mixta, puede que su comportamiento no sea el mismo que en una masa pura. De hecho se ha observado que, en términos de productividad, las masas mixtas adultas compensan más fácilmente las variaciones de densidad de la masa que las puras (Pretzsch, 2009). La mayoría de los trabajos que analizan las interacciones intra- e inter-específicas lo hacen desde un punto de vista productivo en masas maduras (Piotto et al., 2004; Kuehne et al., 2013; Vanclay et al., 2013; Collet et al., 2014) pero es necesario desarrollar estudios que analicen las interacciones durante todos los estados de desarrollo del bosque y en términos más allá de la productividad, para poder conocer como responden las masas mixtas.

1.2 El caso de la regeneración natural en los bosques mediterráneos

Además de conocer el proceso de regeneración natural y cómo afectan los factores potenciales a su éxito o fracaso, hay que tener en cuenta las características que afectan directamente al proceso de regeneración en el ecosistema en el que trabajamos.

Una de los principales factores para la regeneración natural es el clima. En los ecosistemas mediterráneos existen unas condiciones climáticas particulares, caracterizadas por inviernos fríos e húmedos y veranos secos y calurosos, con una fuerte sequía (Rumney, 1968, Scarascia-Mugnozza et al., 2000, Rodó y Comín, 2001). Además se caracteriza por una gran variabilidad interanual en términos de precipitación, con eventos ocasionales y violentos, muy poco previsible y de difícil modelización. Esto complica el análisis y las predicciones del efecto de la disponibilidad hídrica, que además es uno de los principales factores controladores del funcionamiento ecológico en estos ecosistemas (Joffre et al., 2001, Rodó y Comín 2001). Por último aparecen vientos fuertes y secos que favorecen los incendios forestales (Scarascia-Mugnozza et al., 2000).

Además las condiciones medioambientales para los bosques están cambiando. Debido al incremento de CO₂ y otros gases invernadero en la atmósfera, se prevé que a largo plazo predominará una irregularidad climática y las sequías serán más intensas, disminuyendo la disponibilidad hídrica para las plantas al incrementarse la evapotranspiración (IPCC, 2007). Estos cambios hacia condiciones más cálidas y áridas tendrán efectos significativos en los ecosistemas mediterráneos, acentuando sus características como la poca disponibilidad de agua o los incendios forestales (Peñuelas, 2001). Además existe un cambio global que implica cambios en los usos del suelo, como abandono de cultivos, fragmentación de hábitats o sobreexplotación. Aunque el abandono de las prácticas tradicionales en los usos del suelo puede favorecer la regeneración natural de las especies forestales, también está provocando en la zona mediterránea fragmentación del hábitat, pérdida de biodiversidad y de nutrientes en el suelo (Peñuelas, 2001; Valladares et al., 2014).

En la cuenca mediterránea existe una gran variabilidad geográfica y topográfica caracterizada por una costa montañosa a menudo con bastante elevación. También se encuentra una alta diversidad de especies de plantas y animales muy influenciadas por la presencia humana, ya que se conoce una larga historia de uso y gestión de los bosques y el paisaje desde la época greco-romana (Scarascia-Mugnozza et al., 2000; Valladares et al., 2008). La productividad de los productos maderables y los pastos en estos ecosistemas es baja aunque tiene una alta diversidad de productos no maderables como corcho, miel, setas... Este manejo histórico de los bosques, influenciado por la baja productividad, puede afectar directamente a la vegetación, no sólo por el aprovechamiento directo de la madera sino también por la sobreexplotación ganadera que puede dificultar la regeneración o favorecer la erosión del suelo.

A pesar de las difíciles condiciones ecológicas de estos ecosistemas, la vegetación está adaptada mediante adaptaciones morfológicas, fenológicas y fisiológicas (Scarascia-Mugnozza et al., 2000; Joffre et al., 2001). Por ejemplo el fuego se considera una perturbación característica de estos ecosistemas y muchas especies se han adaptado a él como la capacidad de rebrote (ej. *Pinus brutia* Ten.) o las piñas serótinas (ej. *Pinus halepensis*), que permiten tener un gran banco de semillas latente para regenerar después de un incendio (Daskalidou y Thanos, 1996; Boydak, 2004). A pesar de considerarse una característica intrínseca de estos ecosistemas el cambio global en términos de clima y de usos del suelo están afectando directamente las dinámicas del fuego (Moriondo et al., 2006; Valladares et al., 2014). Con las condiciones climáticas predichas para la cuenca mediterránea, la humedad relativa será más baja, la biomasa forestal estará más seca y el riesgo de fuego será más alto. Por esto se prevé que las zonas quemadas serán mayores y la intensidad y la frecuencia de los fuegos aumentarán (Moriondo et al., 2006). Los bosques mediterráneos, a pesar de estar adaptados a estos eventos, pueden estar en riesgo si los fuegos son más frecuentes que la edad de maduración de las especies. Los factores principales que afectan a la regeneración post-fuego del género *Pinus* son el banco de semillas, el lecho de germinación y el régimen del fuego, pero se resalta la importancia de la abundancia de semilla y la serotinia como dos de los factores claves para obtener una regeneración adecuada (Vega, 2003).

En el caso contrario, puede ocurrir que la regeneración post-fuego sea excesiva. Los tratamientos más comunes son los clareos, así se reduce la densidad y se aprovechará la regeneración presente facilitando el establecimiento de la nueva masa mediante una silvicultura menos intensiva. Además estos tratamientos controlarán la continuidad de combustible y por lo tanto, disminuirá el riesgo de incendio (Orozco y Jordán, 2007). Sin embargo no se conocen exactamente los beneficios ni los riesgos de los clareos para reducir el regenerado excesivo después de un incendio. Hay estudios que han analizado el efecto de los clareos en la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis* en los que observaron efectos positivos de los tratamientos selvícolas en el potencial reproductivo y la diversidad de la vegetación y microfauna presente (de las Heras et al., 2007; González-Ochoa et al., 2004; Moya et al., 2009); pero también se han observado efectos negativos después de estos tratamientos, como mayores niveles de defoliación de *Pachyrhinus squamosus* Kiesenwetter (González-Ochoa y de las Heras, 2002).

1.3 La gestión de la regeneración natural

La regeneración natural en la gestión forestal es aceptada como la solución más efectiva y económica para perpetuar las masas forestales (Barnes et al., 1998). Se dispone de un suministro continuo de semillas, posibilidad de la conservación del material genético del rodal, y por lo tanto, de las adaptaciones locales, un coste mínimo para el establecimiento de la planta o un menor riesgo de pérdidas por plagas y enfermedades

(Jeansson et al., 1989). Esta afirmación está totalmente generalizada en ecosistemas templados y boreales, como en Europa y Norte América, donde se favorece la regeneración natural desde hace décadas. Por ello el conocimiento sobre la regeneración natural de coníferas es muy exhaustivo. Sin embargo no siempre se puede extrapolar esa información a las especies mediterráneas por las diferencias ecológicas y climáticas (Rodríguez-García et al., 2008).

En algunas ocasiones su bajo éxito de establecimiento, su necesidad de adaptarse a ciclos de producción de semilla o su escaso control sobre la distribución espacial, pueden suponer graves problemas para la regeneración natural (Barnett y Barker 1991). En esos casos se puede optar por otras medidas de apoyo como siembras o plantaciones. Son una buena alternativa en masas forestales donde el beneficio económico en términos financieros puede justificar un gasto extra para favorecer la regeneración, pero puede ser más complicado justificar la inversión en bosques donde las masas tienen principalmente una función ambiental. Esto ocurre en la cuenca mediterránea, donde la mayoría de las masas forestales tienen una función ambiental y los beneficios económicos no son elevados. Por lo tanto favorecer la regeneración natural de una manera rápida y eficaz debe ser uno de los principales objetivos de la gestión forestal sostenible en los ecosistemas mediterráneos (Scarascia-Mugnozza et al., 2000).

Para lograr una regeneración natural exitosa es importante conocer las necesidades de las diferentes especies y la heterogeneidad espacial y temporal del medio. Esto permitirá desarrollar modelos de dinámica del bosque y simular escenarios de cambio global para que los gestores puedan usarlos (Marañón et al., 2008). Actualmente son escasos los trabajos que estudian toda la serie de eventos concatenados desde la producción de flores al establecimiento exitoso final de una planta adulta, identificando los cuellos de botella del proceso (Jordano et al., 2008).

La regeneración natural también es fundamental en el caso de la ordenación de montes. El primer principio de la ordenación de montes es la persistencia de la masa y para lograrlo se debe gestionar el monte de manera que se favorezca la regeneración de la o las especies que se desean. De esta manera la toma de decisiones selvícolas se ha de basar en el conocimiento del comportamiento de las especies en cada estación. Una vez decidido el tratamiento selvícola a aplicar y su magnitud se ha de definir el método de ordenación adecuado. En términos exclusivos de regeneración, cuando no se encuentran problemas en la regeneración cualquier método de ordenación es válido, en cambio cuando se encuentran dificultades, es recomendable el método de ordenación de tramo móvil (Cabrera Bonet 2003). Este método es más flexible ya que la regeneración no tiene que lograrse en un período de tiempo fijado si no que los rodales incluidos en el tramo móvil pueden permanecer en él más de un período de regeneración. Esto lleva a obtener masas semirregulares. También el método de

ordenación por rodales puede ser una buena alternativa de gestión ante dificultades en la regeneración, ya que se caracteriza por una flexibilidad selvícola, espacial y temporal, aunque en España existe escasa información sobre este método y no hay constancia de ningún monte ordenado por el método de ordenación por rodales al menos hasta 1970 (Madrigal 1994, Molina et al., 2006).

En general se considera difícil encontrar problemas de regeneración cuando se usan períodos largos de regeneración, alrededor de 20 años normalmente, como suele ser en especies de turnos largos (Cabrera Bonet 2003). Pero la realidad muestra casos en los que, a pesar de tener períodos de regeneración de 20 años o mayores, la regeneración fracasa. En estos casos otra alternativa al tramo móvil es ampliar el periodo de regeneración pero hay casos particulares en los que esto se complica ya que lleva a que la forma principal de masa sea la semirregular. Este es el caso de las masas de *Pinus pinaster* con aprovechamiento resinero. La ordenación en estas masas se lleva a cabo con turnos de 100 años con cuarteles organizados en cuatro tramos y periodos de regeneración de 25 años y es necesario que se logre la regeneración en dicho periodo para poder realizar el aprovechamiento de la resina de manera constante y equitativa en el tiempo. Además el manejo por parte del resinero hace muy recomendable que las masas tengan estructuras regulares.

1.4 Especies de estudio

En la presente tesis se pretende analizar los factores claves de la regeneración natural en ecosistemas mediterráneos. En las zonas típicamente mediterráneas los bosques se componen de especies de hoja caduca y perenne, especialmente del género *Quercus*, como *Quercus ilex* o *Quercus suber* y coníferas del género *Pinus* (Scarascia-Mugnozza et al., 2000). En este caso se ha estudiado la regeneración natural en dos de las especies más representativas de dicho ecosistema: *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis*. Estas especies ocupan grandes superficies en la cuenca mediterránea y su reproducción está adaptada a dicho ecosistema (Figura 2).

- *Pinus halepensis* Mill.

El pino carrasco (*Pinus halepensis*) tiene un cono pedunculado y acículas finas y flexibles de 5-10 cm de longitud. Aparece en altitudes hasta 600 m en la zona norte de la cuenca mediterránea y hasta 1400 m en el sur, aunque localmente puede alcanzar altitudes mayores. Está bien adaptado a la gran variedad de condiciones climáticas y ecológicas del ecosistema mediterráneo, desde ambientes semiáridos a zonas submediterráneas de media montaña, aunque precipitaciones anuales de 350-700 mm y temperaturas entre -2 y 10 °C son sus condiciones óptimas (Fady et al., 2003; Río et al., 2008). *Pinus*

halepensis cubre grandes superficies en el oeste de la cuenca mediterránea (España, Francia, Italia, Marruecos, Argelia...) y pequeñas poblaciones naturales y artificiales en la zona este (Turquía, Siria, Israel, Jordania y Líbano) (Figura 2a).

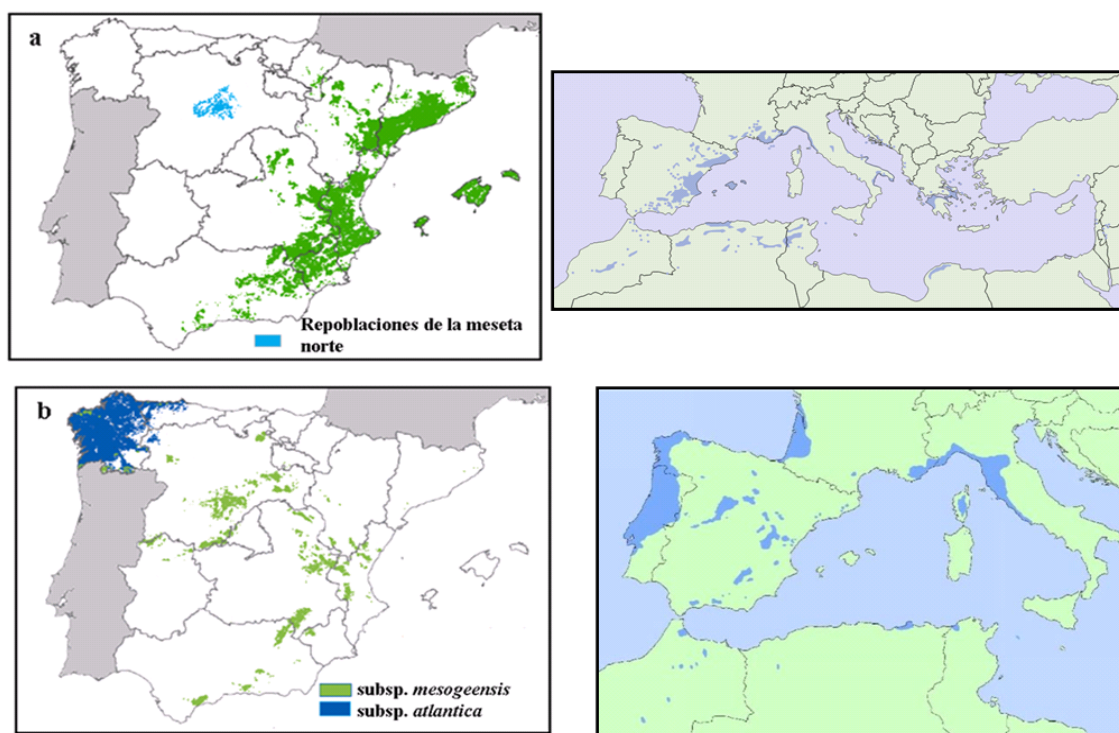
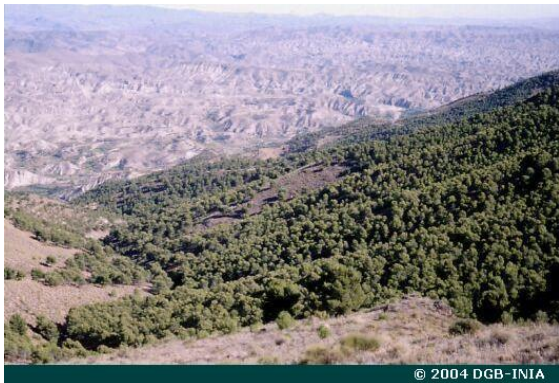


Figura 2. Distribución natural de las especies estudiadas en España y la cuenca mediterránea: a) *Pinus halepensis*; b) *Pinus pinaster*. Figura adaptada de Olivar (2013). Fuente de los mapas: EUFORGEN (<http://www.euforgen.org/distribution-maps/>)

Esta especie tiene una enorme importancia ecológica y medioambiental en el entorno mediterráneo. Es una especie que puede crecer en condiciones ambientales difíciles, altamente resistente al estrés hídrico e indiferente a un amplio rango de sustratos. Es una especie restauradora de primera magnitud en zonas semiáridas y colonizadora en la dinámica evolutiva de la vegetación mediterránea, capaz de expandirse en terrenos desnudos, en plena exposición o recién incendiados (Orozco y Jordán, 2007; Río et al., 2008). Por lo que en la cuenca mediterránea es una de las especies más utilizadas para la restauración de zonas áridas y semi-áridas. A pesar de la importancia de esta especie en el ecosistema mediterráneo es una especie poco estudiada desde el punto de vista selvícola. Esto puede deberse al escaso interés económico de su aprovechamiento o al rechazo que suscitó en determinados sectores sociales y académicos (Río et al., 2008). Este tipo de repoblaciones monoespecíficas, según Maestre y Cortina (2004), pueden conllevar efectos negativos ya que la humedad del suelo disminuye en las grandes plantaciones si se compara con otras comunidades florísticas, la sucesión vegetal se

ralentiza y se homogeneiza el paisaje. En las primeras fases esta especie mejora la estructura vertical del bosque pero la riqueza y la diversidad de la vegetación acompañante disminuyen (Chirino et al., 2006). Sin embargo aplicando tratamientos selvícolas adecuados, como los clareos o las podas, pueden mejorar las condiciones de la vegetación acompañante en este tipo de plantaciones monoespecíficas (Navarro et al., 2010). A pesar de esto en la mayoría de las masas españolas de esta especie la actividad selvícola ha sido escasa, presentando problemas de decaimiento, riesgo de estabilidad biológica y alta vulnerabilidad a los incendios forestales (Río et al., 2008).



Fotografía 1. Repoblación de *Pinus halepensis* de 40 años en 1991 en Almería. Al fondo paisaje semiárido con fuerte erosión Fuente: Montero et al., (2007).



Fotografía 2 Ejemplo de masa de *Pinus halepensis* que está necesitada de operaciones selvícolas. Rodal del monte del Monasterio de San Jerónimo (Valencia, 1954). Fuente: Montero et al. (2007).

En España la actividad repobladora ha podido ser reconstruida desde 1879. Se puede decir que la superficie repoblada desde entonces supera los 5 millones de hectáreas con un porcentaje de éxito alto. Esta actividad tuvo un ritmo muy alto a mediados del siglo XX debido al Plan General de Repoblación Forestal de Villanueva y Esteva que promovió más de 500000 ha de terrenos degradados y desarbolados para repoblar con *Pinus halepensis*, formando grandes superficies coetáneas, con objetivos protectores frente a la erosión y restauración de la cubierta vegetal (Pemán García y Vadell Guiral, 2009). Estas repoblaciones se instalaron en áreas naturales de crecimiento de la especie y en zonas del interior peninsular, donde se definió posteriormente una nueva región de procedencia (Figura 2a). Estas masas del interior tienen una elevada densidad inicial, siendo necesarias intervenciones selvícolas que no se han realizado, por lo que existen miles de hectáreas de pinos adultos y maduros con densidades excesivas (Río et al., 2008).

La forma principal de las masas de *Pinus halepensis* tiende a ser regular e incluso coetánea en el caso de regenerados post-incendios. En estos casos los tratamientos selvícolas más adecuados sería a priori las cortas a hecho aplicadas en una única intervención o en dos tiempos, limitando la forma y el tamaño de las cortas a la distancia de dispersión del piñón (Río et al., 2008). Pero algunos autores recomiendan las cortas por aclareo sucesivo uniforme para asegurar la regeneración natural (Cal, 1994; González-Rincón y Cabezas, 2004). Los tratamientos culturales como los clareos y las limpias se recomiendan en función de la densidad de la masa, sobre todo en masas procedentes de regenerado post-incendio, donde la densidad puede alcanzar los 100000 pies/ha (Orozco y Jordán, 2007; Río et al., 2008; Ruano et al., 2013).

- *Pinus pinaster* Ait.

El pino negral o resinero (*Pinus pinaster*) tiene grandes conos comparados con otros pinos mediterráneos (8-22 cm de longitud) y largas acículas (10-25 cm). Esta especie puede encontrarse en ambientes muy diferentes: desde el nivel del mar a 2100 m de altitud en el alto Atlas (Marruecos); desde zonas con precipitaciones anuales mayores de 1400 mm hasta zonas con 350 mm y más de 4 meses de sequía. Las condiciones del suelo también son variables, puede aparecer en suelos principalmente ácidos, pero también puede estar presente en suelos básicos, arenosos o pobres donde otras especies no pueden crecer (Alía y Martín, 2003).

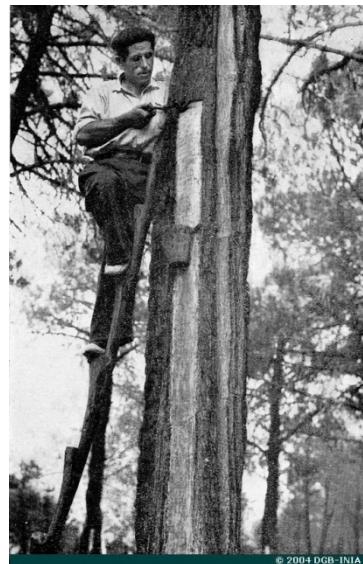


Debido a esto, a diferencias morfológicas claras entre poblaciones y desde una perspectiva selvícola se consideran dos subespecies: subespecie *atlantica* y subespecie *mesogeensis* (Figura 2b). Esta última subespecie dobla en superficie a la primera y presenta una gran variedad en cuanto a características morfológicas y respuesta a la silvicultura, por lo que existen diferentes procedencias (Alía y Martín, 2003; Rodríguez Soalleiro et al., 2008).

Es una especie muy plástica, de gran importancia económica, ecológica y estética en toda la zona del oeste mediterráneo. Ocupa aproximadamente cuatro millones de hectáreas a lo largo de España, Portugal, Francia e Italia (Ribeiro et al., 2001) de las que aproximadamente un millón de hectáreas están

Fotografía 3 Masas de *Pinus pinaster* que se extienden por Madrid, sur de Ávila y Segovia. Pinar de Navas del Marqués (Ávila 1967) Fuente: Montero et al., (2007).

en España (más de la mitad son repoblaciones) (DGCN, 1998). Además *Pinus pinaster* se considera una de las especies invasivas más peligrosas del mundo (Lowe et al., 2004). En el hemisferio sur, principalmente Sudáfrica y Australia, se establecieron plantaciones de esta especie donde puede invadir ecosistemas nativos (Rouget et al., 2004). Es especialmente abundante en la meseta castellana del centro de España (región de procedencia “meseta castellana”), donde ocupa más de 114000 ha, representando aproximadamente el 7.5% de la distribución europea de la especie. Estas masas suelen ser masas puras o mezcladas con *Pinus pinea* L., con gran aptitud para la producción de resina por lo que su gestión está adaptada a este aprovechamiento, aunque también tienen un objetivo protector contra la erosión para fijar las dunas de los suelos arenosos (Rodríguez Soalleiro et al., 2008).



Fotografía 4 Sistema de resinación de pica de corteza. Fuente: Montero et al., (2007).

Las cortas de regeneración de esta especie en España son variadas en función de las condiciones locales, aunque con un predominio general de cortas a hecho y sus variantes: aclareo sucesivo uniforme con una corta preparatoria/diseminatoria, una o dos cortas aclaratorias y una corta final; corta a hecho en fajas con una anchura igual a 1.5 veces la altura dominante; cortas a hecho en bosquetes de 0.25 ha; entresaca por bosquetes de hasta 5 ha apeando el arbolado en una o dos intervenciones (Rodríguez Soalleiro et al., 2008).

Hasta el momento existe información sobre masas adultas de *Pinus pinaster* (Bogino y Bravo, 2008; Bravo-Oviedo et al., 2010). En el caso de regeneración existe información sobre las condiciones de regeneración después de un incendio (Calvo et al., 2007; Vega et al., 2009) y en masas naturales que no están afectadas por grandes disturbios (González-Alday et al., 2009; Juez et al., 2014; Miguel Pérez et al., 2008) y especialmente centrados en la fase de germinación y establecimiento del regenerado (Rodríguez-García et al., 2011b, 2008; Ruano et al., 2009). Algunos de estos autores sugieren que la regeneración natural de esta especie en la meseta castellana es suficiente (Miguel Pérez et al., 2008) aunque se han detectado una larga serie de condiciones: desde una nula o escasa regeneración (González-Alday et al., 2009; Ruano et al., 2009) hasta una excesiva regeneración (Rodríguez-García et al., 2008). Por lo tanto el funcionamiento de los factores que están detrás de este proceso todavía es poco claro.

1.5 Objetivos de la tesis

El **OBJETIVO GENERAL** de la presente tesis es **identificar los factores claves durante la fase de regeneración en los pinares mediterráneos y conocer sus efectos para desarrollar alternativas de gestión adecuadas frente al cambio climático**. Para llevarlo a cabo en esta tesis se han abordado cuatro estudios en diferentes masas de pinares mediterráneos. En la figura 3 se presenta un esquema general de la tesis donde, a lo largo de los diferentes sub-procesos de regeneración natural, se muestran mediante iconos los factores clave que se han analizado, los dispositivos experimentales donde se han llevado a cabo, y los estudios que analizan cada fase. Dichos estudios tienen objetivos concretos que se presentan a continuación:

- **ESTUDIO I:** Las condiciones climáticas claves para el patrón interanual de dispersión de semilla del *Pinus pinaster* bajo diferentes densidades de masa

El objetivo principal del estudio I fue **cuantificar el efecto del clima y la densidad de la masa en el patrón interanual de la dispersión de semilla del *Pinus pinaster* en la Meseta Castellana**. Para ello se analizaron los datos de lluvia de semilla recogidos durante 10 años teniendo en cuenta el proceso de producción de semilla de la especie, desarrollando un sub-modelo demográfico de dispersión. Las hipótesis planteadas en este estudio fueron: 1) el patrón interanual de dispersión de semilla está influenciado por el clima; 2) la densidad de la masa tiene un efecto positivo en la cantidad de semillas dispersadas; 3) se pueden encontrar problemas de limitación de semilla en zonas de cortas a hecho bajo condiciones climáticas extremas.

- **ESTUDIO II:** La depredación de semillas de *Pinus pinaster* después de la dispersión: factores clave y sus efectos en el banco de semillas edáfico

El objetivo principal del estudio II fue **analizar el efecto espacio-temporal de la depredación en el banco de semillas edáfico de una masa de *Pinus pinaster* en la Meseta Castellana**. Para cumplirlo se analizaron los datos de depredación recogidos durante 3 años teniendo en cuenta la lluvia de semillas de la zona, desarrollando un sub-modelo demográfico de depredación. Las hipótesis planteadas en este estudio fueron: 1) la depredación varía a lo largo del tiempo siendo las tasas de depredación menores durante el verano; 2) las tasas de depredación son mayores cuando la semilla disponible es mayor; 3) se espera un efecto negativo en el banco de semillas edáfico cerca de árboles y tocones; 4) las coberturas del suelo afectan las tasas de depredación en función de las preferencias de los depredadores; 5) el banco de semillas edáfico está influenciado por la variabilidad climática ya que la sequía estival afecta la dinámica de los depredadores.

- **ESTUDIO III:** Efecto de los clareos en el crecimiento y el potencial reproductivo en la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis* Mill.

El objetivo principal del estudio III fue **analizar el efecto de los clareos semi-sistemáticos aplicados en la regeneración post-incendio de *Pinus halepensis* en el sureste de España**. Para cumplirlo se analizaron las masas regeneradas después de un incendio y tratadas con aclareos semi-sistemáticos analizando los años desde el tratamiento y la exposición. Las hipótesis planteadas en este estudio fueron: 1) El tratamiento aplicado tiene un efecto significativo a corto plazo en el tamaño, el potencial reproductivo, la biomasa y el crecimiento anual de la regeneración post-fuego; 2) El tamaño, el potencial reproductivo, la biomasa y el crecimiento anual de la regeneración post-fuego son mayores en exposiciones de umbría; 3) se pueden encontrar interacciones entre el efecto del clareo a corto plazo y la exposición donde crece el árbol.

- **ESTUDIO IV:** Interacciones intra- e interespecíficas en plántulas de pinos mediterráneos bajo diferentes densidades usando el diseño de anillos Nelder

El objetivo principal del estudio IV fue **analizar las interacciones inter- e intra-específicas de plántulas de *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis* bajo distintos niveles de densidad**. Para cumplirlo se instaló una plantación siguiendo el diseño propuesto por Nelder (1962) en el que se pueden analizar distintas densidades en una misma parcela, en este caso desde 1000 hasta 80000 plantas/ha, para simular la fase de establecimiento con altas densidades. Dentro de la parcela se intercalaron las dos especies de manera que se obtienen tres proporciones de las especies. Las hipótesis planteadas en este estudio fueron: 1) la mortalidad de las plántulas es diferente entre las dos especies y varía a lo largo de la mezcla entre ellas y de las densidades analizadas; 2) el desarrollo de las plántulas es diferente a lo largo del gradiente de densidades analizadas, observándose relaciones de facilitación y competencia; 3) el comportamiento de las dos especies analizadas es diferente; 4) el desarrollo de las plántulas se ve afectado por la proporción de las especies que la rodean; 5) se pueden encontrar interacciones entre las densidades analizadas, las especies y las proporciones de plantación.

ESQUEMA GENERAL TESIS

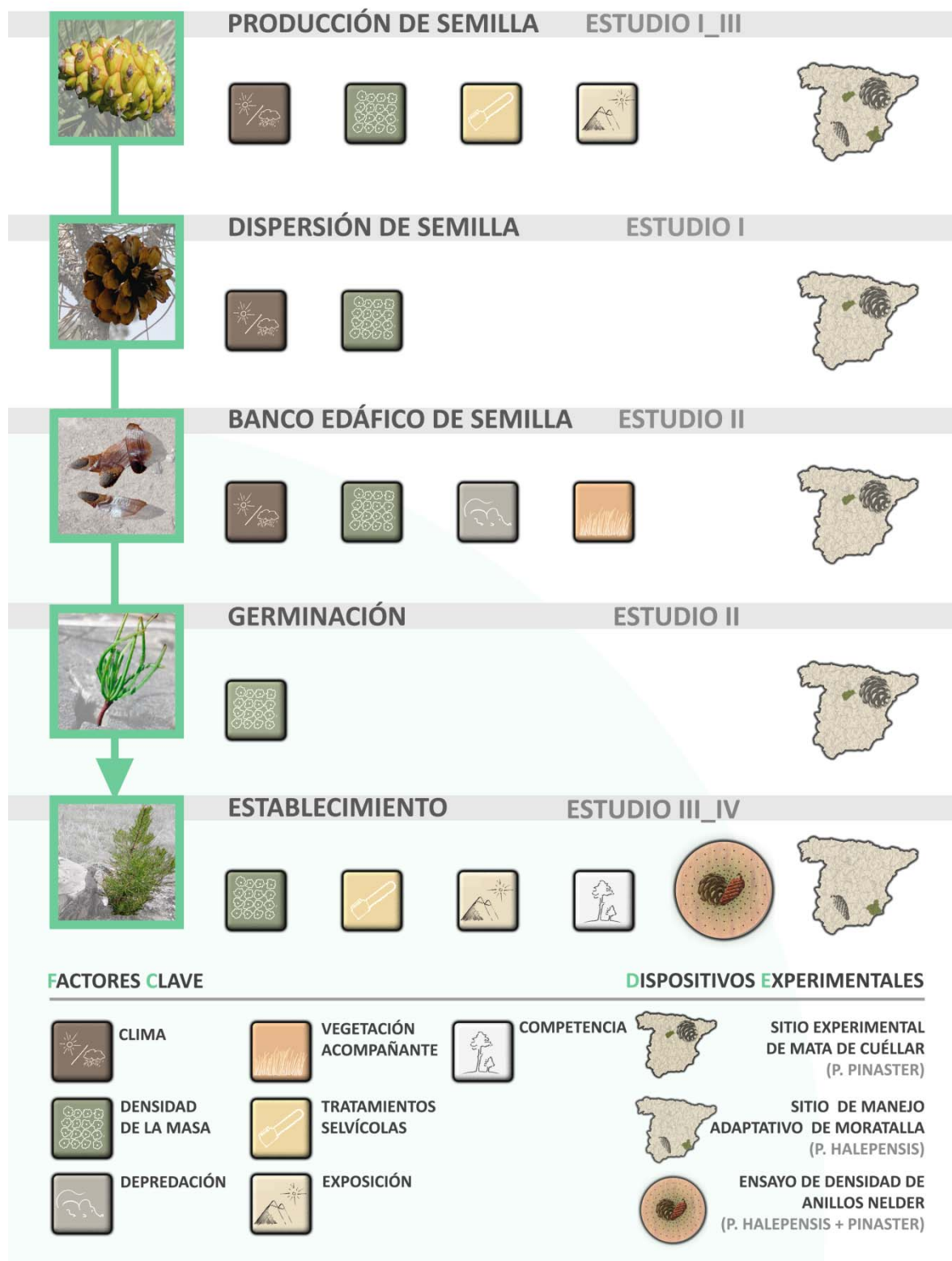


Figura 3. Esquema general de la tesis: factores analizados, dispositivos experimentales utilizados y estudios realizados a lo largo del proceso de regeneración natural



● ● ● **DISPOSITIVOS EXPERIMENTALES** ● ● ●

2. DISPOSITIVOS EXPERIMENTALES

Para poder cumplir los objetivos propuestos en esta tesis se han realizado cuatro estudios en tres dispositivos experimentales. El sitio experimental de Mata de Cuéllar (Segovia) se encuentra en una masa de continua de *Pinus pinaster* donde se instalaron 10 parcelas permanentes, mediante un diseño en split-plot, con distintas intensidades de corta. El sitio de manejo adaptativo de Moratalla (Murcia) está situado en una masa de *Pinus halepensis* regenerada después de un incendio. En este caso se instalaron 29 parcelas siguiendo un diseño factorial considerando dos factores. Por último el ensayo de densidad mediante diseño de anillos Nelder está situado en Calabazanos (Palencia), en el antiguo vivero forestal de la Junta de Castilla y León. Este ensayo es una plantación de *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis* siguiendo el diseño de anillos Nelder. A continuación se detallan las características de cada uno de ellos.

2.1 Sitio experimental de Mata de Cuéllar (Segovia)

El sitio experimental de muestreo intensivo de Mata de Cuéllar (Segovia-España) fue instalado en un tramo en regeneración del monte del C.U.P. Nº 32 "Común de la Torre y Jaramiela" perteneciente a la Villa de Cuéllar (Figura 4). Este monte se encuadra dentro de la extensa masa continua de pinares de *Pinus pinaster* recogida en la región de procedencia Meseta Castellana (Alía et al., 1996). El sitio experimental está situado a 757 metros de altitud (41º22'N, 4º29'W) en un rodal llano, de suelos silíceos y arenosos, caracterizado por un clima semiárido mediterráneo, con fuerte sequía estival y un período de tres meses con riesgo de heladas. La precipitación anual media es de 610 mm y la temperatura anual media 11,2 °C.



Fotografía 5 Vista panorámica del sitio experimental de Mata de Cuéllar (Segovia). Fotografía: Francesco Scarfo.

La comunidad florística que acompaña al pino negral se compone de una asociación típica mediterránea continental de especies anuales (*Micropyrum tenellum* (L.) Link, *Sedum amplexicaule* DC., *Vulpia myuros* (L.) C.C. Gmelin, *Lupinus angustifolius* L., vivaces

y arbustivas (*Lavandula pedunculata* Miller, *Helichrysum italicum* (Roth) G. Don) e individuos aislados de pino piñonero (*Pinus pinea* L.). La selvicultura aplicada en este área está basada en la regeneración natural, durante un periodo de 20 años, en un sistema adaptado a la producción de resina y madera con masas adultas a turno de 120 años, en densidades bajas (aproximadamente 140 pies/ha).

En el verano de 2003, sobre una zona homogénea en cuanto a condiciones abióticas y estructura del pinar, se procedió a instalar el sitio experimental diseñado mediante parcelas divididas (split-plot). El diseño consta de 10 parcelas de 0,49 ha de superficie (70 m x 70 m) donde se aplicaron diferentes tratamientos de corta de regeneración durante el invierno del año 2004. Cuatro tratamientos fueron aplicados: control y tres intensidades de corta: 25%, 50% y 100% del área basimétrica. Una de las parcelas corresponde a la parcela control y cada intensidad de corta se replicó tres veces al azar (Tabla 1). Antes de la corta se midieron los diámetros normales y alturas de los árboles de las parcelas y se georeferenciaron todos los árboles incluidos los situados entre las parcelas (Figura 4).



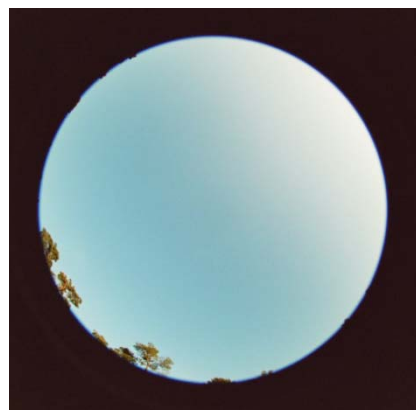
Parcela 10: testigo – sin cortar



Parcela 5: corta del 25%



Parcela 7: corta del 50%



Parcela 9: corta a hecho

Fotografía 6 Fotografías hemisféricas de las parcelas con distintas intensidades de corta.

Tabla 1. AB: area basimétrica (m²/ha) y N: densidad (árboles/ha) antes y después de la corta.

Parcela	Intensidad de corta	AB antes de la corta	AB después de la corta	N antes de la corta	N después de la corta
1	100%	16,64	0,00	136,73	0,00
2	25%	17,66	13,25	140,82	79,59
3	100%	17,89	0,00	126,53	0,00
4	25%	18,03	13,68	161,22	95,92
5	25%	21,35	16,06	173,47	124,49
6	50%	20,85	10,24	187,76	83,67
7	50%	14,06	7,01	114,29	44,90
8	50%	15,07	7,96	130,61	63,27
9	100%	18,91	0,00	153,06	0,00
10	0%	13,46	13,46	95,92	95,92

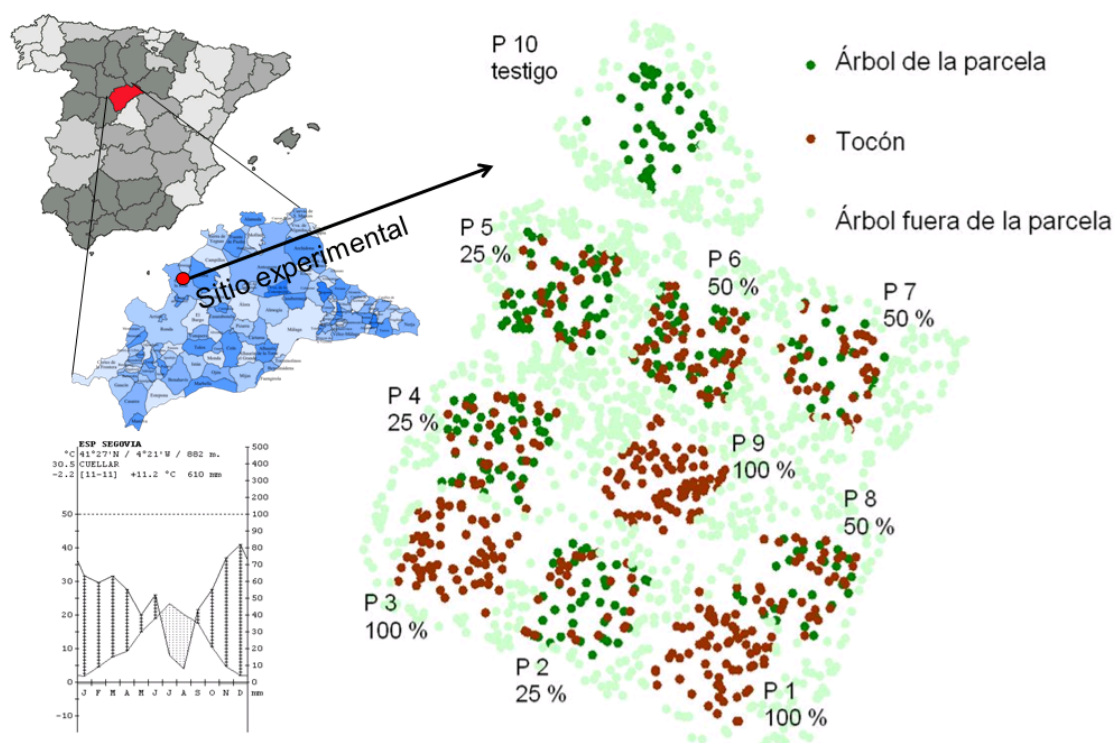


Figura 4. Localización del dispositivo experimental de Mata del Cuéllar (Segovia) y mapeo de las parcelas. Fuente del climodiagrama: Rivas-Martínez y Rivas-Sáenz (1996-2009).

El objetivo principal de este sitio experimental es evaluar de una manera integrada el efecto de los factores potenciales en la regeneración natural, a lo largo de los diferentes subprocesos que lo forman (producción y dispersión de semillas, depredación del banco de semillas edáfico, germinación y supervivencia de las plántulas...). Para ello dentro de las parcelas se instalaron diferentes dispositivos (Figura 5).

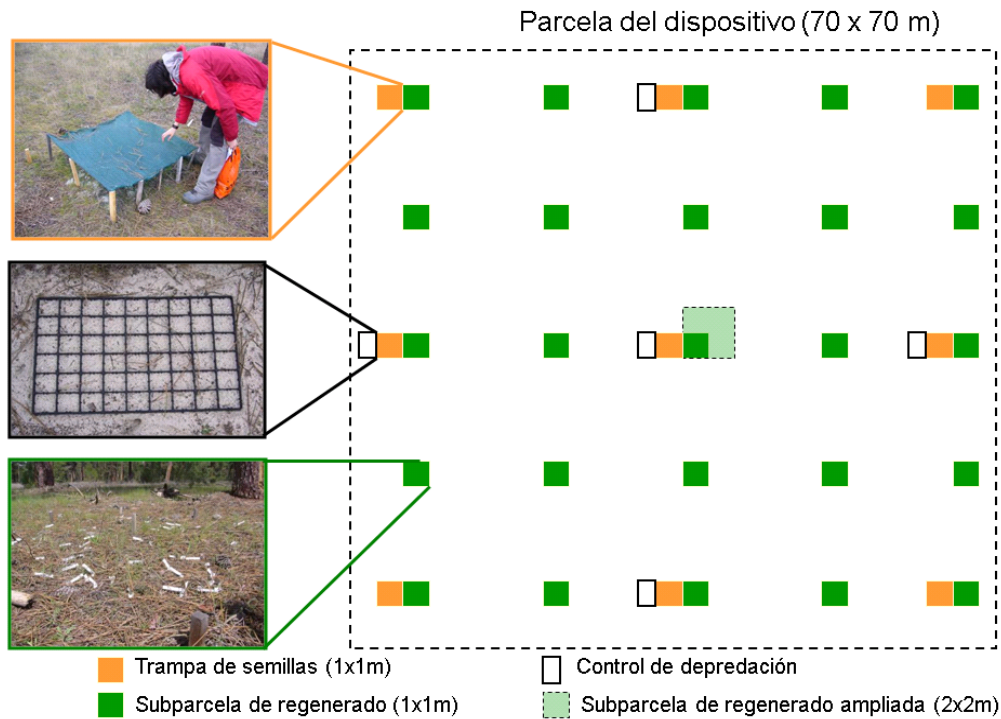


Figura 5. Esquema de los ensayos instalados en las parcelas del dispositivo experimental de Mata de Cuéllar (Segovia)

Para el análisis de la dispersión de semilla del pino negro se dispusieron un total de 90 trampas de 1 m x 1 m de forma sistemática, a razón de 9 por parcela de ensayo (3 parcelas por tratamiento más la parcela de control). Las trampas están ligeramente levantadas del suelo unos 30 cm, la base de la trampa es una fina malla de luz recubiertas por malla gallinera para evitar la depredación de la semilla (Figura 5). El seguimiento y recogida de semillas fue mensual desde 2004.

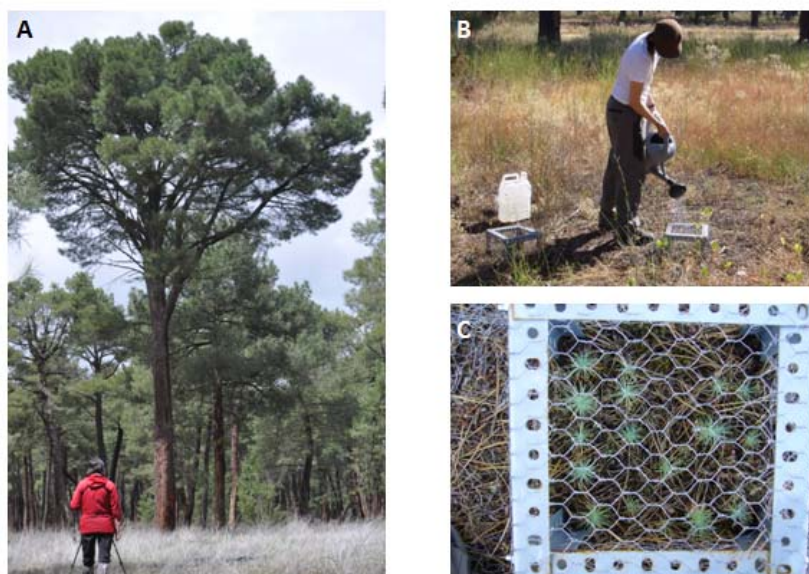
En la primavera de 2010 se instalaron 50 puntos de control de la depredación. Para ello se enterraron 5 bandejas de vivero junto a 5 trampas de semillas de cada parcela del dispositivo (Figura 5). Desde abril del 2010 hasta marzo del 2013 se visitó mensualmente el dispositivo para recoger las semillas de las trampas y a su vez se ponía la misma cantidad semilla en la bandeja enterrada. En cada visita se comprobaba la depredación de las semillas puestas en visitas anteriores y se añadía la misma cantidad que la recogida en las trampas. La semilla depositada en el suelo fue de la región de procedencia “Meseta Castellana”, suministrada por el Centro Nacional de Mejora Forestal “El Serranillo”.

Además se instalaron 250 sub-parcelas (25 por parcela) de 1 m x 1 m (excepto las sub-parcelas centrales que se ampliaron a 2 m x 2 m) para el seguimiento de la demografía del regenerado de manera sistemática (Figura 5). Desde el año 2006, con la misma periodicidad del seguimiento de la lluvia de semillas, se ha controlado la germinación, supervivencia y mortalidad de las plántulas.



Fotografía 7 Ensayos instalados. A: trampa de semillas. B: sub-parcela de regenerado; C: puntos de control de la depredación; D: vista general de los tres ensayos.

Aparte de los dispositivos permanentes también se han llevado a cabo otros experimentos: se analizó la fertilidad femenina y la dispersión de semilla mediante Kernels de dispersión (Juez et al., 2014); los árboles de las parcelas 1 y 5 fueron analizados con marcadores moleculares, dentro de un estudio más amplio de estructura genética espacial del pino negral (De-Lucas et al., 2009); se analizó la influencia de la luz y la disponibilidad hídrica en la germinación y los primeros meses de establecimiento (Ruano et al., 2009); se analizó la riqueza, diversidad y composición florística de la vegetación subyacente (González-Alday et al., 2009)...



Fotografía 8. Otros trabajos realizados. A: conteo de conos para el cálculo de Kernels de dispersión. B y C: análisis de la influencia de la luz y la disponibilidad hídrica en la germinación y los primeros meses de establecimiento.

2.2 Sitio de manejo adaptativo de Moratalla (Murcia)

El sitio de manejo adaptativo de Moratalla se instaló en 2009 en masas afectadas por un incendio en julio de 1994 que arrasó 24817 ha de masa forestal. El área de estudio se situó en la Sierra del Cerezo y alrededores, en el término municipal de Moratalla (Murcia), aproximadamente en las coordenadas 38º 14' N y 1º 56' O (Figura 6). Esta sierra se encuadra dentro del conjunto montañoso, eminentemente forestal, más extenso del centro y noroeste de la Región de Murcia.

El clima de la zona del incendio se considera mediterráneo puro desde un punto de vista fitoclimático (Gil et al., 1996) con una temperatura media anual de la zona de 13-18 °C (termotipo mediterráneo) y el régimen de precipitaciones determina un ombrotipo que varía desde seco (con una precipitación anual de 350-500 mm) a sub-húmedo (con 500-1000 mm), según la altitud y la vertiente (Carrión-Vilches et al., 2003). Estas montañas reciben, aunque con escasa cantidad, precipitaciones procedentes de temporales de poniente, muy frecuentes en invierno. De este modo, aunque los máximos de lluvia son primaverales, los de invierno son considerables (hasta el 26% del total). Destaca la relativa pluviosidad del verano, con frecuentes tormentas y un total de precipitaciones que oscilan entre el 15 y el 18% (Carrión-Vilches et al., 2003).

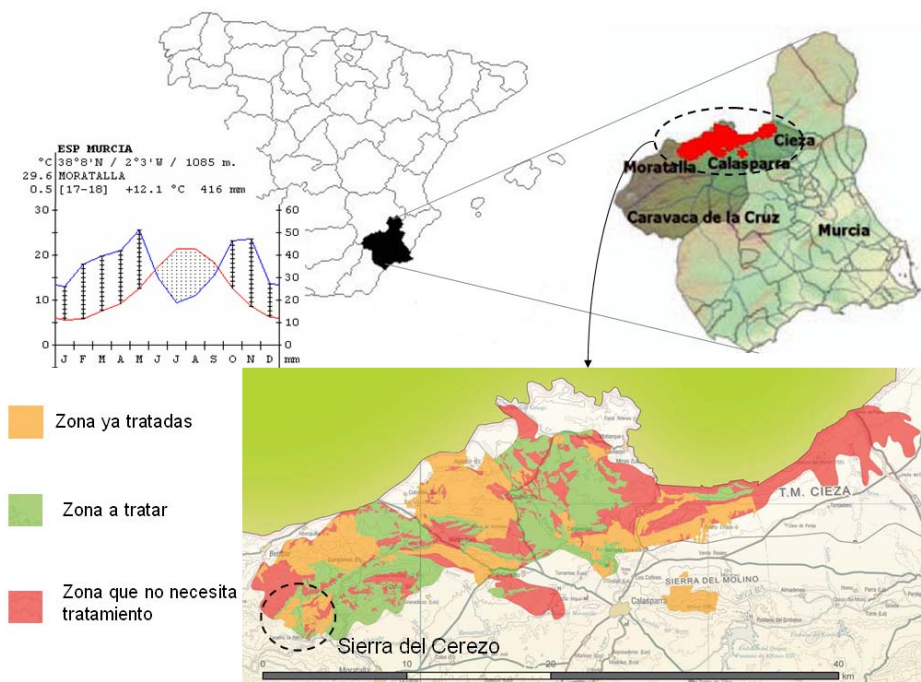


Figura 6. Localización de la Sierra del Cerezo en la zona afectada por el incendio en la provincia de Murcia: situación de los tratamientos selvícolas en el 2009 (Fuente del climodiagrama: Rivas-Martínez y Rivas-Sáenz (1996-2009))

La vegetación acompañante de los pinares de carrasco es típicamente mediterránea. Abundan los matorrales de *Juniperus oxycedrus* L., *Daphne gnidium* L., *Rosmarinus officinalis* L., *Thymus vulgaris* L., *Cistus clussi* Dunal así como especies arbóreas como

Quercus ilex subsp. *ballota* (Desf.) Samp. en zonas más xéricas y *Quercus faginea* Lam. en zonas con mayor disponibilidad hídrica.



Fotografía 9 Vista general de la Sierra del Cerezo, Moratalla, Murcia

Después del incendio que afectó más de 24000 hectáreas en 1994, las masas de pinares regeneraron gracias a sus conos serotinos, produciendo en muchas zonas una densidad de regeneración excesiva (en algunos lugares se encontraron más de 80000 plántulas por hectárea) para que la masa se desarrollara correctamente. Desde la Consejería de Agricultura y Agua del Gobierno Autonómico de la Región de Murcia se decidió aplicar en el año 2004 claros semi-sistemáticos para reducir la densidad en aquellas zonas de pinar en estado de monte bravo surgido tras el incendio. El objetivo principal de dicho tratamiento fue mejorar las condiciones de la vegetación de interés, favoreciendo la implantación de una cubierta arbórea madura de pinar, y procurando favorecer además en todo momento a las especies de matorral noble y de especies arbóreas autóctonas distintas al pino carrasco que pudiesen encontrarse.

Para llevar a cabo el claro semi-sistemático, primero se realizó un tratamiento mecanizado, mediante un tractor forestal al que se le aplicó como apero una desbrozadora de martillos. Éste fue abriendo calles entre la vegetación, de 3 m de anchura máxima, y en la medida de lo posible siguiendo las curvas de nivel. Después una cuadrilla de operarios con desbrozadora se encargó de ir seleccionando los pies a conservar en cada una de las franjas de vegetación dejadas por la maquinaria. Se procuró que el espaciamiento final entre un pie y otro dentro de una misma fila, estuviera alrededor de los 2 m. Así se pretendió dejar una densidad final de 1600 pies/ha aproximadamente, intentando dejar una distribución a tresbolillo para reducir

los posibles efectos de la erosión hídrica y lograr un aspecto más natural de la masa. Una vez seleccionados los pies a dejar, se podaron las ramas bajas hasta liberar entre 1/2 y 2/3 de la parte inferior de la copa y por último se astillaron los residuos con el apero desbrozador del tractor.



Fotografía 10 Trabajo selvícola: clareo semi-sistemático. Tratamiento mecanizado mediante una desbrozadora de martillos y tratamiento manual mediante motodesbrozadora.



Fotografía 11 Vista general de la zona tratada.

Los clareos se empezaron en el 2004 y en el momento de la instalación de dispositivo (2009) había zonas tratadas en el 2004, 2005, 2006 y 2007. No se encontraron zonas tratadas en el 2008 en la zona de estudio.

El objetivo principal de este sitio experimental es analizar el efecto de los claros semi-sistemáticos en la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis*, concretamente sobre el tamaño, el potencial reproductivo, la biomasa y el crecimiento anual. Para ello se realizó un diseño factorial basado en dos factores: (1) tiempo desde la ejecución de las prácticas selvícolas (hace 2, 3, 4 y 5 años) y (2) la orientación de la masa (solana y umbría). Para contrastar los resultados se consideró como zona control las zonas no tratadas. Después de localizar sitios en los que se cumplía la combinación de los dos factores considerados, en cada uno de ellos se instalaron 3 parcelas de 5 metros de radio excepto en las zonas control que se realizaron 4 repeticiones. En total se instalaron 29 parcelas ya que no se encontró ninguna zona que hubiera sido tratada hace dos años (2007) en umbría. Cada una de las parcelas se dividieron en tres sectores, orientando la primera línea divisoria al norte (Figura 7a).

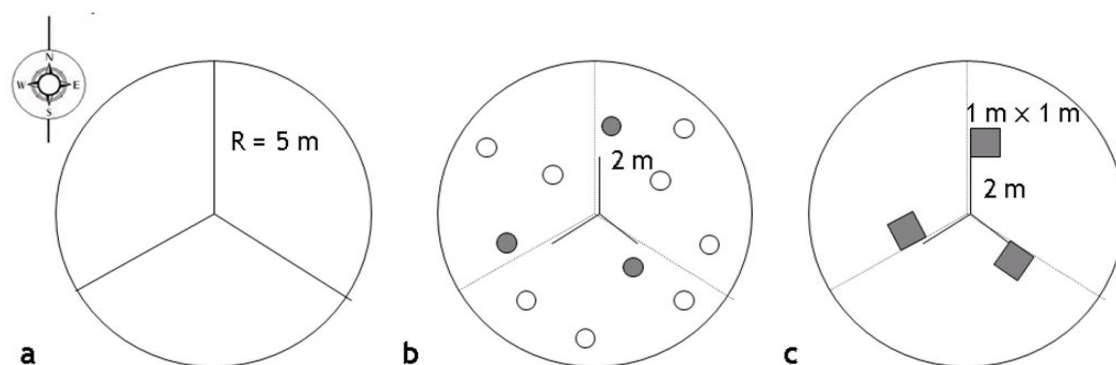
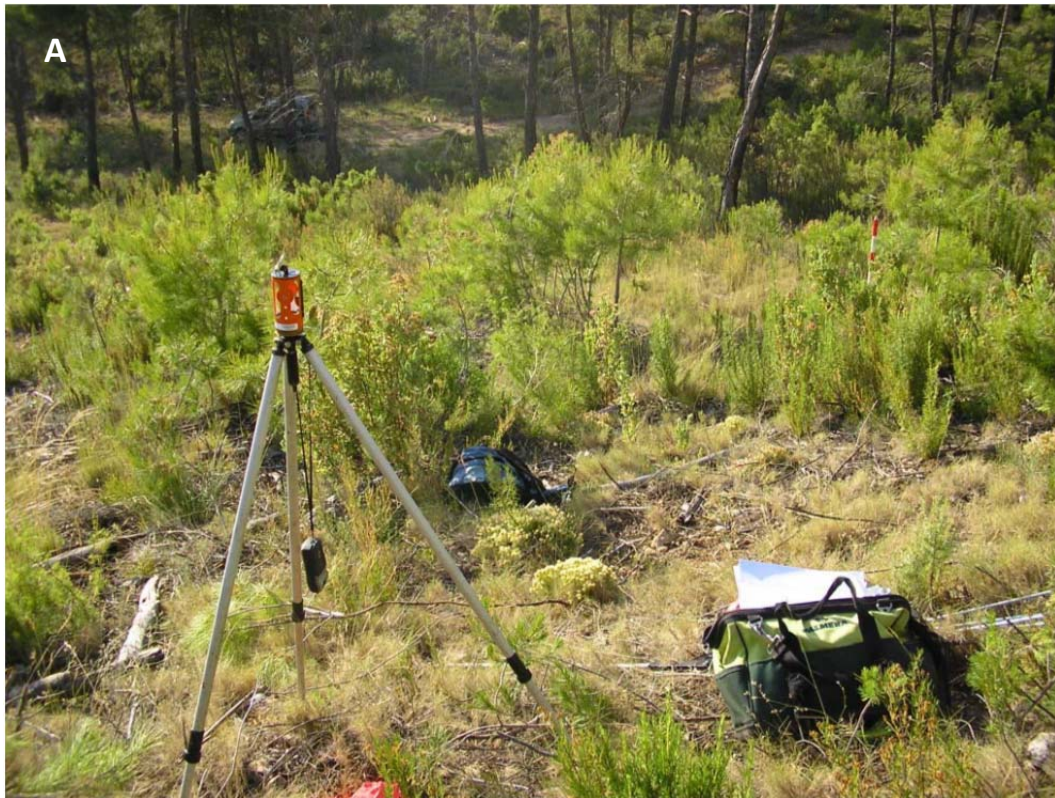


Figura 7. Diseño de las parcelas de muestreo: a) esquema de las parcelas circulares divididas en tres sectores; b) selección de los pies para el análisis del crecimiento anual; c) variación del diseño para parcelas de umbría sin tratar

En las parcelas se midió la altura, el diámetro normal y el diámetro en la base del árbol de todos los pies de pino carrasco que se localizaban dentro de la parcela, sin considerar tamaños mínimos. También se contabilizaron en todos los pies los conos, considerando tres grupos (de las Heras et al., 2007): nuevos (pirindolas y piñas verdes pequeñas no más viejas de dos años), maduros (marrones entre 2-3 años) y serotinos (grises y cerrados y de más de 3 años). Desde el centro de la parcela, y con ayuda de las líneas divisorias de los sectores, se eligieron tres árboles para el análisis de crecimiento anual (Figura 7b).



Fotografía 12 Instalación de las parcelas. A: brújula basculante en el centro y sectores marcados con jalones. B: toma de mediciones. C: Mediciones en las parcelas sin tratar en umbría.

La regeneración encontrada en las parcelas control en umbría tenían una densidad de regenerado mucho mayor respecto a solana, esto puede ocurrir ya que la regeneración post-fuego del pino carrasco es significativamente mayor en exposiciones de umbría (Pausas et al., 2004). Ante esa alta densidad en las zonas control en umbría se decidió variar el método de muestreo en dichas parcelas. Se estimó el número medio de regenerados por metro cuadrado mediante 3 subparcelas de 1 m de lado (Figura 7c), localizadas a 2 m del centro de la parcela, siguiendo la línea divisoria de los sectores. En estas subparcelas se contabilizaron los regenerados y los conos y se midió la altura de tres regenerados representativos de la subparcela, así como sus diámetros normales y en la base.

Siguiendo las líneas divisorias de los tres sectores de las parcelas, se eligieron los árboles más cercanos al punto situado a 2 metros del centro (Figura 7b). En el caso de las parcelas de umbría sin tratar se seleccionó el árbol del centro de las subparcelas (Figura 7c). Se apearon y se extrajeron 5 rodajas, las primeras en la base y el resto repartidas uniformemente a lo largo del fuste (20, 40, 60 y 80% de la altura total del árbol) siguiendo el criterio de selección mediante la altura relativa. Se lijaron las rodajas para pulir la superficie y facilitar así la localización de los anillos. Una vez lijadas se escanearon para analizar el crecimiento con el programa Windendro® (Regent Instrument Inc., 2002).



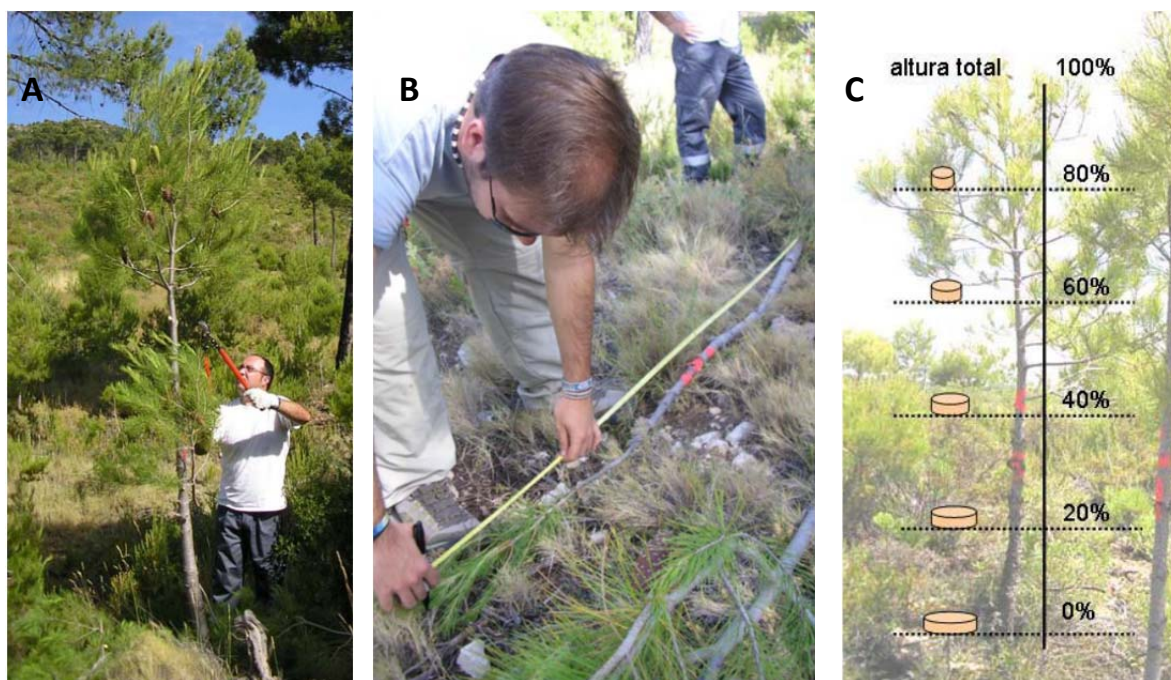
Fotografía 13 Regeneración post-fuego en las zonas de umbría

El crecimiento anual de los regenerados apeados se obtuvo mediante el análisis dendrocronológico de las rodajas de la base con una precisión de ± 1 mm. Además se contaron los anillos para conocer su edad, comprobando que la mayoría eran regenerados de 14 años de edad (el primer anillo correspondía a 1995). Por otro lado las cinco rodajas que se extrajeron a lo largo del fuste permitieron calcular su biomasa. Para ello se asimiló cada parte del árbol como un cono truncado y en el extremo un cono. Se calculó el volumen de cada parte y la suma total se consideró el volumen del árbol. Para el cálculo de la densidad básica se empleó la fórmula desarrollada por Kollmann (1959):

$$D_b = \frac{1}{1,12/D_{12} + 0,1892}$$

Siendo: D_b la densidad básica y D_{12} la densidad normal o densidad al 12% de humedad.

La densidad normal de la madera de *Pinus halepensis* es 0,610 (Centre de la Propietat Forestal 2004), por lo que se obtuvo una densidad básica de 0,494. Al multiplicar el volumen obtenido del árbol por la densidad básica se obtiene la biomasa de cada fuste.



Fotografía 14 Extracción de rodajas para el análisis dendroecológico. A: Poda previa al apeo. B y C: División del árbol para obtener 5 rodajas repartidas uniformemente.

Tabla 2. Características de las variables: n: tamaño de la muestra, media, máximo, mínimo y desviación estándar. D. en la base: diámetro en la base; H: altura (el tamaño de la muestra para la altura es menor que el resto de variables de tamaño y potencial reproductivo por un fallo en la toma de medidas). Crecimientos anuales medios calculados desde 2004 al 2008, en función de la fecha de tratamiento.

			n	Media	Máx.	Mín.	Desv. estándar
Árboles de la parcela	Tamaño	D. en la base (cm)	266	5,230	16,400	0,350	3,059
		H (m)	265	1,949	5,500	0,300	0,910
	Potencial reproductivo	C. nuevos	266	4,271	52,000	0,000	7,043
		C. maduros	266	3,154	31,000	0,000	5,407
		C. serotinos	266	0,677	21,000	0,000	1,975
Árboles apeados	Tamaño	D. en la base (cm)	79	5,168	12,550	0,500	2,632
		H (m)	79	1,951	5,500	0,660	0,847
	Crecimiento anual (mm)	Biomasa (m3)	79	0,097	0,904	0,002	0,128
		Tratado hace 1 año	165	2,089	8,915	0,241	1,749
		Tratado hace 2 años	63	2,943	7,202	0,293	1,693
		Tratado hace 3 años	54	4,155	19,996	0,579	3,104
		Tratado hace 4 años	36	4,056	8,172	1,146	1,766
		Tratado hace 5 años	18	2,804	4,597	0,958	0,946
Sin tratar	80	1,270	5,548	0,176	1,096		

Las variables medidas se pueden clasificar en 4 grupos: tamaño (diámetro y altura), potencial reproductivo (número de conos nuevos, maduros y serotinos) biomasa y

crecimiento anual. Para la biomasa y el crecimiento anual se consideraron los pies apeados, para el potencial reproductivo se consideraron todos los árboles de la parcela y para el tamaño se consideraron las dos opciones (Tabla 2). Los diámetros normales no se incluyen ya que la mayoría de los árboles muestreados no alcanzaban la altura suficiente para medirlo.

2.3 Ensayo de densidad mediante diseño de anillos Nelder

El ensayo de densidad mediante el diseño de anillos Nelder se instaló durante el otoño del 2013 en una finca de aproximadamente 1 ha en el antiguo vivero forestal de la Junta de Castilla y León y actual Centro de Sanidad Forestal localizado en Calabazanos (Palencia).

El diseño en anillos descrito por Nelder (1962) permite analizar distintas densidades de plantación en una misma parcela y en un espacio relativamente pequeño en comparación a los diseños tradicionales. Consiste en una parcela circular que contiene anillos concéntricos y a su vez se definen radios que unen el centro con el anillo exterior. En las intersecciones de los radios y los anillos se sitúa un árbol (Figura 8 – diseño experimental). En estos casos la unidad experimental no será la parcela si no el árbol individual ya que se define la densidad por la superficie de terreno disponible para cada árbol en función de la posición de sus vecinos. De esta manera se obtienen distintas densidades de plantación a lo largo de los radios dentro de una sola parcela, teniendo que excluir del análisis el radio interior y exterior ya que sólo sirven para definir la densidad de los anillos vecinos.



Fotografía 15 Vista general de un anillo

El ensayo de densidad mediante el diseño de anillos Nelder de Calabazanos está formado por 5 dispositivos. Cada uno de ellos están formados por 12 anillos para analizar 10 densidades diferentes entre 1000 y 80000 plántulas/ha (Tabla 3 y Figura 8 – diseño experimental). Las densidades máximas y mínimas se definieron para comprobar el efecto de altas densidades en la regeneración. Según Matney y Hodges (1991) se considera la regeneración natural óptima con al menos 2000 plántulas/ha aunque Rodríguez-García et al. (2010) consideraron 1000 plántulas/ha suficientes para regenerar masas con estrés abiótico. Por otro lado, varios estudios sobre regeneración natural post-fuego en ecosistemas mediterráneos encontraron altas densidades (Orozco y Jordán, 2007; Río et al., 2008; Ruano et al., 2013). Por ejemplo, Ruano et al. (2013) observaron densidades de regeneración post-fuego de *Pinus halepensis* de 80000 plántulas/ha por lo que la densidad máxima a analizar fue 80000 plántulas/ha.

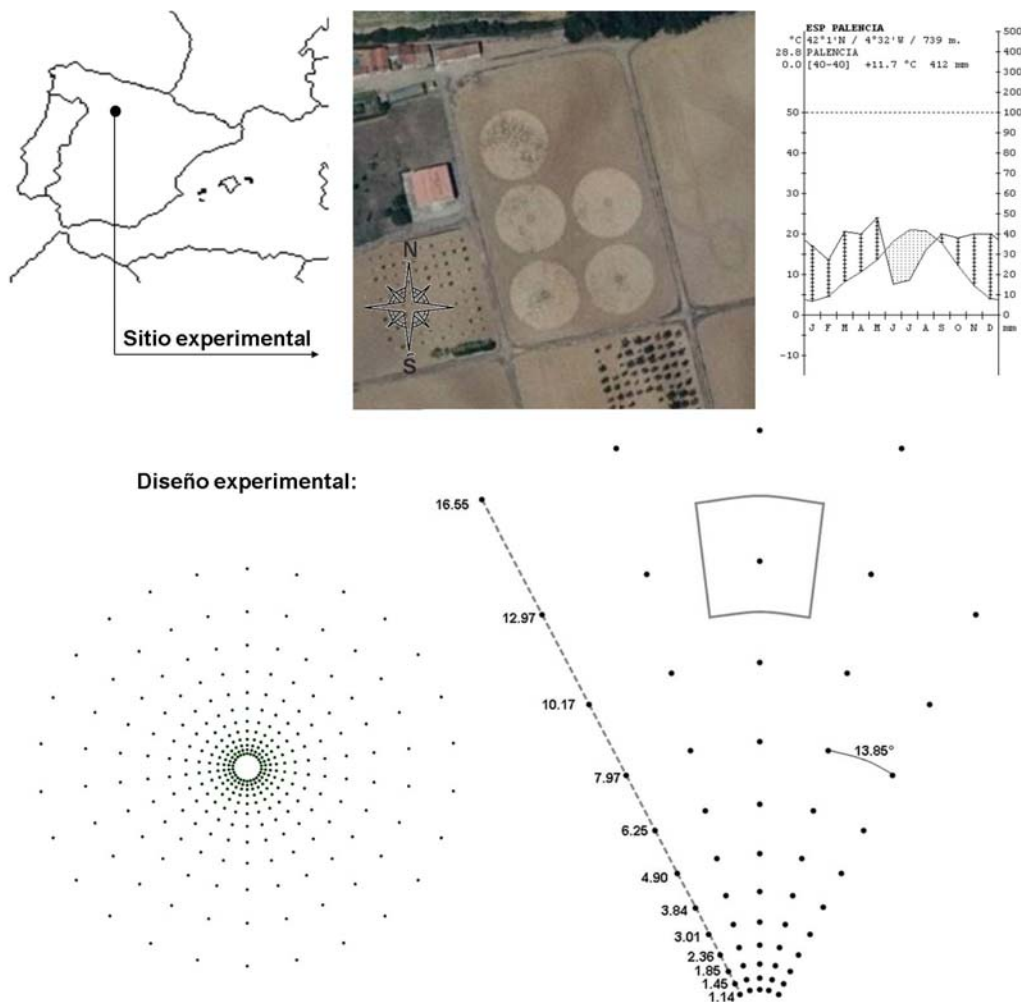


Figura 8. Localización del sitio experimental. El diseño experimental siguiendo el diseño de Nelder (1962): cada punto es una planta; distancias desde el centro de la parcela y el ángulo entre radios; superficie disponible para cada planta. Fuente del climodiagrama: Rivas-Martínez y Rivas-Sáenz (1996-2009)

Tabla 2. Diseño de las parcelas siguiendo el diseño de anillos Nelder

anillo	distancia al centro (m)	espacio por planta (m ²)	densidad analizada (plántulas/ha)
0	1,14	-	-
1	1,45	0,13	80000
2	1,85	0,20	49162,68
3	2,36	0,33	30212,11
4	3,01	0,54	18566,36
5	3,84	0,88	11409,65
6	4,90	1,43	7011,61
7	6,25	2,32	4308,87
8	7,97	3,78	2647,94
9	10,17	6,15	1627,25
10	12,97	10,00	1000
11	16,55	-	-

Para realizar estos diseños es importante tener en cuenta la rectangularidad (“rectangularity”). Esta variable fue definida por Nelder (1962) y se calcula mediante la proporción que existe entre la longitud del arco entre los radios a la altura de la planta y la longitud del radio entre anillos (Figura 9). Con ella se pretende analizar si el espacio que dispone la planta se asemeja a un cuadrado o por el contrario es más rectangular. Según Parrott (2012) la rectangularidad debe ser similar a 1 para que el espacio disponible para cada planta sea el adecuado por lo que, una alternativa al diseñar un anillo Nelder es fijar previamente la rectangularidad para asegurar esa proximidad a 1. En nuestro diseño iniciamos el diseño fijando esta variable como 1 y finalmente se comprobó que la rectangularidad vale 0,99.

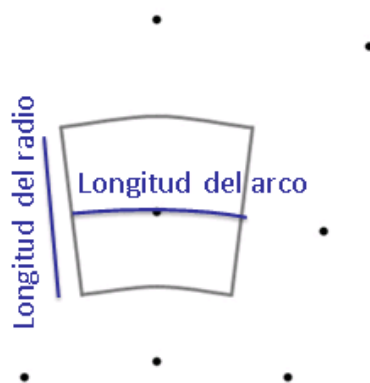


Figura 9. Para calcular la rectangularidad se necesita la longitud del arco y la longitud del radio del espacio disponible para cada planta (punto negro).

Este tipo de diseños permite analizar el efecto de la densidad en el crecimiento de los árboles. En este caso se mezclaron dos especies, *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis*, para poder analizar el efecto intra e inter-específico. Las regiones de procedencia seleccionadas fueron “Meseta Castellana” para *P. pinaster* y la denominada “Repoblaciones de la Meseta Norte” para *P. halepensis* para que la adaptación al sitio no

fuera un factor significativo. La distribución de las especies dentro de las parcelas varía a lo largo de los radios para obtener tres niveles de competencia, considerando la especie de los cuatro árboles vecinos (Figura 10):

- 100: los cuatro árboles vecinos son de la misma especie que el árbol central, por lo tanto el 100% de los árboles son de la misma especie.
- 80: tres de los vecinos son de la misma especie que el árbol central y uno de los vecinos no, por lo tanto el 80% de los árboles son de la misma especie.
- 60: dos de los vecinos son de la misma especie que el árbol central y los otros dos no, por lo tanto el 60% de los árboles son de la misma especie.

Cuatro de las parcelas del ensayo siguen la misma distribución de las especies (Figura 10) pero la orientación de los radios fue diferente entre ellas. En el caso de la última parcela la distribución de las especies varía para poder hacer una cosecha en dos tiempos y poder analizar la biomasa seca.

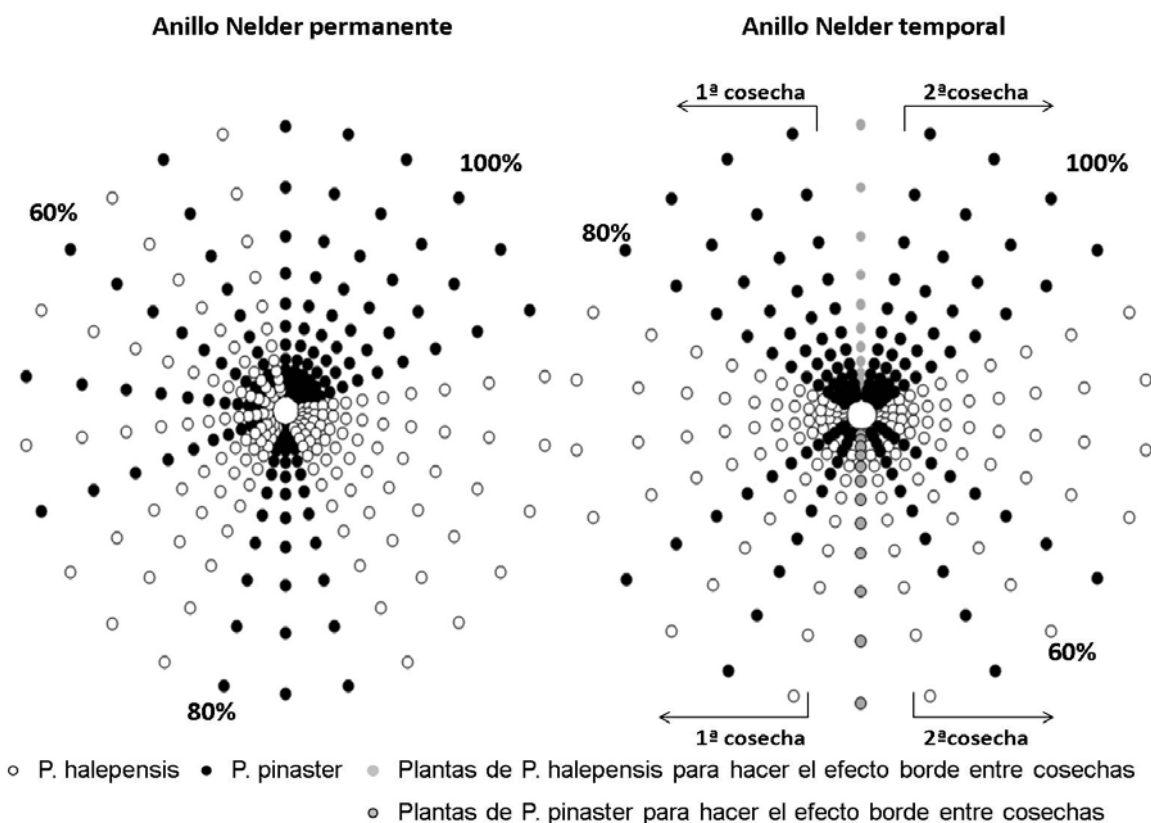
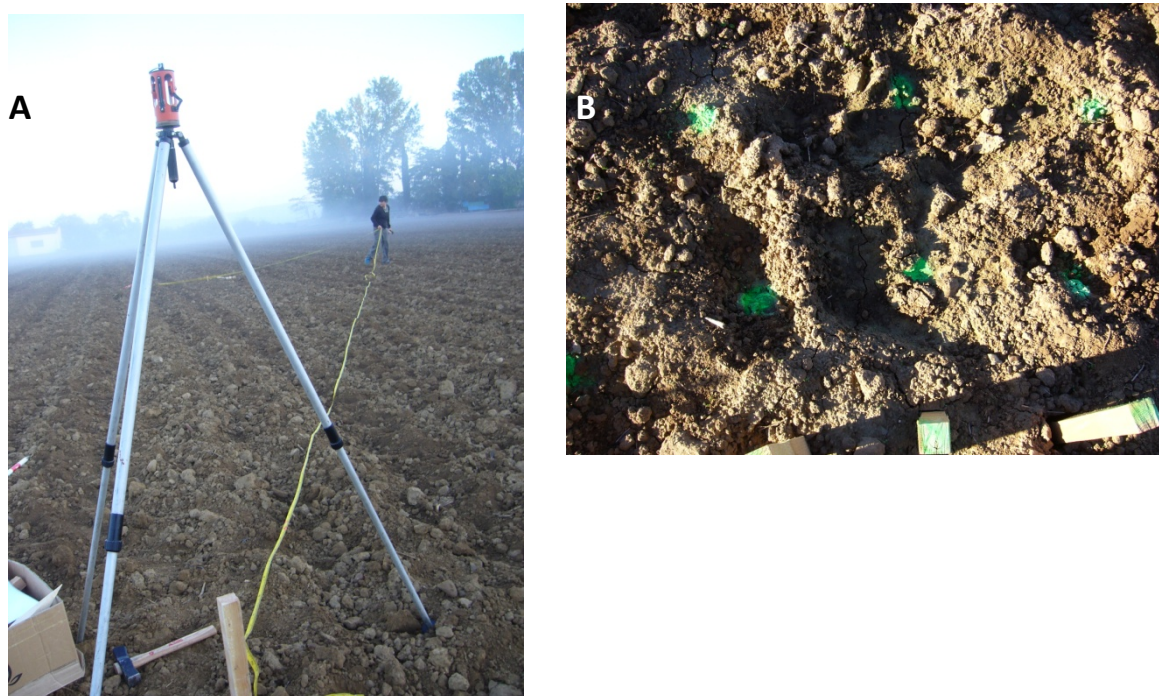


Figura 10. Distribución de las especies en las parcelas siguiendo el diseño en anillos Nelder: 4 parcelas permanentes (izquierda) y una parcela temporal (derecha) para cosechar en dos tiempos. Puntos blancos representan *Pinus halepensis*, puntos negro representan *Pinus pinaster* y puntos grises representan los plantas que sirven como efecto borde para las cosechas. Los niveles de competencia inter-específica considerados se muestran como ejemplo en porcentajes.

La plantación se realizó en el otoño de 2013 y en ese momento todos los pinos fueron medidos: dos diámetros en la base, altura y número de brotes laterales; repitiéndose las mediciones anualmente. Además 120 pinos sobrantes de la plantación (60 de cada especie) fueron también medidos y se realizó un análisis de la biomasa seca considerando tres partes: raíces, tallo y acículas. Los pinos ya divididos en tres partes se secaron en una estufa durante 48 h a 70 °C para pesarlos y obtener la biomasa seca de cada parte considerada. De esta manera está caracterizada la morfología y producción de biomasa al inicio de la plantación.



Fotografía 16 Replanteo de un anillo. A: brújula basculante en el centro para marcar los radios y cinta métrica para posicionar las plantas. B: marcas de pintura para posicionar las plantas.

Como mantenimiento de la plantación se protegieron las plantas con un protector específico contra los conejos ya que hay una alta población de esta especie en la finca. Estos protectores se consideran de disuasión, consiste en una malla de 60 cm de altura con una luz de 8 mm² que se sujeta alrededor de la planta con ayuda de dos tutores de bambú. En este caso la malla elegida es la más sencilla posible para que no cambie las condiciones micro-climáticas de la planta. Además durante el primer verano se realizaron dos escardas para evitar la proliferación de especies herbáceas no características de las masas forestales.



Fotografía 17 Análisis de biomasa. raíces limpias (A), acículas (B) y tallo (C) antes de secarlo.



Fotografía 18 Instalación. A: plantación de las plantas. B y C: plantas utilizadas. D: recién plantada.








● ● ● ● ● **MÉTODOS ESTADÍSTICOS** ● ● ● ● ●

3. MÉTODOS ESTADÍSTICOS

Los dispositivos experimentales disponibles han permitido la toma de una amplia variedad de datos para poder analizar los factores claves en la regeneración natural. Estos datos han sido analizados utilizando diferentes métodos estadísticos (Tabla 4). A continuación se explica de manera detallada cada uno de ellos.

Tabla 4. Esquema de los métodos estadísticos utilizados para analizar cada sub-proceso de la regeneración natural

		Sub-procesos de la regeneración natural				
						
MÉTODO ESTADÍSTICO		Producción	Dispersión	Banco edáfico	Germinación	Establecimiento
Análisis descriptivo						
Análisis de correlación						
Análisis de la varianza						
Análisis de covarianza						
Modelo lineal generalizado						
Modelo logístico binomial						
Modelo lineal mixto						
Modelo lineal mixto generalizado						

Análisis descriptivo

El análisis descriptivo permite conocer las características de las variables: tendencia central, dispersión y forma de distribución. Así, aunque no se pueda analizar el efecto significativo de los factores sobre las variables, se pueden observar las tendencias que muestran los datos. Para ello las descripciones gráficas son de gran ayuda. En algunos casos éste es el único método que se puede utilizar ya que otros métodos no muestran resultados significativos. En otros casos, un análisis previo para explorar los datos es necesario para elegir correctamente el método estadístico.

Análisis de correlación

El análisis de correlación permite conocer la relación lineal y su proporcionalidad entre dos variables estadísticas. Para medir el grado de correlación existen diferentes coeficientes, entre los cuales el más conocido es el coeficiente de correlación de Pearson. Este coeficiente es una medida que se obtiene de la siguiente manera:

$$\rho_{x,y} = \frac{\sigma_{xy}}{\sigma_x \sigma_y}$$

Siendo: x e y las variables a analizar; σ_{xy} la covarianza de dos variables x e y ; σ_x la desviación típica de la variable x ; σ_y la desviación típica de la variable y .

El coeficiente de Pearson tiene valores entre -1 y $+1$. Valores cercanos a -1 indican correlaciones negativas, es decir, los valores de una variable disminuyen al aumentar los valores de la otra variable o viceversa. Valores cercanos a $+1$ indican correlaciones positivas, es decir, los valores de una variable disminuyen al disminuir los valores de la otra variable o viceversa. Por último, valores cercanos a 0 indican que no existe una correlación lineal entre las variables.

El coeficiente de correlación de Pearson es un coeficiente muy utilizado pero hay que tener en cuenta ciertas características. Primera, este coeficiente es independiente de las unidades usadas para medir las variables. Segunda, valores extremos de las variables pueden alterar de forma importante el valor del coeficiente por lo que puede ser necesario transformar las variables. Tercera, el coeficiente analiza relaciones lineales por lo que antes de calcularlo es recomendable presentar gráficamente ambas variables. Así se puede observar la tendencia de dicha relación ya que relaciones no lineales no se verán reflejadas en el coeficiente de correlación de Pearson. Cuarta, el coeficiente no se debe extrapolar fuera del rango de valores observado en las variables analizadas; Por último, la correlación no implica causalidad, es decir, que exista una relación lineal entre las variables no indica una relación causa-efecto (Martín Andrés y Luna del Castillo, 1993; Restrepo y González, 2007).

Análisis de la varianza

El análisis de la varianza, también conocido como ANOVA, tiene como objetivo básico la comparación de las medias de más de dos poblaciones. Concretamente permite contrastar la hipótesis nula de que las medias de más de dos poblaciones son iguales, frente a la hipótesis alternativa de que por lo menos una de las poblaciones difiere de las demás en cuanto a su valor esperado. Este contraste es muy útil en el análisis de datos experimentales, en los que interesa comparar los resultados de factores con respecto a la variable dependiente, entendiendo por factor una variable cualitativa que genera o

que contempla una serie de poblaciones a comparar. Además se puede analizar la interacción entre factores, esto significa que la variable dependiente se comporta diferente ante niveles de un factor en función de los niveles de otro factor.

Un modelo de análisis de la varianza con dos factores y sus interacciones se puede expresar como:

$$y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha\beta_{ij} + e_{ij}$$

Siendo: y_{ij} : variable dependiente correspondiente al nivel i del factor A y al nivel j del factor B; μ : media general; α_i : efecto aditivo producido por el nivel i del factor A; β_j : efecto aditivo producido por el nivel j del factor B; $\alpha\beta_{ij}$: efecto de la combinación del nivel i del factor A con el nivel j del factor B; e_{ij} : error o residuo del modelo.

El ANOVA parte de algunos supuestos que deben de cumplirse: la variable dependiente debe medirse al menos a nivel de intervalo; independencia de las observaciones; la distribución de los residuales debe ser normal; homocedasticidad: homogeneidad de las varianzas. Para comprobar estos supuestos existen diferentes test estadísticos. Por ejemplo para la normalidad el test de la chi-cuadrado de ajuste a una distribución, el Test de Kolmogorov de ajuste a la distribución normal o el Test de Shapiro-Wilk; para la igualdad de varianzas existe el test de Bartlett o para la independencia el Test de Durbin-Watson (Llopis-Pérez, 1996). También se pueden comprobar gráficamente como con los histogramas o gráficos de probabilidad normal P-P plot.

Una alternativa posible cuando no se cumplen los supuestos de linealidad, normalidad y homocedasticidad es la transformación de la variable dependiente y/o las variables explicativas. Las transformaciones más utilizadas son la transformación logarítmica, la raíz cuadrada, la inversa o la transformación logit.

Cuando los niveles del factor analizado son mayores de dos, hay muchas formas de cumplirse la hipótesis alternativa. En este caso se necesita usar las técnicas denominadas “de comparaciones múltiples”: LSD de Fisher, Bonferroni, HSD de Tukey, Duncan... Estas técnicas permiten conocer como se comporta la variable dependiente ante los diferentes niveles de los factores. En la presente tesis se ha utilizado el test de Tukey. Con este test se calculan todas las diferencias de medias muestrales entre los diferentes niveles del factor estudiado. Las diferencias que estén por encima de un umbral calculado previamente, se considerarán diferencias significativas, las que no lo estén se considerarán diferencias no significativas (Llopis-Pérez, 1996).

Análisis de covarianza

El análisis de la covarianza, conocido como ANCOVA, permite eliminar de la variable dependiente el efecto atribuible a variables cuantitativas no incluidas en el diseño como

factores. Se puede decir que la ANCOVA es un análisis de la varianza donde se ha eliminado el efecto predicho por una o más covariables en la variable dependiente (Muller y Fetterman, 2002).

Estas covariables suelen ser variables que no son suficientemente influyentes para considerarlas como factores pero que tienen un efecto en la variable dependiente. Detectar covariables, como detectar otros factores que influyan introduciendo variación es fundamental a la hora de diseñar un análisis más eficaz.

Un modelo de análisis de la covarianza con dos factores y sus interacciones se puede expresar como:

$$y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha\beta_{ij} + \gamma(x_{ij} - \bar{x}) + e_{ij}$$

Siendo: y_{ij} : variable dependiente correspondiente al nivel i del factor A y al nivel j del factor B; μ : media general; α_i : efecto aditivo producido por el nivel i del factor A; β_j : efecto aditivo producido por el nivel j del factor B; $\alpha\beta_{ij}$: efecto de la combinación del nivel i del factor A con el nivel j del factor B; γ : coeficiente de regresión intragrupo; x_{ij} : valor de la covariable correspondiente a la observación y_{ij} ; \bar{x} : media de la covariable; e_{ij} : error o residuo del modelo.

Modelo lineal generalizado

Un modelo lineal generalizado se puede considerar una generalización flexible de la regresión lineal ordinaria. Se asume que la variable dependiente está generada por una función de distribución de la familia exponencial.

Con una regresión lineal se modeliza la relación entre una variable dependiente y otras variables independientes mediante una función lineal, para poder pronosticar la variable dependiente a través de las variables independientes. En principio cuantas más variables independientes entren en el modelo, la dispersión de la predicción y el residuo disminuyen pero un exceso de variables explicativas puede empeorar el ajuste del modelo. Además es importante que las variables explicativas sean independientes entre ellas, es decir, que no exista correlación entre ellas ya que habrá mayor error estándar en los coeficientes estimados y por lo tanto mayor imprecisión en las estimaciones (Llopis-Pérez, 1996).

Existen diferentes métodos para ajustar regresiones lineales múltiples. Los dos más comunes son *stepwise* hacia delante (*forward stepwise regression*) y *stepwise* hacia atrás (*backward stepwise regression*). En el primer caso se van introduciendo variables explicativas empezando por la que mejor ajusta el modelo. En el segundo caso, se ajusta el modelo con todas las variables y se van sacando las que, al quitarlas, mejora la calidad del modelo. El criterio de entrada y salida de las variables viene dado por un estadístico,

normalmente la F de Fisher (Llopis-Pérez, 1996). Otra alternativa es ajustar diferentes modelos y elegir el mejor modelo en función del Criterio de Información de Akaike (AIC) (Akaike, 1973).

Una vez ajustado el modelo hay que comprobar ciertas características del modelo. Primero, hay que comprobar que los residuos siguen una distribución normal $N(0, \sigma^2)$. Segundo, la homogeneidad de las varianzas, es decir, que los residuos tienen una dispersión homogénea. Por último, comprobar la influencia de cada punto ya que no todos los puntos tienen la misma influencia en el modelo.

En esta tesis se ha trabajado un modelo lineal generalizado con una variable dependiente que sigue una distribución Poisson. El modelo genérico se puede expresar como:

$$Y_{|X} \sim \text{Poisson}(\lambda_{|X})$$

$$\lambda_{|X} = \exp(a'X + b)$$

Siendo: Y la variable dependiente del grupo de variables explicativas X; λ la esperanza de la distribución Poisson de parámetro $(a'X+b)$; X el conjunto de variables explicativas del modelo.

Las variables de conteo siguen una distribución Poisson por lo que estos modelos son adecuados para modelizar este tipo de variables (número de plántulas germinadas, número de individuos por planta hospedante, número de semillas recogidas, incendios ocurridos...).

Modelo logístico binomial

Los modelos logísticos son considerados dentro del conjunto de modelos lineales generalizados. Estos modelos son utilizados para modelizar la probabilidad de un evento en función de otros factores. La variable dependiente es una variable binaria que tradicionalmente se considera como éxito o fracaso y se suele codificar como 1/0. El modelo se puede expresar de la siguiente manera:

$$\Pi = F(x_i\beta_i) = \frac{\exp(x_i\beta_i)}{1 + \exp(x_i\beta_i)}$$

Siendo: Π la probabilidad de ocurrencia de un evento dada una serie de variables explicativas; F la función logística.

Si se aplica la transformación logit a Π el modelo se expresa de la siguiente manera:

$$\text{logit}(\Pi) = \log\left(\frac{\Pi}{1 - \Pi}\right) = x_i\beta_i$$

Este tipo de modelos han sido ampliamente utilizados para predecir probabilidades de supervivencia o mortalidad de un árbol individual y se han usado en muchos trabajos de investigación forestal (Bravo et al., 2001; Yao et al., 2001; Beverly y Martell, 2003; González et al., 2007; Palahí y Grau, 2003; Trasobares et al., 2004).

Modelo lineal mixto

Los modelos lineales mixtos son considerados como una generalización del modelo lineal de regresión pero admite la posibilidad de observaciones correlacionadas o con variabilidad heterogénea (Pinheiro y Bates, 2000). En muchas ocasiones no se puede asumir la independencia temporal y espacial de los datos. Esto ocurre con frecuencia en experimentos donde la toma de datos se realiza siempre en el mismo lugar, por ejemplo en la misma parcela o la misma planta. En estas ocasiones se espera que los datos de la misma parcela o la misma planta no sean independientes. Una alternativa de análisis son los modelos mixtos que permiten abordar el problema de la falta de independencia de los datos (Gregoire, 1987) y además ha sido bastante utilizado en estudios forestales (por ejemplo: Collet et al., 2001; Calama y Montero, 2007; Manso et al., 2013; Moreno-Fernández et al., 2015) dado que es frecuente tanto la autocorrelación espacial como temporal.

En estos modelos existen dos parámetros, fijos y aleatorios. Los efectos fijos definen el patrón de la población y los efectos aleatorios son específicos de cada unidad de dependencia (por ejemplo parcela, árbol, año...) que definen la desviación no explicada de la unidad respecto del patrón medio.

La formulación general del modelo es la siguiente:

$$Y = X\beta + Z\gamma + \varepsilon$$

Siendo Y la variable explicativa; β parámetros fijos; Z parámetros aleatorios; ε error.

Modelo lineal mixto generalizado

El modelo lineal mixto generalizado es una variante del modelo lineal mixto cuando la variable dependiente sigue una distribución de la familia exponencial (Pinheiro y Bates, 2000). En esta tesis concretamente la variable explicativa analizada con este método estadístico sigue una distribución Poisson por lo que el modelo genérico se puede expresar como:

$$Y_{|X} \sim \text{Poisson}(\lambda_{|X})$$

$$\lambda_{|X} = \exp^{x_i\beta + u_j}$$

Siendo: Y la variable dependiente del grupo de variables explicativas X; λ la esperanza de la distribución Poisson; x_i el grupo de variables explicativas; u_j los efectos aleatorios. Se asume que los efectos aleatorios son independientes y se distribuyen normalmente con una media de 0 y una varianza σ^2 .



● ● ANÁLISIS DE LOS FACTORES CONSIDERADOS ● ●



4. ANÁLISIS DE LO FACTORES CONSIDERADOS

En esta tesis se pretende identificar los factores claves de la regeneración natural. A continuación se explican los factores que se han considerado candidatos al análisis en cada sub-proceso de la regeneración y qué método estadístico se ha utilizado. Los análisis llevados a cabo en el estudio I, donde se analizó el efecto del clima y la densidad de la masa en el patrón interanual de la dispersión de semilla de *Pinus pinaster* y los del estudio IV, donde se analizaron las interacciones inter- e intra-específicas de plántulas de *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis* bajo distintos niveles de densidad, se realizaron con el software R (R Development Core Team, 2014). Los análisis realizados en el estudio II, donde se analizó el efecto de la depredación en el banco de semillas edáfico de *Pinus pinaster* y en el estudio III, donde se analizó el efecto de los claros semi-sistemáticos en la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis* se realizaron con el software SAS 9.2 (SAS Institute Inc., USA). En el anexo I se presenta detalladamente la programación de los análisis llevados a cabo.

4.1 Producción y dispersión de semilla

Por una parte se analizó el efecto del clima y la densidad de la masa en el patrón interanual de la dispersión de semillas de *Pinus pinaster*. Concretamente se analizaron los datos de lluvia de semillas recogidos durante diez años en el sitio experimental de Mata de Cuéllar (Segovia). Por otra parte, se analizó el efecto de los claros y la exposición de la masa en la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis* en base a los datos recogidos en el sitio de manejo adaptativo de Moratalla (Murcia). En este sitio se recogieron diversos datos entre los cuales se contabilizaron los conos según su nivel de maduración para poder analizar el potencial reproductivo de la regeneración.

Se analizó la densidad de lluvia de semillas (semillas/m²) considerando esta variable como las semillas recogidas en cada trampa. Esta variable es un conteo y se asume que sigue una distribución Poisson, pero no se puede asumir la independencia de los datos porque, como los datos se recogen en un diseño de parcelas permanentes, se espera que los datos de la misma parcela, la misma trampa y el mismo año no sean independientes. Por lo tanto se ajustó un modelo lineal mixto generalizado.

Para analizar el efecto del clima se consideraron diferentes variables climáticas explicativas en el modelo, seleccionándolas en función de su efecto potencial durante los procesos de producción y dispersión de semilla. En el caso de *Pinus pinaster* la floración ocurre durante la primavera y dura aproximadamente un mes: las yemas se forman en abril y crecen durante mayo. Después del primer verano el cono empieza a crecer y la maduración final ocurre el segundo otoño. Finalmente la dispersión de

semilla ocurre durante la tercera primavera y verano del proceso (Auñón y Tadesse, 2000; Rodríguez Soalleiro et al., 2008).

Para hacer una selección preliminar se realizaron correlaciones de Pearson entre cada variable climática y la variable respuesta, obteniendo 17 variables climáticas candidatas a ajustar el modelo. Estas variables fueron:

- Durante la floración (dos años antes de la dispersión de la semilla): precipitación total y días de precipitación en abril y mayo; temperaturas medias y máximas en Abril; días de heladas en mayo. Los días de helada se definieron como aquellos días con una temperatura mínima menor de 0°C.
- Durante el crecimiento primario (dos años antes de la dispersión de la semilla): temperatura mínima en octubre, días de heladas en octubre; índice de sequía de Walter (Walter, 1973). Este índice se define como: temperatura media diaria de junio a agosto – 0,333 · precipitación media diaria de junio a agosto. Valores más altos del índice indican sequías más intensas. Este índice se ha usado en otros trabajos que analizaron los efectos de la sequía estival en la reproducción de especies mediterráneas (Espelta et al., 2011, 2008a).
- Durante el crecimiento secundario (un año antes de la dispersión): precipitación total en abril; días de heladas en marzo y días de heladas severas en marzo. Las heladas severas se definieron como aquellos días con una temperatura mínima menor de -5 °C.
- Maduración del cono (un año antes de la dispersión): precipitación total en octubre y noviembre.
- Dispersión de la semilla: días de precipitación en mayo; velocidad máxima del viento en verano; temperatura media en agosto; días de heladas en abril.

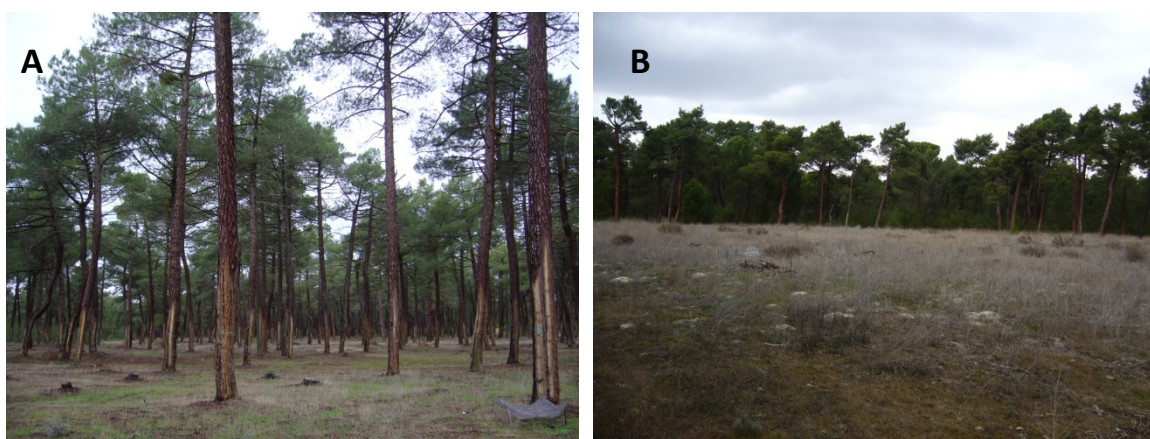


Los datos climáticos se obtuvieron de la estación meteorológica de Olmedo (Valladolid), cercana al dispositivo y gestionada por el Instituto Tecnológico Agrario de Castilla y León (www.inforiego.org).

Aparte del efecto del clima también se analizó el efecto de la densidad de la masa por lo que, aparte de las variables climáticas también se consideró en el análisis este factor. A priori se puede esperar mayor lluvia de semillas si la densidad de la masa alrededor de la trampa es mayor. Para tener en cuenta esto se estimó

Fotografía 19 Caracterización de las coberturas en las sub-parcelas de regenerado

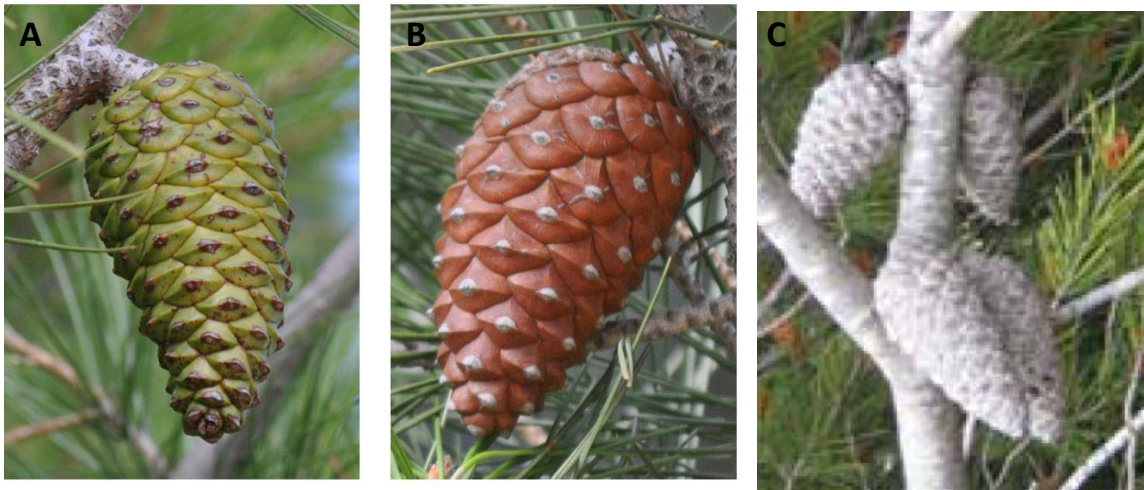
un índice espacial similar a los índices de competencia utilizados en la modelización de crecimientos (Weiskittel et al., 2011) para tener en cuenta el efecto del número de árboles y su distancia a la trampa. Este índice lo llamamos índice de fuente de semilla y lo calculamos para cada trampa como la suma del inverso de las distancias entre la trampa y cada árbol potencialmente fuente de semilla. Se consideraron los árboles potencialmente fuente de semilla aquellos árboles cercanos a la trampa, a una distancia máxima de 20 m ya que Juez et al (2014) estimaron este valor como la distancia de dispersión de semilla de *Pinus pinaster* en la Meseta Castellana.



Fotografía 20 Vista general de las parcelas. A: parcela 5, donde se cortó el 25% del área basimétrica. B: parcela 9, donde se cortaron todos los árboles.

Una vez definidas la variable respuesta y las variables explicativas candidatas, se llevó a cabo el ajuste y evaluación del modelo. Previamente a obtener el modelo definitivo, se ajustaron modelos preliminares con cada variable explicativa y sus diferentes transformaciones (x^2 , $x+x^2$, $\log x$, $x+\log x$, \sqrt{x} , $x+\sqrt{x}$) para ver su efecto en la variable respuesta. Una vez identificadas las variables explicativas potenciales se fueron incluyendo en el modelo secuencialmente y se fueron re-escalando en los casos necesarios para evitar problemas numéricos. Finalmente, con las variables explicativas definitivas, se definieron la parcela, la trampa y el año como efectos aleatorios para ajustar el modelo lineal mixto generalizado, aunque solo se mantuvieron la parcela y la trampa en el ajuste final. Todos los modelos ajustados se evaluaron con un nivel de significación estadística de $\alpha=0,05$ y en función del Criterio de Información de Akaike (AIC) (Akaike, 1973).

También se analizó el potencial reproductivo de la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis* mediante el conteo de conos realizado en el muestreo del sitio de manejo adaptativo de Moratalla (Murcia). Se contaron los conos de todos los pies presentes en la parcela considerando tres tipos en función de su nivel de maduración: nuevos, maduros y seróticos.



Fotografía 21 Tipos de conos considerados. A: nuevos. B: maduros. C: serotinos.

Esta base de datos contenía un alto número de ceros, sobre todo los conos seróticos, y resultó complejo encontrar un método estadístico adecuado. Finalmente se analizó el número de conos por parcela ajustando un modelo lineal mixto. Además de definir la variable dependiente como el número de conos por parcela, fue necesario transformarla con el logaritmo más uno para poder analizar los datos nulos. Los factores considerados fueron: años desde el tratamiento (2, 3, 4 y 5 años desde el tratamiento y sin tratamiento), la exposición (solana y umbría) y el tipo de cono (nuevo, maduro y serótico). Por último se consideró la parcela como efecto aleatorio.

En este caso se analizó el comportamiento de la variable dependiente, el número de conos por parcela, en función de los distintos niveles de los factores considerados. Además se analizó el efecto de las siguientes interacciones: años desde el tratamiento y exposición, años desde el tratamiento y tipo de cono, exposición y tipo de cono y por último la interacción triple de años desde el tratamiento, exposición y tipo de conos.

4.2 Almacenamiento de semillas

Se analizaron los factores clave en el almacenamiento de semillas edáfico de *Pinus pinaster* mediante los datos recogidos mensualmente durante tres años en los puntos de control de la depredación del sitio experimental de Mata de Cuéllar (Segovia). En los posibles factores significativos se evaluó el clima, variables relativas a la densidad de la masa y las coberturas del suelo.

Como variable respuesta se consideró el número de semillas disponibles para germinar al final del año de estudio, que no coincide con el año gregoriano. En este experimento se definió el mes de abril como el inicio del año y el mes de marzo del siguiente año como el final del año porque la dispersión de la semilla de esta especie empieza

aproximadamente en abril y las semillas dispersadas no germinan hasta la primavera siguiente (Escudero et al., 2002; del Peso et al., 2012; Lafuente-Laguna et al., 2012). Como la distribución de las frecuencias no cumple el supuesto de normalidad estándar la variable respuesta se analizó siguiendo un modelo lineal generalizado de acuerdo a una distribución Poisson.



Fotografía 22 Ensayo de depredación. A: seguimiento de la depredación; B: semillas depredadas.

En cuanto a las variables explicativas se evaluaron distintas alternativas:

- Lluvia de semillas: el número de semillas disponible para los depredadores era diferente en cada punto de control, ya que se ponía la misma cantidad de semilla recogida en la trampa de semillas. Además se probaron diferentes transformaciones de esta variable (x^2 , x^3 y $x+1/x$) de acuerdo a la respuesta funcional de los depredadores, ya que las tasas de depredación no siempre aumentan al incrementar la cantidad de comida disponible como una relación lineal (Begon et al., 1988).
- Condiciones de micro-sitio: densidad de árboles y tocones. Se definió una sub-parcela de 7,98 m de radio (200 m^2) alrededor del punto de control de depredación. En esas sub-parcelas se contaron los árboles y tocones y se estimó el área basimétrica.
- Condiciones de micro-sitio: distancias. Se calcularon las distancias entre los puntos de control de depredación y los árboles y tocones más cercanos.
- Condiciones de micro-sitio: coberturas del suelo. Se estimó el porcentaje de coberturas del suelo considerando: coberturas herbáceas (especies anuales), musgos y líquenes, pinocha, suelo mineral (principalmente arena), especies arbustivas (por ejemplo los géneros *Cytissus* sp, *Retama* sp o *Halimium* sp) y restos leñosos (ramas o piñas)
- Variabilidad climática inter-anual. Se consideró la sequía estival como la variable climática representativa, a través del índice de sequía estival definido por Walter

(1973) y ya utilizado en esta tesis para el análisis del patrón interanual de dispersión de semilla.

Se ajustaron diferentes modelos con las variables explicativas con un nivel de significación estadística de $\alpha=0,05$. En el caso de ajustarse algún modelo y no ser significativa alguna de las variables explicativas, se repitió el modelo sin ellas. Finalmente se eligió el modelo definitivo en función del Criterio de Información de Akaike (AIC) (Akaike 1973). Además se realizó el test de Wald para determinar la significancia estadística de cada coeficiente del modelo.

4.3 Germinación

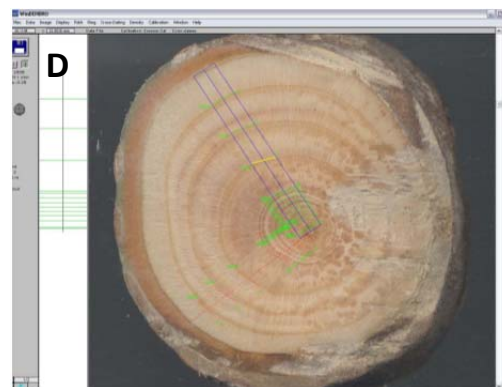
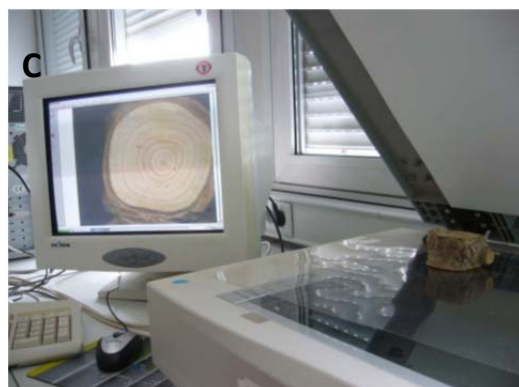
Se dispone de los datos recogidos en las subparcelas de seguimiento del regenerado del dispositivo experimental de Mata de Cuéllar (Segovia). En estas subparcelas se controló la germinación y supervivencia de dichas plántulas germinadas en paralelo al experimento de depredación. Por lo tanto se dispone de las tasas de germinación durante tres años y su supervivencia bajo cuatro intensidades de corta: cortas a hecho, corta del 50% del área basimétrica, corta del 25% del área basimétrica y zona control sin corta.



Fotografía 23 Plántulas etiquetadas en las sub-parcelas de regenerado.

4.4 Establecimiento

Se analizó el efecto de los clareos y la exposición de la masa en la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis* en base a los datos recogidos en el sitio de manejo adaptativo de Moratalla (Murcia). En este sitio se recogieron diversos datos entre los cuales se midió el tamaño del regenerado, se estimó la biomasa del fuste y se calculó el crecimiento anual con métodos dendrocronológicos. Por otro lado se analizaron los datos recogidos en el ensayo de densidad mediante diseño de anillos Nelder donde se midieron los diámetros y alturas de las plántulas y se hizo un seguimiento de la mortalidad. En este estudio se pretende analizar el efecto de la densidad de la masa y la competencia intra- e inter-específicas en el establecimiento del regenerado.



Fotografía 24 Análisis dendroecológico. A: Lijado de las rodajas. B: Rodajas lijadas de un árbol apeado. C: Escaneo de las rodajas y análisis con el software Windendro[®]. D: Imagen del software Windendro[®]

El efecto de los claros en el regenerado post-fuego se analizó mediante varias variables: tamaño del regenerado, biomasa del fuste y crecimiento anual. El tamaño del regenerado se analizó de dos maneras a través de las variables diámetro en la base y altura. Primero se hizo un análisis de la varianza con el test de Tukey analizando todos los árboles de las parcelas considerando dos factores: años desde el tratamiento y la

exposición. Segundo, se hizo un análisis de la covarianza con los árboles que se usaron para el análisis dendrocronológico, considerando los mismos factores que en el primer caso y el crecimiento antes del tratamiento como covariable. La pendiente y la altitud también se consideraron como covariables pero finalmente no resultaron significativas. En ambos análisis se tuvieron que transformar las variables con la raíz cuadrada para cumplir los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Este análisis permite analizar el efecto de tratamiento en el tiempo y la exposición y además comparar estos dos análisis estadísticos.

La biomasa del fuste se analizó mediante un análisis de la covarianza considerando los mismos factores: años desde el tratamiento y la exposición. De nuevo se incluyó el crecimiento antes del tratamiento como covariable. La pendiente y la altitud también se consideraron como covariables pero tampoco resultaron significativas. Esta variable se transformó con la raíz cuadrada para cumplir los supuestos de normalidad y homocedasticidad.

El crecimiento anual también se analizó mediante un análisis de la covarianza considerando de nuevo los mismos factores: años desde el tratamiento y la exposición. Además se incluyeron el crecimiento antes del tratamiento y la precipitación total anual del año hidrológico (desde el 1 de octubre al 30 de septiembre) como covariable. La pendiente y la altitud también se consideraron como covariables pero no resultaron significativas. Se consideró la precipitación como covariable porque es una variable clave para el crecimiento de *Pinus halepensis* (Olivar et al., 2012). Además se observaron grandes diferencias climáticas desde el 2004 al 2007, años en los que se aplicaron los tratamientos (desde 359 mm de precipitación total anual en 2005 a 775,3 mm en 2004). La variable se transformó con la raíz cuadrada para cumplir los supuestos de normalidad y homocedasticidad.

En este caso el factor años desde el tratamiento tiene 6 niveles en lugar de 5, como en los casos anteriores, debido a que el análisis dendrocronológico nos permite conocer el crecimiento un año después del tratamiento aunque no haya ninguna parcela con ese tiempo desde el tratamiento.

En 2013 se instaló una plantación para analizar el efecto de distintas densidades de masa y la competencia en el establecimiento de plántulas de *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis*. En ella se midieron los diámetros y alturas de todas las plántulas al plantarlas y en el otoño del 2014 se volvieron a medir las mismas variables y se hizo un seguimiento de la mortalidad. Por lo tanto solo se dispone de un año de crecimiento y es complicado conseguir los objetivos propuestos.

Uno de los objetivos de este dispositivo es analizar el efecto de la densidad y la mezcla de las especies en la supervivencia de las plántulas de ambas especies. Durante el primer año el 5,4% de las plantas se secaron, con estos datos se pretendió ajustar un modelo

logístico binomial. La variable dependiente por lo tanto es una variable binaria donde se considera como éxito la supervivencia de la plántula y el fracaso su muerte. Como variables explicativas se consideraron tres factores: especie (*Pinus halepensis* o *Pinus pinaster*); densidad de la masa (1000, 1627, 2648, 4309, 7012, 11410, 18566, 30212, 49163 o 80000 plántulas/ha) y mezcla de especies (60, 80 o 100%).

Se ajustaron diferentes modelos para cada factor y cada interacción entre los factores para identificar los factores significativos en la variable respuesta. Los modelos significativos se evaluarían en función del Criterio de Información de Akaike (AIC) (Akaike 1973).



Fotografía 25 Planta con el protector específico contra conejos

En el caso del análisis del crecimiento se presenta un análisis descriptivo de los incrementos en diámetro y altura en función de las densidades propuestas en el diseño y la mezcla de las especies. En este tipo de diseños existe una alta autocorrelación espacial y temporal con una falta de independencia y de aleatorización. Esto se puede solventar utilizando modelos lineales mixtos o modelos de regresión aditiva general (Parrot et al., 2012; Kuehne et al., 2013; Uhl et al., 2015) pero la falta de datos a largo plazo ha impedido hacer este análisis estadístico más profundo.

El diseño propuesto por Nelder (1962) permite analizar diferentes densidades en una parcela, ocupando un espacio relativamente pequeño y evitando el efecto del sitio. La diferencia con los diseños tradicionales para analizar diferentes densidades es que la unidad experimental es la planta, no la parcela. Por lo tanto la mortalidad de las plantas en este tipo de diseños es importante ya que, cuando una planta muere, el espacio disponible de las plantas vecinas, cambia, y por lo tanto la densidad propuesta en el diseño inicial. Esto no suele ser un problema cuando se realizan experimentos de agricultura con plantas anuales o bianuales pero si que puede serlo en experimentos forestales. Para evitar la mortalidad se puede considerar la reposición de plantas, el control de la vegetación acompañante u otros métodos que aumenten la supervivencia, pero en nuestro caso la supervivencia es uno de nuestros objetivos a analizar. En este caso existen diferentes alternativas. Algunos autores proponen eliminar las plantas muertas y al menos las cuatro vecinas, del análisis (Kuehne et al., 2013; Parrott et al., 2012). Otros autores proponen recalcular el área disponible para las plantas vecinas afectadas por una muerte o analizar la densidad en función de índices de competencia (Uhl et al., 2015; Vanclay et al., 2013). Varios autores proponen el uso del índice de

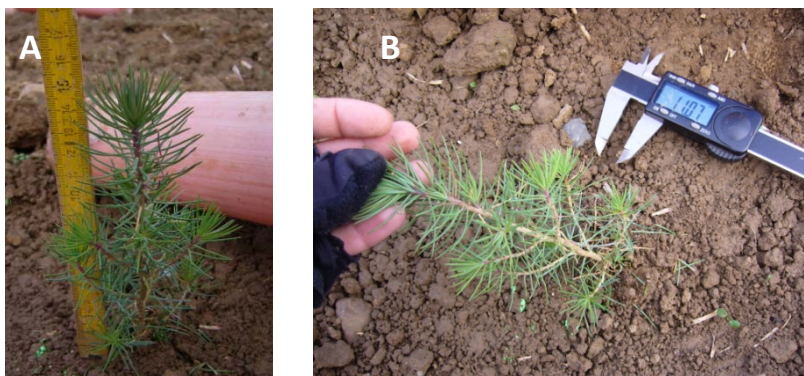
Hegy (1974) para caracterizar la competencia local (Uhl et al., 2015; Vanclay et al., 2013; Weiskittel et al., 2011; Linares et al., 2009).

Debido a la mortalidad ocurrida durante el primer año se calculó el índice de Hegyi para calcular la competencia local de las densidades propuestas. Este índice se calcula de la siguiente manera:

$$C_i = \sum_{j=1}^{N(R)} (d_i/d_j)/Dist_{ij}$$

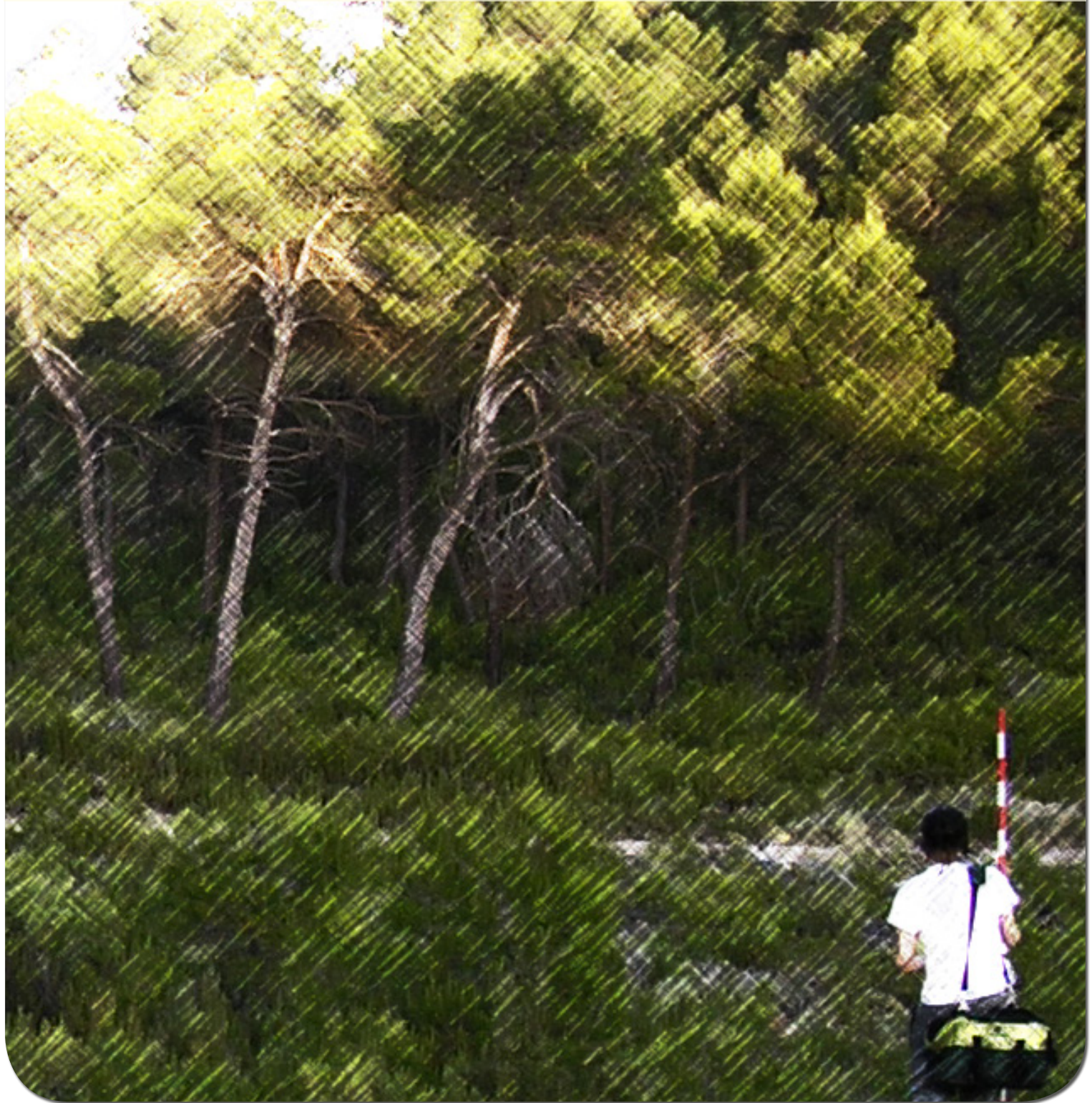
Donde: i : árbol a analizar; j : árboles competidores dentro de un radio R alrededor del árbol i ; d_i : diámetro del árbol a analizar; d_j : diámetro del árbol competidor j ; $Dist_{ij}$: distancia entre el árbol i y el árbol j .

Hegy (1974) usó un radio de 3 m para definir los competidores potenciales pero este radio puede variar entre 2 y 3 m y hasta 15 m dependiendo de los investigadores (Weiskittel et al., 2011), por lo que definir este radio es importante para la efectividad del índice. Uhl et al. (2015) estimaron este radio como la altura media de los 100 árboles más altos multiplicada por el factor 1,25. Por otro lado Linares et al. (2009) y (2013) propusieron un método para definir el radio óptimo en sus estudios sobre *Abies pinsapo* Boiss. Linares et al. (2013) estimaron el índice de Hegyi usando radios desde 1 a 10 m, con incrementos de 1 m y calcularon las correlaciones de Pearson entre los índices calculados y su variable. Finalmente se utilizó el radio con la correlación más alta. De manera similar Linares et al. (2009) analizaron el radio con regresiones lineales entre los índices de Hegyi calculados y su variable explicativa. Finalmente seleccionaron el radio con el coeficiente de determinación más alto. En este estudio se calculó el índice de Hegyi desde 1 a 13 m con incrementos de 0,5 m y se calcularon las correlaciones de Pearson y las regresiones lineales entre los índices y el incremento en diámetro. Este análisis no se realizó con el incremento en altura ya que el crecimiento en diámetro responde a la competencia de una manera más inmediata que la altura (Richardson et al., 1999). Los índices de Hegyi se calcularon usando la librería “siplab” (García, 2014) con el software R (R Development Core Team 2014).



Fotografía 26 Mediciones anuales. A: altura. B: diámetros basales y conteo de brotes.

RESULTADOS



5. RESULTADOS

En este apartado se presentan los resultados obtenidos en los cuatro estudios desarrollados en la tesis. Estos estudios han permitido analizar el efecto de diferentes factores como el clima, la densidad de la masa, la exposición o los tratamientos selvícolas en los distintos subprocesos de la regeneración natural.

5.1 Producción y dispersión de semilla

Se analizaron los datos de dispersión de semilla recogidos durante diez años en el sitio experimental de Mata de Cuéllar (Segovia). Con estos datos se ajustó un modelo lineal mixto generalizado para conocer el efecto del clima y la densidad de la masa en el patrón interanual de la dispersión de semillas de *Pinus pinaster*. También se analizó el efecto de los claros y la exposición en el potencial reproductivo de la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis*, considerando el potencial reproductivo como el número de conos.

Tras analizar las variables climáticas potencialmente significativas a lo largo de los procesos fenológicos de producción y dispersión de la semilla se encontró que las variables significativas fueron la temperatura mínima en octubre dos años antes de la dispersión (momento del crecimiento primario del cono), la precipitación en abril un año antes de la dispersión (momento del crecimiento secundario del cono) y la precipitación de diciembre y noviembre un año antes de la dispersión (momento de la maduración del cono). Para analizar el efecto de la densidad de la masa se estimó un índice espacial calculado como la suma del inverso de las distancias entre la trampa y cada árbol potencialmente fuente de semilla, con un límite de 20 metros. Este índice lo llamamos índice de fuente de semilla y también resultó significativo. Finalmente el mejor modelo ajustado en términos de AIC fue (Tabla 5):

$$E[\widehat{y_{ijk}}] = \exp^{\widehat{\beta}_0 + \widehat{\beta}_1 \cdot SSI + \widehat{\beta}_2 \cdot \log(SSI+1) + \widehat{\beta}_3 \cdot \frac{Tmin_{Oct}}{10} + \widehat{\beta}_4 \cdot \frac{P_{Apr}}{100} + \widehat{\beta}_5 \cdot \frac{P_{OctNov}}{100} + \widehat{\beta}_6 \cdot \log\left(\frac{P_{OctNov}}{100}\right) + u_i + u_{ij}}$$

Donde: SSI: índice de fuente de semilla; TminOct: temperatura mínima en octubre dos años antes de la dispersión; PApr: precipitación en abril un año antes de la dispersión; POctNov: precipitación en octubre y noviembre un año antes de la dispersión.

Tabla 5. Efectos fijos ajustados: parámetros estimados, error estándar y p-valor

Efecto fijo	Parámetro	Estimación	Error estándar	p-valor
Término independiente	β_0	2,591	0,138	$<2 \cdot 10^{-16}$
índice de fuente de semilla (SSI)	β_1	-1,612	0,384	$2,67 \cdot 10^{-5}$
$\log(\text{SSI} + 1)$	β_2	4,305	0,730	$3,64 \cdot 10^{-9}$
$T_{\text{minOct}}/10$ (crecimiento primario)	β_3	-0,421	0,070	$<2 \cdot 10^{-16}$
$P_{\text{Apr}}/100$ (crecimiento secundario)	β_4	0,692	0,046	$<2 \cdot 10^{-16}$
$P_{\text{OctNov}}/100$ (maduración del cono)	β_5	-0,833	0,036	$2,5 \cdot 10^{-9}$
$\log(P_{\text{OctNov}})/100$ (maduración del cono)	β_6	0,405	0,024	$<2 \cdot 10^{-16}$

En la Figura 11 se muestra el efecto de las variables explicativas a lo largo de los valores observados de cada una de ellas. La temperatura mínima en octubre controla el crecimiento primario de los conos con un efecto negativo sobre la densidad de semillas predichas con nuestro modelo (Figura 11a). La precipitación en abril favorece el crecimiento secundario de los conos (Figura 11b). Finalmente la precipitación en octubre y noviembre puede dificultar la maduración final del cono, obteniéndose un máximo de densidad de semillas predichas con 50 mm aproximadamente (Figura 11c).

En cuanto a la densidad de la masa, analizado mediante el índice de fuente de semilla, se observó que la disponibilidad de semilla aumenta con el índice, con una tendencia ligeramente cuadrática. La densidad de semillas predicha con nuestro modelo en las parcelas con una intensidad de corta del 50% fue aproximadamente el doble que en las parcelas donde se cortaron todos los árboles. La densidad de semillas predicha en las parcelas con una intensidad de corta del 25% y las parcelas control, donde no se cortó nada, no es significativamente diferente, y aproximadamente es tres veces a la densidad estimada en las parcelas donde se cortaron todos los árboles (Figura 11d).

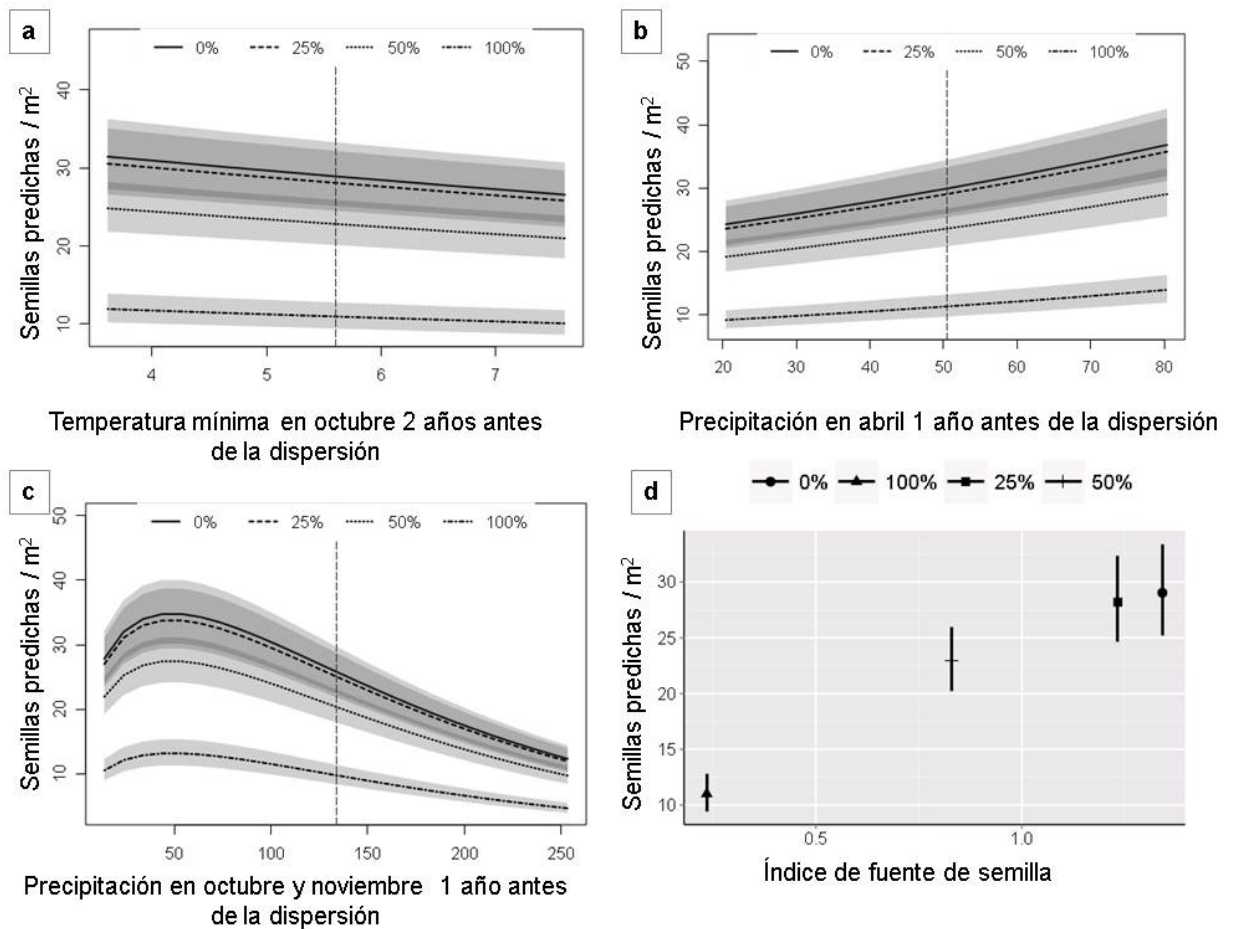


Figura 11. Densidad de semillas predicha y sus intervalos de confianza para cada intensidad de corta. Líneas verticales de las figuras (a), (b) y (c) indican los valores medios observados de cada variable climática.

Se analizó el potencial reproductivo mediante el número de conos de la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis* en el sitio de manejo adaptativo de Moratalla (Murcia). Concretamente se ajustó un modelo lineal mixto considerando tres factores: años desde el tratamiento, exposición y tipo de cono, en función de su nivel de maduración. Finalmente sólo resultaron significativos los años desde el tratamiento, el tipo de conos y la interacción entre ambos.

Los resultados del factor años desde el tratamiento, sin tener en cuenta la interacción con el tipo de conos, muestran que el número medio de conos es significativamente mayor 5 años después del tratamiento (p -valor $> 0,05$), sin encontrar diferencias significativas entre el número de conos de las parcelas control y las parcelas tratadas hace 2, 3 y 4 años. A su vez, los resultados en función del tipo de cono muestran que los conos nuevos fueron significativamente más abundantes que los conos maduros y a su vez los conos maduros fueron más abundantes que los conos seróticos.

Al analizar las interacciones entre los dos factores se puede afirmar que el número medio de conos nuevos fue significativamente mayor 2 años después del tratamiento aunque no se encontraron diferencias significativas con las zonas tratadas hacía 3 y 5 años. Por otro lado el número menor de conos nuevos se encontró en las zonas control aunque no se encontraron diferencias significativas con las zonas tratadas hacía tres y cuatro años. El número medio de conos maduros fue significativamente mayor 5 años después de la clara, sin diferencias significativas con las zonas tratadas hacía 4 años. A su vez el número menor de conos maduros se observó en las zonas control, sin diferencias significativas con las zonas tratadas hacía dos y tres años. Por último el número de conos seróticos fue significativamente mayor 5 años después del tratamiento, sin encontrar diferencias entre el resto de niveles del factor (Figura 12).

Los conos nuevos fueron significativamente más abundantes que los conos maduros y seróticos a los dos y tres años del tratamiento sin embargo los conos maduros fueron significativamente más abundantes que los conos nuevos a los cuatro años. En cambio a los cinco años del tratamiento no hubo diferencias significativas entre los conos nuevos y maduros. Los conos seróticos tuvieron siempre valores menores aunque no hubo diferencias significativas con los conos maduros en las zonas control y a los dos y tres años del tratamiento. Finalmente cabe resaltar que en las zonas control no hubo diferencias significativas entre los tipos de conos (Figura 12).

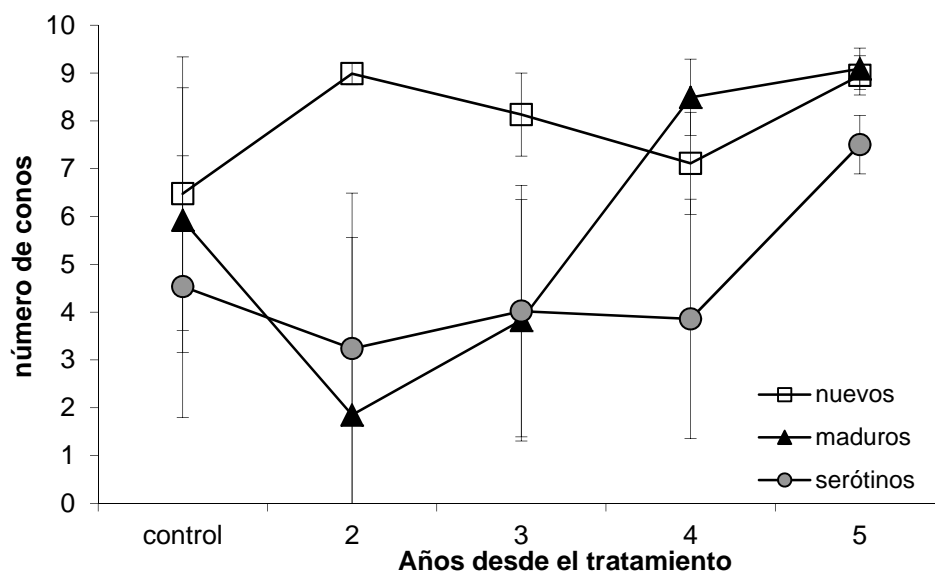


Figura 12. Valores medios del potencial reproductivo transformado dependiendo de los años desde el tratamiento considerando tres tipos de conos.

5.2 Almacenamiento de semillas en el suelo

Los datos recogidos en los puntos de control de la depredación del sitio experimental de Mata de Cuéllar (Segovia) fueron analizados para conocer los factores clave que afectan al almacén de semillas edáfico de *Pinus pinaster*. Durante tres años se controló la depredación de las semillas, sin identificar los depredadores potenciales.

En los puntos de control se ponía la misma cantidad de semilla que se recogía en la trampa de captura de la lluvia de semillas adyacente, lo que permitió analizar la depredación en función de la lluvia de semillas. Así se puede hacer un análisis temporal del banco de semillas. La lluvia de semillas comienza en primavera y se produce un máximo en verano. Por otro lado la depredación es baja hasta otoño, cuando se reduce rápidamente la densidad de semillas del suelo (Figura 13). Por ejemplo se obtuvo una lluvia de semillas media de aproximadamente 40 semillas/m² en la parcela 5, donde se cortó el 25% del área basimétrica, pero al final del tercer año la densidad de semilla en el suelo fue cercana a 15 semillas/m². Además algunas parcelas que tuvieron menor lluvia de semillas tuvieron mayor cantidad de semillas en el suelo al final del año, como ocurre en las parcelas 4 y 7 durante el tercer año (Figura 14).

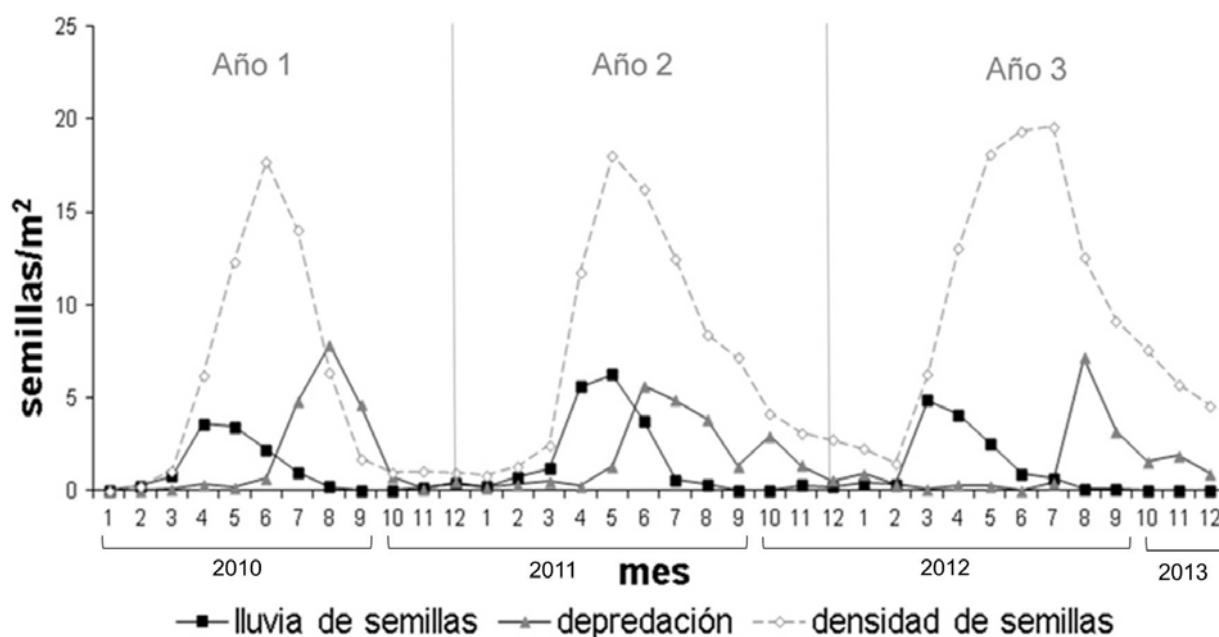


Figura 13. Valores medios de lluvia de semillas, depredación y densidad de semillas durante el experimento. En el eje de abscisas se muestran los meses considerando el año definido en el estudio (mes 1: abril; mes 12: marzo del siguiente año) y los años a los que corresponden.

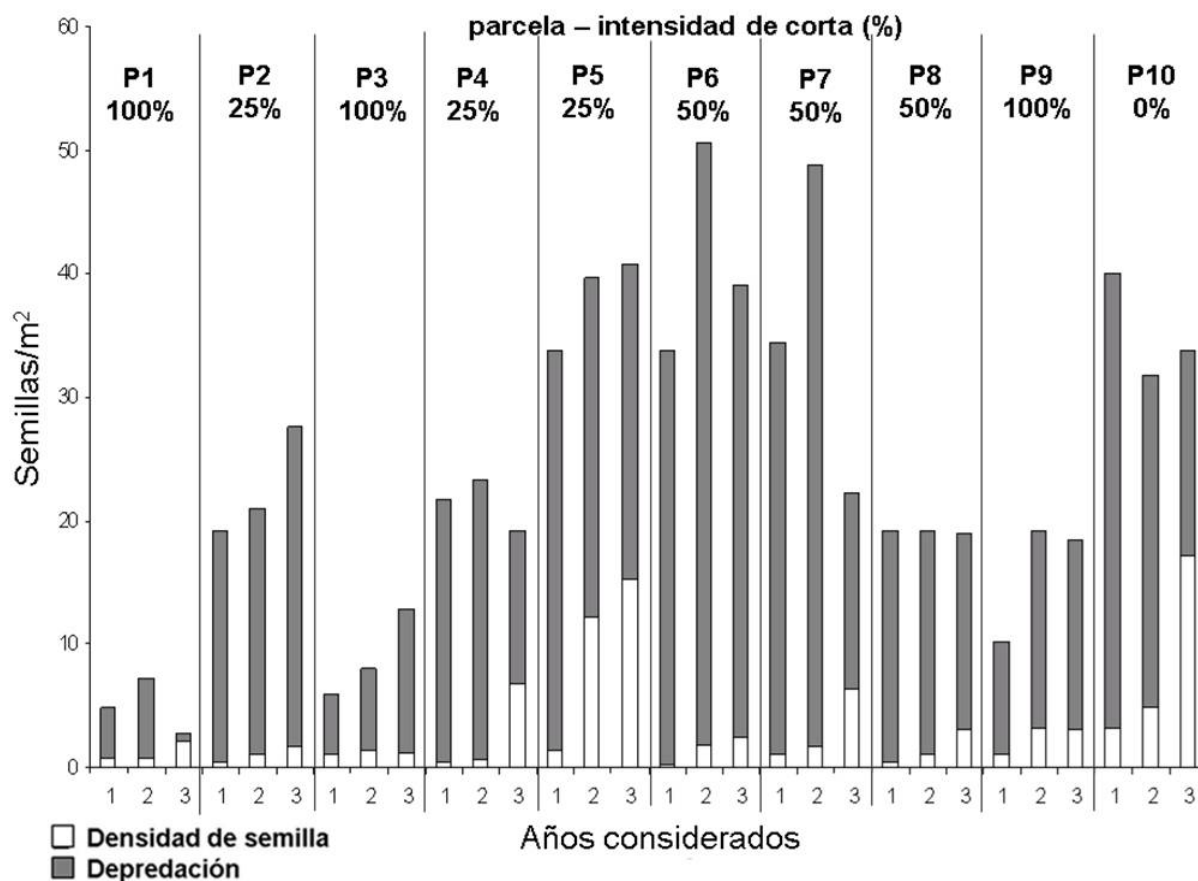


Figura 14. Valores medios de densidad de semilla disponible para germinar, depredación y lluvia de semillas (barras totales) para cada parcela y año considerado durante el experimento. Año 1: de abril del 2010 a marzo del 2011; año 2: de abril del 2011 a marzo del 2012; año 3: de abril del 2012 a marzo del 2013.

Para este análisis se ajustó un modelo lineal generalizado considerando como variable dependiente la densidad de semillas en el suelo a la primavera siguiente de la dispersión, la cual sigue una distribución Poisson, y como variables explicativas se analizaron diferentes variables como la lluvia de semillas, condiciones de micro-sitio y la sequía estival. Finalmente las variables explicativas que mejor se ajustaron fueron: la distancia al tocón más cercano, el número de árboles en 200 m², el área basimétrica en 200 m², el porcentaje de herbáceas, el porcentaje de pinocha, el porcentaje de leñosas y el índice de sequía de Walter. Este índice se calcula como la temperatura media diaria de junio a agosto – 0,333·precipitación media diaria de junio a agosto por lo que valores altos indican mayor sequía. Además se incluyó en el modelo el cuadrado de la lluvia de semillas ya que fue la transformación que mejor se ajustó (Tabla 6).

De acuerdo con los parámetros estimados (Tabla 6) hay un efecto cuadrático positivo significativo entre la lluvia de semillas y la densidad de semillas la primavera siguiente (p -valor > 0,05). De igual manera, hay un efecto significativamente positivo entre dicha

densidad de semillas, el área basimétrica en 200 m² y la distancia al tocón más cercano. Sin embargo se observó un efecto significativamente negativo entre la densidad de semillas y el número de árboles en 200 m². Las coberturas de especies herbáceas, leñosas y la pinocha tienen un efecto significativamente positivo. Por último el índice de sequía de Walter también muestra un efecto significativamente positivo.

Tabla 6. Modelo lineal generalizado ajustado. Variables explicativas significativas (transformación cuadrática de la lluvia de semillas), parámetros estimados, error estándar, Chi-cuadrado de Wald y p-valor.

Variable explicativa	Parámetro estimado	Error estándar	Chi-cuadrado de Wald	p-valor
Término independiente	-20,1390	2,8597	49,59	<0,0001
(Lluvia de semillas) ²	0,0002	0,0000	133,79	<0,0001
Distancia al tocón más cercano	0,1057	0,0100	110,84	<0,0001
Número de árboles en 200 m ²	-0,5109	0,0891	32,85	<0,0001
Área basimétrica en 200 m ²	1,7227	0,6303	7,47	0,0063
Porcentaje de herbáceas	0,0156	0,0024	43,05	<0,0001
Porcentaje de pinocha	0,0066	0,0028	5,70	0,0170
Porcentaje de leñosas	0,1000	0,0117	73,67	<0,0001
Índice de sequía de Walter	0,9381	0,1389	45,61	<0,0001

El test de Wald nos indica la significancia estadística de cada coeficiente en el modelo. En este caso la lluvia de semillas y la distancia al tocón más cercano obtuvieron los valores más altos de la Chi-cuadrado de Wald mientras que el área basimétrica en 200 m² y la cobertura de pinocha tuvieron los valores más bajos.

5.3 Germinación

Durante el seguimiento de la depredación de semilla en el sitio experimental de Mata de Cuéllar (Segovia) también se controló la germinación y supervivencia de plántulas en las sub-parcelas de regenerado. Aunque no se ha realizado un análisis estadístico de estos datos, la disponibilidad de los mismos permite hacer un análisis descriptivo. En general la germinación fue mayor en 2010 y menor en 2011. En el caso de las parcelas donde se aplicó una corta a hecho la germinación fue nula pero en el resto de parcelas no fue baja (entre 3 y 22 semillas germinadas por m²). En cambio la supervivencia de las plántulas durante el primer verano fue prácticamente nula (Tabla 7).

Tabla 7. Germinación y supervivencia en las sub parcelas de regenerado. G 2010: Germinación media por m² durante el año 2010; G 2011: Germinación media por m² durante el año 2011; G 2012: Germinación media por m² durante el año 2012; Ger.: germinación media por m² durante el período de estudio; Sup.: supervivencia media por m² durante el primer verano.

Parcela	Intensidad de corta (%)	G 2010	G 2011	G 2012	Ger.	Sup.
1	100	0	0	0	0	0
2	25	13	2,2	4,2	19,4	0,2
3	100	0	0	0	0	0
4	25	3,2	0	0	3,2	0
5	25	12,6	0,2	1,4	14,2	0
6	50	7,6	0,2	1	8,8	0
7	50	6,2	0	0,4	6,6	0,2
8	50	3	0	2,8	5,8	0
9	100	0	0	0	0	0
10	0	20,2	1,2	0,6	22	1

5.4 Establecimiento

Se han analizado el efecto de los clareos que se realizaron durante 5 años en la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis*, surgida después del gran incendio de 1994 en Moratalla (Murcia). Concretamente se analizó el efecto de los clareos a lo largo del tiempo y la exposición de la masa en el tamaño, la biomasa del fuste y el crecimiento anual. Por otro lado se analizaron las interacciones intra- e inter-específicas entre plántulas de *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis*.

El tamaño del regenerado post-fuego se analizó mediante el diámetro en la base y la altura. Estas variables se analizaron mediante dos métodos estadísticos. Por un lado se analizó el tamaño de todos los pies medidos en las parcelas del sitio de manejo adaptativo de Moratalla (Murcia) mediante un análisis de la varianza considerando dos factores: tiempo desde el tratamiento (control, 2, 3, 4 y 5 años) y exposición (solana y umbría). Por otro lado, se analizó el tamaño de los pies apeados mediante un análisis de la covarianza. Las rodajas en la base fueron medidas con métodos dendrocronológicos lo que permite conocer el crecimiento anual de esos ejemplares, por lo que en este análisis se consideran los mismos factores que en el análisis de la varianza pero se incluye como covariable el crecimiento previo al tratamiento. Estos dos análisis se ajustaron para las mismas variables pero el tamaño muestral del análisis de la covarianza fue menor ya que se analizó una submuestra del análisis de la covarianza.

En el caso del análisis de la varianza los años desde el tratamiento, la exposición y la interacción entre ambos factores fueron significativos con un nivel de significación de $\alpha=0,05$ para las dos variables analizadas. En ambos casos los valores mayores se

obtuvieron cinco años después del tratamiento y los valores menores en las parcelas control, aunque en este último caso las diferencias entre las zonas control y el resto de niveles del factor años desde el tratamiento no fueron tan claras (Figura 15). En cuanto a la exposición el diámetro en la base fue significativamente mayor en las parcelas de solana que en las de umbría. Sin embargo la altura fue significativamente mayor en las parcelas de umbría (Figura 15). Por último, en relación a la interacción entre los dos factores, el diámetro en la base fue significativamente mayor en solana después de cinco años del tratamiento y en las zonas control. En cambio los valores menores se observaron en umbría en las zonas control. En cuanto a la interacción entre factores para las alturas, los valores fueron mayores en exposiciones de umbría con dos excepciones: las zonas control y tres años después del tratamiento.

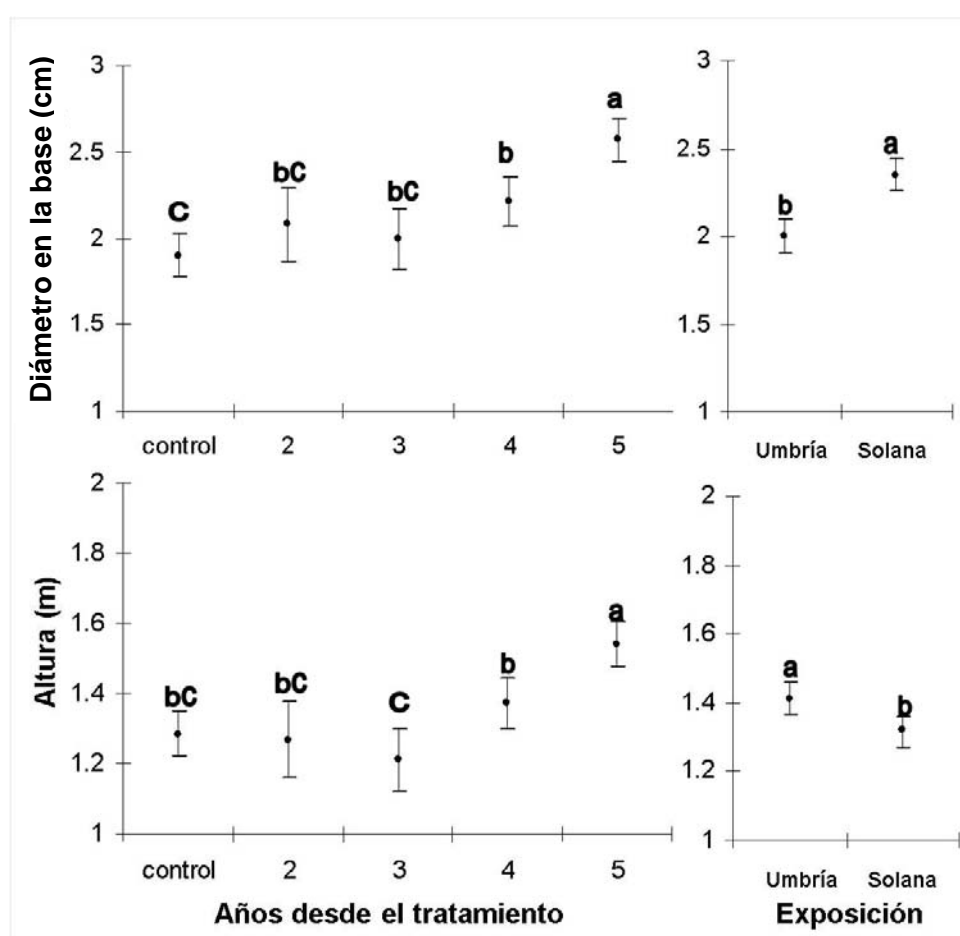


Figura 15. Valores medios y sus intervalos de confianza de las variables de tamaño transformadas del análisis de todos los pies de la parcela, en función de los años desde el tratamiento y la exposición. Letras minúsculas iguales sobre los valores medios indican que no hay diferencias significativas (p -valor $> 0,05$)

En el segundo análisis, el de la covarianza, los años desde el tratamiento y la interacción entre los años y la exposición fueron significativos para el diámetro en la base. En el caso de la altura los años desde el tratamiento y la exposición fueron significativos (p -valor $< 0,05$). Los mayores diámetros en la base se encontraron en las zonas tratadas

hacia cinco años aunque no se encontraron diferencias significativas con las zonas tratadas hacia dos y cuatro años (Figura 16). Por otro lado el diámetro fue significativamente menor en las zonas control. En cuanto a la altura, los valores más altos se observaron cinco años después del tratamiento aunque no hubo diferencias significativas con las parcelas tratadas hacia cuatro años. Por otro lado los valores más bajos se encontraron en las zonas control y las zonas tratadas hacia dos y tres años, sin encontrar diferencias significativas entre ellas. Finalmente la altura fue significativamente mayor en las zonas de umbría (Figura 16).

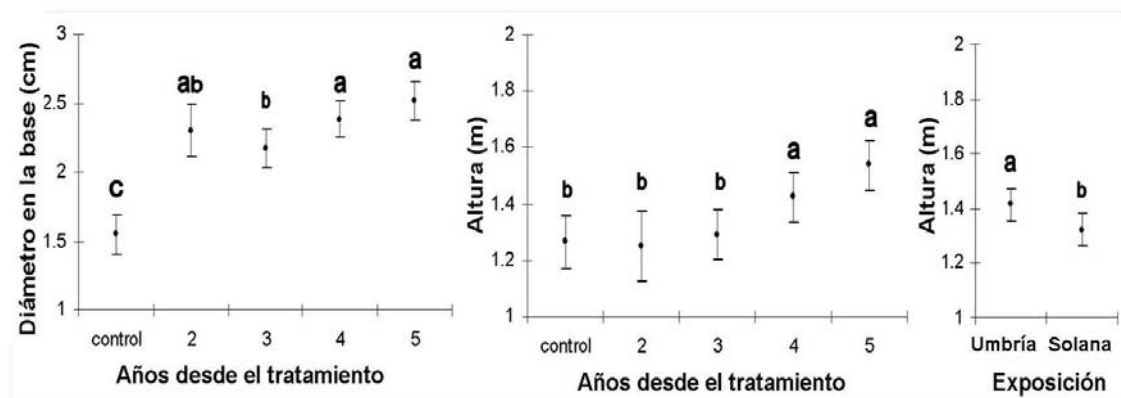


Figura 16. Valores medios y sus intervalos de confianza de las variables de tamaño transformadas del análisis de los pies analizados con métodos dendrocronológicos, en función de los años desde el tratamiento y la exposición. Letras minúsculas iguales sobre los valores medios indican que no hay diferencias significativas (p -valor $> 0,05$)

Si se comparan los dos análisis realizados se puede ver que en el análisis de la covarianza el tamaño muestral es menor pero se puede considerar como covariable el crecimiento antes del tratamiento. En este caso los resultados entre los dos análisis son similares pero en el análisis de la covarianza el valor de R^2 del ajuste aumentó (0,376 vs 0,814 para el diámetro en la base y 0,233 vs 0,625 para la altura).

Con las rodajas de los árboles apeados se calculó la biomasa del fuste. Esta variable se analizó mediante un análisis de la covarianza considerando dos factores (los años desde el tratamiento y la exposición) y el crecimiento antes del tratamiento como covariable. Ambos factores resultaron significativos (p -valor $< 0,05$) obteniendo resultados que indican mayores valores de biomasa del fuste cuatro y cinco años después del tratamiento sin diferencias significativas entre ellos. Por otro lado los valores menores se encontraron en las zonas control. Respecto a la exposición, los valores de biomasa en el fuste fueron significativamente mayores en umbría que en solana (Figura 17).

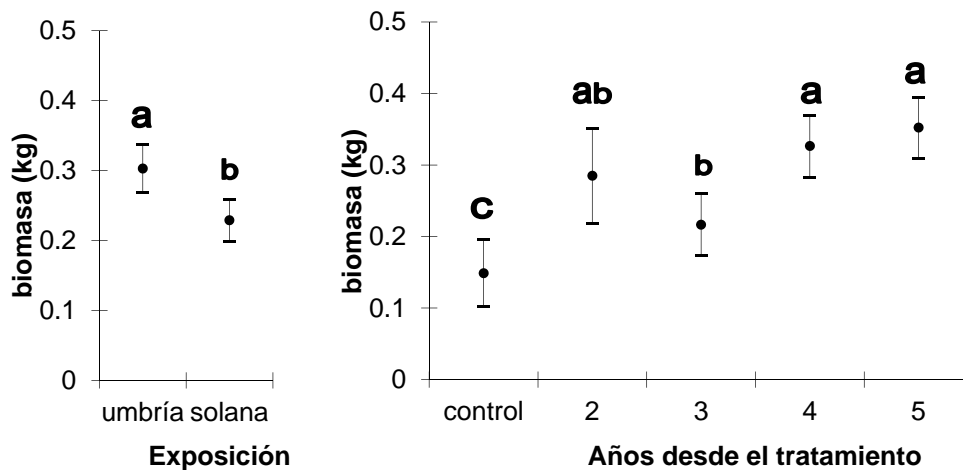


Figura 17. Valores medios y sus intervalos de confianza de la biomasa del fuste transformada en función de los años desde el tratamiento y la exposición. Letras minúsculas iguales sobre los valores medios indican que no hay diferencias significativas (p -valor $> 0,05$)

Por último el análisis dendrocronológico de las rodajas en la base permitió conocer el crecimiento anual de los regenerados apeados. Esta variable se analizó mediante un análisis de la covarianza considerando de nuevo dos factores: tiempo desde el tratamiento y exposición. Además se incluyeron dos covariables: crecimiento antes del tratamiento y la precipitación total anual. En este caso el tiempo desde el tratamiento y la interacción entre este factor y la exposición fueron significativos para el crecimiento anual (p -valor $> 0,05$). Esta variable fue significativamente mayor 3 y 4 años después del tratamiento sin diferencias significativas entre ellos. Tampoco se encontraron diferencias significativas entre los crecimientos anuales 2 y 5 años después del tratamiento. Los menores crecimientos se encontraron en las zonas no tratadas y 1 año después del tratamiento. Esto indica que 1 año después del tratamiento el crecimiento anual no aumenta comparado con las zonas sin tratar, ocurre un pico de máximo crecimiento a los 3-4 años del tratamiento y empieza a decrecer a los 5, pero en este caso sigue siendo mayor que en las zonas control (Figura 18).

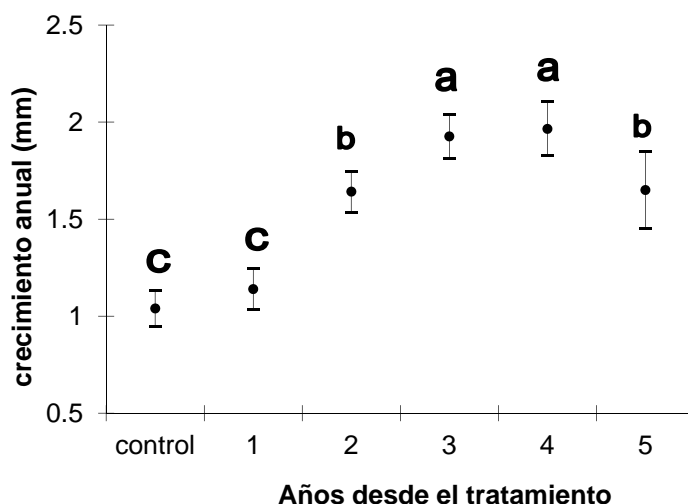


Figura 18. Valores medios y sus intervalos de confianza del crecimiento anual transformado (mm) en función de los años desde el tratamiento. Letras minúsculas iguales sobre los valores medios indican que no hay diferencias significativas (p -valor $> 0,05$)

Se ha pretendido analizar las interacciones intra- e interespecíficas entre plántulas de *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis* en el ensayo de densidad que se instaló siguiendo el diseño propuesto por Nelder (1962). El ensayo se instaló durante el otoño de 2013 para analizar el efecto de 10 densidades y tres niveles de mezcla de las especies. En el momento de la instalación se midieron los diámetros en la base y las alturas de todas las plántulas y se remidieron en el otoño del 2014. Es necesario mantener este tipo de dispositivos durante al menos 5-10 años para obtener conclusiones significativas por lo que en esta tesis se presenta un análisis preliminar.

En las cinco parcelas instaladas se plantaron 1300 plántulas, 650 plántulas de *Pinus pinaster* y 650 de *Pinus halepensis*. En la finca donde se plantaron hay una alta población de conejos por lo que se protegieron las plántulas con protectores específicos para evitar el ataque. A pesar de los protectores el 9,9% de las plántulas murieron y el 9,0% perdieron su guía terminal al ser roídos por los conejos. En este último caso las plántulas no murieron porque al menos un brote lateral se mantuvo vivo pero estas plántulas no se pueden analizar junto con las vivas porque su crecimiento se ve claramente afectado por la pérdida de la guía terminal. También se observó en la remediación que el 5,4% de las plántulas se habían secado. Por lo tanto después de un año de la instalación el 24,3% de las plántulas no se pueden incluir en el análisis ya sea porque están muertas o porque han perdido la guía terminal.

Además en este tipo de diseños, que la unidad experimental es la plántula y no la parcela, las densidades que se analizan se extrapolan a partir del espacio disponible que tiene la plántula para crecer. Si una de las plántulas muere, entonces el espacio disponible de las cuatro plántulas vecinas cambia. La mayoría de los autores recomiendan en estos casos sacar del análisis esas plántulas vecinas aunque estén vivas. En este estudio, al eliminar del análisis estos vecinos afectados por plántulas muertas perdemos el 52,3% de las plántulas, teniendo disponibles 620 plántulas para analizar. Este tamaño muestral puede ser suficiente en un futuro para obtener conclusiones significativas pero hay que tener cuidado con esta alta mortalidad.

En el presente estudio se presentan las tendencias observadas analizando los promedios de los incrementos en diámetro en la base y altura de las 620 plántulas que tienen las cuatro plántulas vecinas vivas. Se puede observar que hay diferencias entre las dos especies analizadas, obteniendo mayores incrementos en las plántulas de *Pinus halepensis* en todos los casos. Las diferencias intra-específicas a lo largo de las densidades analizadas no son tan claras aunque se puede observar en el caso del incremento en diámetro una tendencia para *Pinus halepensis* ya que los incrementos son menores bajo altas densidades aunque el máximo incremento en diámetro en la base se observó con una densidad de aproximadamente 10000 plántulas/ha (figura 19).

En relación a la mezcla de especies de nuevo se ven las diferencias entre las dos especies aunque las interacciones inter-específicas en función de los porcentajes de mezcla son variables (figura 20). Por ejemplo los incrementos en diámetro en la base de *Pinus pinaster* son mayores cuando el 60% de las plantas son de la misma especie aunque esta tendencia es menor con densidades mayores. A su vez, en el caso de *Pinus halepensis* los incrementos en diámetro en la base son también mayores cuando el 60% de las plantas son de la misma especie en el caso de densidades bajas pero al aumentar la densidad esta diferencia no es tan clara.

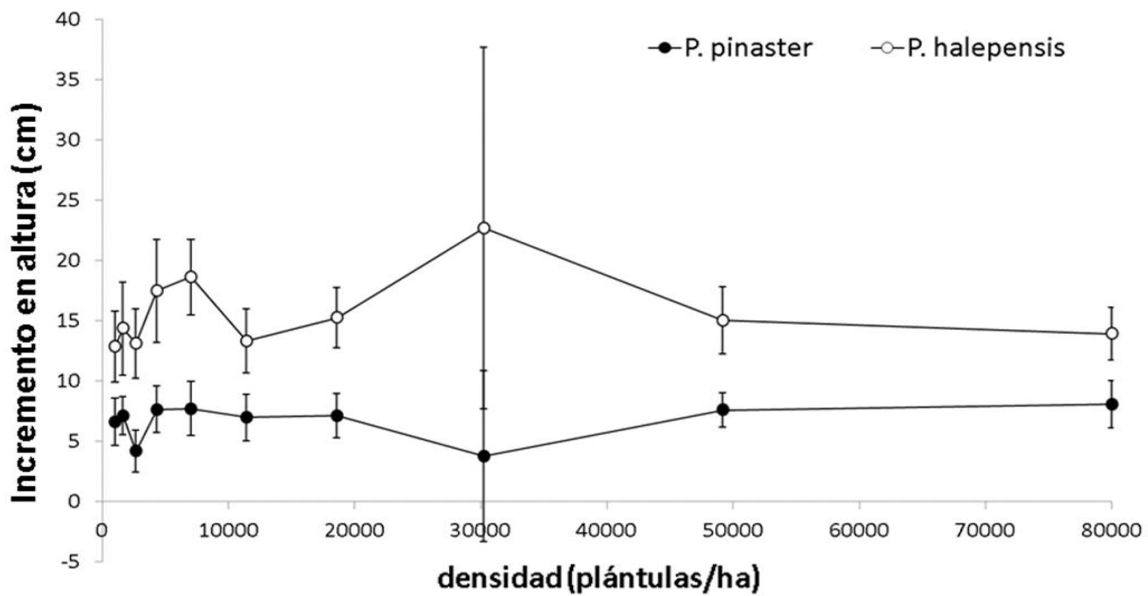
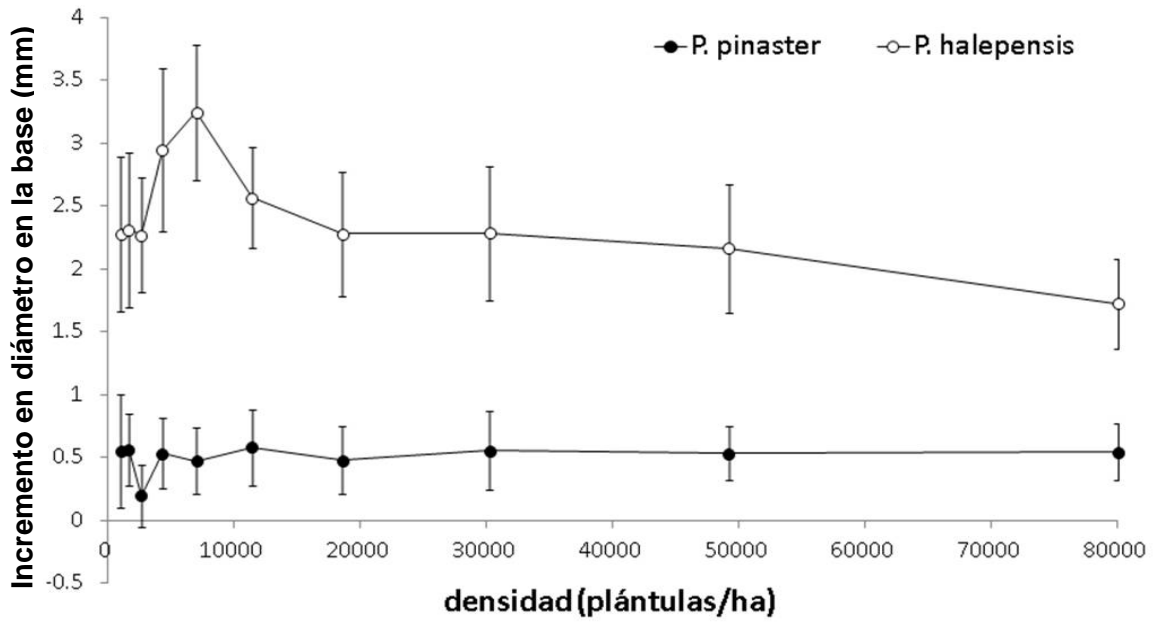


Figura 19. Promedio del incremento en diámetro en la base (mm) y en altura (cm) para cada especie en las densidades analizadas y sus intervalos de confianza ($\alpha=0,05$)

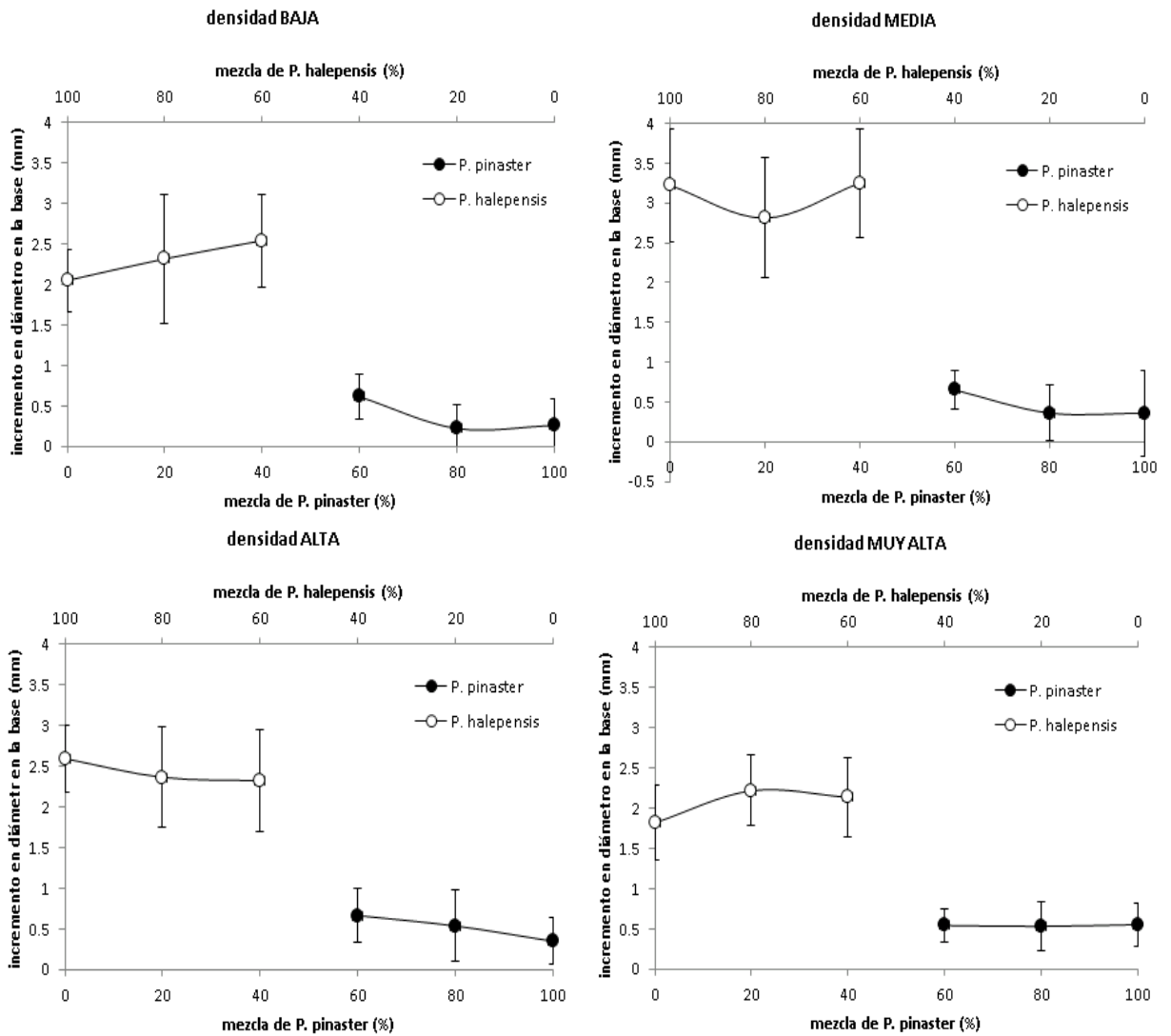


Figura 20. Promedio del incremento en diámetro en la base (mm) para cada especie. Densidad baja (1000-2648 plántulas/ha); densidad media (4309-7012 plántulas/ha); densidad alta (11410-18566 plántulas/ha); densidades muy altas (30212-80000 plántulas/ha). Ejes de abscisas superiores muestran la mezcla de plántulas de *Pinus halepensis* y los inferiores muestran la mezcla de plántulas de *Pinus pinaster*

Durante el primer año el 5,4% de las plántulas se secaron (Tabla 8). Se intentó ajustar un modelo logístico binomial para estimar la probabilidad de supervivencia de las plántulas considerando tres factores: especie, densidad de la masa y mezcla de especies. Se realizaron diferentes ajustes pero ninguno de los factores considerados resultaron significativos, por lo que no se pudo cumplir este objetivo. Será necesario tener los datos de más años para poder realizarlo.

Tabla 8. Conteo de plántulas secas durante el primer año en función de los factores considerados.

		<i>P. pinaster</i>	<i>P. halepensis</i>	Todas
		35	35	70
Densidad (plántulas/ha)	1000	4	7	11
	1627	6	2	8
	2648	1	5	6
	4309	3	4	7
	7012	5	1	6
	11410	1	2	3
	18566	4	3	7
	30212	3	4	7
	49163	3	5	8
	80000	5	2	7
Mezcla de especies	60 %	13	8	21
	80 %	11	17	28
	100 %	11	10	21

Una alternativa de análisis cuando existe mortalidad es el cálculo de índices de competencia para cada plántula. Así se obtiene un índice de competencia para cada individuo y no se eliminan del análisis plantas vivas que tienen vecinos muertos. Uno de los más usados para estos casos es el índice de Hegyi, que se calcula en función del tamaño y la distancia de las plantas que están dentro de un radio determinado. La clave es definir ese radio donde están las plantas que entran en competencia. Para definirlo en nuestro caso, siguiendo el experimento de Linares et al. (2009), calculando los índices con radios de 1 a 13 m, en incrementos de 0,5 m y las correlaciones de Pearson entre los índices y el incremento en diámetro. En todos los casos se obtuvo una correlación negativa pero el test de correlación fue significativo en todos los casos así que no pudimos definir el mejor radio. También se intentó definir el radio siguiendo el experimento de Linares et al. (2013) calculando las regresiones lineales entre los índices de Hegyi estimados y el incremento en diámetro. Pero en todos los casos las regresiones ajustadas fueron significativas y los coeficientes de determinación aumentaron al aumentar también el radio, pero siempre con valores bajos (menores de 0,20), lo que impidió conocer el radio óptimo para nuestro caso.

A pesar de la falta de conclusiones respecto al mejor radio para estimar el índice de Hegyi, en la figura 21 se muestra la variación del índice a lo largo de los anillos del diseño, con el índice calculado con un radio de 5,5 m. Como era previsible, el índice tiende a disminuir al alejarse del centro, es decir, tiende a disminuir con densidades menores.

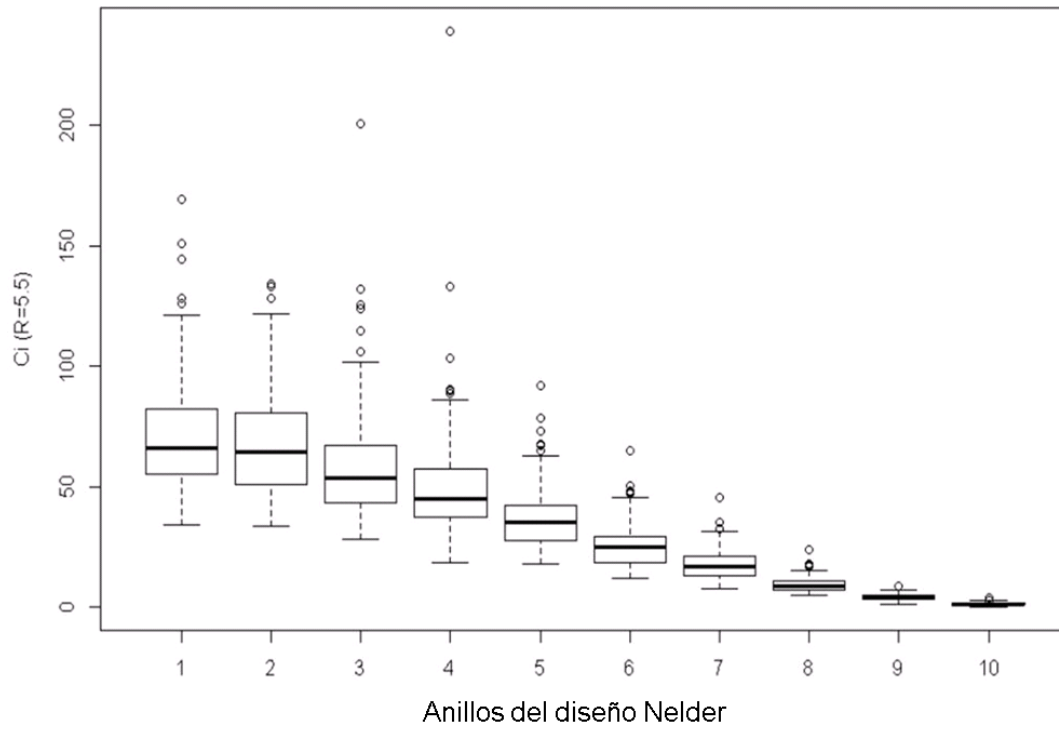


Figura 21. Diagrama de cajas con la variación del índice de Hegyi calculado con un radio de 5,5 m, a lo largo de los anillos de la parcela.



● ● ● ● ● ● ● ● ● ● ● ● ● ● ● ●

DISCUSIÓN



6. DISCUSIÓN

Los resultados de esta tesis muestran el efecto de diversos factores durante todo el proceso de regeneración. Las condiciones climáticas resultaron claves en varios de los subprocesos: la temperatura y la precipitación durante el crecimiento primario y secundario de los conos y durante su maduración final resultaron claves para la cantidad de semilla dispersada. Además la sequía estival influye en la depredación de las semillas del banco edáfico. La densidad de la masa también ha resultado ser uno de los factores importantes en la regeneración natural. La cantidad de semilla dispersada puede ser insuficiente en masas con bajas densidades. Además la densidad de la masa crea unas condiciones de micro-sitio que también resultaron claves en el almacenamiento de semillas en el suelo. También se ha observado que los tratamientos selvícolas tienen un efecto positivo en la regeneración post-fuego cuando su densidad inicial es excesiva pero ese efecto positivo no es perceptible hasta pasados 2-5 años.

6.1 Producción y dispersión de semilla

En esta tesis se ha analizado el efecto del clima y la densidad en el patrón interanual de la dispersión de semilla de *Pinus pinaster* y el efecto de los claros en el potencial reproductivo de la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis*.

Muy pocos estudios han analizado el efecto de diferentes variables climáticas en el patrón interanual de la producción y dispersión de semilla, centrándose la mayoría en la identificación de patrones espaciales de dispersión de semilla, ya sea como resultado de un proceso fisiológico (Barbeito et al., 2008; Clark et al., 1999; Manso et al., 2012), un proceso mediado por el viento (Bullock y Clarke, 2000; Dovčiak et al., 2005; Greene y Johnson, 1989), o por los animales dispersores de semillas (Westcott et al., 2005). El principal limitante para analizar el efecto del clima en la producción y dispersión de semillas es la falta de series de datos a largo plazo que represente la respuesta de la planta a las condiciones climáticas. Algunos estudios han analizado el efecto del clima aunque varía el período de años analizado (Calama et al., 2011; Hamann, 2004; Keyes y Manso, 2015; Mutke et al., 2005) La serie de datos de lluvia de semillas de *Pinus pinaster* que se presenta en esta tesis cubre 10 años, una serie de tiempo que representa la mitad del típico periodo de regeneración que se considera en la gestión de esta especie.

Se analizaron una amplia serie de variables climáticas (precipitación, temperaturas medias, máximas y mínimas, velocidad del viento, heladas y sequía estival) relacionadas con los procesos de crecimiento y maduración del cono y la siguiente dispersión, que en total dura tres años (Rodríguez Soalleiro et al., 2008; Auñón y Tadesse, 2000). Rodríguez Soalleiro et al. (2008) afirmaron que la floración de *Pinus pinaster* se ve afectada por la

luz, la temperatura, la precipitación y la sequía pero nuestros resultados no muestran ninguna variable climática significativa durante la floración. También se espera que las altas temperaturas favorezcan la apertura del cono para la dispersión de semilla (Tapias et al., 2001) pero nuestros resultados no muestran ninguna variable significativa durante el verano de dispersión de la semilla. Esto puede deberse a la baja serotinia que presenta *Pinus pinaster* en la región de procedencia analizada.

La precipitación durante el periodo del crecimiento secundario del cono resultó significativa, lo que nos indica que el estrés hídrico es un factor limitante para la producción de semilla. Estos resultados coinciden con los resultados de Mutke et al. (2005) y Calama et al. (2011) para *Pinus pinea* en la misma zona de estudio de esta tesis. Por otro lado Calama et al. (2011) observaron un efecto negativo del número de días con heladas fuertes durante el primer invierno de crecimiento del cono mientras que los resultados de esta tesis muestran que a mayores temperaturas mínimas en el mes de octubre del crecimiento primario del cono, menor es la lluvia de semillas predichas.

Confirmamos nuestra primera hipótesis del estudio I que propone que el patrón interanual de dispersión de semilla está influenciado por el clima ya que varias variables climáticas resultaron significativas: las temperaturas mínimas durante el crecimiento primario del cono y las precipitaciones durante el crecimiento secundario y la maduración final. Sería interesante analizar cómo va afectar el cambio climático a estas variables durante los períodos significativos. Brunet et al. (2009) generaron diferentes escenarios regionalizados de cambio climático para España. Todos ellos confirman un aumento de las temperaturas medias, mínimas y máximas en todo el país. Respecto a las precipitaciones se espera una ligera disminución en la mitad oeste de la Península y un ligero aumento en la mitad este, aunque estas predicciones para las precipitaciones no son tan consistentes como las de la temperatura. Si tenemos en cuenta estas tendencias en nuestras variables climáticas significativas, la temperatura media en otoño puede aumentar entre 2 °C y 6 °C, la precipitación puede disminuir entre 20 y 50 mm en primavera y unos 40 mm en otoño. Por lo tanto la lluvia de semillas se puede ver seriamente reducida por la variación en la temperatura de otoño y la precipitación de primavera pero esta reducción se puede ver compensada por el efecto de la precipitación en otoño. A la luz de estas aproximaciones es necesario analizar de manera más exhaustiva el efecto del cambio climático en la producción y dispersión de semilla.

Se ha analizado el impacto de los factores climáticos en el patrón interanual de la lluvia de semilla pero también se tuvo en cuenta la dimensión espacial. Para lograrlo se calculó un índice similar a los índices de competencia que llamamos índice de fuente de semillas, donde se tiene en cuenta la distancia de los árboles que son potencialmente fuente de semillas. Concretamente se consideraron los árboles situados a una distancia máxima de 20 m ya que se considera la distancia de dispersión de semilla de *Pinus pinaster* en la zona de estudio de la tesis (Juez et al., 2014). Esta aproximación presenta

algunas limitaciones ya que no considera variables como el diámetro normal, el tamaño de copa o la altura que se han utilizado para analizar la fecundidad de los árboles (de-Lucas et al., 2008; González-Martínez et al., 2006). En nuestro caso no pudimos considerar ninguna de estas variables en el cálculo de nuestro índice de fuente de semillas porque no teníamos suficientes mediciones. De todas maneras el índice propuesto proporciona una estimación consistente del efecto de la densidad local de masa en la producción y dispersión de semilla ya que el índice calculado resultó significativo.

A mayores densidades se puede obtener mayor número de semillas dispersadas, como observaron Lucas-Borja et al. (2012) en bosques de *Pinus nigra* en el centro de España. Pero densidades muy altas pueden producir un descenso de semillas por la competencia entre copas. Este es el caso de las masas de *Pinus pinea* en la Meseta Castellana (Calama et al., 2011; Manso et al., 2014b). Nuestros resultados confirman esta tendencia de aumento de semilla dispersada a medida que aumenta la densidad de la masa. Esto confirma la segunda hipótesis del estudio I en la que afirmamos que la densidad de la masa tiene un efecto positivo en la cantidad de semillas dispersadas, aunque la relación logarítmica definida en el modelo nos indica que hay un momento en el que la semilla dispersada disminuirá con la densidad. Sería necesario comprobar esta tendencia con densidades mayores de las analizadas.

Se ha observado que cantidad de semilla dispersada puede que no sea suficiente para obtener una regeneración natural exitosa en las parcelas con bajas densidades, lo que valida nuestra tercera hipótesis del estudio I, que dice que se pueden encontrar problemas de limitación de semilla en zonas de cortas a hecho bajo condiciones climáticas extremas. Como también existe una relación entre la semilla dispersada y el clima, las condiciones benignas de las variables climáticas significativas pueden compensar el efecto negativo de las cortas intensas, pero en este caso las cortas del 50 o del 100% del área basimétrica producen inevitablemente una cantidad de lluvia de semilla insuficiente. Por lo tanto en términos de gestión forestal hay que tener en cuenta la intensidad de las cortas para asegurar la regeneración natural.

Otra consecuencia a nivel de gestión forestal derivada del estudio del patrón interanual de la dispersión de semilla está relacionada con el impacto del clima. Como se conoce el efecto del clima durante el proceso de crecimiento y maduración del cono se puede predecir el mejor momento para realizar tratamientos que favorezcan la regeneración, como es el caso del escarificado del suelo. Se ha observado un efecto positivo del escarificado del suelo en la germinación de las semillas de pinares templados (Boucher et al., 2007; Karlsson y Nilsson, 2005; Nilsson et al., 2006) y mediterráneos (Prévosto y Ripert, 2008). De hecho el escarificado se recomienda normalmente para la silvicultura de *Pinus pinaster* en casos de regeneración natural escasa (Rodríguez Soalleiro et al., 2008). La dispersión de semilla de esta especie se produce en verano y nuestro modelo

puede predecir la lluvia de semillas con meses de anticipación porque las variables climáticas significativas son antes de la dispersión. Por lo tanto se puede recomendar el invierno anterior a la dispersión un escarificado para aprovechar un año con alta lluvia de semilla y así asegurar el éxito del futuro regenerado.

Otro tratamiento selvícola que puede ayudar a mejorar la regeneración natural son los clareos semi-sistemáticos cuando la densidad del regenerado es excesiva. En el estudio III se analizó el efecto a corto plazo de dicho tratamiento en el potencial reproductivo de la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis*. El número de conos nuevos, maduros y seróticos fue significativamente mayor después 2-5 años de tratamiento, dependiendo del tipo de cono. Esto confirma la primera hipótesis de este estudio, que afirma que el tratamiento aplicado tiene un efecto significativo a corto plazo en el potencial reproductivo. Otros autores también observaron un aumento en el número de conos por hectárea después de 18 meses (González-Ochoa et al., 2004) y 22 meses del tratamiento (Verkaik y Espelta, 2006). En cambio de las Heras et al (2007) encontraron un número mayor de conos seróticos en parcelas tratadas pero no observaron diferencias significativas para los conos nuevos y maduros entre las parcelas tratadas y no tratadas.

El número de conos seróticos de la masa de *Pinus halepensis* del sitio de manejo adaptativo de Moratalla (Murcia) fue siempre bajo y hasta el quinto año no hubo diferencias entre las parcelas tratadas y las no tratadas. Esto puede deberse debido a la edad de la masa. Verkaik y Espelta (2006) observaron que a los 18 meses del tratamiento la serotinia era menor en las parcelas de 18 y 22 años que en las masas de 10 años. Goubitz et al., (2004) también observaron que el nivel de serotinia disminuía con el incremento en altura de los árboles. Este primer período del regenerado sin conos seróticos puede ser un problema en el caso de que ocurra otro incendio ya que se verá reducida su capacidad de regenerar de nuevo (Eugenio et al., 2006). La densidad del regenerado y el crecimiento en altura y diámetro fue significativamente menor en zonas que se sufrieron dos incendios que en las zonas que se quemaron una vez (Eugenio et al., 2006). Además en las zonas con un incendio recurrente se reduce un 52% el número de pinos reproductivos y un 36% el número medio de conos por árbol y la capacidad reproductiva se retrasa 3 años (Espelta et al., 2008b). Por lo tanto los tratamientos selvícolas no sólo mejoran la capacidad reproductiva de la masa si no que también son una herramienta para controlar la continuidad de combustible.

6.2 Almacenamiento de semillas

Se ha analizado la depredación del banco de semillas edáfico de *Pinus pinaster* considerando el efecto de las condiciones de micro-sitio y las condiciones climáticas en el número final de semillas del banco edáfico.

La depredación de las semillas en el suelo reducen el banco de semillas de *Pinus pinaster*, como ya observaron otros autores para otras especies de la cuenca mediterránea (Castro et al., 1999; Lucas-Borja et al., 2010; Ordóñez y Retana, 2004; Zong et al., 2010). Sin embargo en otras zonas la depredación del banco edáfico no se considera importante. Por ejemplo Worthy et al., (2006) modelizaron la depredación antes y después de la dispersión de semillas de *Pinus sylvestris* en Escocia y observaron que la depredación del banco de semillas edáfico no fue importante ya que sólo el 25% de las semillas se depredaron en esa fase.

Tal y como se establece en la primera hipótesis del estudio II, la depredación fue baja durante el verano, que es cuando se produce la dispersión de la semilla, y aumentó durante el otoño. Manso et al. (2004a) también observaron esa diferencia temporal en la depredación de semillas de *Pinus pinea* en la Meseta Castellana con tasas de depredación inferiores en verano aunque la mayor depredación ocurrió durante el invierno. Sin embargo en el sitio experimental de Mata de Cuéllar (Segovia) la depredación en ese periodo fue baja. Esto puede deberse a varias hipótesis. Primero, se asume que los roedores son más abundantes durante el invierno (Ordóñez y Retana, 2004), pero el sitio experimental de Mata de Cuéllar, donde se llevó a cabo el estudio, está situado en una zona de clima mediterráneo semi-árido con un periodo de heladas de tres meses, así que los inviernos son más fríos que en otras zonas de la cuenca mediterránea. Esto puede producir una bajada de actividad de los roedores o incluso un descenso en su población. Segundo, el diseño experimental llevado a cabo fue diferente al tradicionalmente utilizado en este tipo de experimentos, donde se suelen reponer una cantidad fija de semillas cada cierto periodo de tiempo. En nuestro caso las semillas disponibles para los depredadores dependen de la lluvia de semillas y durante el invierno, como no se dispersan las semillas, no se reponían las semillas disponibles en el suelo. Al ocurrir la mayor depredación durante el otoño y ser casi nula la lluvia de semillas durante el invierno, la depredación puede ser baja porque apenas hay semilla que depredar.

En nuestro caso la lluvia de semillas fue la principal variable explicativa, confirmando la nuestra segunda hipótesis del estudio II que indica que las tasas de depredación son mayores cuando la semilla disponible es mayor. Estos resultados son similares a los observados por Lucas-Borja et al. (2010), que analizaron la depredación de *Pinus nigra* en el centro-oriental de España y observaron mayor depredación en años veceros que en años con mayor dispersión de semilla. En relación a las variables climáticas Lucas-Borja et al. (2010) observaron un efecto significativo de la temperatura máxima

acumulada 20 días antes de la medición en la depredación. En nuestro caso se confirma la quinta hipótesis del estudio II que indica que el banco de semillas edáfico está influenciado por la variabilidad climática ya que el índice de sequía de Walter resultó significativo. En este caso la sequía puede afectar a las dinámicas de población de los depredadores. Por ejemplo Díaz et al. (2010) observaron un efecto positivo de la precipitación tres meses antes de la época de reproducción en la tasa de crecimiento de la población del ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*).

Para comprobar la tercera hipótesis del estudio II que afirma que se espera un efecto negativo en el banco de semillas edáfico cerca de árboles y tocones se definieron las condiciones de micro-sitio como el número de árboles y tocones por subparcela y las distancias a los árboles y tocones más cercanos. Se consideraron los árboles y tocones porque pueden ser perchas o refugios para los depredadores (Walters et al., 2005). Manso et al. (2014) analizaron la depredación de *Pinus pinea* considerando cuatro niveles en función de la posición relativa de las semillas a los árboles y tocones y observaron tasas de depredación diferentes según su posición relativa a los árboles pero no a los tocones. En nuestro caso fueron significativos el número de árboles por subparcela con un efecto negativo sobre la densidad final de semillas y la distancia al tocón más cercano con un efecto positivo. Esto nos puede indicar que los árboles y los tocones pueden ser perchas para que se apoyen en ellas las aves. Sin embargo el área basimétrica por subparcela también tuvo un efecto positivo, indicando que la depredación fue menor cuando el área basimétrica fue mayor en un área de aproximadamente 8 m alrededor de las semillas. Lucas-Borja et al. (2010) no encontraron el área basimétrica significativa, quizá porque sólo consideraron tres niveles de densidad (baja: 15-20 m²/ha; media: 25-30 m²/ha; alta: 35-40 m²/ha). Árboles más grandes pueden producir mayor sombra dificultando la depredación. Esto también es posible porque los depredadores como los roedores y las hormigas, tienen diferentes preferencias de microhabitat y el área basimétrica puede afectar sólo a un grupo de depredadores. Por ejemplo Hulme (1997) observaron que los roedores evitan zonas abiertas mientras que las hormigas las prefieren.

Las coberturas de pinocha, especies herbáceas y especies arbustivas presentaron un efecto significativamente positivo, lo que nos indica su potencial para ocultar las semillas a los depredadores y confirma la cuarta hipótesis del estudio II que indicaba que las coberturas del suelo afectan las tasas de depredación en función de las preferencias de los depredadores. Estos resultados difieren de otros estudios de otras especies en diferentes zonas del mundo. Castro et al. (1999) no encontraron diferencias entre microhabitats (bajo el dosel de *Pinus sylvestris*, en zonas abiertas y bajo dosel arbustivo) en la depredación de semillas de *Pinus sylvestris* en el sur de España. Hulme (1997) observaron que los roedores fueron los principales depredadores de algunas especies mediterráneas, sobre todo bajo árboles y arbustos mientras que las hormigas fueron los principales depredadores en zonas abiertas, aunque su impacto es menor que el de los

roedores. Walters et al. (2005) analizaron la depredación de semillas del género *Acacia* sp en tres hábitats de la sabana africana (hierba alta, pasto y bajo el dosel de *Acacia*) y observaron mayor depredación en las zonas de hierba alta, quizá porque la hierba alta protege a los roedores. Finalmente Nopp-Mayr et al. (2012) analizaron la depredación de *Picea abies* L. Karst, *Fagus sylvatica* L y *Abies alba* Mill en tres macro-hábitats y dos micro-hábitats en Austria pero los resultados fueron diferentes entre los hábitats considerados siendo su interpretación muy compleja.

En nuestro diseño experimental no se aislaron los depredadores potenciales aunque se observaron evidencias de todos ellos: semillas abiertas por la mitad (aves), semillas roídas en la base (roedores) y semillas desaparecidas (aves, roedores e insectos). Se ha asumido que las semillas desaparecidas fueron consumidas pero no siempre los depredadores lo hacen, siendo responsables de la dispersión secundaria. Los depredadores pueden mover las semillas dispersándolas a otros micro-sitios donde se favorecerá el establecimiento de nuevas plántulas (Hirsch et al., 2012; Vander Wall et al., 2005). En este caso no se analizó esta posible dispersión secundaria por lo que sería interesante analizarla ya que esas semillas desaparecidas podrían no ser consumidas y jugar un papel clave en el establecimiento de las plántulas (Chambers y MacMahon, 1994).

6.3 Germinación

En el sitio experimental de Mata de Cuéllar (Segovia) se realizó el seguimiento de la germinación y supervivencia de plántulas en las sub-parcelas de regenerado. No se ha hecho un análisis estadístico de la germinación pero se pueden discutir algunos detalles ya que el experimento de la depredación se llevó en paralelo a las subparcelas de seguimiento del regenerado y se dispone de estos datos.

González-Alday et al. (2009) analizaron el efecto de las cortas sobre las plántulas de *Pinus pinaster* en el mismo sitio experimental de Mata de Cuéllar. Observaron que las cortas reducen el número de plántulas obteniendo mayores valores en las parcelas control. Ruano et al. (2009) también analizaron el efecto de las cortas y la disponibilidad hídrica en el mismo sitio experimental y observaron mayores tasas de germinación y supervivencia donde se cortó el 25% del área basimétrica y menores tasas donde se cortó el 100%. Por otro lado Rodríguez-García et al. (2011a) analizaron el efecto de la estructura arbórea, los arbustos y las propiedades del suelo en la germinación y supervivencia de la misma especie en un bosque mediterráneo del centro de España. Concluyeron que la radiación solar podría ser el factor ambiental más importante, obteniendo los mejores resultados bajo coberturas cerradas. Además al analizar la supervivencia del regenerado de *Pinus pinaster* observaron interacciones positivas entre el matorral de *Cistus ladanifer* y plántulas recién establecidas. En cambio el efecto de

estas interacciones varió con el estado de desarrollo de las plántulas lo que abre un debate en el estudio de las interacciones planta-planta ya que un efecto facilitador inicial puede convertirse en competencia.

Durante el seguimiento del ensayo de depredación de semillas después de la dispersión las tasas de germinación fueron nulas en las parcelas donde se cortaron todos los árboles y fueron mayores en las parcelas control. En cuanto a la supervivencia, fue prácticamente nula durante el monitoreo del experimento así que la supervivencia durante el primer verano podría ser un momento clave del proceso (Miguel Pérez et al., 2008; del Peso et al., 2012).

6.4 Establecimiento

En la presente tesis se analizó el efecto de los clareos en el tamaño, la biomasa y el crecimiento anual de la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis* y las interacciones intra- e inter-específicas de plantas de *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis*.

Se observó un efecto positivo a corto plazo de los clareos semi-sistemáticos en el tamaño, la biomasa y el crecimiento anual de la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis*. Esto confirma la primera hipótesis del estudio III que afirma que el tratamiento aplicado tiene un efecto significativo a corto plazo. Otros estudios también han analizado el efecto de estos tratamientos selvícolas en el crecimiento en diámetro de *Pinus pinaster* (Madrigal et al., 2004) y *Pinus halepensis* (Navarro et al., 2010) en España, obteniendo resultados similares a los nuestros. Estos autores observaron que los clareos encontraron un efecto positivo en todos los casos, observando diámetros mayores un año después del tratamiento, mientras que nuestros resultados no encontraron ese aumento en diámetro hasta 2-4 años después del tratamiento, dependiendo del análisis estadístico utilizado. Por otro lado Tsitsoni et al. (2004) también observaron mayores diámetros en la base de la regeneración post-fuego de *Pinus brutia* en Grecia diez años después del tratamiento.

Los análisis dendroecológicos nos permiten calcular los crecimientos anuales de los años previos de una manera precisa para poder analizar la variabilidad interanual y determinar el diámetro de años que no se pudieron medir. El crecimiento anual fue menor en las parcelas control aunque no hubo diferencias significativas con el crecimiento un año después del tratamiento. El efecto positivo del tratamiento no fue significativo hasta dos años después del tratamiento. El análisis dendroecológico muestra el efecto del clareo a lo largo del tiempo: el máximo crecimiento se produjo tres y cuatro años después del tratamiento, disminuyendo al quinto año, aunque sigue siendo mayor que en las parcelas control. Navarro et al. (2010) también observaron mayores diámetros después del tratamiento pero empezó a disminuir a los cuatro años

del tratamiento. Esta respuesta del crecimiento puede deberse a la incorporación de nutrientes al suelo por la trituración de los restos del tratamiento. El efecto de la gestión de restos se ha investigado para diferentes especies en todo el mundo, especialmente en plantaciones forestales comerciales. Por ejemplo, Smethurst y Nambiar (1990) analizaron diferentes tratamientos de los restos en plantaciones de *Pinus radiata* D. Don en clima mediterráneo del sur de Australia y observaron que el carbono de la superficie del suelo aumentó después de cuatro meses pero disminuyó durante los siguientes cuarenta meses. Pérez-Batallón et al. (2001) estudiaron también las plantaciones de *Pinus radiata* en el norte de España y no observaron cambios en la biomasa microbiana del suelo aunque hubo un alto grado de inmovilización de nitrógeno después de doce meses de dejar los restos en el suelo. En el estudio III, donde se analizó el efecto de los claros en la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis*, los restos del tratamiento pudieron aportar nutrientes al suelo aunque Ganjegunte et al. (2004) observaron en plantaciones de *Pinus radiata* que las tasas de descomposición de los restos están relacionadas con la calidad del suelo. Además la mitad del total del carbono contenido en los restos se libera después de trece años. En relación con el efecto del agua y la temperatura del suelo, Smethurst y Cambiar (1990) observaron que los suelos sin la cobertura de los restos triturados sufrieron cambios de temperatura más extremos, por lo que los restos del claro pudieron proteger al regenerado de las extremas temperaturas provocadas por una mayor incidencia de la radiación solar al reducir la cobertura.

Los resultados relacionados con la altura de los regenerados también son diferentes en función del análisis estadístico utilizado. Estos resultados difieren de otros que mostraron mayores incrementos en altura dos años después del tratamiento en masas de *Pinus halepensis* en España (González-Ochoa et al., 2004) e Israel (Ne'eman et al., 1995) o *Pinus pinaster* en España (Madrigal et al., 2004). Tsitsoni et al. (2004) observaron mayores incrementos en altura un año después del tratamiento en masas de *Pinus brutia* en Grecia.

Respecto a las hipótesis que afirman que las variables analizadas son mayores en exposiciones de umbría y que se pueden encontrar interacciones entre el efecto del claro a corto plazo y la exposición, la exposición resultó significativa, especialmente en las zonas no tratadas, aunque su interpretación es compleja debido a las interacciones. Se planteó el estudio de la exposición de la masa porque en muchas regiones del planeta, como es el caso del ecosistema mediterráneo, la estructura y la composición específica es significativamente diferente entre las exposiciones de solana y umbría (Kutiél, 1992; Sternberg y Shoshany, 2001) aunque en algunos casos este efecto no es tan claro (Osem et al., 2009).

6.5 El proceso de la regeneración natural

Hemos visto que durante todo el proceso de regeneración de los pinares mediterráneos son muchos los factores que influyen y que incluso interaccionan entre ellos. Uno de los factores claves son las condiciones climáticas, que influyen desde la producción de semilla hasta el establecimiento de las plántulas. Este factor no puede ser controlado por el gestor como la densidad de la masa y además hay que tener en cuenta las previsiones debidas al cambio climático, donde se espera mayor irregularidad climática. Este aspecto complica todavía más el éxito de la regeneración natural ya que va a ser difícil encadenar un número suficiente de años consecutivos con las condiciones adecuadas para la regeneración forestal.

Otro aspecto a tener en cuenta es que esta tesis se ha basado en conocimientos fenológicos de las especies analizadas. Por ejemplo, el análisis del efecto del clima en la producción y dispersión de semilla se realizó conociendo los momentos de floración y polinización, crecimiento y maduración de los conos de *Pinus pinaster*. Ya se han observado cambios en la distribución de las especies (Thuiller et al., 2008) debido al cambio climático y aunque no hay estudios que analicen cambios en la fenología, las condiciones climáticas que se esperan podrían cambiar el comportamiento de las especies, adelantando o retrasando los procesos analizados.

Matney y Hodges (1991) definieron una densidad de al menos 2000 plántulas/ha como el mínimo requerido para obtener una regeneración exitosa aunque una densidad de 1000-1500 plántulas/ha puede ser suficiente en masas con estrés abiótico (Rodríguez-García et al., 2010). Siguiendo como ejemplo el caso del *Pinus pinaster* en la Meseta Castellana, hemos encontrado diferentes factores que afectan negativamente los subprocesos de la regeneración natural. La cantidad de lluvia de semilla dispersada puede parecer suficiente pero la depredación de semillas en el suelo o las condiciones climáticas durante los primeros meses del establecimiento de las plántulas pueden hacer fracasar la regeneración (Miguel Pérez et al., 2008). En los resultados obtenidos en el análisis del efecto de la depredación sobre el banco de semillas edáfico se observaron porcentajes medios de depredación de aproximadamente el 75% en las parcelas control y las cortas totales, alrededor del 86% en las parcelas donde se cortó el 25% del área basimétrica y alrededor del 92% en las parcelas donde se cortó el 50%. Además Ruano et al. (2009) analizaron el efecto de las intensidades de corta y la disponibilidad hídrica en la germinación y la supervivencia de las plántulas durante los primeros dieciocho meses y observaron porcentajes de germinación de aproximadamente el 40% en las cortas a hecho, las parcelas control y las parcelas donde se cortó el 50% y alrededor del 60% en las parcelas donde se cortó el 25%. Además los porcentajes de supervivencia fueron de aproximadamente del 13% en el caso de las cortas a hecho, alrededor del 25% para las parcelas control y las parcelas donde se cortó el 50% y alrededor del 45% en las parcelas donde se cortó el 25%.

Con los resultados de estos trabajos podemos estimar de una manera aproximada si finalmente esa lluvia de semillas obtenida en el sitio experimental de Mata de Cuéllar (Segovia), que parecía abundante, será suficiente para obtener una regeneración natural de 2000 plántulas/ha: en el caso de las parcelas donde se cortó el 25% del área basimétrica se necesitaría una densidad de lluvia de semillas aproximada de 6 semillas/m²; 8 semillas/m² en las parcelas control; alrededor de 16 semillas/m² en las parcelas donde se aplicó una corta a hecho y 25 semillas/m² en las parcelas donde se cortó el 50% (Figura 22). Entonces si tenemos en cuenta nuestros resultados podemos asumir que las densidades de lluvia de semilla de las parcelas control y las parcelas donde se cortó el 25% sería suficiente incluso en las condiciones climáticas más desfavorables. Sin embargo la regeneración se puede ver comprometida en los otros casos. La densidad de lluvia de semillas media predicha en las parcelas donde se cortó el 50% fue aproximadamente 23 semillas/m², lo que podría ser una lluvia de semillas suficiente para regenerar con las condiciones climáticas actuales pero si estas condiciones se extreman se complica el éxito de la regeneración. Por último en el caso de las cortas a hecho la lluvia de semillas no parece suficientemente abundante incluso con las mejores condiciones climáticas.

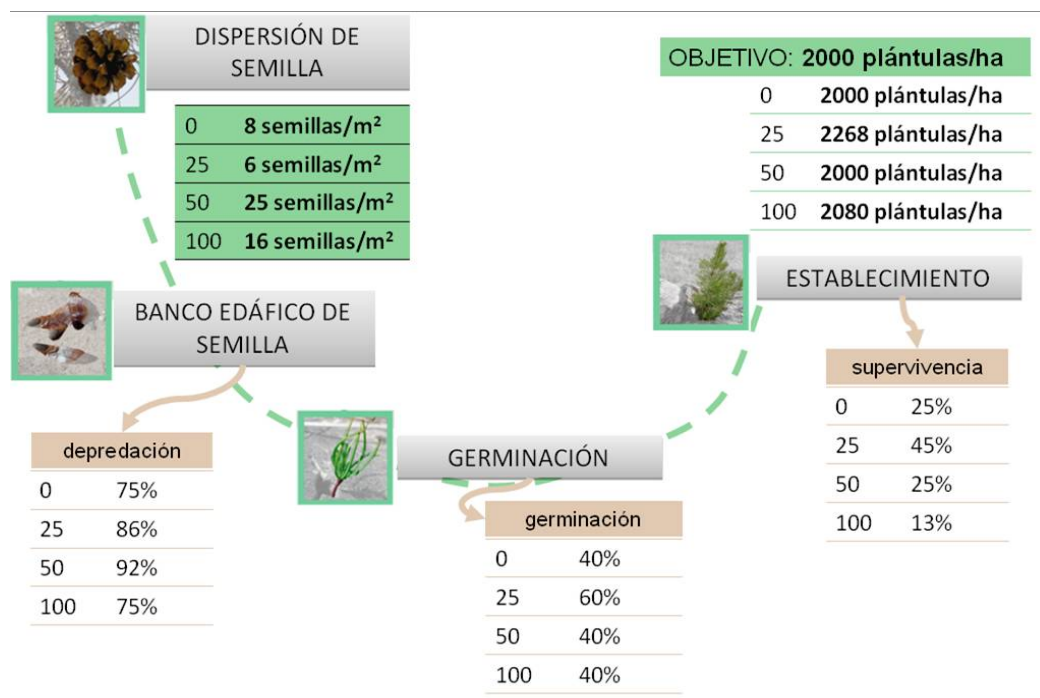


Figura 22. Proceso de regeneración natural en masas de pino negroal de la meseta castellana: se estima la lluvia de semillas necesaria para cumplir el objetivo de 2000 plántulas/ha teniendo en cuenta las pérdidas de potencial reproductivo durante el proceso. Los valores varían según la intensidad de corta de la masa: 0: zona control donde no se aplicó ninguna corta; 25: zona donde se cortó el 25% del área basimétrica; 50: zona donde se cortó el 50% del área basimétrica; 100: zona donde se cortaron todos los árboles. Ejemplo de cálculo: en las zonas donde se cortó el 50% del área basimétrica: dispersión (25 semillas/m²) * remanente tras depredación (8%) * germinación (40%) * supervivencia (25%) = 2000 plántulas/ha



CONCLUSIONES

7. CONCLUSIONES

Los resultados de esta tesis indican que la regeneración natural es un proceso complejo durante el cual múltiples factores tanto ambientales como selvícolas afectan el éxito del proceso. La regeneración puede estudiarse de forma continua o mediante el análisis individual de los subprocesos en que se pueden descomponer. La forma de abordar el estudio del proceso no es irrelevante ya que si se analiza de manera individual cada subproceso puede que no identifiquemos una única fase como un cuello de botella que conduzca al fracaso de la regeneración pero si se analiza como un proceso continuo podemos concluir que la pérdida en cadena de potencial reproductivo, desde los inicios de la producción de semilla hasta el establecimiento de la plántula, puede comprometer la regeneración natural de las masas mediterráneas sin identificar los procesos clave. En esta tesis se ha optado por el análisis de los diferentes subprocesos pero realizando una integración de los mismos para poder entender el proceso de regeneración en su conjunto. A continuación se detallan las conclusiones que se han obtenido en esta tesis:

1. Las condiciones climáticas, tanto las precipitaciones como las temperaturas, pueden comprometer la producción de semilla de *Pinus pinaster*. La temperatura durante el crecimiento primario de los conos y las precipitaciones durante el crecimiento secundario y maduración final de los conos resultaron clave para la cantidad de semilla dispersada. Además la densidad de la masa también influye en la cantidad de semilla dispersada, demostrando que la dispersión de semilla es insuficiente en masas con cortas a hecho o puede serlo en masas con cortas intensas si las condiciones climáticas son extremas.
2. Una toma de decisiones de gestión adecuada puede compensar las condiciones climáticas que comprometen la producción de semilla. Así en los pinares de *Pinus pinaster* en la meseta castellana no se deben aplicar cortas a hecho o con reserva de árboles semilleros bajo condiciones climáticas extremas ya que altas intensidades de corta pueden reducir drásticamente la lluvia de semillas.
3. La depredación reduce significativamente el almacén de semillas de *Pinus pinaster* y aunque no llega a agotarlo, puede resultar insuficiente dada la alta mortalidad de las plántulas debido a las duras condiciones de establecimiento de las mismas durante los primeros veranos. Además la intensidad de la depredación varía en función de la época del año así la depredación es baja durante el período de dispersión de la semilla (verano) produciéndose las mayores tasas durante el otoño. En cambio durante el invierno apenas hubo depredación.

4. Las condiciones de micro-sitio son claves para la depredación del almacén de semillas edáfico. Los factores significativos que influyeron en la cantidad de semilla almacenada en el suelo fueron la lluvia de semillas, la sequía estival y las condiciones de micro-sitio: porcentajes de cobertura en el suelo de pinocha, especies herbáceas y arbustivas, la distancia al tocón más cercano, el área basimétrica en la zona cercana a las semillas y la densidad de los árboles adultos cercanos.
5. La intensidad de las cortas en los pinares de *Pinus pinaster* de la meseta castellana deben ser revisadas para favorecer la germinación ya que las cortas a hecho y las cortas intensas disminuyen las tasas de germinación. Además la supervivencia de las plántulas durante el primer verano son muy bajas en todos los casos lo que indica la necesidad de analizar otras labores selvícolas que puedan favorecer dicha supervivencia.
6. Los tratamientos selvícolas son una buena alternativa para la gestión del regenerado post-fuego. Los claros semi-sistemáticos llevados a cabo en la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis* aumentaron el potencial reproductivo de la masa, acelerando de esta manera su capacidad de regeneración. Este aumento en el número de conos fue significativo después de 2 años del tratamiento. Este aumento de conos a los dos años del tratamiento se refleja en un incremento del número de conos serotinos a los 5 años del tratamiento, que son de vital importancia para volverse a regenerar en el caso de que vuelva a producir un incendio.
7. Los claros semi-sistemáticos llevados a cabo en la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis* también aceleraron la madurez de la masa en términos de crecimiento. Esos efectos positivos no son significativos hasta pasados 2-4 años posiblemente por el estrés producido por el tratamiento. En el caso del crecimiento anual, hasta los dos años no se observó un crecimiento mayor que en las zonas no tratadas, obteniendo unos crecimientos máximos después de tres y cuatro años. Al quinto año este aumento del crecimiento anual se redujo pero ya después de este tiempo la altura y el diámetro en la base eran significativamente mayores que en las zonas no tratadas, lo que confirma el efecto positivo de los claros sobre el crecimiento.
8. El éxito de la regeneración natural se suele expresar en términos de densidad de plántulas establecidas pero para aumentar la probabilidad de éxito se puede

analizar este proceso desde el inicio teniendo en cuenta la lluvia de semillas. De esta manera la toma de decisiones selvícolas durante el período de regeneración puede adaptarse. Como se ha visto en esta tesis, en el caso del pino negral se puede definir la cantidad de lluvia de semillas necesaria en función de la intensidad de corta aplicada para obtener una densidad de plántulas final suficiente para regenerar la masa, siendo mayor con cortas intensas y menor con cortas suaves.

CONCLUSIONS

Our results show that natural regeneration is a complex process influenced by multiple factors, both environmental and silvicultural, which affect the success of the process. Natural regeneration may be studied as a joint process or analysing each of its sub-processes. Such a way to proceed may be determinant: if each sub-process of natural regeneration is analysed individually, a bottleneck sub-process might not be identified, which will lead to a regeneration, which leads to a regeneration failure. On the contrary, if natural regeneration is analysed as a continuous process, we may conclude that loss of potential reproductive -as a knock-on effect- compromises natural regeneration in Mediterranean stands, since seed production to seedling establishment. In this thesis each sub-process has been analysed independently. Nevertheless, to understand the natural regeneration as a whole process, they have been considered as a joint process as well. The main conclusions of this thesis are:

1. Climatic conditions, both precipitation and temperature, may commit *Pinus pinaster* seed production. Temperature during primary cone growth and precipitation during secondary cone growth and final cone ripening turn out key for seed dispersal. Moreover, the stand density also affects seed dispersal, and this shows that it can be insufficient under clearcuttings or under high intensity partial cutting if climatic conditions are extreme.
2. A decision-making process can make up the effects of climatic conditions on seed production. In this way, clearcuttings are not recommended and 50% harvest intensities should be lower in *Pinus pinaster* forests at Castilian Plateau because high harvest intensities may commit seed rain under extreme climatic conditions.
3. Predation reduced significantly belowground seed bank of *Pinus pinaster*. Though the final seed density is not drained, it may be insufficient due to the high mortality resulted from difficult germination and establishment conditions during summer. Moreover, predation rates change depending on the seasons of the year: it was low during seed dispersal period (summer) and higher predation rates were observed during autumn. Instead, seed predation was almost null during winter.
4. Micro-site conditions were key factors for the predation on belowground seed bank. Significant factors on belowground seed bank were seed rain, summer drought and micro-site conditions: the percentage cover of herbaceous species, pine needle litter and shrub species, the distance to the nearest stump, the basal area in the surrounding area and the number of neighbouring trees

5. Harvest intensity should be revised to facilitate seed germination in *Pinus pinaster* forests at Castilian Plateau because clearcuttings and high harvest intensities reduce germination rates. Moreover, the seedling survival during the first summer is very low in all cases indicating that it is necessary to study other silvicultural treatments to facilitate seedling survival.

6. Silvicultural treatments are a good tool to manage post-fire regeneration. Pre-commercial thinnings carried out on post-fire natural regeneration of *Pinus halepensis* increased the reproductive potential of the stand, accelerating its reproductive ability. This positive effect on the number of cones was significant two years after thinning. This increase of the number of new cones two years after is reflected in an increase of the number of serotinous cones five years after thinning, which are crucial for regeneration in the event of a new fire.

7. Pre-commercial thinning carried out on post-fire natural regeneration of *Pinus halepensis* also accelerated the stand maturity in terms of growth. These positive effects were indiscernible until 2-4 years, possibly because of the stress produced by thinning. In the case of annual growth, there were no differences between non treated zones and treated zones in the first two years after thinning, obtaining maximum growth three and four years after thinning. This increase on annual growth was lower five years after thinning but in that moment height and basal diameter were significantly higher than in non treated zones, confirming the positive effect of pre-commercial thinning.

8. The natural regeneration success is usually expressed in terms of seedling density but this process may be tested since the beginning as well, taking into account seed rain to improve success probability. In this way, the silvicultural decision-making process can be adapted during the regeneration period. As we show in this thesis, in the case of maritime pine, it is possible to define an ideal seed rain according to harvest intensity for obtaining a final seedling density enough to regenerate the stand. Such ideal seed rain is higher for high harvest and lower for soft harvest.

A photograph of a pine forest with a decorative banner across the top. The banner is light green with a series of small green circles. The word "BIBLIOGRAFIA" is written in a bold, sans-serif font, with the first letter 'B' in a darker green color. The background of the banner is a light, textured green. The forest below is filled with tall, slender pine trees with dense green foliage. The ground is covered in dry, yellowish-brown grass. The sky is bright and clear.

BIBLIOGRAFIA

8. BIBLIOGRAFÍA

Akaike, H., 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In 2nd International Symposium on Information Theory. Edited by Csáki F. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp 267–281.

Alía, R., Martín, S., 2003. EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for Maritime pine (*Pinus pinaster*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy

Alía, R., Martín, S., De Miguel, J., Galera, R.M., Agúndez, D., Gordo, J., Salvador, L., Catalán, G., Gil, L., 1996. Regiones de procedencia de *Pinus pinaster* Aiton. Organismo Autónomo Parques Nacionales y ETSI de Montes, Madrid, España.

Auñón, f. J., Tadesse, W., 2000. Crecimiento del brote y floración femenina de *Pinus pinaster* Ait. en el banco clonal situado en Carbonero El Mayor (Segovia). *Foresta* 9, 30–34.

Barbeito, I., Pardos, M., Calama, R., Cañellas, I., 2008. Effect of stand structure on Stone pine (*Pinus pinea* L.) regeneration dynamics. *Forestry* 81, 617–629. doi:10.1093/forestry/cpn037

Barbeito, I., LeMay, V., Calama, R., Cañellas, I., 2011. Regeneration of Mediterranean *Pinus sylvestris* under two alternative shelterwood systems within a multiscale framework. *Can J Forest Res* 41(2), 341-351.

Barnes, B.V., Zak, D., Denton, S.R., Spurr, S.H., 1998. Regeneration ecology. In *Forest Ecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York, USA. pp. 94–121

Barnett, J.P., Baker, J.B., 1991. Regeneration methods. In: *Forest Regeneration Manual*. Edited by Duryea, M.L., Dougherty, P.M. Klumer Academic.

Beal, D. J., 2005. SAS® code to select the best multiple linear regression model for multivariate data using information criteria

Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R., 1988. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Omega, Barcelona

Beverly, J.L., Martell, D.L., 2003. Modeling *Pinus strobus* mortality following prescribed fire in Quetico Provincial Park, northwestern Ontario. *Can. J. For. Res.* 33, 740–751. doi:10.1139/x02-209

Bogino, S.M., Bravo, F., 2008. Growth response of *Pinus pinaster* Ait. to climatic variables in central Spanish forests. *Ann. For. Sci.* 65, 506–506. doi:10.1051/forest:2008025

Boucher, J.-F., Bernier, P.Y., Margolis, H.A., Munson, A.D., 2007. Growth and physiological response of eastern white pine seedlings to partial cutting and site preparation. *For. Ecol. Manage.* 240, 151–164. doi:10.1016/j.foreco.2006.12.020

Boydak, M., 2004. Silvicultural characteristics and natural regeneration of *Pinus brutia* Ten. – a review. *Plant Ecol. (formerly Veg.* 171, 153–163. doi:10.1023/B:VEGE.0000029373.54545.d2

Bravo, F., Hann, D. W., Maguire, D. A., 2001. Impact of competitor species composition on predicting diameter growth and survival rates of Douglas-fir trees in southwestern Oregon. *Can J Forest Res*, 31(12), 2237-2247

Bravo-Oviedo, A., Gallardo-Andrés, C., Río, M., Montero, G., 2010. Regional changes of *Pinus pinaster* site index in Spain using a climate-based dominant height model. *Can. J. For. Res.* 40, 2036–2048. doi:10.1139/X10-143

Brunet, M., Casado, M.J., Castro, M. De, Galán, P., López, J.A., Martín, J.M., Pastor, A., Petisco, E., Ramos, P., Ribalaygua, J., Rodríguez, E., Sanz, I., Torres, L., 2009. Generación de escenarios regionalizados de cambio climático para España.

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. doi:10.1007/PL00008876

Cabrera Bonet, M., 2003. Incidencia de la regeneración natural en los proyectos de ordenación de montes. *Cuadernos de la Sociedad Española de las Ciencias Forestales* 15, 25-36

Cal, R., 1994. Ordenación de pinares xerófilos en el levante español. *Cuadernos de la Sociedad Española de las Ciencias Forestales* 2, 73-86

Calama, R., Montero, G., 2007. Cone and seed production from stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in Central Range (Spain). *Eur. J. For. Res.* 126, 23–35. doi:10.1007/s10342-005-0100-8

Calama, R., Mutke, S., Tomé, J., Gordo, 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. Modell.* 222, 606–618. doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.09.020

Callaway, R.M., DeLucia, E.H., Moore, D., Nowak, R., Schlesinger, W.H., 1996. Competition and facilitation: Contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs montane pines. *Ecology* 77, 2130–2141. doi:10.2307/2265707

Calvo, L., Santalla, S., Valbuena, L., Marcos, E., Tárrega, R., Luis-Calabuig, E., 2007. Post-fire natural regeneration of a *Pinus pinaster* forest in NW Spain. *Plant Ecol.* 197, 81–90. doi:10.1007/s11258-007-9362-1

Carrión-Vilches, M.A., Coy Gómez, E., Fernández Jiménez, S., Guerra Montes, J., Hernández González, A., Jiménez Martínez, J.F., López Espinosa, J.A., Sánchez-Gómez, P., Vera Pérez, J.B., 2003. Nueva Flora de Murcia. DM-PPU, Barcelona, España.

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. *Plant Ecol.* 145, 115–123. doi:10.1023/A:1009865703906

Centre de la Propietat Forestal, 2004. Annexa Indicadors dendromètrics En: Manual de redacció de plans tècnics de gestió i millota forestal (PTGMF) i plans simples de gestió forestal (PSGF). Instruccions de redacció i l'inventari forestal. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge, Centre de la Propietat Forestal. Barcelona, España. pp 211-314.

Chambel, M.R., Climent, J., Alía, R., 2007. Divergence among species and populations of Mediterranean pines in biomass allocation of seedlings grown under two watering regimes. *Ann. For. Sci.* 64, 87–97. doi:10.1051/forest:2006092

Chambers, J.C., MacMahon, A., 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25, 263–292. doi:10.1146/annurev.es.25.110194.001403

Chirino, E., Bonet, a., Bellot, J., Sánchez, J.R., 2006. Effects of 30-year-old Aleppo pine plantations on runoff, soil erosion, and plant diversity in a semi-arid landscape in south eastern Spain. *Catena* 65, 19–29. doi:10.1016/j.catena.2005.09.003

Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., HilleRisLambers, J., 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forest. *Ecology* 80, 1475–1494. doi:10.1890/0012-9658(1999)080[1475:SDNAFP]2.0.CO;2

Coates, K.D., Burton, P. J., 1997. A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *For. Ecol. Manage.* 99(3), 337-354

Collet, C., Lanter, O., Pardos, M., 2001. Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Ann. For. Sci.* 58, 127–134. doi:10.1051/forest:2001112

Collet, C., Ningre, F., Barbeito, I., Arnaud, A., Piboule, A. 2014. Response of tree growth and species coexistence to density and species evenness in a young forest plantation with two competing species. *Ann. Bot-London* 113(4), 711-719. doi:10.1093/aob/mct285

Daskalakou, E., Thanos, C., 1996. Aleppo Pine (*Pinus Halepensis*) Postfire Regeneration: the Role of Canopy and Soil Seed Banks. *Int. J. Wildl. Fire* 6, 59. doi:10.1071/WF9960059

De las Heras, J., Moya, D., López-Serrano, F., Condés, S., 2007. Reproduction of postfire *Pinus halepensis* Mill . stands six years after silvicultural treatments 64, 59–66. doi:10.1051/forest

De-Lucas, A.I., González-Martínez, S.C., Vendramin, G.G., Hidalgo, E., Heuertz, M., 2009. Spatial genetic structure in continuous and fragmented populations of *Pinus pinaster* Aiton. *Mol. Ecol.* 18, 4564–76. doi:10.1111/j.1365-294X.2009.04372.x

de-Lucas, A.I., Robledo-Arnuncio, J.J., Hidalgo, E., González-Martínez, S.C., 2008. Mating system and pollen gene flow in Mediterranean maritime pine. *Heredity (Edinb)*. 100, 390–9. doi:10.1038/sj.hdy.6801090

Del Peso, C., Bravo, F., Ruano, I., Pando, V., 2012. Patrones de diseminación y nascencia de *Pinus pinaster* Ait. en Meseta Castellana. In *La regeneración natural de los pinares en los arenales de la meseta castellana*. Edited by Gordo, F.J., Calama, R., Pardos, M., Bravo, F., Montero, G. Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (Universidad de Valladolid-INIA), Valladolid, Spain, pp 161-174

DGCN, 1998. El Segundo Inventario Forestal Nacional. España. MMA-DGCN, Madrid. Pp. 337 + mapas

Díaz, M., Torre, I., Arrizabalaga, A., 2010. Relative roles of density and rainfall on the short-term regulation of Mediterranean wood mouse *Apodemus sylvaticus* populations. *Acta Theriol.* (Warsz). 55, 251–260. doi:10.4098/j.at.0001-7051.046.2009

Dovčiak, M., Frelich, L.E., Reich, P.B., 2005. Pathways in old-field succession to white pine: seed rain, shade, and climate effects. *Ecol. Monogr.* 75, 363–378. doi:10.1890/03-0802

Escudero, A., Pérez-García, F., Luzuriaga, A.L., 2002. Effects of light, temperature and population variability on the germination of seven Spanish pines. *Seed Sci. Res.* 12, 261–271. doi:10.1079/SSR2002116

Espelta, J.M., Arnan, X., Rodrigo, A., 2011. Non-fire induced seed release in a weakly serotinous pine: climatic factors, maintenance costs or both? *Oikos* 120, 1752–1760. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19570.x

Espelta, J.M., Cortés, P., Molowny-Horas, R., Sánchez-Humanes, B., Retana, J., 2008a. Masting mediated by summer drought reduces acorn predation in Mediterranean oak forests. *Ecology* 89, 805–817. doi:10.1890/07-0217.1

Espelta, J.M., Verkaik, I., Eugenio, M., Lloret, F., 2008b. Recurrent wildfires constrain long-term reproduction ability in *Pinus halepensis* Mill. *Int. J. Wildl. Fire* 17, 579. doi:10.1071/WF07078

Eugenio, M., Verkaik, I., Lloret, F., Espelta, J.M., 2006. Recruitment and growth decline in *Pinus halepensis* populations after recurrent wildfires in Catalonia (NE Iberian Peninsula). *For. Ecol. Manage.* 231, 47–54. doi:10.1016/j.foreco.2006.05.007

Fady, B., Semerci, H., Vendramin, G.G., 2003. EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for Aleppo pine (*Pinus halepensis*) and Brutia pine (*Pinus brutia*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy

Ganjugunte, G.K., Condrón, L.M., Clinton, P.W., Davis, M.R., Mahieu, N., 2004. Decomposition and nutrient release from radiata pine (*Pinus radiata*) coarse woody debris. *For. Ecol. Manage.* 187, 197–211. doi:10.1016/S0378-1127(03)00332-3

García, O., 2014. Siplab, a spatial individual-based plant modelling system. *Comput. Ecol. Softw.* 4(4), 215–222.

Gil, L., Díaz-Fernández, P.M., Jiménez, M.P., Roldán, M., Alía, R., Agúndez, D., de Miguel, J., Martín, S., de Tuero, M., 1996. Regiones de procedencia de *Pinus halepensis* Mill en España. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid, España.

González, J.R., Trasobares, A., Palahí, M., Pukkala, T., 2007. Predicting stand damage and tree survival in burned forests in Catalonia (North-East Spain). *Ann. For. Sci.* 64, 733–742. doi:10.1051/forest:2007053

González-Alday, J., Martínez-Ruiz, C., Bravo, F., 2009. Evaluating different harvest intensities over understory plant diversity and pine seedlings, in a *Pinus pinaster* Ait. natural stand of Spain. *Plant Ecol.* 201, 211–220. doi:10.1007/s11258-008-9490-2

González-Martínez, S.C., Burczyk, J., Nathan, R., Nanos, N., Gil, L., Alía, R., 2006. Effective gene dispersal and female reproductive success in Mediterranean maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton). *Mol. Ecol.* 15, 4577–88. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.03118.x

González-Ochoa, A., de las Heras, J., 2002. Effects of post-fire silviculture practices on *Pachyrhinus squamosus* defoliation levels and growth of *Pinus halepensis* Mill. *For. Ecol. Manage.* 167, 185–194. doi:10.1016/S0378-1127(01)00718-6

González-Ochoa, A.I., López-Serrano, F.R., de las Heras, J., 2004. Does post-fire forest management increase tree growth and cone production in *Pinus halepensis*? *For. Ecol. Manage.* 188, 235–247. doi:10.1016/j.foreco.2003.07.015

González-Rincón, A., Cabezas, J.D., 2000. Actuaciones selvícolas sobre masas de pino carrasco procedente de repoblación con objeto de aumentar su diversidad biológica: planificación y gestión a medio plazo en montes públicos de los TTMM de Lorca y Caravaca-Región de Murcia. *Cuadernos de la SECF* 10, 117-126

Goubitz, S., Nathan, R., Roitemberg, R., Shmida, A., Ne'eman, G., 2004. Canopy seed bank structure in relation to: fire, tree size and density. *Plant Ecol.* (formerly *Veg.* 173, 191–201. doi:10.1023/B:VEGE.0000029324.40801.74

Greene, D.F., Johnson, E.A., 1989. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology* 70 (2), 339–347.

Gregoire, T.G., 1987. Generalized error structure for forestry yield models. *For. Sci.* 33: 423-444.

Grime, J.P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes.* Wiley, Chichester, United Kingdom.

Hamann, A., 2004. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *J. Ecol.* 92, 24–31. doi:10.1111/j.1365-2745.2004.00845.x

Harper, J. L., 1977. *Population biology of plants.* Academic, London, United Kingdom.

Hegyí, F., 1974. A simulation model for managing Jack-pine stands. In *Growth models for tree and stand simulation.* Edited by Fries, J. Royal College of Forest, Stockholm, Sweden. pp 74-90

Herrera, C.M. 2001. Dispersión de semillas por animales en el mediterráneo: ecología y evolución. En: *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional.* Editado por: Zamora Rodríguez, R., Pugnaire, F. I., Pugnaire de Iraola, F. I. Consejo Superior de Investigaciones Científicas-Asociación Española de Ecología Terrestre, Granada, España, pp. 125-152.

Hirsch, B.T., Kays, R., Pereira, V.E., Jansen, P.A., Rejmanek, M., 2012. Directed seed dispersal towards areas with low conspecific tree density by a scatter-hoarding rodent. *Ecol. Lett.* 15, 1423–9. doi:10.1111/ele.12000

Hulme, P.E., 1997. Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia* 111, 91–98. doi:10.1007/s004420050212

IPCC, 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment. Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Edited by: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M., Miller, H.L. Cambridge University Press, Cambridge and New York, NY

Jeansson, E., Bergman, F., Elfving, B., Falck, J., Lundqvist, L., 1989. Natural regeneration of pine and spruce - proposal for a research program. Swedish University of Agricultural Science, Umea, Sweden

Joffre, R., Rambal, S., Winkel, T., 2001. Respuestas de las plantas mediterráneas a la limitación de agua: desde la hoja hasta el dosel. En: Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional. Editado por: Zamora Rodríguez, R., Pugnaire, F. I., Pugnaire de Iraola, F. I. Consejo Superior de Investigaciones Científicas-Asociación Española de Ecología Terrestre, Granada, España, pp. 37-65.

Jordano, P., Pulido, F., Arroyo, J., García-Castaño, J.L., García-Fayos, P., 2008. Procesos de limitación demográfica. En: Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Editado por: Valladares, F. Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España. pp 231-250

Juez, L., González-Martínez, S.C., Nanos, N., de-Lucas, A.I., Ordóñez, C., del Peso, C., Bravo, F., 2014. Can seed production and restricted dispersal limit recruitment in *Pinus pinaster* Aiton from the Spanish Northern Plateau? *For. Ecol. Manage.* 313, 329–339. doi:10.1016/j.foreco.2013.10.033

Karlsson, M., Nilsson, U., 2005. The effects of scarification and shelterwood treatments on naturally regenerated seedlings in southern Sweden. *For. Ecol. Manage.* 205, 183–197. doi:10.1016/j.foreco.2004.10.046

Keeley, J.E., 1991. Seed germination and life history syndromes in the California chaparral. *Bot. Rev.* 57, 81–116. doi:10.1007/BF02858766

Keyes, C.R., Manso, R., 2015. Climate-influenced ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) seed masting trends in western Montana, USA. *For. Syst.* doi:10.5424/fs/2015241-05606

Kollmann, F., 1959. Tecnología de la madera y sus aplicaciones. IFIE, Madrid, España

Kuehne, C., Kublin, E., Pyttel, P., Bauhus, J., 2013. Growth and form of *Quercus robur* and *Fraxinus excelsior* respond distinctly different to initial growing space: results from 24-year-old Nelder experiments. *J. For. Res.* 24, 1–14. doi:10.1007/s11676-013-0320-6

Kutiél, P., 1992. Slope aspect effect on soil and vegetation in a Mediterranean ecosystem. *Isr. J. Bot.* 41.

Lafuente-Laguna, D., Rodríguez-Núñez, L., Majada Guijo, J.P., 2012. *Pinus pinaster* Aiton. En: Producción y manejo de semillas y plantas forestales. Tomo I. Editado por Pemán García, J., Navarro Cerrillo, R., Nicolás Peragón, J.L., Prada Sáez, M.A., Serrada Hierro, R. Organismo autónomo Parques Nacionales. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Spain, pp 900-927.

- Linares, J.C., Camarero, J.J., Carreira, J.A., Lamrani-Alaoui, M., Ochoa, V., García-Ruiz, R., 2013. Patrones espacio-temporales en los pinsapares del Macizo Bético-Rifeño. En *Avances en el Análisis Espacial de Datos Ecológicos Aspectos Metodológicos y Aplicados*. Editado por De La Cruz, M., Maestre, F.T. Asociación Española de Ecología Terrestre, Móstoles, Madrid, España. pp 185-201
- Linares, J.C., Delgado-Huertas, A., Camarero, J. J., Merino, J., Carreira, J. A., 2009. Competition and drought limit the response of water-use efficiency to rising atmospheric carbon dioxide in the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Oecologia* 161(3), 611-624
- Llopis-Pérez, J., 1996. *La estadística: una orquesta hecha instrumento*. Ariel, Esplugues de Llobregat, Barcelona, España
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Pooter M., 2004. 100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del mundo. The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN)
- Lucas-Borja, M.E., Fonseca, T.F., Lousada, J.L., Silva-Santos, P., García, E.M., Abellán, M.A., 2012. Natural regeneration of Spanish black pine [*Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco] at contrasting altitudes in a Mediterranean mountain area. *Ecol. Res.* 27, 913–921. doi:10.1007/s11284-012-0969-x
- Lucas-Borja, M.E., Silva-Santos, P., Fonseca, T., López-Serrano, F.R., Tiscar, P.A., Martínez-García, E., Andrés, M., Cerro, A. Del, 2010. Modelling Spanish black pine postdispersal seed predation in Central-eastern Spain. *For. Syst.*
- Madrigal, A., 1994. *Ordenación de Montes Arbolados*. ICONA Colección Técnica. Madrid, España
- Madrigal, J., E, M.H., Hernando, C., C, G.M.D., Beloso, M.M.C., 2004. Respuesta a Corto Plazo del Regenerado Post-Incendio de *Pinus pinaster* Ait . a Clareos Mecanizados Intensos. *Silva Lusit.* 12, 1–14.
- Maestre, F.T., Cortina, J., 2004. Are *Pinus halepensis* plantations useful as a restoration tool in semiarid Mediterranean areas? *Forest Ecol. Manag.*, 198: 303-317. doi:10.1016/j.foreco.2004.05.040
- Manso, R., Fortin, M., Calama, R., Pardos, M., 2013. Modelling seed germination in forest tree species through survival analysis. The *Pinus pinea* L. case study. *For. Ecol. Manage.* 289, 515–524. doi:10.1016/j.foreco.2012.10.028
- Manso, R., Pardos, M., Calama, R., 2014a. Climatic factors control rodent seed predation in *Pinus pinea* L. stands in Central Spain. *Ann. For. Sci.* doi:10.1007/s13595-014-0396-y
- Manso, R., Pardos, M., Keyes, C.R., Calama, R., 2012. Modelling the spatio-temporal pattern of primary dispersal in stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in the Northern Plateau (Spain). *Ecol. Modell.* 226, 11–21. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.11.028
- Manso, R., Pukkala, T., Pardos, M., Miina, J., Calama, R., 2014b. Modelling *Pinus pinea* forest management to attain natural regeneration under present and future climatic scenarios. *Can. J. For. Res.* 44, 250–262. doi:10.1139/cjfr-2013-0179

Marañón, T., 2001. Ecología del banco de semillas y dinámica de comunidades mediterráneas. En Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional. Editado por Zamora Rodríguez, R., Pugnaire, F. I., Pugnaire de Iraola, F.I. Consejo Superior de Investigaciones Científicas-Asociación Española de Ecología Terrestre, Granada, España, pp. 153-181.

Marañón, T., Camarero, J.J., Castro, J., Díaz, M., Espelta, J.M., Hampe, A., Valladares, F., Verdú, M., Zamora, R., 2008. Heterogeneidad ambiental y nichos de regeneración. En: Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Editado por: Valladares, F. Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España. pp 71-102

Martín Andrés, A., Luna del Castillo, J. D., 1993. Bioestadística para las ciencias de la salud. Ediciones Norma-Capitel. Madrid

Matesanz, S., Escudero, A., Valladares, F., 2008. Additive effects of a potentially invasive grass and water stress on the performance of seedlings of gypsum specialists. *Appl. Veg. Sci.* 11, 287–296. doi:10.3170/2008-7-18425

Matney, D.T., Hodges, D.J., 1991. Evaluating regeneration success. In *Forest Regeneration Manual*. Edited by Duryea M.L. and Dougherty P.M. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands pp. 321-331

Miguel Pérez, I., González-Martínez, S.C., Alía Miranda, R., Gil Sánchez, L., 2008. Growth phenology and mating system of maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton) in central Spain. *For. Syst.* 11, 193–204. doi:10.5424/768

Molina, J. M. G., Nicolau, M. P., Grau, P. V., 2006. Manual de ordenación por rodales. Gestión multifuncional de los espacios forestales. Centre Tecnològic Forestal de Catalunya

Montero, G., Vallejo, R., Ruiz-Peinado, R., 2007. Fototeca forestal española DGB-INIA. Ministerio de Medio Ambiente y Ministerio de Educación y Ciencia. <http://www.inia.es/fototeca>

Moreno-Fernández, D., Cañellas, I., Barbeito, I., Sánchez-González, M., Ledo, A. 2015. Alternative approaches to assessing the natural regeneration of Scots pine in a Mediterranean forest. *Ann. For. Sci.* 72(5), 569-583.

Moriondo, M., Good, P., Durao, R., Bindi, M., Giannakopoulos, C., Corte-Real, J., 2006. Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. *Clim. Res.* 31, 85–95.

Moya, D., De las Heras, J., López-Serrano, F.R., Condes, S., Alberdi, I., 2009. Structural patterns and biodiversity in burned and managed Aleppo pine stands. *Plant Ecol.* 200, 217–228. doi:10.1007/s11258-008-9446-6

Muller, K. E., Fetterman, B. A., 2002. Regression and ANOVA: an integrated approach using SAS software. SAS Press y John Wiley Sons Inc., Carolina del Norte, Estados Unidos

Mutke, S., Gordo, J., Gil, L., 2005. Variability of Mediterranean Stone pine cone production: Yield loss as response to climate change. *Agric. For. Meteorol.* 132, 263–272. doi:10.1016/j.agrformet.2005.08.002

Nathan, R., Muller-Landau, H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 15, 278–285. doi:10.1016/S0169-5347(00)01874-7

Nathan, R., Ne'eman, G., 2004. Spatiotemporal dynamics of recruitment in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Miller). *Plant Ecol.* (formerly *Veg.* 171, 123–137. doi:10.1023/B:VEGE.0000029379.32705.0f

Navarro, F.B., Jiménez, M.N., Cañadas, E.M., Gallego, E., 2010. Effects of different intensities of overstory thinning on tree growth and understory plant-species productivity in a semi-arid *Pinus halepensis* Mill. *afforestation* 19, 410–417.

Navarro, F.B., Jiménez, M.N., Gallego, E., Ripoll, M. a., 2010. Short-term effects of overstory reduction and slash mulching on ground vegetation in a Mediterranean Aleppo pine woodland. *Eur. J. For. Res.* 129, 689–696. doi:10.1007/s10342-010-0374-3

Ne'eman, G., Izhaki, I., 1999. The effect of stand age and microhabitat on soil seed banks in Mediterranean Aleppo pine forests after fire. *Plant Ecol.* 144, 115–125. doi:10.1023/A:1009806507403

Ne'eman, G., Lahav, H., Izhaki, I., 1995. Recovery of vegetation in a natural east Mediterranean pine forest on Mount Carmel, Israel as affected by management strategies. *For. Ecol. Manage.* 75, 17–26. doi:10.1016/0378-1127(95)03544-K

Nelder, J.A., 1962. New kinds of systematic designs for spacing experiments. *Biometrics* 18(3): 283-307

Nilsson, U., Örlander, G., Karlsson, M., 2006. Establishing mixed forests in Sweden by combining planting and natural regeneration—Effects of shelterwoods and scarification. *For. Ecol. Manage.* 237, 301–311. doi:10.1016/j.foreco.2006.09.053

Nopp-Mayr, U., Kempter, I., Mural, G., Gratzner, G., 2012. Seed survival on experimental dishes in a central European old-growth mixed-species forest - effects of predator guilds, tree masting and small mammal population dynamics. *Oikos* 121, 337–346. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19099.x

Olivar, J., 2013. Effects of climate change on growth of pine in Mediterranean environments. Tesis doctoral. Universidad de Valladolid. Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias. Palencia.

Olivar, J., Bogino, S., Spiecker, H., Bravo, F., 2012. Climate impact on growth dynamic and intra-annual density fluctuations in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) trees of different crown classes. *Dendrochronologia* 30, 35–47. doi:10.1016/j.dendro.2011.06.001

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 (Cop.)*. 27, 449–458. doi:10.1111/j.0906-7590.2004.03886.x

Orozco, E., Jordán, E., 2007. Estudio de la influencia de la intensidad de poda en *Pinus halepensis* Mill. sobre diversos parámetros morfológicos, fisiológicos y biológicos. Universidad de Castilla-La

Mancha y Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha. Consejería de Medio Ambiente y Desarrollo Rural. Dirección General del medio Natural. España.

Osem, Y., Zangy, E., Bney-Moshe, E., Moshe, Y., Karni, N., Nisan, Y., 2009. The potential of transforming simple structured pine plantations into mixed Mediterranean forests through natural regeneration along a rainfall gradient. *For. Ecol. Manage.* 259, 14–23. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.034

Palahí, M., Grau, J.M., 2003. Preliminary site index model and individual-tree growth and mortality models for black pine (*Pinus nigra* Arn.) in Catalonia (Spain). *For. Syst.*

Parrott, D.L., Brinks, J.S., Lhotka, J.M., 2012. Designing Nelder wheel plots for tree density experiments. *New For.* 43, 245–254. doi:10.1007/s11056-011-9278-4

Pausas, J.G., Ribeiro, E., Vallejo, R., 2004. Post-fire regeneration variability of *Pinus halepensis* in the eastern Iberian Peninsula. *For. Ecol. Manage.* 203, 251–259. doi:10.1016/j.foreco.2004.07.061

Pemán García, J., Vadell Guiral, E., 2009. Reconstrucción de la estadística de la actividad reproductora desde 1879 hasta nuestros días. *Actas del 5º Congreso Forestal Español*. Junta de Castilla y León, SECF. Ávila, España.

Peñuelas, J., 2001. Cambios atmosféricos y climáticos y sus consecuencias sobre el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas terrestres mediterráneos. En *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. Editado por Zamora Rodríguez, R., Pugnaire, F. I., Pugnaire de Iraola, F.I. Consejo Superior de Investigaciones Científicas-Asociación Española de Ecología Terrestre, Granada, España, pp. 423-455

Pérez-Batallón, P., Ouro, G., Macías, F., Merino, A., 2001. Initial mineralization of organic matter in a forest plantation soil following different logging residue management techniques. *Ann. For. Sci.* 58, 807–818. doi:10.1051/forest:2001164

Pinheiro, J. C., Bates, D. M., 2000. *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer, New York, EEUU

Piotto, D., Viquez, E., Montagnini, F., Kanninen, M., 2004. Pure and mixed forest plantations with native species of the dry tropics of Costa Rica: a comparison of growth and productivity. *For. Ecol. Manage.* 190, 359–372. doi:10.1016/j.foreco.2003.11.005

Pretzsch, H., 2009. *Forest dynamics, growth and yield*. Springer, Berlin-Heidelberg, Germany

Prévosto, B., Ripert, C., 2008. Regeneration of *Pinus halepensis* stands after partial cutting in southern France: Impacts of different ground vegetation, soil and logging slash treatments. *For. Ecol. Manage.* 256, 2058–2064. doi:10.1016/j.foreco.2008.07.027

Price, D.T., Zimmermann, N.E., Meer, P.J. van der, Lexer, M.J., Leadley, P., Jorritsma, I.T.M., Schaber, J., Clark, D.F., Lasch, P., McNulty, S., Wu, J., Smith, B., 2001. Regeneration in Gap Models: Priority Issues for Studying Forest Responses to Climate Change. *Clim. Change* 51, 475–508. doi:10.1023/A:1012579107129

- R Development Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org>
- Regent Instrument Inc., 2002. Windrendro TM v.2002a. Québec. Canadá
- Restrepo, L. F., González, J., 2007. From pearson to Spearman. *Rev. Col. Cienc. Pec.* 20(2), 183-192
- Ribeiro, M.M., Plomion, C., Petit, R., Vendramin, G.G., Szmidt, A.E., 2001. Variation in chloroplast single-sequence repeats in Portuguese maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Theor. Appl. Genet.* 102: 97–103. doi: 10.1007/s001220051623
- Richardson, B., Kimberley, M.O., Ray, J.W., Coker, G.W., 1999. Indices of interspecific plant competition for *Pinus radiata* in the central north island of New Zealand. *Can. J. For. Res.* 29, 898–905.
- Río, M., Calama, R., Montero, G., 2008. Selvicultura de *Pinus halepensis* Mill. En *Compendio de selvicultura aplicada en España*. Editado por Serrada, R., Montero, G., Reque, J.A. INIA, España. pp 289-312
- Rivas-Martínez, S., Rivas-Sáenz, S., 1996-2009. Sistema de Clasificación Bioclimática Mundial. Centro de Investigaciones Fitosociológicas, España. <http://www.ucm.es/info/cif>
- Rodó, X., Comín, F., 2001. Fluctuaciones del clima mediterráneo: conexiones globales y consecuencias regionales. En: *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. Editado por: Zamora Rodríguez, R., Pugnaire, F. I., Pugnaire de Iraola, F. I. Consejo Superior de Investigaciones Científicas-Asociación Española de Ecología Terrestre, Granada, España, pp. 1-35.
- Rodríguez-Soalleiro, R., Serrada Hierro, R., Lucas Santolaya, J.A., Alejano Monte, R., Río Gaztelurrutia, M., Torres Álvarez, E., Cantero Amiano, A., 2008. Selvicultura de *Pinus pinaster* Ait. subsp. *mesogeensis*. En *Compendio de selvicultura aplicada en España*. Editado por R. Serrada, G. Montero, J.A. Reque. INIA, España. pp 399-430
- Rodríguez-García, E., Bravo, F., Spies, T.A., 2011a. Effects of overstorey canopy, plant–plant interactions and soil properties on Mediterranean maritime pine seedling dynamics. *For. Ecol. Manage.* 262, 244–251. doi:10.1016/j.foreco.2011.03.029
- Rodríguez-García, E., Gratzer, G., Bravo, F., 2011b. Climatic variability and other site factor influences on natural regeneration of *Pinus pinaster* Ait. in Mediterranean forests. *Ann. For. Sci.* 68, 811–823. doi:10.1007/s13595-011-0078-y
- 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 the seed-tree selection method. *Eur. J. For. Res.* 129, 1119–1128. doi:10.1007/s10342-010-0399-7
- Rodríguez-García, E., Juez, L., Guerra, B., Bravo, F., 2008. Análisis de la regeneración natural de *Pinus pinaster* Ait. en los arenales de Almazán-Bayubas (Soria, España). *For. Syst.* 16, 25–38.
- Rodríguez-García, E., Ordóñez, C., Bravo, F., 2011c. Effects of shrub and canopy cover on the relative growth rate of *Pinus pinaster* Ait. seedlings of different sizes. *Ann. For. Sci.* 68, 337–346. doi:10.1007/s13595-011-0039-5

Rouget, M., Richardson, D.M., Milton, S.J., Polakow, D., 2004. Predicting invasion dynamics of four alien *Pinus* species in a highly fragmented semi-arid shrubland in South Africa. *Plant Ecol.* 152, 79–92. doi:10.1023/A:1011412427075

Ruano, I., Pando, V., Bravo, F., 2009. How do light and water influence *Pinus pinaster* Ait. germination and early seedling development? *For. Ecol. Manage.* 258, 2647–2653. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.027

Ruano, I., Rodríguez-García, E., Bravo, F., 2013. Effects of pre-commercial thinning on growth and reproduction in post-fire regeneration of *Pinus halepensis* Mill. *Ann. For. Sci.* 70, 357–366. doi:10.1007/s13595-013-0271-2

Rumney, G.R., 1968. *Climatology and the World's Climates*. Macmillan, London, United Kingdom

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. Modell.* 203, 464–474. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.12.008

Sánchez-Gómez, D., Valladares, F., Zavala, M.A., 2006a. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytol.* 170, 795–806. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01711.x

Sánchez-Gómez, D., Valladares, F., Zavala, M.A., 2006. Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. *Tree Physiol.* 26, 1425–1433. doi:10.1093/treephys/26.11.1425

Sánchez-Gómez, D., Zavala, M.A., Valladares, F., 2006b. Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate–Mediterranean ecotone. *Acta Oecologica* 30, 322–332. doi:10.1016/j.actao.2006.05.005

Scarascia-Mugnozza, G., Oswald, H., Piussi, P., Radoglou, K., 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *For. Ecol. Manage.* 132, 97–109. doi:10.1016/S0378-1127(00)00383-2

Smethurst, P.J., Nambiar, E.K.S., 1990. Effects of slash and litter management on fluxes of nitrogen and tree growth in a young *Pinus radiata* plantation. *Can. J. For. Res.* 20, 1498–1507. doi:10.1139/x90-198

Sternberg, M., Shoshany, M., 2001. Influence of slope aspect on Mediterranean woody formations: Comparison of a semiarid and an arid site in Israel. *Ecol. Res.* 16, 335–345. doi:10.1046/j.1440-1703.2001.00393.x

Tapias, R., Gil, L., Fuentes-utrilla, P., Pardos, J.A., 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of south-eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. *J. Ecol.* 89, 629–638.

Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T., Zimmermann, N.E., 2008. Predicting global change

impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 9, 137–152. doi:10.1016/j.ppees.2007.09.004

Trasobares, A., Pukkala, T., Miina, J., 2004. Growth and yield model for uneven-aged mixtures of *Pinus sylvestris* L. and *Pinus nigra* Arn. in Catalonia, north-east Spain. *Ann. For. Sci.* 61, 9–24. doi:10.1051/forest:2003080

Tsitsoni, T., Ganatsas, P., Zagas, T., Tsakalidimi, M., 2004. Dynamics of postfire regeneration of *Pinus brutia* Ten. in an artificial forest ecosystem of northern Greece. *Plant Ecol. (formerly Veg.* 171, 165–174. doi:10.1023/B:VEGE.0000029385.60590.fc

Uhl, E., Biber, P., Ulbricht, M., Heym, M., Horváth, T., Lakatos, F., Gál, J., Steinacker, L., Tonon, G., Ventura, M., Pretzsch, H., 2015. Analysing the effect of stand density and site conditions on structure and growth of oak species using Nelder trials along an environmental gradient: experimental design, evaluation methods, and results. *For. Ecosyst.* 2, 17. doi:10.1186/s40663-015-0041-8

Valladares, F., Benavides, R., Rabasa, S. G., Díaz, M., Pausas, J. G., Paula, S., Simonson, W. D., 2014. Global change and Mediterranean forests: current impacts and potential responses. In: *Forest and Global change*. Edited by: Coomes, D.A., Burslem, D.F.R.P., Simons, W. D. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. pp. 47-75

Valladares, F., Camarero, J. J., Pulido, F., Gil-Pelegrín, E., 2008. El bosque mediterráneo, un sistema humanizado y dinámico. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Editado por: Valladares, F. *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España. pp 13-25.

Vanclay, J.K., Lamb, D., Erskine, P.D., Cameron, D.M., 2013. Spatially explicit competition in a mixed planting of *Araucaria cunninghamii* and *Flindersia brayleyana*. *Ann. For. Sci.* 70, 611–619. doi:10.1007/s13595-013-0304-x

Vander Wall, S.B., Kuhn, K.M., Beck, M.J., 2005. Seed removal, seed predation and secondary dispersal. *Ecology* 86, 801–806. doi:10.1890/04-0847

Vega, J.A., 2003. Regeneración del género *Pinus* tras incendios. *Cuad Soc Esp Cien For* 15:59-68

Vega, J.A., Fernández, C., Pérez-Gorostiaga, P., Fonturbel, T., 2009. Response of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) recruitment to fire severity and post-fire management in a coastal burned area in Galicia (NW Spain). *Plant Ecol.* 206, 297–308. doi:10.1007/s11258-009-9643-y

Verkaik, I., Espelta, J.M., 2006. Post-fire regeneration thinning, cone production, serotiny and regeneration age in *Pinus halepensis*. *For. Ecol. Manage.* 231, 155–163. doi:10.1016/j.foreco.2006.05.041

Walter, H., 1973. *Vegetation of the earth in relation to climate and ecophysical condition*. Springer, New York.

Walters, M., Milton, S.J., Somers, M.J., Midgley, J.J., 2005. Post-dispersal fate of *Acacia* seeds in an African savanna. *South African J. Wildl. Res.* 35, 191–199.

Weiskittel, A.R., Hann, D.W., Kershaw, J.A., Jr., Vanclay, J. K., 2011. *Forest Growth and Yield Modeling*. John Wiley & Sons. Hoboken, New Jersey, USA

Westcott, D.A., Bentrupperbäumer, J., Bradford, M.G., McKeown, A., 2005. Incorporating patterns of disperser behaviour into models of seed dispersal and its effects on estimated dispersal curves. *Oecologia* 146, 57–67. doi:10.1007/s00442-005-0178-1

Worthy, F.R., Law, R., Hulme, P.E., 2006. Modelling the quantitative effects of pre- and post-dispersal seed predation in *Pinus sylvestris* L. *J. Ecol.* 94, 1201–1213. doi:10.1111/j.1365-2745.2006.01168.x

Yao, X., Titus, S.J., MacDonald, S.E., 2001. A generalized logistic model of individual tree mortality for aspen, white spruce, and lodgepole pine in Alberta mixedwood forests. *Can. J. For. Res.* 31, 283–291. doi:10.1139/x00-162

Zamora, R., García-Fayos, R., Gómez, L., 2008. Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Editado por: Valladares, F. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España. pp 371-393

Zong, C., Wauters, L. a., Van Dongen, S., Mari, V., Romeo, C., Martinoli, A., Preatoni, D., Tosi, G., 2010. Annual variation in predation and dispersal of Arolla pine (*Pinus cembra* L.) seeds by Eurasian red squirrels and other seed-eaters. *For. Ecol. Manage.* 260, 587–594. doi:10.1016/j.foreco.2010.05.014

A woman with long dark hair, wearing a blue tank top and dark pants, stands in a field of dense green bushes. She is looking towards a valley filled with trees and shrubs. In the background, there are rolling hills and mountains under a clear sky. The text "ANEXO I: PROGRAMACIÓN ESTADÍSTICA" is overlaid on a yellow banner across the middle of the image.

ANEXO I: PROGRAMACIÓN ESTADÍSTICA

ANEXO I. PROGRAMACIÓN ESTADÍSTICA

Estudio I: Las condiciones climáticas extremas limitan la disponibilidad de semilla para lograr la regeneración natural de las masas de *Pinus pinaster*

Ajuste de un modelo lineal mixto generalizado para analizar el efecto del clima y la densidad de la masa en la densidad de lluvia de semilla. Programación desarrollada con el software R (R Development Core Team, 2014)

```
#####  
### PREVIO AL ANÁLISIS: programación de funciones      ###  
#####  
  
#####  
# Bias correction of marginal predictions from poisson  
# mixed models through Gauss-Hermite quadrature.  
# @conditionalToZeroPrediction: a vector of marginal predictions  
# @variance: the estimated variance of the random effect  
# @nNodes: number of nodes used in the quadrature  
#####  
  
GaussHermiteQuad <- function(conditionalToZeroPrediction, variancel, variance2,  
nNodes) {  
  
  if (!(nNodes %in% c(5,10,20))) {  
    print("Erreur! Le nombre de noeuds doit ?gal ? 5, 10 ou 20.")  
    return()  
  }  
  if (nNodes==5){  
    v <- c(-2.02018287045609, -0.958572464613819, 0, 0.958572464613819,  
2.02018287045609)  
    w <- c(0.019953240590459, 0.393619323152241, 0.945308720482942,  
0.393619323152241, 0.019953240590459)  
  } else if (nNodes==10){  
    v <- c(-3.43615911883773760, -2.53273167423278980, -1.75668364929988177, -  
1.03661082978951365, -0.342901327223704609,  
0.342901327223704609, 1.03661082978951365, 1.75668364929988177,  
2.53273167423278980, 3.43615911883773760)  
    w <- c(0.00000764043285523262063, 0.00134364574678123269,  
0.0338743944554810631, 0.240138611082314686, 0.610862633735325799,  
0.610862633735325799, 0.240138611082314686, 0.0338743944554810631,  
0.00134364574678123269, 0.00000764043285523262063)  
  } else if (nNodes==20){  
    v <- c(0.245340708300901249904,0.737473728545394358706,  
1.23407621539532300789, 1.73853771211658620678, 2.25497400208927552308,  
2.78880605842813048053, 3.34785456738321632691,  
3.94476404011562521038, 4.60368244955074427308, 5.38748089001123286202)  
    v <- c(sort(-v), v)  
    w <- c(0.462243669600610089650, 0.286675505362834129720,  
0.109017206020023320014 ,0.0248105208874636108822, 0.00324377334223786183218,
```

```

0.000228338636016353967257, 0.00000780255647853206369415,
0.000000108606937076928169400, 0.000000000439934099227318055363,
0.0000000000000222939364553415129252)
  w <- c(sort(w), w)
}
w.ij <- w%*%t(w)
linearTerm <- log(conditionalToZeroPrediction)
marginalized <- rep(0,length(conditionalToZeroPrediction))

for (i in 1:length(v)){
  for (j in 1:length(v)){
    lin.ij <- linearTerm + sqrt(2*variance1)*v[i] + sqrt(2*variance2)*v[j]
    original <- exp(lin.ij)
    marginalized <- marginalized + w.ij[i,j] * original
  }
}
marginalized <- (1/(pi))*marginalized
return(marginalized)
}

```

```

#####
## Esta función extrae los residuos estandarizados de un GLM
## o GLMM Poisson
#####

```

```

gettingPoissonStdResid <- function(model, data, response){
  if (class(model)[1] == "glmerMod"){
    yPred <- marginalPredict(model)
  } else {
    yPred <- fitted(model)
  }
  std <- sqrt(yPred)
  rawResid <- poissonData[response] - yPred
  stdResid <- rawResid/std
  if (!is.vector(stdResid)){
    stdResid <- as.vector(as.matrix(stdResid))
  }
  return(stdResid)
}

```

```

#####
## Esta función crea un gráfico de los residuos de un modelo
## en función de una variable
#####

```

```

resCovPlot <- function(res, cov, intWidth, subClass, data){
  cov <- as.vector(as.matrix(data[cov]))
  covClass <- round(cov/intWidth)*intWidth
  if(is.null(subClass)){
    byList <- list(covClass)
  }else{
    byList <- list(covClass,subClass)
  }
  resMean <- aggregate(res, by=byList, FUN="mean")
  require(ggplot2)
  if(is.null(subClass)){
    aes1 <- aes(Group.1,x)
  }else{
    aes1 <- aes(Group.1,x,shape=factor(Group.2),colour=factor(Group.2))
  }
}

```

```

}

plot <- ggplot() +
  geom_point(aes1,data=resMean) # +
  # coord_cartesian(ylim = c(-1, 1))

return(plot)
}

resCovPlotSimpl <-function(res, cov, intWidth, data){
  return(resCovPlot(res, cov, intWidth, NULL, data))
}

#####
## Esta función calcula las predicciones marginales de un GLM
## o GLMM Poisson
#####

marginalPredict <- function(model) {
  require(lme4)
  if (class(model)[1] == "glmerMod"){
    stdDev1 <- attr(VarCorr(model)[[1]],"stddev")
    stdDev2 <- attr(VarCorr(model)[[2]],"stddev")
    variancel <- stdDev1^2
    variance2 <- stdDev2^2
    linearTerms <- model.matrix(model) %*% fixef(model)
    pred <- as.vector(exp(linearTerms))
    predCorr <- GaussHermiteQuad(pred, variancel, variance2, 20)
    #outputData <- as.data.frame(cbind(pred, predCorr))
    #colnames(outputData) <- c("pred", "predCorr")
    outputData <- predCorr
    return(outputData)
  } else {
    X <- model.matrix(model)
    beta <- coef(model)
    pred <- exp(X%*%beta)
    return(pred)
  }
}

#####
# function calculates marginalized predictions
# from a poisson GLM o GLMM
# through a customized design matrix
#####

marginalPredictX <- function(model=model, X) {
  require(lme4)
  if (class(model)[1] == "glmerMod"){
    stdDev1 <- attr(VarCorr(model)[[1]],"stddev")
    stdDev2 <- attr(VarCorr(model)[[2]],"stddev")
    variancel <- stdDev1^2
    variance2 <- stdDev2^2
    linearTerms <- X %*% fixef(model)
    pred <- as.vector(exp(linearTerms))
    predCorr <- GaussHermiteQuad(pred, variancel, variance2, 20)
    #outputData <- as.data.frame(cbind(pred, predCorr))
    #colnames(outputData) <- c("pred", "predCorr")
    outputData <- predCorr
  }
}

```

```

    return(outputData)
  } else {
    X <- model.matrix(model)
    beta <- coef(model)
    pred <- exp(X%*%beta)
    return(pred)
  }
}
##### ## Función
para simular la respuesta y sus intervalos de
## confianza en función de cada uno de los efectos fijos
#####

modelSimulations<- function(model, testedVariable, intervalWidth, data){

  matrixModel <- model.matrix(model)
  distInv <- matrixModel[, "dist.inv"]
  Poyn1Scaled <- matrixModel[, "Poyn1Scaled"]
  Tminoct2Scaled <- matrixModel[, "Tminoct2Scaled"]
  Papr1Scaled <- matrixModel[, "Papr1Scaled"]
  treatmentList <- list(10, c(2,4,5), c(6,7,8),c(1,3,9))

  marginalPredictTrat <- c()
  ICmaxTrat <- c()
  ICminTrat <- c()
  testedCovariateTrat <- c()

  for (i in 1:4){
    select <- which(data$plot %in% treatmentList[[i]])
    distInvSimulation <- c()

    if (testedVariable == "Poyn1Scaled"){
      Poyn1Scaled <- seq(range(Poyn1Scaled)[1], range(Poyn1Scaled)[2],
intervalWidth)
      distInvSimulation <- rep(mean(distInv[select]), length (Poyn1Scaled))
      Tminoct2Scaled <- rep(mean(Tminoct2Scaled), length(Poyn1Scaled))
      Papr1Scaled <- rep(mean(Papr1Scaled), length(Poyn1Scaled))
      testedCovariate <- Poyn1Scaled
    }
    if (testedVariable == "Tminoct2Scaled"){
      Tminoct2Scaled <- seq(range(Tminoct2Scaled)[1],
range(Tminoct2Scaled)[2], intervalWidth)
      distInvSimulation <- rep(mean(distInv[select]), length (Tminoct2Scaled))
      Poyn1Scaled <- rep(mean(Poyn1Scaled), length(Tminoct2Scaled))
      Papr1Scaled <- rep(mean(Papr1Scaled), length(Tminoct2Scaled))
      testedCovariate <- Tminoct2Scaled
    }
    if (testedVariable == "Papr1Scaled"){
      Papr1Scaled <- seq(range(Papr1Scaled)[1], range(Papr1Scaled)[2],
intervalWidth)
      distInvSimulation <- rep(mean(distInv[select]), length (Papr1Scaled))
      Poyn1Scaled <- rep(mean(Poyn1Scaled), length(Papr1Scaled))
      Tminoct2Scaled <- rep(mean(Tminoct2Scaled), length(Papr1Scaled))
      testedCovariate <- Papr1Scaled
    }
    if (testedVariable == "distInv"){
      distInvSim <- mean(distInv[select])
      distInvSimulation <- c(distInvSimulation, distInvSim)
      Poyn1Scaled <- mean(Poyn1Scaled)
    }
  }
}

```

```

    Tminoct2Scaled <- mean(Tminoct2Scaled)
    Papr1Scaled <- mean(Papr1Scaled)
    testedCovariate <- distInvSimulation
  }
  logPoyn1Scaled <- log(Poyn1Scaled)
  logDistInvSimulation <- log (distInvSimulation+1)

  X <- cbind(1, distInvSimulation, logDistInvSimulation,
            Poyn1Scaled, logPoyn1Scaled,
            Tminoct2Scaled, Papr1Scaled)
  Omega <- vcov(model)
  Z <- 1.96

  margPredict <- marginalPredictX(model, X)
  se <- sqrt(diag(X %**% Omega %**% t(X)))
  ICsmin <- marginalPredictX(model, X)/exp(Z*se)
  ICsmax <- marginalPredictX(model, X)*exp(Z*se)

  marginalPredictTrat <- cbind(marginalPredictTrat, margPredict)
  ICmaxTrat <- cbind(ICmaxTrat, ICsmax)
  ICminTrat <- cbind(ICminTrat, ICsmin)
  testedCovariateTrat <- cbind(testedCovariateTrat, testedCovariate)

}
output <- list()
output$marginalPredict <- marginalPredictTrat
output$ICmin <- ICminTrat
output$ICmax <- ICmaxTrat
output$testedCovariate <- testedCovariateTrat

return(output)
}

#####
# función para dibujar la respuesta y sus IC
# en función de cada uno de los efectos fijos
#####

simulationPlots <- function(model, testedVariable, intervalWidth, data,
scalingFactor){

  ylab <- expression(paste("predicted seeds / ", m^2))

  if (testedVariable == "Poyn1Scaled") {
    xlab <- "October and November precipitation one year before dispersal"
  }
  if (testedVariable == "Tminoct2Scaled") {
    xlab <- "minimum temperature during October two year before dispersal"
  }
  if (testedVariable == "Papr1Scaled") {
    xlab <- "April precipitation one year before dispersal"
  }
}

output <- modelSimulations(model=model,
testedVariable=testedVariable,intervalWidth=intervalWidth, data=data)
simulations <- output[[1]]
ICsmin <- output[[2]]
ICsmax <- output[[3]]
testedCovariate <- output[[4]]

```



```

testedCovariate <- testedCovariate*(1/scalingFactor)

if (testedVariable == "distInv"){
  require(ggplot2)
  simulationsD <- as.vector(simulations)
  ICsminD <- as.vector(ICsmin)
  ICsmaxD <- as.vector(ICsmax)
  testedCovariateD <- as.vector(testedCovariate)
  harvest <- as.character(c("0%", "25%", "50%", "100%"))
  colNames <- c("harvest", "predictions", "ICmin", "ICmax", "Covariate")

  distInvPlot <- data.frame (harvest = harvestLabels,
                             covariate = testedCovariateD,
                             predictions = simulationsD,
                             ICmin = ICsminD,
                             ICmax = ICsmaxD)

  limits <- aes(ymax = ICmax, ymin=ICmin)
  plot <- ggplot(distInvPlot, aes(y=predictions, x=covariate,
shape=harvest))
  plot + geom_pointrange (limits, size=1) +
    labs (x = "Seed-source index", y = ylab)+
    theme(axis.title = element_text(size = 20))+
    theme(axis.text = element_text(size = 15, colour= "black"))+
    theme(axis.line= element_line(colour="black"))+
    guides(fill=guide_legend(title=NULL)) +
    theme(legend.title=element_blank(), legend.position="top",
          legend.text=element_text(size=18))

} else {
  plot(c(min(testedCovariate), max(testedCovariate)), c(min(ICsmin),
max(ICsmax)+10),
      type="n", xlab=xlab, ylab=ylab)
  for(i in 1:4){

    testedCovariateIC <- as.vector(cbind(testedCovariate[,i],
rev(testedCovariate[,i])))
    IC <- as.vector (cbind(ICsmax[,i], rev(ICsmin[,i])))
    polygon( testedCovariateIC, IC, col="#44444440", lty = 0)
    lines(simulations[,i] ~ testedCovariate[,i], lty = i, lwd=2)
    abline(v=mean(testedCovariate), col="#2E2E2E", lty=5)
    legend ("top", legend=c("0%", "25%", "50%", "100%"), lty=1:4, lwd= 2,
ncol=4, box.col="white", bg="white")
  }
  if (testedVariable == "Poyn1Scaled") {
    title ("c")
  }
  if (testedVariable == "Tminoct2Scaled") {
    title ("a")
  }
  if (testedVariable == "PaprlScaled") {
    title ("b")
  }
}
}
}

```

```

#####
### ANÁLISIS ESTADÍSTICO DATOS DISPERSIÓN DE SEMILLA ###
#####

```

```

# librerías necesarias
require(lme4)
require(Cairo)

## mis datos
poissonData <- read.csv2("E:\\Documents and Settings\\irene\\Mis
documentos\\IRENE\\dispersion.anual.csv",
                        sep=";",dec=".",header=T,na.string="NA")

#####
### primer análisis: evaluación de variables climáticas ###
### y sus posibles transformaciones. Análisis gráfico ###
#####

## variable precipitación de abril y mayo en la floración

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Paprmay2",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonData$Paprmay22 <- (poissonData$Paprmay2)^2
poissonModel <- glm(seeds ~ Paprmay2 + Paprmay22, family="poisson",
data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Paprmay2",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## variable días de heladas (T min menor de 0)
## en mayo de la floración

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Dfrost0may2",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonModel <- glm(seeds ~ Dfrost0may2, family="poisson", data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Dfrost0may2",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## variable días de heladas (T min menor de 0)
## en mayo y abril de la floración

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")

```

```

resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Dfrost0aprmay2",intWidth=0.001,
data=poissonData)

##### variable T
mínima media en abril y mayo de la floración

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Tminaprmay2",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## variable velocidad máxima del viento en mayo de la floración

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="WVmaxmay2",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## variable índice de Walter primer verano de maduración

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Walter2",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonModel <- glm(seeds ~ Walter2, family="poisson", data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Walter2",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## T min en octubre de primer año de maduración

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Tminoct2",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonData$Tminoct22 <- (poissonData$Tminoct2)^2
poissonModel <- glm(seeds ~ Tminoct2 + Tminoct22, family="poisson",
data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Tminoct2",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## T min en octubre y noviembre de primer año de maduración

```

```

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="TminoyN2",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonData$TminoyN22 <- log(poissionData$TminoyN2)
poissonModel <- glm(seeds ~ TminoyN22, family="poisson", data=poissonData)
summary(poissionModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="TminoyN2",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## Días de heladas (Tmin<0) en octubre
## del primer octubre de maduración

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Dfrost0oct2",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonData$Dfrost0oct22 <- (poissionData$Dfrost0oct2)^2
poissonModel <- glm(seeds ~ Dfrost0oct22, family="poisson", data=poissionData)
summary(poissionModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissionData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Dfrost0oct2",intWidth=0.001, data=poissionData)

#####
## Días de heladas (Tmin<0) en oct y nov
##del primer otoño de maduración

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissionData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissionModel, data=poissionData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Dfrost0OyN2",intWidth=0.001, data=poissionData)

poissionData$Dfrost0OyN22 <- log(poissionData$Dfrost0OyN2)
poissionModel <- glm(seeds ~ Dfrost0OyN22, family="poission", data=poissionData)
summary(poissionModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissionModel, data=poissionData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Dfrost0OyN2",intWidth=0.001, data=poissionData)

#####
## Días de heladas (Tmin< -5) en dic y enero
## del primer invierno de maduración

poissionModel <- glm(seeds ~ 1, family="poission", data=poissionData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissionModel, data=poissionData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Dfrost5dyj",intWidth=0.001, data=poissionData)

```

```

poissonModel <- glm(seeds ~ Dfrost5dyj, family="poisson", data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Dfrost5dyj",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## P octubre del primer otoño de maduración

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Poct2",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonData$Poct22 <- (poissonData$Poct2)^2
poissonModel <- glm(seeds ~ Poct2 +Poct22, family="poisson", data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Poct2",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## P abril y mayo del segundo año de maduración

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Paym1",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonData$Paym12 <- log(poissionData$Paym1)
poissonModel <- glm(seeds ~ Paym12, family="poisson", data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Paym1",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## P octubre y nov del segundo año de maduración

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Poyn1",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonData$Poyn12 <- log(poissionData$Poyn1)
poissonModel <- glm(seeds ~ Poyn1 + Poyn12, family="poisson", data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Poyn1",intWidth=0.001, data=poissonData)

```



```
#####
## T en agosto de la dispersión

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Taug",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonData$Taug2 <- sqrt(poissonData$Taug)
poissonModel <- glm(seeds ~ Taug2, family="poisson", data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Taug",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## T en agosto de la dispersión

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Tjjya",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonData$Tjjya2 <- log(poissonData$Tjjya)
poissonModel <- glm(seeds ~ Tjjya + Tjjya2, family="poisson", data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Tjjya",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## Dias de lluvia en mayo del año de dispersión

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="DPmay",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonData$DPmay2 <- log(poissonData$DPmay)
poissonModel <- glm(seeds ~ DPmay + DPmay2, family="poisson", data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="DPmay",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## Días de lluvia en abril y mayo del año de dispersión

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
```

```

resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="DPaprmay",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonData$DPaprmay2 <- (poissonData$DPaprmay)^2
poissonModel <- glm(seeds ~ DPaprmay + DPaprmay2, family="poisson",
data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="DPaprmay",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## Velocidad del viento medio el año de dispersión

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="WVsummer",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## Días de heladas (Tmin<0) en abril del año de dispersión

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Dfrost0abr",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## P en junio del año de dispersión

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="Pjun",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## Distancia de la trampa al árbol más cercano

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="disttree",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonModel <- glm(seeds ~ disttree, family="poisson", data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="disttree",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## variable suma de distancias inversas a los arboles (R=20m)

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

```

```

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="dist.inv",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonData$dist.inv2 <- log(poissonData$dist.inv+1)

poissonModel <- glm(seeds ~ dist.inv + dist.inv2, family="poisson",
data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="dist.inv",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
## área basimétrica de las parcelas

poissonModel <- glm(seeds ~ 1, family="poisson", data=poissonData)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="AB",intWidth=0.001, data=poissonData)

poissonData$AB2 <- (poissonData$AB)2
poissonModel <- glm(seeds ~ AB + AB2, family="poisson", data=poissonData)
summary(poissonModel)

stdRes <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdRes, cov="AB",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
###          segundo análisis: ajuste del modelo          ###
###          primero GLM y luego GLMM                      ###
#####

## transformaciones de las variables
poissonData$logdist.inv1 <- log(poissonData$dist.inv+1)
poissonData$logdist.inv40 <- log(poissonData$dist.inv40)
poissonData$Paprmay2.2 <- (poissonData$Paprmay2)^2
poissonData$Tminoct2.2 <- (poissonData$Tminoct2)^2
poissonData$Tminoct2Scaled <- (poissonData$Tminoct2)/10
poissonData$Tminoct2.2Scaled <- (poissonData$Tminoct2Scaled)**2
poissonData$logPaprl <- log(poissonData$Paprl)
poissonData$PaprlScaled <- poissonData$Paprl/100
poissonData$logPaprlScaled <- log(poissonData$PaprlScaled)
poissonData$Poyn1Scaled <- poissonData$Poyn1/100
poissonData$logPoyn1Scaled <- log(poissonData$Poyn1Scaled)
poissonData$logPoyn1<-log(poissonData$Poyn1)
poissonData$Taug.2<-(poissonData$Taug)^2
poissonData$logDPmay<-log(poissonData$DPmay)
poissonData$Paprl.2 <- poissonData$Paprl**2

## GLM poisson ##
poissonModel <- glm(seeds ~ dist.inv + logdist.inv1

```

```

+ Poyn1Scaled + logPoyn1Scaled
+ Tminoct2Scaled
+ Papr1Scaled
,
family="poisson", data=poissonData)
summary(poissonModel)

## GLMM poisson ##

poissonMixedModel <- glmer(seeds ~ (1|plot) + (1|trap) + dist.inv + logdist.invl
+ Poyn1Scaled + logPoyn1Scaled
+ Tminoct2Scaled
+ Papr1Scaled
,
family="poisson", data=poissonData
)
summary(poissonMixedModel)

## comprobación residuales

stdResMix <- gettingPoissonStdResid(model=poissonModel, data=poissonData,
response="seeds")
resCovPlotSimpl(res=stdResMix, cov="dist.inv",intWidth=0.001, data=poissonData)
resCovPlotSimpl(res=stdResMix, cov="Poyn1",intWidth=0.001, data=poissonData)
resCovPlotSimpl(res=stdResMix, cov="Tminoct2",intWidth=0.001, data=poissonData)
resCovPlotSimpl(res=stdResMix, cov="Papr1",intWidth=0.001, data=poissonData)

#####
### tercer análisis: comprobación distribución Poisson ###
#####

theoreticalFrequencies <- theoreticalProb(model = poissonMixedModel, k=c(0:115))
observedFrequencies <- table(poissonData$seeds)/900

plot(c(0, length(theoreticalFrequencies)),c(0, max(c(theoreticalFrequencies,
observedFrequencies))),
type="n", ylab="frequencies", xlab="")
points(theoreticalFrequencies)
points(observedFrequencies)
obs <- poissonData$seeds
exp <- marginalPredict(poissonMixedModel)
abline(v=mean(obs), col=2)
abline(v=mean(exp), col=2, lty=2)

bias <- sum(obs-exp)/(length(obs)-1)

E <- (sum(obs-exp))/length(obs)
RMSE <- sqrt(sum((obs-exp)**2)/(length(obs)-1))
EF <- 1-sum((obs-exp)**2)/sum((obs-mean(obs))**2)

blups <- ranef(poissonMixedModel)
hist(blups$trap[,1])
hist(blups$plot[,1])

str(blups)

```

```
#####
###          cuarto análisis: gráficos          ###
#####

simulationPlots(model = poissonMixedModel,
                 testedVariable = "distInv",
                 intervalWidth = 0.1,
                 data = poissonData,
                 scalingFactor = 1)

simulationPlots(model = poissonMixedModel,
                 testedVariable = "PoynlScaled",
                 intervalWidth = 0.1,
                 data = poissonData,
                 scalingFactor = 1/100)

simulationPlots(model = poissonMixedModel,
                 testedVariable = "Tminoct2Scaled",
                 intervalWidth = 0.1,
                 data = poissonData,
                 scalingFactor = 1/10)

simulationPlots(model = poissonMixedModel,
                 testedVariable = "PaprlScaled",
                 intervalWidth = 0.1,
                 data = poissonData,
                 scalingFactor = 1/100)

##### para descargar las figuras con la libreria Cairo

CairoSVG(file=("E:\\Documents and Settings\\irene\\Mis documentos\\fig1.svg"),
          width=600,
          heigth=10,
          pointsize =30)

simulationPlots(model = poissonMixedModel,
                 testedVariable = "distInv",
                 intervalWidth = 0.1,
                 data = poissonData,
                 scalingFactor = 1)

dev.off()

CairoSVG(file=("E:\\Documents and Settings\\irene\\Mis documentos\\fig3.svg"),
          width=600,
          heigth=10,
          pointsize =15,
          onefile=TRUE)

simulationPlots(model = poissonMixedModel,
                 testedVariable = "Tminoct2Scaled",
                 intervalWidth = 0.1,
                 data = poissonData,
                 scalingFactor = 1/10)

dev.off()
```



```
CairoSVG(file=("E:\\Documents and Settings\\irene\\Mis documentos\\fig4.svg"),
width=600,
height=10,
pointsize =15,
onefile=TRUE)

simulationPlots(model = poissonMixedModel,
testedVariable = "PapriScaled",
intervalWidth = 0.1,
data = poissonData,
scalingFactor = 1/100)

dev.off()
```

Estudio II: La depredación de semillas de *Pinus pinaster* después de la dispersión: factores clave y sus efectos en el banco de semillas edáfico

Ajuste de un modelo lineal generalizado para analizar el efecto del clima, a densidad de la masa y las coberturas del suelo en el almacenamiento de semillas en el suelo. Programación desarrollada con el software SAS 9.2 (SAS Institute Inc., USA).

```
/* PREVIO AL ANÁLISIS */

/* Para importar los datos */
PROC IMPORT OUT= WORK.previo
            DATAFILE=
"C:\irene\cuellar\depredacion\estadistica\SAS\1.datos_depredacion_SAS.xls"
            DBMS=EXCEL REPLACE;
            RANGE="depredacion$";
            GETNAMES=YES;
            MIXED=NO;
            SCANTEXT=YES;
            USEDATE=YES;
            SCANTIME=YES;
RUN;

/* para que guarde la salida en un pdf */
ods pdf file="C:\irene\cuellar\depredacion\estadistica\SAS\1.previo.pdf";

/*media, std, min max y varianza de las variables que quiera*/
proc means data = previo n mean std min max var;
    var survivor survivor3 disponible disttree disttocon ntrees ntocon herbaceas
musgliq pinocha mineral lenosas restlen ab200;
run;

/* hacer histograma de la variable para ver la distribucion */
proc univariate data = previo noprint;
    histogram survivor / midpoints = 0 to 60 by 1 vscale = count ;
run;
proc univariate data = previo noprint;
    histogram survivor3 / midpoints = 0 to 60 by 1 vscale = count ;
run;

/* comprobar correlaciones entre variables */
PROC CORR DATA=previo;
VAR survivor survivor3;
with survivor survivor3 disponible disttree disttocon ntrees ntocon herbaceas
musgliq pinocha mineral lenosas restlen ab200 walter;
RUN;

ods pdf close;
RUN;
quit;

/*****
/*****PRUEBAS DE MODELOS*****/
/*****/

/*transformaciones disponible*/
data poisson;
```

```

set poisson;
dis2 = disponible**2;
dis3 = disponible**3;
disinv = (1/disponible);
run;

/*PRUEBA 1*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis2 disttree disttocon ntrees ntocon ab200
herbaceas musgliq pinocha mineral lenosas restlen walter / dist=poisson link=
log;
run;
/*PRUEBA 1.1: 1 con significativas*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis2 disttocon ntrees ab200
herbaceas pinocha mineral lenosas restlen walter / dist=poisson link= log;
run;
/*PRUEBA 1.2: 1.1 con significativas*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis2 disttocon ntrees ab200
herbaceas pinocha lenosas walter / dist=poisson link= log;
run;
/*PRUEBA 1.3: 1.2 sin las del p-valor pequeño*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis2 disttocon ntrees
herbaceas lenosas walter / dist=poisson link= log;
run;
/*PRUEBA 1.4: 1.3 con ab200*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis2 disttocon ntrees ab200
herbaceas lenosas walter / dist=poisson link= log;
run;

/*PRUEBA 2*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis3 disttree disttocon ntrees ntocon ab200
herbaceas musgliq pinocha mineral lenosas restlen walter / dist=poisson link=
log;
run;
/*PRUEBA 2.1: 2 con significativas*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis3 disttocon ntrees ab200
herbaceas pinocha mineral lenosas restlen walter / dist=poisson link= log;
run;
/*PRUEBA 2.2: 2.1 con significativas*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis3 disttocon ntrees ab200
herbaceas pinocha lenosas walter / dist=poisson link= log;
run;

/*PRUEBA 3*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= disinv disttree disttocon ntrees ntocon ab200
herbaceas musgliq pinocha mineral lenosas restlen walter / dist=poisson link=
log;
run;
/*PRUEBA 3.1: 3 con significativas*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= disinv disttocon ntrees ab200

```

```

herbaceas musglicq pinocha mineral lenosas restlen walter/ dist=poisson link=
log;
run;
/*PRUEBA 3.2: 3 sin las de pvalor justo*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= disinv disttocon ntrees ab200
herbaceas lenosas walter/ dist=poisson link= log;
run;

/*PRUEBA 4*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= disponible dis2 dis3 disttree disttocon ntrees ntocon ab200
herbaceas musglicq pinocha mineral lenosas restlen walter / dist=poisson link=
log;
run;
/*PRUEBA 4.1: se cae disponible, solo seria x2 + x3*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis2 dis3 disttree disttocon ntrees ntocon ab200
herbaceas musglicq pinocha mineral lenosas restlen walter / dist=poisson link=
log;
run;
/*PRUEBA 4.2: 4 con significativas*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis2 dis3 disttocon ntrees
herbaceas pinocha lenosas restlen walter / dist=poisson link= log;
run;
/*PRUEBA 4.3: 4 con significativas*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis2 dis3 disttocon ntrees
herbaceas lenosas walter / dist=poisson link= log;
run;

/*****
/***** cual elijo?*****/
/*****
ods pdf
file="C:\irene\cuellar\depredacion\estadistica\SAS\poisson_eleccionAIC.pdf";
options pagesize=max;
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis2 disttocon ntrees ab200
herbaceas pinocha lenosas walter / dist=poisson link= log;
run;
/*PRUEBA 1.3: 1.2 sin las del p-valor pequeño*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis2 disttocon ntrees
herbaceas lenosas walter / dist=poisson link= log;
run;
/*PRUEBA 1.4: 1.3 con ab200*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis2 disttocon ntrees ab200
herbaceas lenosas walter / dist=poisson link= log;
run;
/*PRUEBA 1.5: 1.3 con pinocha*/
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis2 disttocon ntrees ab200
herbaceas lenosas walter / dist=poisson link= log;
run;
ods pdf close;

```

```
run;

/*****/
/*****/
/*****/
ods pdf file="C:\irene\cuellar\depredacion\estadistica\SAS\poisson_DEF.pdf";
options pagesize=max;
proc genmod data=poisson;
model survivor= dis2 disttocon ntrees ab200
herbaceas pinocha lenosas walter / dist=poisson link= log;
run;

ods pdf close;
run;
quit;
```

Estudio III: Efecto de los claros en el crecimiento y el potencial reproductivo en la regeneración post-fuego de *Pinus halepensis*

Ajuste de diferentes ANOVAS y ANCOVAS para el análisis del efecto del tiempo desde el tratamiento y la exposición en el tamaño, biomasa del fuste y crecimiento anual del regenerado. Ajuste de un modelo lineal mixto para el análisis del efecto del tiempo desde el tratamiento y la exposición en el potencial reproductivo. Programación desarrollada con el software SAS 9.2 (SAS Institute Inc., USA).

```
/* ANOVA DEL TAMAÑO: DIÁMETRO Y ALTURA*/

PROC IMPORT OUT= MASTER.ejemplo1
            DATAFILE= "C:\irene\incendio moratalla\estadistica\variablesSAS.xls"
            DBMS=EXCEL REPLACE;
            RANGE="arbolesparcela$";
            GETNAMES=YES;
            MIXED=NO;
            SCANTEXT=YES;
            USEDATE=YES;
            SCANTIME=YES;
RUN;

options pagesize=max;
ods pdf file="c:\irene\incendio
Moratalla\estadistica\definitivos\anova_parcela.pdf";

/* creamos el archivo temporal para trabajar con el: */
data arbolesparcela;
set master.arbolesparcela;
run;

/*transformación de las variables*/
data arbolesparcela;
set Arbolesparcela;
dbasal2 = sqrt(DBASAL);
h2 = sqrt(H);
run;

proc glm data=Arbolesparcela;
class year exp;
model dbasal2 = year exp year*exp;
lsmeans year exp year*exp/ cl stderr pdiff om bylevel;
run;

proc glm data=Arbolesparcela;
class year exp;
model h2 = year exp year*exp;
lsmeans year exp year*exp/ cl stderr pdiff om bylevel;
run;

ods pdf close;
quit;

/* ANCOVA DEL TAMAÑO (DIÁMETRO Y ALTURA), BIOMASA DEL FUSTE Y CREC ANUAL*/

data arbolesapeados;
```



```

set master.Arbolesapeados;
run;
ods pdf file="c:\irene\incendio moratalla\ESTADISTICA\ancova_apeados.pdf";

/*para transformar las variables*/
data arbolesapeados;
set Arbolesapeados;
dbasal2 = sqrt(DBASAL);
h2 = sqrt(H);
biomasa2 = sqrt (BIOMASA);
crec2 = sqrt (CREC);
run;

/* analisis de la covarianza DBASAL2*/
proc glm data=Arbolesapeados;
class year exp;
model dbasal2 = year exp year*exp crecprev;
lsmeans year exp year*exp/ cl stderr pdiff om bylevel;
run;

/* analisis de la covarianza H2*/
proc glm data=Arbolesapeados;
class year exp;
model h2 = year exp year*exp crecprev;
lsmeans year exp year*exp/ cl stderr pdiff om bylevel;
run;

/* analisis de la covarianza BIOMASA2*/
proc glm data=Arbolesapeados;
class year exp;
model biomasa2 = year exp year*exp crecprev;
lsmeans year exp year*exp/ cl stderr pdiff om bylevel;
run;

/* analisis de la covarianza CREC2*/
proc glm data=Arbolesapeados;
class year exp;
model crec2 = year exp year*exp crecprev Panual;
lsmeans year exp year*exp/ cl stderr pdiff om bylevel;
run;

ods pdf close;
quit;

/* MODELO MIXTO POTENCIAL REPRODUCTIVO*/

PROC IMPORT OUT= WORK.conos
            DATAFILE= "C:\irene\incendio
moratalla\ESTADISTICA\conos\conos_mixed.xls"
            DBMS=EXCEL REPLACE;
            RANGE="conos por parcela$";
            GETNAMES=YES;
            MIXED=NO;
            SCANTEXT=YES;
            USEDATE=YES;
            SCANTIME=YES;
RUN;
proc gplot data=conos;
plot conos_ha*conos_ha;

```

```

run;

*primera prueba: group=time;
proc mixed data=conos;
  class tipo time exp;
  model conos_ha = tipo|time|exp;
  repeated tipo/ subject=plot group=time type=csh;
run;
*Stopped because of infinite likelihood -> no converge;

*segunda prueba: group=exp;
proc mixed data=conos;
  class tipo time exp;
  model conos_ha = tipo time exp tipo*time tipo*exp time*exp;
  repeated tipo/ subject=plot group=time*exp type=csh;
run;
*converge pero el hessiano final no se ha definido positivamente;

*segunda prima prueba: group=time*exp con method=mivque0 ;
proc mixed data=conos method=mivque0 ;
  class tipo time exp;
  model conos_ha = tipo time exp tipo*time tipo*exp time*exp;
  repeated tipo/ subject=plot group=time*exp type=csh;
run;

proc mixed data=conos method=mivque0 ;
  class tipo time exp;
  model conos_ha = tipo time exp tipo*time tipo*exp time*exp;
  repeated tipo/ subject=plot group=time type=csh;
run;
*converge y no da error. Me parece que tiene resultados similares;

*tercera prueba: group=time*exp;
proc mixed data=conos;
  class tipo time exp;
  model conos_ha = tipo time exp tipo*time time*exp;
  repeated tipo/ subject=plot group=time*exp type=csh;
run;
* Stopped because of infinite likelihood -> no converge;

data conos;
set conos;
conos2=log(1+conos_ha);
run;

proc mixed data=conos;
  class tipo time exp;
  model conos2 = tipo|time|exp/ outpm=conos2 residual;
  repeated tipo/ subject=plot group=time type=csh;
  lsmeans tipo|time|exp / cl pdiff om bylevel;
run;
* repito sin exp e interacciones porque no son significativas;

options pagesize=max;
ods pdf file="C:\irene\incendio
moratalla\ESTADISTICA\conos\conos_mixed_nxha.pdf";

proc mixed data=conos;
  class tipo time exp;

```

```
model conos2 = tipo time tipo*time / outpm=conos2 residual ;
repeated tipo / subject=plot group=time type=csh;
lsmeans tipo time tipo*time / cl pdiff om bylevel;
run;

ods pdf close;
quit;
```

Estudio IV: Interacciones intra- e inter-específicas en plántulas de pinos mediterráneos bajo diferentes densidades de masa usando el diseño de anillos Nelder

Ajuste de un modelo logístico binomial para analizar el la densidad de la masa y la mezcla de especies en el regenerado. Cálculo de índices de competencia. Programación desarrollada con el software R (R Development Core Team, 2014).

```
#####
## AJUSTE DE LA BASE DE DATOS CONSIDERANDO LOS MUERTOS

data <- read.csv2("e:\\Documents and Settings\\irene\\supervivencia2015.csv",
                 sep=";",dec=".",header=T,na.string="NA")

### comprobaciones
muertos<- 1560-sum(data[, "muerto"])

# función que me de una base de datos definitiva con los
# árboles que se analizarían y los que no

nelderDef <- function (data,nrings){

  dataDef <- data.frame()
  for (i in 1:nrings){
    dataRing <- data[data$anillo==i,]

    anillo <- dataRing$anillo
    radio <- dataRing$radio
    pino <- dataRing$pino
    xrel <- dataRing$xrel
    yrel <- dataRing$yrel
    sp <- dataRing$sp
    d1_mm <- dataRing$d1_mm
    d2_mm <- dataRing$d2_mm
    h_cm <- dataRing$h_cm
    muerto <- dataRing$muerto
    obs <- dataRing$obs

    for (k in 1:length(xrel)){
      dist <- ((xrel[k]-xrel)^2+(yrel[k]-yrel)^2)^(1/2)
      dataDist <- data.frame(anillo, radio, pino, sp, d1_mm, d2_mm,
                            h_cm, muerto, obs, dist)
      signif <- dataDist [order(dataDist$dist),]
      dataSig <- signif [1:5,]

      if (any (dataSig$muerto == 0)){
        def <- 0
      } else {
        def <- 1
      }
      dataDef <- rbind(dataDef,cbind((dataSig [1,-10]),def))
    }
  }
  return(dataDef)
}
```

```

}

dataDef <- nelderDef(data,5)

write.csv(dataDef,"dataDef.csv",row.names=FALSE)

# deajo solo los pinos vivos con los 4 vecinos vivos:

data1 <- dataDef[which(dataDef$def2015==1),]
# y los dpv aunque estén vivos ahora mismo no son analizables
data1dpv <-data1[which(data1$obs!="dpv"),]
head(data1dpv)

# FRECUENCIAS
# sp*densidad
table(data1$sp,data1$densidad)
table(data1dpv$sp,data1dpv$densidad)

# sp*competencia.
table(data1dpv$sp,data1dpv$comp)

# sp*comp*densidad.
table(data1dpv$sp,data1dpv$comp,data1dpv$densidad)

#####
##### GRÁFICOS DE LOS ANILLOS #####
#####

#leer datos
setwd("e:/Documents and Settings/irene/Mis documentos/IRENE/anillos
nelder/estadistica/2.analisis2015")
datos<-read.csv2("vivos.csv",sep=";",dec=".",header=T,na.string="NA")
head(datos)
datos <- na.omit(datos)

# variables que necesito para hacer el ppp
diameter <- datos$d_14
x <- datos$x
y <- datos$y
sp <- datos$sp

#creo el ppp
w <- owin(c(0,71),c(0,110))#crear ventana donde estan los puntos=limite parcela
nelder_d<-ppp(x,y>window=w,marks=data.frame(diameter=diameter, sp=sp))
nelder_d #para comprobar-en este caso es un marked planar point pattern
nelder_sp<-ppp(x,y>window=w,marks=sp)
nelder_sp

# gráficos de cada anillo para ver los supervivientes
#anillo 1 - sp (lo de los diametros no queda bien)
x1 <- datos[anillo==1,4]
y1 <- datos[anillo==1,5]
sp1 <- datos[anillo==1,7]
w1 <- owin(c(0,40),c(80,115))
nelder1 <-ppp(x1,y1>window=w1,marks=sp1)
plot(nelder1)

#anillo 2 - sp
x2 <- datos[anillo==2,4]

```

```

y2 <- datos[anillo==2,5]
sp2 <- datos[anillo==2,7]
w2 <- owin(c(40,75),c(80,115))
nelder2<-ppp(x2,y2>window=w2,marks=sp2)
plot(nelder2)

#anillo 3 - sp
x3 <- datos[anillo==3,4]
y3 <- datos[anillo==3,5]
sp3 <- datos[anillo==3,7]
w3 <- owin(c(0,40),c(40,80))
nelder3<-ppp(x3,y3>window=w3,marks=sp3)
plot(nelder3)

#anillo 4 - sp
x4 <- datos[anillo==4,4]
y4 <- datos[anillo==4,5]
sp4 <- datos[anillo==4,7]
w4 <- owin(c(40,75),c(40,80))
nelder4<-ppp(x4,y4>window=w4,marks=sp4)
plot(nelder4)

#anillo 5 - sp
x5 <- datos[anillo==5,4]
y5 <- datos[anillo==5,5]
sp5 <- datos[anillo==5,7]
w5 <- owin(c(40,75),c(0,40))
nelder5<-ppp(x5,y5>window=w5,marks=sp5)
plot(nelder5)

#####
##### MODELO DE MORTALIDAD: LOGÍSTICO BINOMIAL #####
#####

# cargar datos
data.log<-read.csv2("logistic.csv",sep=";",dec=".",header=T,na.string="NA")
head(data.log)

# PRUEBAS CON CADA FACTOR, INTERACCIONES...
# especie
contrasts(data.log$sp)
model.sp <- glm(muerto ~ sp, family=binomial, data=data.log)
summary(model.sp)
# no significativo

# densidad como numerico
model.d <- glm(muerto ~ densidad, family=binomial, data=data.log)
summary(model.d)
# no es significativo

# densidad como factor
data.log[, "density.f"]<- as.factor(data.log$densidad)
contrasts(data.log$density.f)
model.d <- glm(muerto ~ density.f, family=binomial, data=data.log)
summary(model.d)
# no significativo

# competencia como numerico
model.comp <- glm(muerto ~ comp, family=binomial, data=data.log)

```



```

summary(model.comp)
# no es significativo

# competencia como factor
data.log[, "comp.f"] <- as.factor(data.log$comp)
contrasts(data.log$comp.f)
model.comp <- glm (muerto ~ comp.f, family=binomial, data=data.log)
summary (model.comp)
# no es significativo

# por si acaso hago las interacciones
model.int <- glm (muerto ~ sp*density.f, family=binomial, data=data.log)
summary (model.int)
model.int <- glm (muerto ~ sp*comp.f, family=binomial, data=data.log)
summary (model.int)
model.int <- glm (muerto ~ density.f*comp.f, family=binomial, data=data.log)
summary (model.int)
model.int <- glm (muerto ~ sp*densidad*comp, family=binomial, data=data.log)
summary (model.int)
# NINGUNO AJUSTA

#####
##### CÁLCULO DEL ÍNDICE DE HEGYI #####
##### Y ANÁLISIS DEL RADIO ÓPTIMO #####
#####

#cargar librerías necesarias
install.packages('spatstat')
library(spatstat)
install.packages('siplab')
library(siplab)
library(Cairo)

# Hegyi index: programación general

summary(pairwise(nelder_d, maxR=10, kernel=powers.ker,
                 kerpar =(list(pi=1,pj=1,pr=1, smark="diameter"))))

# El Ci esta en el dataframe de las marks
pppCi<-pairwise(nelder_d, maxR=10, kernel=powers.ker,
               kerpar =(list(pi=1,pj=1,pr=1, smark="diameter")))
Ci10 <- marks(pppCi)

# Hegyi index: cálculo en función del radio

# hago un bucle para calcularlo para maxR de 0.5 a 8 m cada 0.5 m
Rmax <- c(0.5,1,1.5,2,2.5,3,3.5,4,4.5,5,5.5,6,6.5,7,7.5,8)
Ci <- data.frame()

for (i in Rmax){
  pppCi<-pairwise(nelder_d, maxR=i, kernel=powers.ker,
                 kerpar =(list(pi=1,pj=1,pr=1, smark="diameter")))
  Ci <- rbind(Ci,marks(pppCi))
}

# Ci me saca todos los Ci en la misma columna. Lo paso a dataframe
diameter <- Ci[1:1101,1]
sp <- Ci[1:1101,2]
Ci0.5 <- Ci[1:1101,3]

```

```

Ci1 <- Ci[1102:2202,3]
Ci1.5 <- Ci[2203:3303,3]
Ci2 <- Ci[3304:4404,3]
Ci2.5 <- Ci[4405:5505,3]
Ci3 <- Ci[5506:6606,3]
Ci3.5 <- Ci[6607:7707,3]
Ci4 <- Ci[7708:8808,3]
Ci4.5 <- Ci[8809:9909,3]
Ci5 <- Ci[9910:11010,3]
Ci5.5 <- Ci[11011:12111,3]
Ci6 <- Ci[12112:13212,3]
Ci6.5 <- Ci[13213:14313,3]
Ci7 <- Ci[14314:15414,3]
Ci7.5 <- Ci[15415:16515,3]
Ci8 <- Ci[16516:17616,3]

anillo <- datos$anillo
radio <- datos$radio
pino <- datos$pino
crec <- datos$dif_d

datosCi <- data.frame(anillo, radio, pino, sp, diameter, crec,Ci0.5, Ci1, Ci1.5,
Ci2, Ci2.5,Ci3, Ci3.5, Ci4, Ci4.5, Ci5,Ci5.5, Ci6, Ci6.5, Ci7, Ci7.5, Ci8)

# correlaciones para ver que radio de influencia es el mejor
# correlaciones crecimiento con Ci, independientemente de la sp
datosCor <- data.frame(crec,Ci0.5, Ci1, Ci1.5, Ci2, Ci2.5,Ci3, Ci3.5,Ci4, Ci4.5,
Ci5, Ci5.5, Ci6, Ci6.5,Ci7, Ci7.5, Ci8)
cor(datosCor)

# cuanto mayor es el radio, mayor es la influencia

# AUMENTO EL RADIO APARTE PARA QUE NO TARDE TANTO EL BUCLE
Rmax <- c(8.5,9,9.5,10,10.5,11,11.5,12,12.5,13)
Ci <- data.frame()

for (i in Rmax){
  pppCi<-pairwise(nelder_d, maxR=i, kernel=powers.ker,
                 kerpar =(list(pi=1,pj=1,pr=1, smark="diameter")))
  Ci <- rbind(Ci,marks(pppCi))
}

diameter <- Ci[1:1101,1]
sp <- Ci[1:1101,2]
Ci8.5 <- Ci[1:1101,3]
Ci9 <- Ci[1102:2202,3]
Ci9.5 <- Ci[2203:3303,3]
Ci10 <- Ci[3304:4404,3]
Ci10.5 <- Ci[4405:5505,3]
Ci11 <- Ci[5506:6606,3]
Ci11.5 <- Ci[6607:7707,3]
Ci12 <- Ci[7708:8808,3]
Ci12.5 <- Ci[8809:9909,3]
Ci13 <- Ci[9910:11010,3]

datosCi <- data.frame(anillo, radio, pino, sp, diameter, crec,
                     Ci0.5, Ci1, Ci1.5, Ci2, Ci2.5,Ci3, Ci3.5, Ci4, Ci4.5,
Ci5,Ci5.5, Ci6, Ci6.5, Ci7, Ci7.5, Ci8, Ci8.5, Ci9, Ci9.5, Ci10,Ci10.5, Ci11,
Ci11.5,Ci12,Ci12.5,Ci13)

```

```

# Para sacarlo a excel:
write.csv(datosCi,"datosCi.csv",row.names=FALSE)

#####
##### ANÁLISIS PRELIMINARES PARA LAS CORRELACIONES #####
# CORRELACIONES ENTRE LOS Ci Y LOS CRECIMIENTOS #####

x <- datosCi[,6]
y <- datosCi[,7:32]
cor(x,y)
cor.test(x,Ci13)
# todos son significativos!

#####
##### CÁLCULO DE VALORES MEDIOS/MIN/MAX DE Ci ##

# con el data.frame datosCi
head(datosCi)

minimo <- c()
maximo <- c()
media <- c()

for (i in 6:32){

  minimo <- c(minimo,min(datosCi[,i]))
  maximo <- c(maximo,max(datosCi[,i]))
  media <- c(media,mean(datosCi[,i]))
}

# correlaciones
x <- datosCi[,6]
y <- datosCi[,7:32]
pearson <- c(0,cor(x,y))
cor.test(x,Ci0.5)

##### como las correlaciones no me aclaran que radio elegir (Linares et al 2013)
##### hago regresiones lineales como en Linares et al (2009)

m<- lm(Ci4.5~crec,data=datosCi)
summary(m)
# me pasa lo mismo que con las correlaciones

##### gráfico boxplot Ci5.5 vs anillos (densidades)

pino1 <- c(datosCi[datosCi$pino==1,17])
pino2 <- c(datosCi[datosCi$pino==2,17])
pino3 <- c(datosCi[datosCi$pino==3,17])
pino4 <- c(datosCi[datosCi$pino==4,17])
pino5 <- c(datosCi[datosCi$pino==5,17])
pino6 <- c(datosCi[datosCi$pino==6,17])
pino7 <- c(datosCi[datosCi$pino==7,17])
pino8 <- c(datosCi[datosCi$pino==8,17])
pino9 <- c(datosCi[datosCi$pino==9,17])
pino10 <- c(datosCi[datosCi$pino==10,17])

boxplot(pino1,pino2,pino3,pino4,pino5,pino6,pino7,pino8,pino9,pino10,names=c(1:10),ylab = "Ci (R=5.5)", xlab = "Ring number")

```

```
#para sacarlo de R con libreria Cairo
Cairo(file=("fig8.png"),
      width=1200,
      height=40,
      pointsize=30)

boxplot(pino1,pino2,pino3,pino4,pino5,pino6,pino7,pino8,pino9,pino10,names=c(1:1
0),ylab ="Ci (R=5.5)", xlab ="Ring number")
dev.off()
```




**ANEXO II: TRABAJOS PUBLICADOS
EN REVISTAS SCI A RAIZ DE LA TESIS**

Extreme climate conditions limit seed availability to successfully attain natural regeneration of *Pinus pinaster* in sandy areas of Central Spain

RUANO, Irene; MANSO, Rubén; FORTIN, Mathieu; BRAVO, Felipe

REFERENCIA COMPLETA: Ruano, I.; Manso, R.; Fortin, M.; Bravo, F. 2015. Extreme climate conditions limit seed availability to successfully attain natural regeneration of *Pinus pinaster* in sandy areas of Central Spain. Can J Forest Res

DOI: 10.1139/cjfr-2015-0257

RESUMEN

La regeneración natural está formada por diferentes sub-procesos, cada uno de ellos influenciados por factores climáticos y relacionados con la masa forestal. Estas dinámicas complejas determinan el éxito de la regeneración natural. El objetivo de este estudio era investigar el patrón interanual del sub-proceso de la dispersión de semilla del pino marítimo. Para lograrlo se controló la lluvia de semilla bajo cuatro niveles de densidad de la masa en el dispositivo experimental de Mata de Cuéllar, en el centro de España, durante diez años. Se ajustó un modelo lineal generalizado para analizar los efectos de diferentes variables climáticas y la densidad de la masa en la dispersión de semilla anual. Las variables climáticas se eligieron entre las que pueden afectar a las fases fenológicas claves durante la producción y dispersión de semillas: temperatura mínima en octubre dos años antes de la dispersión (durante el crecimiento del cono), precipitación en abril un año antes de la dispersión (durante el crecimiento del cono) y la precipitación en octubre y noviembre un año antes de la dispersión (durante la maduración del cono). Además la densidad de la masa se incluyó mediante un índice espacial que llamamos índice de fuente de semilla. La temperatura parece que controla el crecimiento primario del cono. La ausencia de precipitación limita el crecimiento secundario mientras que parece que dificulta la

maduración final. Esto muestra que la dispersión de la semilla puede ser un cuello de semilla para la regeneración natural de *Pinus pinaster* en masas con bajas densidades, como se ha observado en las zonas de cortas a hecho y altas densidades de corta, especialmente con escenarios climáticos extremos.

ABSTRACT

Natural regeneration comprises different sub-processes, each of them driven by specific climatic and stand-related factors, which determine the success of natural regeneration. The objective of this study was to investigate the seed availability of maritime pine. To meet this objective seed rain was monitored for four different levels of stand density at the experimental site of Cuéllar, Spain, during a ten-year period. A generalized linear mixed model was fitted to test the effects of climatic variables and stand density on the annual seed production and seed rain. The climatic covariates were chosen among those thought to affect the key physiological phases governing these sub-processes: minimum temperature in October two years before dispersal (cone growing), April precipitation one year before dispersal (cone growing) and October-November precipitation one year before dispersal (cone maturation). No climate variable related to flowering or seed rain process was significant. Moreover, stand density was considered through a spatially explicit index called seed-source index. Primary cone growth was limited by extreme cold events. Absence of precipitation limits secondary growth while it appears to hinder final cone ripening. It turns out that seed production and seed rain may be a bottleneck for natural regeneration of *Pinus pinaster* under low stand densities, especially under extreme climatic scenarios.

INTRODUCTION

It is well established that natural regeneration methods contribute to effectively and economically perpetuate natural ecosystems in the long term (Barnes et al. 1998). As a result, silviculture treatments that favour natural regeneration are one of the main issues in sustainable forest management, especially in Mediterranean forests, where disturbances like fire or grazing may cause erosion and extreme climatic conditions can compromise natural regeneration success (Scarascia-Mugnozza et al. 2000).

Natural regeneration consists of different sub-processes such as seed production, seed dispersal, seed storage and predation, seed germination and establishment. Multiple factors can affect each one of these sub-processes, and may determine natural regeneration success. Consequently, it is crucial to identify these factors and determine their influence on the entire process (Price et al. 2001).

Seed production and dispersal are particularly relevant in natural regeneration since they initiate the whole process. Seed dispersal directly depends on the amount of seeds produced, the availability of appropriate dispersal agents and the maximum distance over which seeds can be dispersed (Price et al. 2001). In addition, these sub-processes have been reported to play a major role in seedling spatial distribution so they are widely considered as key processes to understand forest dynamics (Dovčiak et al. 2005; Nathan and Muller-Landau 2000).

Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) is a western Mediterranean species of great economic, ecological and aesthetic value. This is especially true for the Castilian Plateau in central Spain, where this species covers more than 114 000 ha, which represents about 7.5% of the species' European distribution. In Spain, *Pinus pinaster* natural regeneration has been studied in post-fire conditions (Calvo et al. 2007; Fernández et al. 2008; Vega et al. 2009, 2008) and in natural stands not affected by serious disturbances (González-Alday et al. 2008; Miguel Pérez et al. 2008; Rodríguez-García et al. 2011, 2008; Ruano et al. 2009; Del Peso et al. 2012). Studies in natural stands have focused on the Castilian Plateau's stands. Although some authors suggested that natural regeneration of *Pinus pinaster* was overall sufficient in this region (Miguel Pérez et al. 2008), a large array of conditions has been reported: from scarce or even null (González-Alday et al. 2009; Ruano et al. 2009) to excessive regeneration (Rodríguez-García et al. 2008). The ecological and silvicultural factors behind this variability remain unclear, their study being hindered by the lack of long-term monitoring data (Bravo et al. 2012). The knowledge of interannual *Pinus pinaster* seed rain pattern and the contribution of this sub-process to regeneration success or failure are particularly poor.

The study of seed dispersal in the Mediterranean basin has traditionally focused on the spatial patterns of different species: *Pinus pinaster* (Juez et al. 2014); *Pinus pinea* (Manso et al. 2012), *Pinus halepensis* (Nathan and Ne'eman 2004), *Abies alba* and *Fagus sylvatica* (Sagnard et al. 2007). Surprisingly, the effect of climate on seed production, which may determine seed rain temporal dynamics, has been overlooked. Currently, there is increasing agreement on the critical influence of climate on the key physiological stages of cone ripening in coniferous species, either limiting or boosting seed production (Calama et al. 2011; Keyes and Manso 2015; Mutke et al. 2005).

Although there is no evidence yet, this may also be the case for *Pinus pinaster*, given the two-year cone maturation period and the harsh climatic conditions of the Castilian Plateau. More specifically, flowering occurs in spring of the first year, leaf buds emerge in April and female strobili develop in May; cone growth typically takes place after the first summer; and final cone ripening occurs by the second autumn. Seed are dispersed over spring and summer immediately after completion of ripening (Auñón and Tadesse 2000; Rodríguez Soalleiro et al. 2008).

The main objective of this study was to quantify the effect of climate on the interannual pattern of *Pinus pinaster* seed production and seed rain. To meet this objective, seed rain was monitored for four different levels of stand density at the experimental site of Cuéllar, central Spain, during a ten-year period. The climatic variables thought to affect the physiological phases of cone ripening were tested in a generalized linear mixed-effects model. Our hypotheses were that (1) the interannual seed production and seed rain pattern is climate-mediated; (2) stand density has a positive effect on the overall amount of dispersed seeds; (3) seed limitations can be found after clearcuttings and extreme climate conditions. We expect that the findings derived from this study will contribute to our understanding of the impact of climate on seed production and seed rain for different levels of density. In turn, this will help define the most appropriate forest management strategy for ensuring natural regeneration in this type of forest.

MATERIALS AND METHODS

1. Study area and monitoring procedures

The experiment was carried out in a natural *Pinus pinaster* stand at the long-term experimental site of Mata de Cuéllar, Segovia, central Spain (41° 22'N, 4° 29' W, see Figure 1). The site is located in a flat, sandy region characterized by a semi-arid Mediterranean climate, with a strong summer drought and a period of potential frost of at least three months. Mean annual precipitation is 610 mm and mean annual temperature is 11.2 °C. The

floristic community within the stand is composed of continental Mediterranean annual species typical of central Spain, *Micropyrum tenellum* (L.) Link, *Sedum amplexicaule* DC., *Vulpia myuros* (L.) C.C. Gmelin, *Lupinus angustifolius* L., with patches of shrubs, *Lavandula pedunculata* Miller and *Helichrysum italicum* (Roth) G. Don, and isolated stone pine trees (*Pinus pinea*). Silviculture in the area is traditionally based on natural regeneration following a seed-tree system adapted to resin production, leading to low stand densities.

The experimental site consisted of ten 70 x 70 m plots that were established in 2004 for an integrated analysis of maritime pine regeneration. Four treatments were tested in a split-plot design: control and 3 harvest intensities (25%, 50% and 100% reduction of initial basal area) (Table 1), where one plot corresponded to the control and the harvest intensities were replicated three times. The average basal area of the plots before harvest was 17.4 m² ha⁻¹. In each plot, nine seed traps (1m x 1m) were located following a systematic design (Figure 1) in order to collect dispersed seeds every month from 2004 to 2013. Seed traps are raised from the ground approximately 30 cm, the base is made by a grid to recollect the seeds and it is covered by a wire mesh to avoid seed predation.

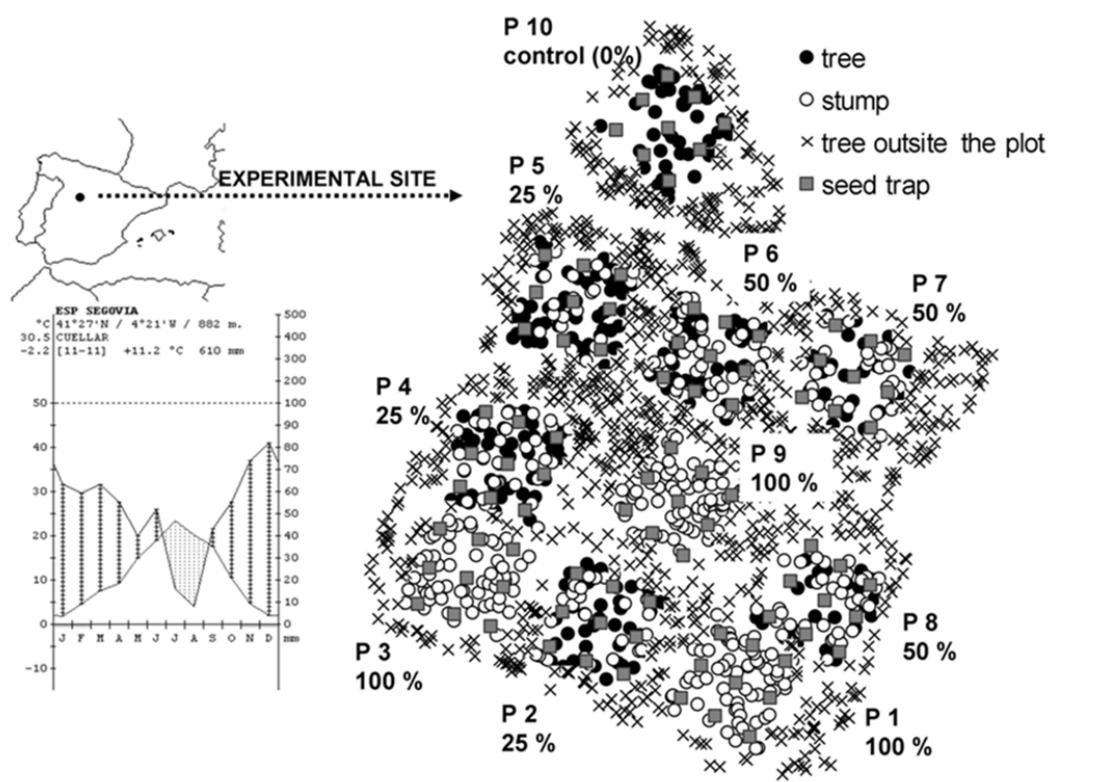


Figure 1. Location of the experimental design with a climodiagram. Position of all the trees and stumps of the experimental site and position of the seed traps and nursery trays to control predation. Harvest intensity is indicated near each plot. Climodiagram from Rivas-Martínez and Rivas-Sáenz (1996-2009)

Table 1. BA: Basal area (m²/ha) and N: stand density (trees/ha) before and after harvest in the experimental site plots

Plot	harvest intensity	BA before harvest	BA after harvest	N before harvest	N after harvest
1	100%	16.64	0.00	136.73	0.00
2	25%	17.66	13.25	140.82	79.59
3	100%	17.89	0.00	126.53	0.00
4	25%	18.03	13.68	161.22	95.92
5	25%	21.35	16.06	173.47	124.49
6	50%	20.85	10.24	187.76	83.67
7	50%	14.06	7.01	114.29	44.90
8	50%	15.07	7.96	130.61	63.27
9	100%	18.91	0.00	153.06	0.00
10	0%	13.46	13.46	95.92	95.92

2. Data analysis

a. Response variable

In order to analyse interannual seed production and seed rain dynamics of maritime pine, we selected the number of seeds collected each year in each seed trap as response variable. Considering that each trap covers an area of 1 m², the response variable is actually a seed density (seeds/m²). This variable is a count and consequently we assumed it followed a Poisson distribution. Therefore, a Poisson regression model based on a log link function was used. Let us denote plots, traps and years with indices i, j and k , respectively, such that $i = 1, 2, \dots, 10, j = 1, 2, \dots, 9$ and $k = 1, 2, 3 \dots 10$. Then,

$$y_{ijk} \sim \text{Poisson}(\lambda_{ijk})$$

$$\lambda_{ijk} = \exp^{\mathbf{x}_{ijk}\boldsymbol{\beta}}$$

where y_{ijk} is the number of seeds collected in trap j of plot i over year k , λ_{ijk} is the expectation of the Poisson distribution, \mathbf{x}_{ijk} is a row vector of covariates possibly affecting dispersal and $\boldsymbol{\beta}$ is a column vector of parameters.

b. Explanatory variables

In order to test our first hypothesis, different explanatory climate variables were evaluated to represent the potential climatic drivers of seed production. Preliminary Pearson correlations between a number of potential predictors and the response variable were

computed. As a result, 17 candidate climatic variables were selected according to the key physiological processes involved in cone ripening:

- Flowering (two years before dispersal): total precipitation and days of precipitation in April and May; maximum wind velocity in May; mean and maximum temperature in April; frost days in May. Frost days are defined as those days with minimum temperature lower than 0 °C.
- Primary growth (two years before dispersal): minimum temperature in October; frost days in October; Walter's summer drought index (Walter 1973). This index is assessed as: (mean daily temperatures from June to August) – (0.333 x (mean daily rainfall from June to August)). Higher values indicate more intense drought. Walter's index has been used to analyse the effects of summer drought on the reproduction of other Mediterranean species (Espelta et al. 2011, 2008) and maritime pine seed predation (Ruano et al. 2015).
- Secondary growth (one year before dispersal): total precipitation in April; frost days in March and severe frost days in March. Severe frost days are defined as those days with minimum temperature lower than -5°C.
- Final cone ripening (one year before dispersal): total precipitation in October and November.
- Seed release: precipitation days in May; maximum wind velocity in summer; mean temperature in August; frost days in April.

Climatic data were obtained from a nearby meteorological station managed by the Instituto Tecnológico Agrario de Castilla y León, placed to approximately 20 km from the experimental site (www.inforiego.org).

In addition to climate drivers, seed production and seed rain are likely affected by stand density in the close vicinity of the traps. It can reasonably be expected that higher stand density around a particular trap would lead to a greater number of seeds. A spatial explicit index similar to competition index in growth modeling (Weiskittel et al. 2011) was defined to account for this tree density-distance effect. For the sake of clarity, we will refer to this index as the seed-source index.

The seed-source index was calculated for each seed trap as the sum of the inverse distances between the seed trap and all potential seed sources. Trees within a 20-m distance from each seed trap were considered as seed sources. We chose this distance in the light of the

estimated dispersal distance of *Pinus pinaster* for the Castilian Plateau in the existing literature (Juez et al. 2014).

c. Model fitting and evaluation

The traditional Poisson regression model relies on the assumption of independence. However, given the experimental design and the permanent plots, it could be reasonably expected that the observations from the same trap, plot and year were not independent. The mixed-model approach is one method among others that makes it possible to address this issue of dependent observations through the specification of random effects. Random effects are actually error terms that account for some unobserved explanatory variables at the trap, plot and year level (Gregoire 1987). The mixed-model approach has been widely used in forestry (e. g. Calama and Montero 2007; Collet et al. 2001; Manso et al. 2013).

Preliminary models were fitted for each explanatory variable to identify which one of them had an influence on the response. During this step, power (x^2 , $x + x^2$), logarithmic ($\log x$, $x + \log x$) or square root (\sqrt{x} , $x + \sqrt{x}$) transformations of the variables were tested too. In a second step, the variables and transformation identified during the first step were sequentially included in the model. Several covariates were rescaled to avoid numerical problems. Both steps were assisted by a visual assessment of standardized residuals to make sure there were no unaccounted trends left in the model. Because climatic variables are usually correlated, we did not test all of them at the same time. Once the standardized residuals showed no persistent trend, plot, trap and year random effects were specified on the model intercept and the resulting mixed model was refitted. After several trials, only the plot and trap random effects were kept. The fixed effects structure was revised when needed. Competing models were compared in terms of Akaike's Information Criterion (AIC) (Akaike 1973) and statistical significance was set at $\alpha=0.05$. The resulting generic model could be expressed as

$$\lambda_{ijk} = \exp^{x_{ijk}\beta + u_i + u_{ij}}$$

$$u_i \sim N(0, \sigma_{plot}^2)$$

$$u_{ij} \sim N(0, \sigma_{trap}^2)$$

where u_i and u_{ij} are two random effects common for the observations from the same plot and seed trap respectively. Random effects are assumed to be independent among levels and normally distributed with mean 0 and variances σ_{plot}^2 and σ_{trap}^2 , respectively.

Model accuracy and unbiasedness were evaluated through the root mean squared error (RMSE), mean error (E) and model efficiency (EF). Adding random effects in the model had a major consequence on the predictions. The expectation of the model conditional on the random effect is $E[y_{ijk} | u_i, u_{ij}] = \exp^{x_{ijk}\beta + u_i + u_{ij}}$. However, when the expectation of the model is marginalized over the distribution of the random effects it results that $E[y_{ijk}] \neq \exp^{x_{ijk}\beta}$. This is due to the nonlinear form of the function and it is commonly referred to as Jensen's (1906) inequality. Because we assumed that u_i and u_{ij} follow a Gaussian distribution and are independent from each other, this marginalization reduces to the back-transformation of a

log-transformed variable (see Duan 1983): $E[y_{ijk}] = \exp^{x_{ijk}\beta + \frac{\sigma_{plot}^2 + \sigma_{trap}^2}{2}}$.

In order to check whether the Poisson assumption held, theoretical frequencies from marginalised model predictions were evaluated and compared with the observed frequencies in the data as suggested in Lambert (1992) and Fortin and DeBlois (2007). All statistical analyses were performed in R (R Development Core Team 2014).

RESULTS

The fitted model proved accurate, the bias and the root mean square error being relatively small. No major departures from the assumption of Poisson distribution were found. The random effects notably improved the model goodness-of-fit (AIC=9278.9 without random effects; AIC=7128.3 with random effects). The estimated variances of the plot and seed trap random effects were $\hat{\sigma}_{plot}^2 = 0.0139$ and $\hat{\sigma}_{trap}^2 = 0.1248$, respectively. The best model in terms of AIC was:

$$E[\widehat{y_{ijk}}] = \exp^{\widehat{\beta}_0 + \widehat{\beta}_1 \cdot SSI + \widehat{\beta}_2 \cdot \log(SSI+1) + \widehat{\beta}_3 \cdot \frac{Tmin_{Oct}}{10} + \widehat{\beta}_4 \cdot \frac{P_{Apr}}{100} + \widehat{\beta}_5 \cdot \frac{P_{OctNov}}{100} + \widehat{\beta}_6 \cdot \log\left(\frac{P_{OctNov}}{100}\right) + u_i + u_{ij}}$$

where SSI : is the seed-source index; $Tmin_{Oct}$: minimum temperature in October two years before dispersal; P_{Apr} : April precipitation one year before dispersal; P_{OctNov} : October and November precipitation one year before dispersal (Table 2). Maximum likelihood estimates and their standard errors are shown in Table 3.

Table 2. Characteristics of the significant variables: sampling size (n), mean, maximum, minimum and standard deviation.

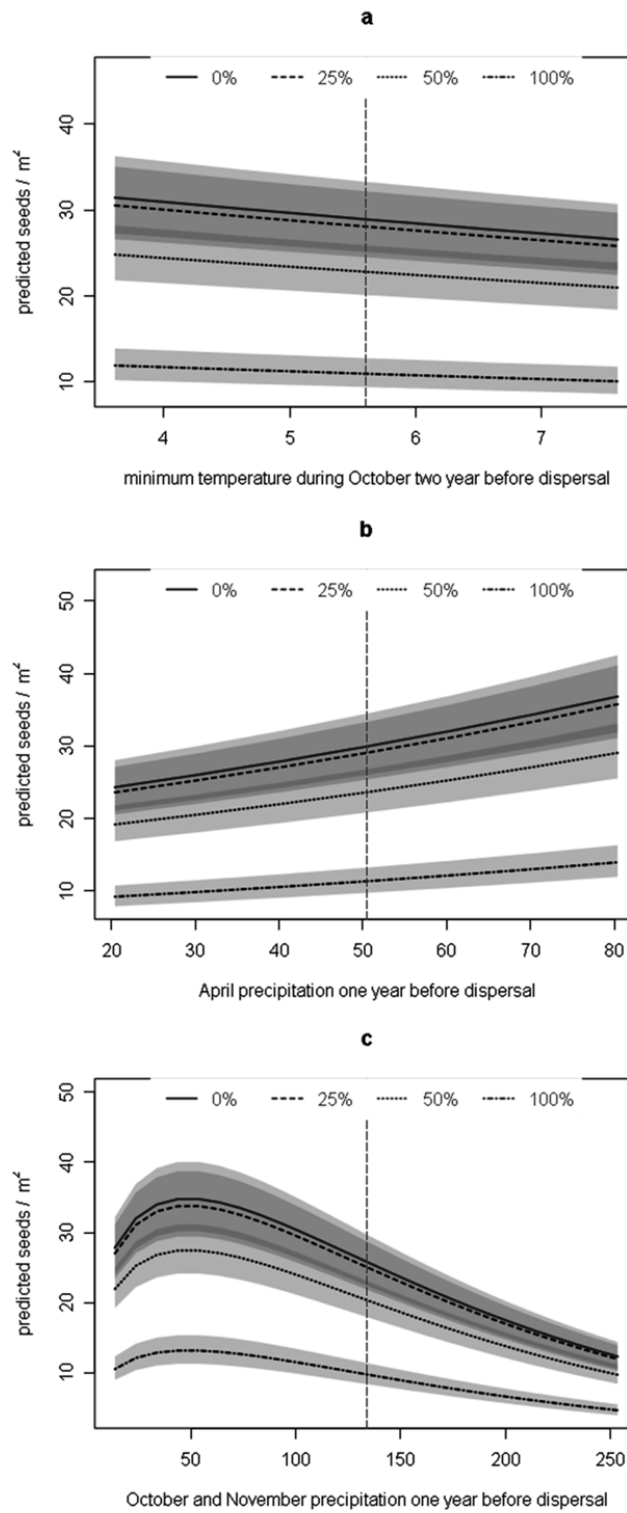
	n	Mean	Maximum	Minimum	Standard deviation
Seeds	900	16	114	0	15.269
Seed-source index (SSI)	90	0.823	2.789	0.000	0.583
Tmin _{Oct} (primary growth)	10	5.517	7.970	3.610	1.552
P _{Apr} (secondary growth)	10	46.10	82.63	20.40	17.323
P _{OctNov} (final ripering)	10	110.30	260.60	13.59	68.004

The effects of the explanatory variables on the response variable are presented in Figures 2 and 3. For each harvest intensity, predicted seed densities and their confidence intervals were generated over the observed range of each climatic variable in the study area while setting all the other covariates to their mean values. As regards climate, October minimum temperatures had a negative effect on predicted seed densities two years later (Figure 2a). This corresponded to the beginning of cone primary growth. In regard to secondary growth, predicted seed densities increased along with April precipitation one year before dispersal (Figure 2b). Concerning final cone ripening, an optimal value of October and November precipitation (50 mm approximately) was found to maximize the predicted seed densities (Figure 2c). This optimum occurs close to the lower limit of the recorded precipitation range of October and November. Beyond this value, increasing precipitation seems to reduce seed density.

Table 3. Fitted fixed effects. Estimated parameters, standard error and P-value. AIC (Akaike's Information Criterion): 7128.3; BIC (Bayesian Information Criterion): 7171.5; log-likelihood: -3555.1.

Effect	Parameter	Estimate	Standard Error	P-value
Intercept	β_0	2.591	0.138	$<2*10^{-16}$
SSI	β_1	-1.612	0.384	$2.67*10^{-5}$
log (SSI + 1)	β_2	4.305	0.730	$3.64*10^{-9}$
Tmin _{Oct} (primary growth)	β_3	-0.421	0.070	$<2*10^{-16}$
P _{Apr} (secondary growth)	β_4	0.692	0.046	$<2*10^{-16}$
P _{OctNov} (final ripering)	β_5	-0.833	0.036	$2.5*10^{-9}$
log (P _{OctNov})(final ripering)	β_6	0.405	0.024	$<2*10^{-16}$

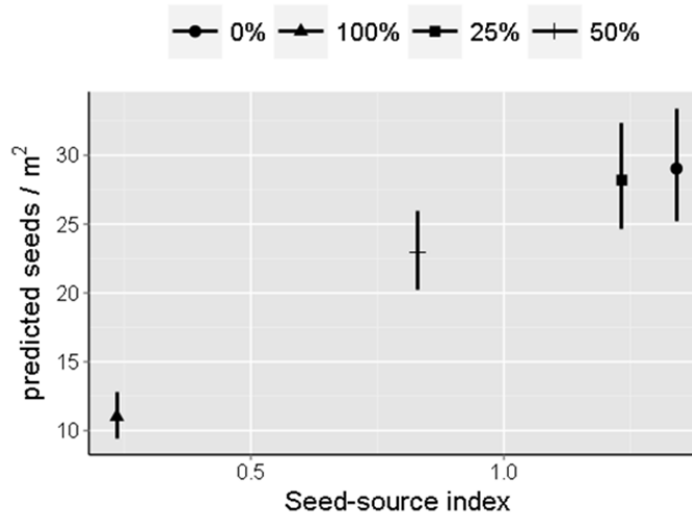
Figure 2. Predicted seed densities and their confidence intervals for each harvest intensity. Vertical long dash lines indicate the mean values of each climatic variable



In the case of the seed-source index, predicted seeds and its confidence intervals were produced considering the mean value of the index for each harvest intensity and the mean value of the climatic variables (Figure 3). It turned out that an increase of the index induced an increase of seed densities which ranged from 11 to 29 seeds/m². The trend appeared to be slightly quadratic or asymptotic.

The predicted seed density for the 50%-harvest intensity (22 seeds/m²) was twice that of the clearcutting treatment (11 seeds/m²). Predicted seed densities in 25%-harvest intensity and in the control were around 30 seeds/m², which was three times larger than those predicted in the clearcutting treatment (Figure 3). There were no significant differences between the 25%-harvest intensity and the control (Figure 2).

Figure 3. Predicted seed densities and their confidence intervals for each mean value of the seed-source index for each harvest intensity



DISCUSSION

Very few studies have addressed the seed availability, being mainly focused on the identification of spatial patterns, either as a result of a physical process (Barbeito et al. 2008; Clark et al. 1999; Manso et al. 2012), a wind-mediated process (Bullock and Cla or an animal-mediated process (Westcott et al. 2005). The main constraint in the assessment of the climate effect on seed dispersal is the scarcity of long-term time series that fully depict plant response to climatic conditions. With few exceptions (e.g. Mutke et al. 2005, Calama et al. 2011, Keyes and

Manso 2015), most studies on seed dispersal are based on short-term monitoring (e.g. Hamann 2004). Here, a 10-year seed rain time series has been used, a period that represents half the usual regeneration period for *Pinus pinaster* in operational management units. The length of this time series contributes to the strength of this work. Despite this, our experimental design shows some weaknesses. For instance there is only one experimental site and only one control plot. Moreover plots are very close in some cases or some seed traps are too close to trees outside the plots, affecting the correct identification of the seed source.

We can confirm our first hypothesis of a climate-mediated interannual seed production pattern. Specifically all considered explanatory variables were exclusively related to cone growth and maturation. Rodríguez Soalleiro et al. (2008) asserted that flowering in *Pinus pinaster* is affected by light, temperature, precipitation and drought. We tested the effect of precipitation, wind velocity or frosts as potential surrogates but none of them were found to be significant in our analysis. Similarly, we did not find any association between climatic variables and seed rain. Apparently, high temperatures may favour cone opening (Nathan et al., 1999; Tapias et al., 2001) although this may refer serotinous species and the local provenance of this study is weakly serotinous. Serotinity in Mediterranean ecosystems can be a key question for seed dispersal pattern. Some Mediterranean species are adapted to fire ensuring regeneration after it. This is the case of serotinous cones, which are able to hold mature seeds for dispersal after fire forming a long-term canopy seed bank (Daskalakou and Thanos 1996; Tapias et al. 2001). Moreover during this period, when mature seeds are in the cones before seed release, predation could affect seed availability. In this case *Pinus pinaster* can be serotinous or non-serotinous because there is a high intraspecific variability (Tapias et al. 2004). Castilian Plateau provenance is considered as weakly serotinous (Tapias et al. 2004, 2001). In addition, no fire occurred in our experimental site, at least during the last 10 years. In this respect, its serotinity is not expected to have played a significant role during the study period.

The positive effect of precipitation during the period of secondary cone growth points out that water stress is a limiting factor for seed production in *Pinus pinaster* in the Castilian Plateau. These findings coincide with those of Mutke et al. (2005) and Calama et al. (2011) for *Pinus pinea* in the same area. Also, Calama et al. (2011) observed a negative effect of the number of days with severe frost during the first winter after cone initiation. Interestingly, we found that the higher the minimum temperature in October of the first year, the lower the predicted number of seeds was.

Brunet et al. (2009) carried out different regionalized climate scenarios for 21st century in Spain. The different regional models used in that study agree on an increase of the

minimum, maximum and mean temperatures throughout the country. In contrast, predictions on precipitation trends are not as consistent. Nevertheless, a slight reduction of precipitation in the western half of the Iberian Peninsula and a slight increase in the eastern half is expected (Brunet et al. 2009). As it applies to our case, mean temperature in autumn is expected to increase between 2°C and 6°C while precipitation in spring may decrease between 20 and 50 mm. As a result of both effects, seed rain could be strongly reduced. However, this reduction effect might be partly compensated for by the effect of precipitation in autumn, which is expected to decrease by 40 mm. In the light of these predictions, it is clearly necessary to further analyse the effect of climate change on seed dispersal process.

Our findings are based on the response of seed rain to current climatic normals. For example, autumn conditions are informative of *Pinus pinaster* seed rain because there are key physiological processes that usually take place in that season. However, climatic forecasts for the Mediterranean region in the next years could change the behavior of the species, bringing forward or delaying processes as mega- and micro-sporangia production or cone maturation. In fact, evidences of changes in species ranges has already been observed (Thuiller et al. 2008). In the case of coming with climate change predictions significant climatic variables obtained in the present work could change because species phenology could change too, so it would be necessary to review species biology.

Our results also confirm our second hypothesis, since stand density is one of the main drivers for seed production and seed rain. On the other hand, low stand density in a given area may result in local seed limitation. For example, Lucas-Borja et al. (2012) observed an increasing number of collected seeds along with stand density in a *Pinus nigra* forest in Central Spain. On the other hand, higher stand density may lead to an overall decrease in the number of dispersed seed due to competition. This is the case of *Pinus pinea* stands located in the Castilian Plateau (Calama et al. 2011; Manso et al. 2014). Our results confirm these trends: as stand density increases as measured through the seed-source index, the marginal gain in seed density decreases. If a denser stand had been available in our study, a seed density decrease with respect to the control plot might have been found. In any case our index, assessed similarly to classic competition indexes, has worked well for predicting seed availability.

In the light of the aforementioned findings, a critical question remains unanswered: when considering the temporal dimension, can seed production and seed rain be a bottleneck for natural regeneration of *Pinus pinaster* in the Castilian Plateau? According to Matney and Hodges (1991) a recruit density of 2000 seedlings/ha is the minimum requirement for successful natural regeneration. However, a density of between 1000 and 1500 viable

trees/ha may be considered satisfactory in stands with abiotic stress (Rodríguez-García et al. 2010). Several factors can negatively affect the subsequent stages of the regeneration process after dispersal, namely predation of the dispersed seeds and the limiting climatic conditions occurring in the Mediterranean ecosystems during the initial months of seedling establishment (Miguel Pérez et al. 2008). The impact of predation, germination failure and seedling survival in the specific case of *Pinus pinaster* can be analysed taking other experiments carried out in the same experimental site into account: Ruano et al. (2015) studied the effect of predation on belowground seed bank. They observed mean percentages of seed predation around 75% for control and clear cutting plots, around 86% for 25% harvest intensity plots and around 92% for 50% harvest intensity plots. Moreover, Ruano et al. (2009) analysed the effect of harvest intensity and summer water regimes on germination and seedling survival during 18 months. They observed percentages of germination around 40% for clearcut, control and 50% harvest intensity plot and around 60% for 25% harvest intensity plot. Furthermore, they found percentages of seedling survival around 13% for clear cut plot, around 25% for control and 50% harvest intensity plots and around 45% for 25% harvest intensity plot.

Taking into account these percentages, it is possible to obtain a rough estimate of the required seed rain to reach the threshold of 2000 seedlings/ha for successful establishment. Seed densities of around 5 seeds/m² for 25% harvest intensity plots, around 9 seeds/m² for control plots, around 18 seeds/m² for clearcut plots and around 25 seeds/m² for 50% harvest intensity plots would be necessary to ensure a successful regeneration. According to our results, current seed rain could be enough in the control and 25% harvest intensity, even if less favourable climatic conditions occurred. However, natural regeneration may fail in the other cases. Mean predicted seed rain in 50% harvest intensity plots was around 23 seeds/m², becoming progressively lower under more extreme climatic events. When clearcutting is carried out, seed rain does not seem abundant enough regardless of the climatic conditions. In this case, the estimated density of established recruits is lower than 1200 seedlings/ha for a seed rain density of 10 seeds/m².

In terms of forest management, the present study can support decision making related to *Pinus pinaster* natural regeneration. Whether seed production and seed rain is a bottleneck for natural regeneration is clearly related to harvest intensities, which validates our third hypothesis. Because interannual pattern of seed production is climate dependent, good conditions may eventually compensate for harvest intensities while harsh conditions will inevitably lead to regeneration failure. This is the case of the 50%-harvesting operation, which is a widely-applied silvicultural practice in the study area. Therefore forest management should reduce harvest intensities in this area to assure natural regeneration.

Our knowledge on the impact of climate may help anticipate restoration treatments in order to alleviate these constraints. For example, a positive effect of scarification on seedling emergence has been reported for temperate and continental pine forests (Boucher et al. 2007; Karlsson and Nilsson 2005; Nilsson et al. 2006) and in the Mediterranean area (Prévosto and Ripert 2008). In fact, scarification is usually recommended in the event of insufficient natural regeneration in *Pinus pinaster* stands (Rodríguez Soalleiro et al. 2008). Given that seed dispersal takes place in summer and that our model can predict seed rain several months in advance, scarification can be prescribed during the winter prior to dispersal if need be. This way, it could be possible to improve the seedling emergence after a year of higher seed rain carrying out a soil scarification the previous winter.

The main interest of this work was to analyse the impact of climatic factors on the between-years pattern of seed production and seed rain. Although the spatial dimension has been taken into account, our approach presents some limitations in this respect. Commonly, tree-related variables such as diameter at breast height, crown size or height are used as a proxy of individual tree fecundity (de-Lucas et al. 2008; González-Martínez et al. 2006). Unfortunately, we could not consider any of these variables when assessing our seed-source index because we did not have enough measurements. Nevertheless, the proposed index provides, at least, consistent and unbiased inference on the effect of local stand density on seed rain.

Pinus pinaster plantations were established in the southern hemisphere (mainly in South Africa and Australia) where it can escape from plantations and spread into native ecosystems (Rouget et al., 2004). It is for this reason that *Pinus pinaster* has been considered one of the world's worst invasive tree species (Lowe et al. 2004). It would be necessary to repeat this type of experiments to generalize our results outside or even inside its natural range due to *Pinus pinaster* high variability in terms of ecotypes, plasticity and habitat conditions.

CONSEQUENCES FOR MANAGEMENT

In the present study, we have analyzed the effect of climate on the interannual pattern of *Pinus pinaster* seed production and seed rain in the Castilian Plateau. The impact of climate over the entire seed production process has been studied, from flowering to seed release. Temperature seems to control primary cone growth, while absence of precipitation limits secondary growth. Contrastingly, precipitation appears to hinder final cone ripening. Interestingly, any climatic variable was apparently related to flowering or seed rain process.

Currently seed production and seed rain seem to be a bottleneck for natural regeneration of *Pinus pinaster* under intensive harvest intensities. Our results suggest that seed-limitation problems may arise with the 50% harvest intensity under extreme climatic scenarios, specifically with lower precipitation during spring and autumn. Moreover seed rain may not be enough to obtain a successful regeneration when clearcuttings are conducted. Therefore harvest intensity recommendations need to be revised, or at least, a homogeneous spatial distribution of the trees should be promoted.

In addition, it could be possible to improve natural regeneration success carrying out silvicultural treatments. According our results scarification could be applied to take advantage of summers with higher seed rain.

ACKNOWLEDGEMENTS

This contribution has been supported by the Project AGL2011-29701-C02-02 of Spanish Ministry of Economy and Competitiveness. I. Ruano acknowledges the FPU scholarship program from the Spanish Ministry of Education. The UMR 1092 LERFoB is supported by a grant overseen by the French National Research Agency (ANR) as part of the “Investissements d’Avenir” program (ANR-11-LABX-0002-01, Lab of Excellence ARBRE). The authors also thank Inforiego (www.inforiego.org) of Instituto Tecnológico Agrario de Castilla y León for climatic data.

REFERENCES

- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. *In* 2nd International Symposium on Information Theory. *Edited by* Csáki F. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp 267–281.
- Auñón, F. J., Tadesse, W. 2000. Crecimiento del brote y floración femenina de *Pinus pinaster* Ait. en el banco clonal situado en Carbonero El Mayor (Segovia). *Foresta* 9, 30–34.
- Barbeito, I., Pardos, M., Calama, R., Canellas, I. 2008. Effect of stand structure on Stone pine (*Pinus pinea* L.) regeneration dynamics. *Forestry* 81, 617–629. doi:10.1093/forestry/cpn037
- Barnes, B.V., Zak, D., Denton, S.R., Spurr, S.H. 1998. Regeneration ecology. *In* *Forest Ecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York, USA pp. 94–121
- Boucher, J.-F., Bernier, P.Y., Margolis, H.A., Munson, A.D. 2007. Growth and physiological response of eastern white pine seedlings to partial cutting and site preparation. *For. Ecol. Manage.* 240, 151–164. doi:10.1016/j.foreco.2006.12.020

- Bravo, F., Álvarez González, J.G., Del Rio, M., Barrio-Anta, M., Bonet, J.A., Bravo-Oviedo, A., Calama, R., Castedo-Dorado, F., Crecente-Campo, F., Condés, S., Diéguez-Aranda, U., González-Martínez, S.C., Lizarralde, I., Nanos, N., Madrigal, A., Martínez-Millán, F.J., Montero, G., Ordóñez, C., Palahi, M., Piqué, M., Rodríguez, F., Rodríguez-Soalleiro, R., Rojo, A., Ruiz-Peinado, R., Sánchez-González, M., Trasobares, A., Vázquez-Piqué, J. 2012. Growth and yield models in Spain: historical overview, contemporary examples and perspectives. Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (Universidad de Valladolid-INIA) y Unidad de Gestión Forestal Sostenible (Universidad de Santiago de Compostela), Spain
- Brunet, M., Casado, M.J., Castro, M. De, Galán, P., López, J.A., Martín, J.M., Pastor, A., Petisco, E., Ramos, P., Ribalaygua, J., Rodríguez, E., Sanz, I., Torres, L. 2009. Generación de escenarios regionalizados de cambio climático para España.
- 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. doi:10.1007/PL00008876
- Calama, R., Montero, G. 2007. Cone and seed production from stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in Central Range (Spain). *Eur. J. For. Res.* 126, 23–35. doi:10.1007/s10342-005-0100-8
- Calama, R., Mutke, S., Tomé, J., Gordo, 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. Modell.* 222, 606–618. doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.09.020
- Calvo, L., Santalla, S., Valbuena, L., Marcos, E., Tárrega, R., Luis-Calabuig, E. 2007. Post-fire natural regeneration of a *Pinus pinaster* forest in NW Spain. *Plant Ecol.* 197, 81–90. doi:10.1007/s11258-007-9362-1
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., HilleRisLambers, J. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forest. *Ecology* 80, 1475–1494. doi:10.1890/0012-9658(1999)080[1475:SDNAFP]2.0.CO;2
- Collet, C., Lanter, O., Pardos, M. 2001. Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Ann. For. Sci.* 58, 127–134. doi:10.1051/forest:2001112
- Daskalidou, E., Thanos, C. 1996. Aleppo Pine (*Pinus halepensis*) Postfire Regeneration: the Role of Canopy and Soil Seed Banks. *Int. J. Wildl. Fire* 6, 59. doi:10.1071/WF9960059
- de-Lucas, A.I., Robledo-Arnuncio, J.J., Hidalgo, E., González-Martínez, S.C. 2008. Mating system and pollen gene flow in Mediterranean maritime pine. *Heredity (Edinb)*. 100, 390–9. doi:10.1038/sj.hdy.6801090
- Del Peso, C., Bravo, F., Ruano, I., Pando, V. 2012. Patrones de diseminación y nascencia de *Pinus pinaster* Ait. en Meseta Castellana. In *La regeneración natural de los pinares en los arenales de la meseta castellana. Edited by Gordo, F.J., Calama, R., Pardos, M., Bravo, F., Montero, G.* Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (Universidad de Valladolid-INIA), Valladolid, Spain, pp 161-174

- Dovčiak, M., Frelich, L.E., Reich, P.B. 2005. Pathways in old-field succession to white pine: seed rain, shade, and climate effects. *Ecol. Monogr.* 75, 363–378. doi:10.1890/03-0802
- Duan, N. 1983. Smearing Estimate: A Nonparametric Retransformation Method. *J. Am. Stat. Assoc.* 78 (383): 605-610
- Espelta, J.M., Arnan, X., Rodrigo, A. 2011. Non-fire induced seed release in a weakly serotinous pine: climatic factors, maintenance costs or both? *Oikos* 120, 1752–1760. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19570.x
- Espelta, J.M., Cortés, P., Molowny-Horas, R., Sánchez-Humanes, B., Retana, J. 2008. Masting mediated by summer drought reduces acorn predation in mediterranean oak forests. *Ecology* 89, 805–817. doi:10.1890/07-0217.1
- Fernández, C., Vega, J.A., Fonturbel, T., Jiménez, E., Pérez-Gorostiaga, P., 2008. Effects of wildfire, salvage logging and slash manipulation on *Pinus pinaster* Ait. recruitment in Orense (NW Spain). *For. Ecol. Manage.* 255, 1294–1304. doi:10.1016/j.foreco.2007.10.034
- Fortin, M., DeBlois, J. 2007. Modeling Tree Recruitment with Zero-Inflated Models: The Example of Hardwood Stands in Southern Québec, Canada. *For. Sci.* 53 (4) 529-539.
- González-Alday, J., Martínez-Ruiz, C., Bravo, F. 2009. Evaluating different harvest intensities over understory plant diversity and pine seedlings, in a *Pinus pinaster* Ait. natural stand of Spain. *Plant Ecol.* 201, 211–220. doi:10.1007/s11258-008-9490-2
- González-Martínez, S.C., Burczyk, J., Nathan, R., Nanos, N., Gil, L., Alía, R. 2006. Effective gene dispersal and female reproductive success in Mediterranean maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton). *Mol. Ecol.* 15, 4577–4588. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.03118.x
- Greene, D.F., Johnson, E.A. 1989. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology* 70 (2), 339–347.
- Gregoire, T.G. 1987. Generalized error structure for forestry yield models. *For. Sci.* 33: 423-444.
- Hamann, A. 2004. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *J. Ecol.* 92, 24–31. doi:10.1111/j.1365-2745.2004.00845.x
- Jensen, J.L.W.V. 1906. Sur les fonctions convexes et les inégalités entre les valeurs moyennes. *Acta Math.* 30, 175-193
- Juez, L., González-Martínez, S.C., Nanos, N., de-Lucas, A.I., Ordóñez, C., del Peso, C., Bravo, F. 2014. Can seed production and restricted dispersal limit recruitment in *Pinus pinaster* Aiton from the Spanish Northern Plateau? *For. Ecol. Manage.* 313, 329–339. doi:10.1016/j.foreco.2013.10.033
- Karlsson, M., Nilsson, U. 2005. The effects of scarification and shelterwood treatments on naturally regenerated seedlings in southern Sweden. *For. Ecol. Manage.* 205, 183–197. doi:10.1016/j.foreco.2004.10.046

- Keyes, C.R., Manso, R. 2015. Climate-influenced ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) seed masting trends in western Montana, USA. *For. Syst.* 24(1) 1-7 doi:10.5424/fs/2015241-05606
- Lambert D. 1992. Zero-inflated Poisson regression, with an application to defects in manufacturing. *Technometrics* 34, 1-14
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Pooter M. 2004. 100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del mundo. The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN)
- Lucas-Borja, M.E., Fonseca, T.F., Lousada, J.L., Silva-Santos, P., Garcia, E.M., Abellán, M.A. 2012. Natural regeneration of Spanish black pine [*Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco] at contrasting altitudes in a Mediterranean mountain area. *Ecol. Res.* 27, 913–921. doi:10.1007/s11284-012-0969-x
- Manso, R., Fortin, M., Calama, R., Pardos, M. 2013. Modelling seed germination in forest tree species through survival analysis. The *Pinus pinea* L. case study. *For. Ecol. Manage.* 289, 515–524. doi:10.1016/j.foreco.2012.10.028
- Manso, R., Pardos, M., Keyes, C.R., Calama, R. 2012. Modelling the spatio-temporal pattern of primary dispersal in stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in the Northern Plateau (Spain). *Ecol. Modell.* 226, 11–21. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.11.028
- Manso, R., Pukkala, T., Pardos, M., Miina, J., Calama, R. 2014. Modelling *Pinus pinea* forest management to attain natural regeneration under present and future climatic scenarios. *Can. J. For. Res.* 44, 250–262. doi:10.1139/cjfr-2013-0179
- Matney, D.T., Hodges, D.J. 1991. Evaluating regeneration success. *In* *Forest Regeneration Manual*. Edited by M.L. Duryea and P.M. Dougherty. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands pp. 321-331
- Miguel Pérez, I., González-Martínez, S.C., Alía Miranda, R., Gil Sánchez, L. 2008. Growth phenology and mating system of maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton) in central Spain. *For. Syst.* 11, 193–204. doi:10.5424/768
- Mutke, S., Gordo, J., Gil, L. 2005. Variability of Mediterranean Stone pine cone production: Yield loss as response to climate change. *Agric. For. Meteorol.* 132, 263–272. doi:10.1016/j.agrformet.2005.08.002
- Nathan, R., Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 15, 278–285. doi:10.1016/S0169-5347(00)01874-7
- Nathan, R., Ne'eman, G. 2004. Spatiotemporal dynamics of recruitment in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Miller). *Plant Ecol.* 171, 123–137. doi:10.1023/B:VEGE.0000029379.32705.0f
- Nathan, 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. doi:10.1046/j.1365-2745.1999.00382.x

- Nilsson, U., Örlander, G., Karlsson, M. 2006. Establishing mixed forests in Sweden by combining planting and natural regeneration—Effects of shelterwoods and scarification. *For. Ecol. Manage.* 237, 301–311. doi:10.1016/j.foreco.2006.09.053
- Prévosto, B., Ripert, C. 2008. Regeneration of *Pinus halepensis* stands after partial cutting in southern France: Impacts of different ground vegetation, soil and logging slash treatments. *For. Ecol. Manage.* 256, 2058–2064. doi:10.1016/j.foreco.2008.07.027
- Price, D.T., Zimmermann, N.E., Meer, P.J. van der, Lexer, M.J., Leadley, P., Jorritsma, I.T.M., Schaber, J., Clark, D.F., Lasch, P., McNulty, S., Wu, J., Smith, B. 2001. Regeneration in Gap Models: Priority Issues for Studying Forest Responses to Climate Change. *Clim. Change* 51, 475–508. doi:10.1023/A:1012579107129
- R Development Core Team 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org>
- Rivas-Martínez S, Rivas-Sáenz S (1996-2009) Sistema de Clasificación Bioclimática Mundial. Centro de Investigaciones Fitosociológicas, España. <http://www.ucm.es/info/cif>. Accessed 26 May 2011
- Rodríguez-García, E., Bravo, F., Spies, T.A. 2011. Effects of overstorey canopy, plant–plant interactions and soil properties on Mediterranean maritime pine seedling dynamics. *For. Ecol. Manage.* 262, 244–251. doi:10.1016/j.foreco.2011.03.029
- 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 the seed-tree selection method. *Eur. J. For. Res.* 129, 1119–1128. doi:10.1007/s10342-010-0399-7
- Rodríguez-García, E., Juez, L., Guerra, B., Bravo, F. 2008. Análisis de la regeneración natural de *Pinus pinaster* Ait. en los arenales de Almazán-Bayubas (Soria, España). *For. Syst.*, 25–38.
- Rodríguez-Soalleiro, R., Serrada Hierro, R., Lucas Santolaya, J.A., Alejano Monte, R., Del Río Gaztelurrutia, M., Torres Álvarez, E., Cantero Amiano, A. 2008. Selvicultura de *Pinus pinaster* Ait. subsp. *atlantica*. In *Compendio de selvicultura aplicada en España. Edited by R. Serrada, G. Montero, J.A. Reque.* INIA, Spain, pp 367-398
- Rouget, M., Richardson, D.M., Milton, S.J., Polakow, D. 2004. Predicting invasion dynamics of four alien *Pinus* species in a highly fragmented semi-arid shrubland in South Africa. *Plant Ecol.* 152, 79–92. doi:10.1023/A:1011412427075
- Ruano, I., del Peso, C., Bravo, F. 2015. Post-dispersal predation of *Pinus pinaster* Aiton seeds: key factors and effects on belowground seed bank. *Eur. J. For. Res.* 134, 309–318. doi:10.1007/s10342-014-0853-z
- Ruano, I., Pando, V., Bravo, F. 2009. How do light and water influence *Pinus pinaster* Ait. germination and early seedling development? *For. Ecol. Manage.* 258, 2647–2653. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.027

- 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. Modell.* 203, 464–474. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.12.008
- Scarascia-Mugnozza, G., Oswald, H., Piussi, P., Radoglou, K. 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *For. Ecol. Manage.* 132, 97–109. doi:10.1016/S0378-1127(00)00383-2
- Tapias, R., Climent, J., Pardos, J.A., Gil, L. 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecol.* 171, 53–68. doi:10.1023/B:VEGE.0000029383.72609.f0
- Tapias, R., Gil, L., Fuentes-utilla, P., Pardos, J.A. 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of south- eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill ., *P . pinaster* Ait ., *P . nigra* Arn . and *P . pinea* L . *J. Ecol.* 89, 629–638.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T., Zimmermann, N.E. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 9, 137–152. doi:10.1016/j.ppees.2007.09.004
- Vega, J.A., Fernández, C., Pérez-Gorostiaga, P., Fonturbel, T., 2008. The influence of fire severity, serotiny, and post-fire management on *Pinus pinaster* Ait. recruitment in three burnt areas in Galicia (NW Spain). *For. Ecol. Manage.* 256, 1596–1603. doi:10.1016/j.foreco.2008.07.005
- Vega, J.A., Fernández, C., Pérez-Gorostiaga, P., Fonturbel, T. 2009. Response of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) recruitment to fire severity and post-fire management in a coastal burned area in Galicia (NW Spain). *Plant Ecol.* 206, 297–308. doi:10.1007/s11258-009-9643-y
- Weiskittel, A.R., Hann, D.W., Kershaw, J.A., Jr., Vanclay, J. K. 2011. *Forest Growth and Yield Modeling.* John Wiley & Sons. Hoboken, New Jersey, USA
- Westcott, D.A., Bentrupperbäumer, J., Bradford, M.G., McKeown, A. 2005. Incorporating patterns of disperser behaviour into models of seed dispersal and its effects on estimated dispersal curves. *Oecologia* 146, 57–67. doi:10.1007/s00442-005-0178-1

Post-dispersal predation of *Pinus pinaster* Aiton seeds: key factors and effects
on below-ground seed bank

RUANO, Irene; DEL PESO, Carlos; BRAVO, Felipe

REFERENCIA COMPLETA: Ruano, I.; del Peso, C.; Bravo, F. 2015. Post-dispersal predation of *Pinus pinaster* Aiton seeds: key factors and effects on below-ground seed bank. Eur J Forest Res 134(2): 309-318.

DOI: 10.1007/s10342-014-0853-z

RESUMEN

La dinámica del banco de semillas forma parte de la regeneración natural, un proceso complejo y clave para la persistencia de las masas forestales. Este estudio analiza la depredación post-dispersión en el banco de semillas edáfico del *Pinus pinaster* Ait. (pino marítimo). El estudio se llevó a cabo en el dispositivo experimental de Mata de Cuellar (Segovia-España), donde un estudio integrado de la regeneración natural de esta especie se está llevando a cabo desde 2004. La depredación de las semillas se monitorizó mensualmente desde el 2010 al 2013. Se ajustó un modelo lineal generalizado considerando “densidad de semillas de la siguiente primavera” como variable respuesta y la lluvia de semilla, las condiciones de micro-sitio y la variabilidad climática como variables explicativas. La lluvia de semillas, la distancia al tocón más cercano, el área basimétrica y el índice de sequía de Walter, junto a los porcentajes de coberturas de pinocha y especies herbáceas y arbustivas tuvieron un efecto significativamente positivo. En cambio el número de árboles vecinos tuvo un efecto significativamente negativo. Estos resultados muestran como la lluvia de semillas, la sequía estival y las condiciones de micro-sitio son cruciales para entender los efectos de la depredación en el banco de semillas edáfico. Aunque no llegó a ser nulo, el banco de semillas final podría ser insuficiente para obtener una

regeneración natural satisfactoria debido a la alta mortalidad de las plántulas causada por la dificultad para germinar y las condiciones para establecerse.

ABSTRACT

Seed bank dynamics constitute a pool of natural regeneration, a complex and key process for stand persistence. The present work analyses post-dispersal predation on a *Pinus pinaster* Ait. (Maritime Pine) below-ground seed bank. The study was carried out at the experimental site of Mata de Cuellar (Segovia-Central Spain), where an integrated analysis of Maritime Pine regeneration has been underway since 2004. Seed predation was monitored every month from 2010 to 2013. A generalized linear model was fitted using 'next spring seed density' as the response variable and seed rain, micro-site conditions and annual climate variability as explanatory variables. Seed rain, distance to the nearest stump, basal area and Walter's drought index, along with percentage cover of herbaceous species, pine needle litter and shrub species had significant positive effects. The number of neighbouring trees had a significant negative effect on seed density. These results demonstrate how seed rain, summer drought and micro-site conditions are crucial to understanding the effects of predation on the below-ground seed bank. Though greater than null, the final seed bank might be insufficient for successful natural regeneration due to high mortality caused by difficult germination and establishment conditions.

INTRODUCTION

Natural regeneration is a complex process driven by multiple factors and component sub-processes such as seed production, crown seed bank, seed dispersal, below-ground seed bank, germination and establishment; each of which is influenced by biotic and abiotic influences. Identifying which influences determine regeneration success is therefore particularly challenging (Price et al. 2001). Natural regeneration is also a key to stand persistence for many Mediterranean species, where ecosystems are characterized by high interannual climate variability and strong drought during summer. Environmental conditions for forests are also changing: longer, more intense droughts and predominant climate irregularity (IPCC 2007) will make natural regeneration more complex in the future.

The Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait.) is a Mediterranean species of great economic, ecological and scenic importance in the Western Mediterranean area, covering over four million hectares among its natural range (Ribeiro et al. 2001). Moreover *Pinus pinaster* plantations were established in the southern hemisphere (mainly in South Africa and

Australia) where it can escape from plantations and spread into native ecosystems (Rouget et al 2001). It was for this reason that it is considered as one of the world's worst invasive alien species (Lowe et al. 2004). Natural regeneration of this species has been analyzed after fire (Calvo et al. 2007; Vega et al. 2009) and in natural stands (Miguel-Pérez et al. 2008; Ruano et al. 2009; González-Alday et al. 2009; Rodríguez-García et al. 2011a; Rodríguez-García et al. 2011b; Del Peso et al. 2012). Though recent work in the area has provided valuable information, the lack of long-term data makes natural regeneration modelling a complex process (Bravo et al. 2012).

According to Miguel-Pérez et al. (2008), Maritime Pine reproduction is adequate to guarantee natural regeneration in the Castilian Plateau (Northern Spain). Factors that limit regeneration can affect seed once it is disseminated. The most important factors are seed predation by rodents and birds, as well as difficult conditions of Mediterranean ecosystem in the initial months of seedling establishment, characterized by a strong summer drought.

Seed bank size and dynamics could be a key component of natural regeneration, especially in Mediterranean ecosystems (Keeley 1991; Ne'eman and Izhaki, 1999; Marañón 2001). Fire is considered a perturbation inherent to Mediterranean basin forests and some species are adapted to ensure regeneration after a fire. For instance, serotinous cones remain mature seeds for dispersal after fire forming a long-term canopy seed bank (Daskalidou and Thanos 1996; Tapias et al. 2001). *Pinus pinaster* can be serotinous or non-serotinous because there is a high intraspecific variability (Tapias et al. 2004). Castilian Plateau provenance is considered as weakly serotinous (Tapias et al 2001; Tapias et al. 2004) and any fire occurred in the experimental site of the present work during at least 10 years so it is expected serotiny was not important during the study period.

Seed dormancy has been identified in delaying *Pinus pinaster* germination (Álvarez et al, 2007; Herrero et al. 2007; Lafuente-Laguna et al. 2012). In the period prior to germination, dormant seeds are vulnerable to predation by rodents, birds and insects. Seed predation has been studied for other *Pinus* species such as *Pinus pinea* L. (Manso et al. 2014) or *Pinus nigra* Arn. (Ordóñez and Retana 2004; Lucas-Borja et al. 2010) in Spain; *Pinus sylvestris* L. in Spain (Castro et al. 1999) and Scotland (Worthy et al. 2006) or *Pinus cembra* L. in Italy (Zong et al. 2010); but there is scarce knowledge about the effects of predation on the *Pinus pinaster* below-ground seed bank. Seed predation is usually analysed using the same number of seeds throughout the experiment (Castro et al. 1999; Walters et al. 2005; Lucas-Borja et al. 2010; Manso et al. 2014...). In the present work, however, predation was analysed based on the seed rain at the experimental site, in order to determine the amount of seeds available to predators. In this way, seed predation analysis was better integrated

with the natural regeneration process and the feeding effect typically found in these types of studies could be eliminated.

The objective of this study was to analyze the effect of predation on the *Pinus pinaster* below-ground seed bank. Seed rain was monitored for four different levels of coverage at the experimental site in Cuéllar (central Spain) during a three-year period. Seeds collected from seed rain were replaced with an equal number of seeds placed on the ground to monitor total predation. In this way the effects on below-ground seed bank were analysed based on seed rain. The experimental site was visited every month, making it possible to evaluate seed predation over time. We expected that: (1) seed predation rates would not be constant along the time being lower during summer; (2) seed predation rates would be higher when seed availability would be higher too; (3) a negative effect would be expected on below-ground seed bank near trees and stumps; (4) soil covers would affect predation rates due to the habitat preferences of predators; (5) below-ground seed bank would be influenced by climatic variability because droughts would affect population dynamics of potential predators. The data obtained from this study will contribute to our understanding of the impact of predation on below-ground seed bank for different levels of coverage. This in turn will help define the most appropriate forest management strategy for ensuring natural regeneration in this type of forest.

MATERIALS AND METHODS

1. Study area and experimental design

The experiment was carried out in a natural *Pinus pinaster* stand at the long-term experimental site of Mata de Cuéllar (Segovia) in central Spain (Figure 1). The site is located in a flat, sandy region characterized by a semi-arid Mediterranean climate, with a strong summer drought and a three-month period of potential frost. Mean rainfall is 610 mm and mean temperature is 11.2 °C. The floristic community within the stand is composed of Continental Mediterranean annual species typical of central Spain (*Micropyrum tenellum* (L.) Link, *Sedum amplexicaule* DC., *Vulpia myuros* (L.) C.C. Gmelin, *Lupinus angustifolius* L.): patches of shrubs (*Lavandula pedunculata* Miller, *Helichrysum italicum* (Roth) G. Don) and isolated Stone Pine trees (*Pinus pinea*). Silviculture in the area is traditionally based on natural regeneration following a seed tree system adapted to resin production, leading to low tree density.

The experimental site consists of ten 70 x 70 m plots and was established in 2004 for an integrated analysis of Maritime Pine regeneration. Four treatments were tested (control and 3 harvest intensities: 25%, 50% and 100% reduction of the original basal area) in a split-

plot design, where one plot corresponded to the control and the harvest intensities were replicated 3 times (Figure 1). The average basal area of the plots before harvest was 17.39 m²/ha. In each plot, nine seed traps (1m x 1m) were systematically placed to analyse seed rain and 25 1m x 1m subplots were established to monitor seed germination and seedling survival. Seed rain has been collected and regeneration subplots monitored every month since 2004. To analyse seed predation, 5 nursery trays per plot (a total of 50 trays) were buried near 5 of the 9 seed traps of the plots in 2010 (Figure 1). Nursery trays had 54 square cells (5 cm x 5cm) and they were buried to use square cells as a pattern. Every month, the same amount of seeds that had been collected in the seed traps was placed on the ground, one seed per cell of the nursery tray. Seeds collected in the traps were preserved and the seeds placed on the ground were obtained from “El Serranillo” National Forest Breeding Centre (<http://goo.gl/7NZ6Ob>).

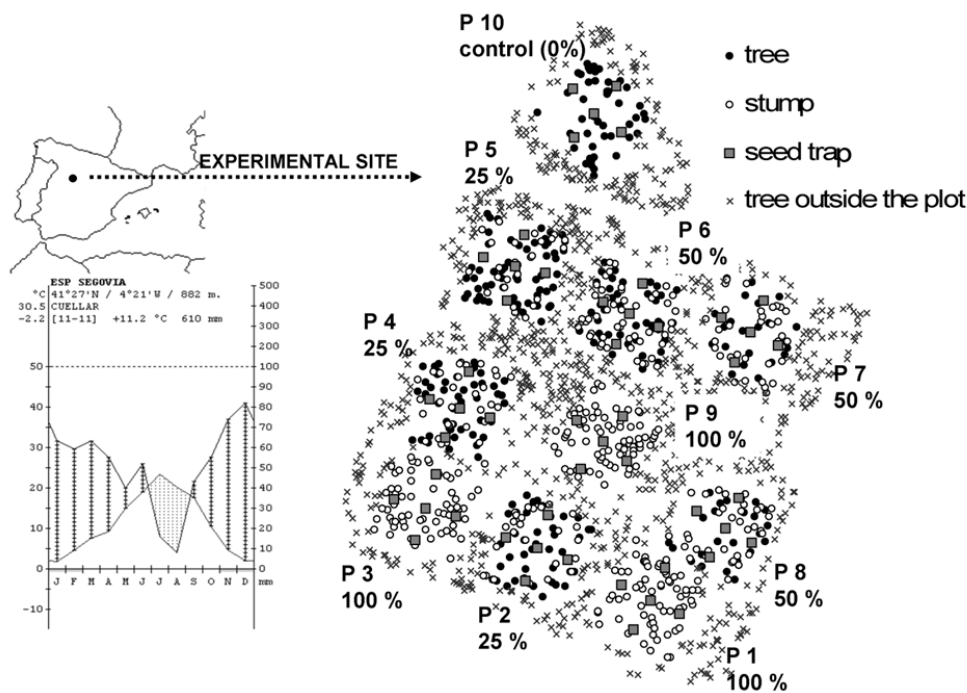


Fig 1. Location of the experimental design with a climodiagram. Position of all the trees and stumps of the experimental site and position of the seed traps and nursery trays to control predation. Harvest intensity is indicated near each plot. Climodiagram from Rivas-Martínez and Rivas-Sáenz (1996-2009)

In this way, every visit seeds collected in the seed traps was made available to predators and seed predation was monitored monthly until March of 2013. During this period of time some seeds germinated and they were monitored too. Potential predators (ants, rodents and birds) were considered as a single group and not evaluated individually or by types. It

was not possible to analyse isolated effects, but evidence of different types of predators was found in the nursery trays: seeds opened in the middle (birds), gnawed seeds (rodents) and missing seeds (birds, rodents and ants) (Bang and Dahlstrom 1999). Manso et al. 2014 identified potential predators of *Pinus pinea* seeds in in the same study area (Castilian Plateau) using a self-activating camera. The main predator was wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) (80% of the recorded videos). Regarding birds, azure-winged magpie (*Cyanopica cyanus*), common raven (*Corvus corax*) and common crossbill (*Loxia curvirostra*) were identified. Moreover, during monitoring of the experimental site other species of rodents as common vole (*Microtus arvalis*) or birds like great tit (*Licania campestre*), blue tit (*Cyanistes caeruleus*), common chaffinch (*Fringilla coelebs*), eurasian nuthatch (*Sitta europaea*), eurasian jay (*Garrulus glandarius*), common magpie (*Pica pica*) or common blackbird (*Turdus merula*) were identified by the authors so they could be considered as potential predators.

2. Data analysis

Seed rain and predation data were collected monthly for three years, from April 2010 to March 2013. The experimental year started in April and ended in March of the next calendar year because seed dispersal of *Pinus pinaster* begins around April and dispersed seeds germinate the following spring (Escudero et al. 2002; Del Peso et al. 2012; Lafuente-Laguna et al. 2012).

The objective of the present work was to analyse the below-ground seed density at the end of each year in order to ascertain potential below-ground seed bank for germination. Thus, the number of seeds at the end of each year was considered as the response variable. The distribution of frequencies did not fulfil the standard normality assumption, so the response variable was examined by a generalized linear model according to a Poisson distribution. All analyses were performed with the GENMOD procedure in the SAS 9.2 statistical package (SAS Institute Inc., USA) and different explanatory variables were evaluated (Table 1 and 2):

- Seed rain. The same number of seed collected from the seed traps were sown in the nursery trays, so predators had different numbers of seeds available in each nursery tray. Basic (x^2 and x^3) and inverse polynomial ($1/x+x$) seed rain transformations (Sit and Poulin-Costello 1994) were evaluated according to the functional response of predators, because intake rate does not always increase with food density in a linear fashion (Begon et al. 1988).
- Micro-site conditions: Tree and stump density. A 7.98 m radius subplot (200 m²) was defined with each seed trap as the centre. Trees and stumps were counted in these circular subplots and basal area was also estimated.

- Micro-site conditions: Distances. Distances between the seed trap and nearest tree and stump were calculated based on coordinates taken from the extensive experimental site maps.
- Micro-site conditions: Cover. Percentage of vegetation cover in regeneration subplots was estimated for herbaceous cover (annual species), moss and lichen, pine needle litter, mineral ground (mainly sand), shrub species (such as *Cytissus*, *Retama* or the *Halimium* genus) and woody debris (branches or pine cones).
- Annual climate variability. Summer drought was considered the main factor characterizing the years studied. A summer drought index was estimated according to the method proposed by Walter (1973): summer drought = (mean daily temperatures from June to August) – (0.333 x (mean daily rainfall from June to August)) (Table 2). Higher values indicate higher drought. This index has been used to analyse the effects of summer drought on the reproduction of other Mediterranean species (Espelta et al. 2008; Espelta et al. 2011).

Table 1. Characteristics of the variables: sampling size (n), mean, minimum, maximum and standard deviation. Subplot was estimated as a 7.98 m circular plot (200 m²) considering each seed trap as the centre

Variable	n	mean	minimum	maximum	standard deviation
Final seed density (seeds/m ²)	150	2.13	0.00	53.00	5.74
Seed rain (seeds/m ²)	150	24.69	1.00	110.00	19.47
Distance to the nearest tree (m)	50	9.77	1.13	38.76	8.75
Distance to the nearest stump (m)	50	6.54	1.63	16.23	3.48
Number of trees per subplot	50	1.00	0.00	4.00	1.01
Number of stumps per subplot	50	1.54	0.00	6.00	1.62
Basal area (m ² per subplot)	50	0.133	0.000	0.476	0.132
Herbaceous cover (%)	50	36.00	0.00	97.00	26.09
Moss and lichen cover (%)	50	21.48	0.00	90.00	24.33
Pine needle litter cover (%)	50	23.67	0.00	95.00	26.84
Mineral ground cover (%)	50	11.11	0.00	70.00	16.55
Shrub species cover (%)	50	1.70	0.00	22.00	4.17
Woody debris cover (%)	50	12.20	0.00	70.00	15.63

Table 2. Climatic variables during considered years (year 2010: from April 2010 to March 2011; year 2011: from April 2011 to March 2012; year 2012: from April 2012 to March 2013); Walter's drought index = (mean daily temperatures from June to August)– (0.333 x mean daily rainfall from June to August) (Walter 1973)

Year	2010	2011	2012
Total annual precipitation (mm)	360.8	242.4	542.6
Daily mean precipitation from June to August (mm)	0.90	0.58	0.30
Daily mean annual temperature (°C)	11.70	12.13	12.07
Daily mean temperature from June to August (mm)	20.84	20.26	21.02
Walter's drought index	20.54	20.07	20.96

RESULTS

Seed dispersal began in spring, and maximum dispersion occurred in summer (July and August in the first two years, June in the third year). Predation was low until autumn, when it significantly reduced the below-ground seed density (Figure 2). For instance, an average seed rain of approximately 40 seeds/m² was observed in Plot 5, where 25% of basal area had been removed, but by the end the third year the average seed density was close to 15 seeds/m². Some plots with lower seed rain had a higher final seed density, such as Plot 4 or Plot 7 during the third year (Figure 3).

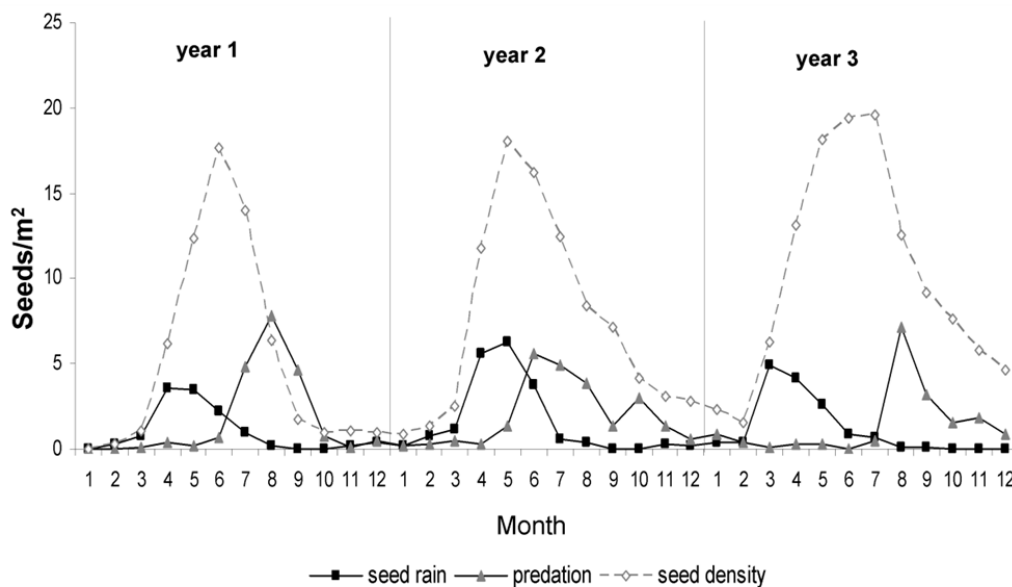


Fig 2. Mean values of seed rain, predation and seed density along the time. Month 1: April. Month 12: next year March

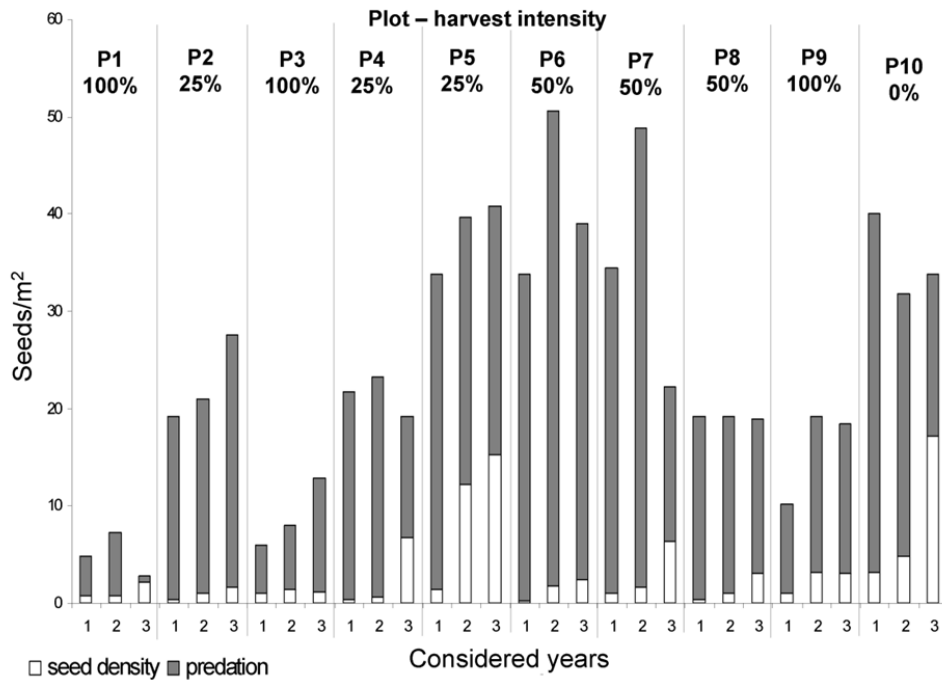


Fig 3. Mean values of seed density, predation and seed rain (total bars) for each plot (indicating harvest intensity) and considered year (year 1: from April 2010 to March 2011; year 2: from April 2011 to March 2012; year 3: from April 2012 to March 2013).

During the monitoring of the experiment some seeds germinated and they were considered as seed density for statistical analysis. In general terms half of the seed density germinated at the end of the monitoring (Table 3). Apart from monitored seeds for predation, seed germination and seedling survival in the regeneration subplots were monitored too. Seed germination seems to be higher during 2010 and lower during 2011. It was zero every year in plots where total removal was applied but in the rest of the plots it does not seem to be low (between 3.2 and 22 germinated seeds per m²) whereas seedling survival during the first summer was practically null (Table 4).

After fitting different generalized linear models (Table 5), the following variables were selected (P-values ≤ 0.05 were considered significant) (Table 6):

- Seed rain: basic quadratic transformation
- Micro-site densities: number of trees and basal area per subplot
- Micro-site distances: distance to the nearest stump

- Micro-site covers: percent coverage of herbaceous species, of pine needle litter and of shrub species
- Annual climate variability: Walter's drought index

Table 3. Seed germination of seed density during the monitoring. Harvest intensity: percentage of harvest intensity respect basal area; Seed density: average of seed density at the end of the monitoring (seeds/m²); germination: average of germinated seeds of seed density (seeds/m²); Germination (%): percentage of germinated seeds respect seed density.

Plot	Harvest intensity (%)	Seed density	Germination	Germination (%)
1	100	3.8	2	52.6
2	25	3	1.4	46.7
3	100	3.6	1.8	50.0
4	25	7.8	4.6	59.0
5	25	28.8	11.2	38.9
6	50	4.4	0.6	13.6
7	50	9	5.6	62.2
8	50	4.4	2.4	54.5
9	100	7.2	3.2	44.4
10	0	25.2	12.2	48.4

Table 4. Seed germination and seedling survival in the subplots where germination and survival is monitored. G 2010: average seed germination per m² during 2010; G 2011: average seed germination per m² during 2011; G 2012: average seed germination per m² during 2012; Germination: average seed germination per m² during the study period; Survival: average seedling survival per m² during the first summer

plot	Harvest intensity (%)	G 2010	G 2011	G 2012	Germination	Survival
1	100	0	0	0	0	0
2	25	13	2.2	4.2	19.4	0.2
3	100	0	0	0	0	0
4	25	3.2	0	0	3.2	0
5	25	12.6	0.2	1.4	14.2	0
6	50	7.6	0.2	1	8.8	0
7	50	6.2	0	0.4	6.6	0.2
8	50	3	0	2.8	5.8	0
9	100	0	0	0	0	0
10	0	20.2	1.2	0.6	22	1

Akaike's Information Criterion (AIC) (Akaike 1973) was used to determine the best model from among the candidates.

There was a positive square effect between seed rain and final seed density. Likewise, there was a positive effect between seed density, basal area per subplot and distance to the nearest stump. However, a negative effect was observed between seed density and the number of trees per subplot. Percent coverage from herbaceous species, pine needle litter and shrub species showed a significant positive effect. Finally, Walter's drought index also showed a significant positive effect (Table 6).

The Wald test was used to determine the statistical significance of each coefficient in the model. Seed rain and distance to the nearest stump had higher Wald chi-square values, while basal area per subplot and pine needle litter cover had lower Wald chi-square values (Table 6).

Table 5 Tested models. "-": non tested variable; "ns": explanatory variable was not significant; "***": explanatory variable was significant (P-value ≤ 0.05). If there was non significant variables analysis was repeated without non significant variables. AIC: Akaike's Information Criterion

Evaluated explanatory variables	Tested models			
	1	2	3	4
Square root of seed rain	**	**	-	-
Cube root of seed rain	-	-	**	-
Inverse polynomial of seed rain	-	-	-	**
Distance to the nearest tree	ns	ns	ns	ns
Distance to the nearest stump	**	**	**	**
Number of trees per subplot	**	**	**	**
Number of stumps per subplot	ns	ns	ns	ns
Basal area per subplot	**	-	**	**
Herbaceous cover	**	**	**	**
Moss and lichen cover	ns	ns	ns	ns
Pine needle litter cover	**	-	**	ns
Mineral ground cover	ns	ns	ns	ns
Shrub species cover	**	**	**	**
Woody debris cover	ns	ns	ns	ns
Walter's drought index	**	**	**	**
AIC	897.59	908.59	917.63	969.02

Table 6 Generalized linear model fitted: significant explanatory variables (basic quadratic transformation of seed rain), estimated parameters, standard error, Wald chi-square and P-value. Subplot was estimated as a 7.98 m circular plot (200 m²) considering each seed trap as the centre. AIC (Akaike's Information Criterion): 897.59

Explanatory variable	Estimated parameter	Standard error	Wald chi-square	P-value
Intercept	-20.1390	2.8597	49.59	<0.0001
(seed rain) ²	0.0002	0.0000	133.79	<0.0001
Distance to the nearest stump	0.1057	0.0100	110.84	<0.0001
Number of trees per subplot	-0.5109	0.0891	32.85	<0.0001
Basal area per subplot	1.7227	0.6303	7.47	0.0063
Herbaceous cover	0.0156	0.0024	43.05	<0.0001
Pine needle litter cover	0.0066	0.0028	5.70	0.0170
Shrub species cover	0.1000	0.0117	73.67	<0.0001
Walter's drought index	0.9381	0.1389	45.61	<0.0001

DISCUSSION

Our results showed that predation reduced the *Pinus pinaster* below-ground seed bank, corroborating what had previously been reported for other Pine species in the Mediterranean basin (Castro et al. 1999; Ordóñez and Retana 2004; Zong et al. 2010; Lucas-Borja et al. 2010...). Predation was low during the seed rain period, when temperatures were higher, and increased during autumn, as Manso et al. (2014) observed for *Pinus pinea* in the same study area (Northern Castilian plateau). However, while Manso et al. (2014) reported high predation during winter, Ordóñez and Retana (2004) did not find significant differences between sampling periods (January or May); though the interaction between sampling period and predator group (ants, rodents or birds) was significant. In the present work predation was low during winter but different hypotheses about the causes are possible. First, rodents are generally assumed to be more abundant during winter (Ordóñez and Retana 2004). However, the experimental site is located in a semi-arid Mediterranean climate with a 3-month frost period, so winters are colder than in other parts of Mediterranean Basin. Second, the present study analyses predation using actual number of seeds. The number of available seeds for predators differed among visits and plots because we considered seed rain to define seed density whereas typical experimental designs estimate an amount of seeds for each visit, regardless of the time of year. Most seed predation occurred during autumn and seed rain was almost zero in winter (average of 4 seeds/m² in January). Consequently, predation during winter could be lower because the number of available seeds for predators was lower too.

The objective of this study was to analyze the effect of post-dispersal seed predation on *Pinus pinaster*. To accomplish this objective seeds were placed on the ground to monitor predation. Evidences of different types of predators were found (seeds opened in the middle and gnawed seeds) but missing seeds were found too. We assumed that missing seeds were consumed but not always predators consume seeds, they can be responsible for secondary dispersal. They could move seeds dispersing them to microsites that favor seedling establishment (Vander Wall et al. 2005, Hirsch 2012). It would be interesting to know the effect of secondary dispersal on the *Pinus pinaster* below-ground seed bank because the few missing seeds that they were not consumed by predators can play a key role in seedling recruitment (Chambers and MacMahon 1994).

Regarding germination in the subplots of the experimental site, we have not analyzed statistically these data but some aspects can be discussed. Other studies have been carried out in the same experimental site of this paper. González-Alday et al. (2008) analysed the effect of harvest intensities on *Pinus pinaster* seedlings and they observed that harvest intensities reduced the number of pine seedlings obtaining higher values in the control plots. Ruano et al. (2009) also analysed the effect of harvest intensities and water availability on *Pinus pinaster* germination and survival. In this case higher germination and survival rates were obtained where 25% of the basal area was removed and lower germination rates were obtained where total cut was applied. Moreover Rodríguez-García et al (2011a) studied the effect of overstorey structure, shrubs and soil properties on seedling emergence and survival of *Pinus pinaster* in a Mediterranean forest of central Spain. They concluded solar radiation could be the most important environmental factor and better results were obtained under closed canopy covers. During the monitoring of the present study germination rates were null in total cut plots and higher value was found in control plot, though we can not conclude significant differences between harvest plots. Regarding survival, it was practically null during the monitoring of the experiment so survival during the first summer could be the key moment of the process (Del Peso et al. 2012).

Worthy et al. (2006) modeled pre- and post-dispersal seed predation for *Pinus sylvestris* in Scotland and observed how predation rates changed during the regeneration process, from cone production through seed dispersal. However, they observed no important predation effect on below-ground seed bank; only about 25% of seeds were taken by post-dispersal predators.

Seed rain was a main explanatory variable in the present work. Our results were similar to those of Lucas-Borja et al. (2010), who analysed *Pinus nigra* seed predation in central-eastern Spain. They found less annual seed predation in masting years than in the year with

lower seed rain. Regarding climate variability, instead they reported that a climatic variable (accumulated averaged maximum temperatures 20 days before survey date) influenced seed removal percentage. In the present work, Walter's drought index was found to be significant as a candidate explanatory variable, indicating the influence of annual climatic characteristics. In this case, drought might affect population dynamics of potential predators. For instance Díaz et al. (2010) observed population growth rate of *Apodemus sylvaticus* was positive during autumn-winter and there was a positive effect of rainfall three months before the normal breeding season (autumn-winter in Mediterranean ecosystems).

The micro-site conditions considered in the present work were the number of trees and stumps per subplot and distances to the nearest tree and stump, because they can serve as shelter or perch for predators (Walters et al. 2005). Manso et al. (2014) analysed *Pinus pinea* seed predation at four levels, according to relative positions of seed to trees and stumps. They found that predation differed according to the relative position of trees but not of stumps. The number of trees per subplot and the distance to the nearest stump were both significant in the present work, with a negative effect for the number of trees and a positive effect for the distance to the nearest stump. This could indicate that trees and stumps can provide shelters for rodents as well as they can provide perches because birds can land on them. However, basal area per subplot also showed a significant positive effect, indicating that predation was lower when basal area was higher in an area of approximately 8 m around the seeds. Bigger trees can produce greater shade or shadow, making predation more difficult. It is also possible that predators such as rodents or ants differed in their microhabitat preferences, and that basal area can affect a group of predators. Hulme (1997) found that rodents avoided open areas whereas ants preferred them. Lucas-Borja et al. (2010) did not find basal area of the stand to be significant, perhaps because only three density levels were considered in that study (low: 15-20 m²/ha; medium: 25-30 m²/ha; high: 35-40 m²/ha). In the present work, basal area was included in the description of micro-site conditions.

Percent coverage from pine needle litter, herbaceous or shrub species was significant with a positive effect, indicating their potential for hiding seeds from predators. These results differ from other studies of different species and areas of the world. Castro et al. (1999) did not find differences between micro-habitats (under *Pinus sylvestris* canopy, in open interspaces between vegetation and under shrub canopy) to affect predation of *Pinus sylvestris* seeds in Spain. Hulme (1997) observed rodents to be the main seed predators of some Mediterranean species, especially beneath trees and low shrubs; whereas ants preferred open areas but their impact was low. Walters et al. (2005) analyzed *Acacia* sp seed predation in three different habitats of the African savanna: tall grass, grazing lawn

and under *Acacia* tree canopies. They also observed higher predation in tall grass habitats, perhaps because this type of cover protected rodents. Potential predators or predator groups were not analyzed in the present work. Finally Nopp-Mayr et al. (2012) studied post-dispersal seed predation of *Picea abies* L. Karst, *Fagus sylvatica* L. and *Abies alba* Mill. in three macro-habitats (managed forest, small and large old-growth forest) and two micro-habitats (open areas or covered areas with ground vegetation) in Austria. The results were variable in the different macro- and micro-habitats, making interpretation more complex. This highlights the importance of defining micro-site conditions.

CONCLUSION

If potential seed bank is estimated from seed rain data without accounting for predation, the amount of seed available for germination the following spring is overestimated. Post-dispersal seed predation in natural *Pinus pinaster* regeneration is a sort of bottle-neck phenomenon. Though the final seed density is greater than null (at least 1 seed/m²), it may be insufficient due to high mortality resulting from difficult germination and establishment conditions (Ruano et al. 2009; Rodriguez-Garcia et al. 2011b). Seed rain, trees and stumps around seeds, and coverage were important for providing seeds or protecting them from predators. Thus, seed rain, summer drought and micro-site conditions are keys to understanding the effects of predation on the final seed bank.

ACKNOWLEDGMENTS

This contribution has been supported by the Project AGL2011-29701-C02-02 of Spanish Ministry of Economy and Competitiveness. I. Ruano acknowledges the FPU scholarship program from the Spanish Ministry of Education. The authors thank Inforiego (www.inforiego.org) of Instituto Tecnológico Agrario de Castilla y León for climatic data.

REFERENCES

- Akaike H (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Csáki F (ed) 2nd International Symposium on Information Theory. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp 267–281
- Álvarez R, Valbuena L, Calvo L (2007) Effect of high temperatures on seed germination and seedling survival in three pine species (*Pinus pinaster*, *P. sylvestris* and *P. nigra*). Int J Wildland Fire 16:63-70 doi: 10.1071/WF06001

- Bang P, Dahlstrom P (1999) Huellas y señales de los animales de Europa. Omega, Barcelona
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1988) Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Omega, Barcelona
- Bravo F, Álvarez González JG, Del Rio M, Barrio-Anta M, Bonet JA, Bravo-Oviedo A, Calama R, Castedo-Dorado F, Crecente-Campo F, Condés S, Diéguez-Aranda U, González-Martínez SC, Lizarralde I, Nanos N, Madrigal A, Martínez-Millán FJ, Montero G, Ordóñez C, Palahi M, Piqué M, Rodríguez F, Rodríguez-Soalleiro R, Rojo A, Ruiz-Peinado R, Sánchez-González M, Trasobares A, Vázquez-Piqué J (2012) Growth and yield models in Spain: historical overview, contemporary examples and perspectives. Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (Universidad de Valladolid-INIA) y Unidad de Gestión Forestal Sostenible (Universidad de Santiago de Compostela), Spain
- Calvo L, Santalla S, Valbuena L, et al. (2007) Post-fire natural regeneration of a *Pinus pinaster* forest in NW Spain. *Plant Ecol* 197:81–90. doi: 10.1007/s11258-007-9362-1
- Castro J, Gómez JM, García D, et al. (1999) Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecol* 145:115–123. doi: 10.1023/A:1009865703906
- Chambers JC, MacMahon A (1994) A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annu Rev Ecol Syst* 25:263-292. doi: 10.1146/annurev.es.25.110194.001403
- Daskalakou EN, Thanos CA (1996) Aleppo pine (*Pinus halepensis*) postfire regeneration: the role of canopy and soil seed banks. *Int J Wildland Fire* 6:59-66. Doi: 10.1071/WF9960059
- Del Peso C, Bravo F, Ruano I, Pando V (2012) Patrones de diseminación y nascencia de *Pinus pinaster* Ait. en Meseta Castellana. In: Gordo FJ, Calama R, Pardos M, Bravo F, Montero G (eds) La regeneración natural de los pinares en los arenales de la meseta castellana. Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (Universidad de Valladolid-INIA), Valladolid, pp 161-174
- Díaz M, Torre I, Arrizabalaga A (2010) Relative roles of density and rainfall on the short-term regulation of Mediterranean wood mouse *Apodemus sylvaticus* populations *Acta Theriol* 55:251– 260. doi:10.4098/j.at.0001-7051.046.2009
- Escudero A, Pérez-García F, Luzuriaga AL (2002) Effects of light, temperature and population variability on the germination of seven Spanish pines. *Seed Sci Res* 12:261–271. doi: 10.1079/SSR2002116
- Espelta JM, Arnan X, Rodrigo A (2011) Non-fire induced seed release in a weakly serotinous pine: climatic factors, maintenance costs or both? *Oikos* 120:1752–1760. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19570.x
- Espelta JM, Cortés P, Molowny-Horas R, et al. (2008) Masting mediated by summer drought reduces acorn predation in mediterranean oak forests. *Ecology* 89:805–817. doi: 10.1890/07-0217.1

- González-Alday J, Martínez-Ruiz C, Bravo F (2009) Evaluating different harvest intensities over understory plant diversity and pine seedlings, in a *Pinus pinaster* Ait. natural stand of Spain. *Plant Ecol* 201:211-220. doi: 10.1007/s11258-008-9490-2
- IPCC (2007) Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment. Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (eds.) Cambridge University Press, Cambridge and New York, NY
- Herrero C, San Martín R, Bravo F (2007) Effect of heat and ash treatments on germination of *Pinus pinaster* and *Cistus laurifolius*. *J Arid Environ* 70:540-548. doi: 10.1016/j.jaridenv.2006.12.027
- Hirsch BT, Kays R, Pereira VE, Jansen PA (2012) Directed seed dispersal towards areas with low conspecific tree density by a scatter-hoarding rodent. *Ecol Lett* 15:1423-1429. doi: 10.1111/ele.12000
- Hulme PE (1997) Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia* 111:91-98. doi: 10.1007/s004420050212
- Keeley JE (1991) Seed germination and life history syndromes in the California chaparral. *Bot Rev* 57:81-116. doi: 10.1007/BF02858766
- Lafuente-Laguna D, Rodríguez-Núñez L, Majada Guijo JP (2012) *Pinus pinaster* Aiton. In: Pemán García J, Navarro Cerrillo R, Nicolás Peragón JL, Prada Sáez MA, Serrada Hierro R (eds.) Producción y manejo de semillas y plantas forestales. Tomo I. 900-927. Organismo autónomo Parques Nacionales. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Spain
- Lower S, Browne M, Boudjelas S, De Pooter M (2004) 100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del mundo. The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN)
- Lucas-Borja ME, Silva-Santos P, Fonseca T, et al. (2010) Modelling Spanish black pine postdispersal seed predation in Central-eastern Spain. *For Syst* 19:393-403.
- Manso M, Pardos M, Calama R (2014) Climatic factors control rodent seed predation in *Pinus pinea* L. stands in Central Spain. *Ann For Sci* doi: 10.1007/s13595-014-0396-y
- Marañón T (2001) Ecología del banco de semillas y dinámica de comunidades mediterráneas. In: Zamora Rodríguez R, Pugnaire de Iraola FI (eds) Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional CSIC/AEET. Madrid.
- Miguel Pérez I, González-Martínez SC, Alía Miranda R, Gil Sánchez L (2008) Growth phenology and mating system of maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton) in central Spain. *For Syst* 11:193-204. doi: 10.5424/768
- Ne'eman G, Izhaki I (1999) The effect of stand age and microhabitat on soil seed banks in Mediterranean Aleppo pine forests after fire. *Plant Ecol* 144:115-125. doi: 10.1023/A:1009806507403

- Nopp-Mayr U, Kempter I, Muralt G, Gratzner G (2012) Seed survival on experimental dishes in a central European old-growth mixed-species forest - effects of predator guilds, tree masting and small mammal population dynamics. *Oikos* 121:337–346. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19099.x
- Ordóñez JL, Retana J (2004) Early reduction of post-fire recruitment of *Pinus nigra* by post-dispersal seed predation in different time-since-fire habitats. *Ecography (Cop)* 27:449–458. doi: 10.1111/j.0906-7590.2004.03886.x
- Price DT, Zimmermann NE, Meer PJ van der, et al. (2001) Regeneration in Gap Models: Priority Issues for Studying Forest Responses to Climate Change. *Clim Change* 51:475–508. doi: 10.1023/A:1012579107129
- Ribeiro MM., Plomion C, Petit R, Vendramin GG, Szmidt AE (2001) Variation in chloroplast single-sequence repeats in Portuguese maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Theor Appl Genet* 102: 97–103. doi: 10.1007/s001220051623
- Rivas-Martínez S, Rivas-Sáenz S (1996-2009) Sistema de Clasificación Bioclimática Mundial. Centro de Investigaciones Fitosociológicas, España. <http://www.ucm.es/info/cif>. Accessed 26 May 2011
- Rodríguez-García E, Bravo F, Spies TA (2011a) Effects of overstorey canopy, plant–plant interactions and soil properties on Mediterranean maritime pine seedling dynamics. *For Ecol Manage* 262:244–251. doi: 10.1016/j.foreco.2011.03.029
- Rodríguez-García E, Gratzner G, Bravo F (2011b) Climatic variability and other site factor influences on natural regeneration of *Pinus pinaster* Ait. in Mediterranean forests. *Ann For Sci* 68:811–823. doi: 10.1007/s13595-011-0078-y
- Rouget M, Richardson DM, Milton SJ, Polakow D (2004) Predicting invasion dynamics of four alien *Pinus* species in a highly fragmented semi-arid shrubland in South Africa. *Plant Ecol* 152: 79-92. doi: 10.1023/A:1011412427075
- Ruano I, Pando V, Bravo F (2009) How do light and water influence *Pinus pinaster* Ait. germination and early seedling development? *For Ecol Manage* 258:2647–2653. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.027
- Sit V, Poulin-Costello M (1994) Catalogue of curves for curve fitting. Biometrics information handbook series no.4. Forest Science Research Branch. Victoria
- Tapias R, Gil L, Fuentes-Utrilla P, Pardos JA (2001) Canopy seed banks in Mediterranean pines of south- eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. *J Ecol* 89:629-638. doi: 10.1046/j.1365-2745.2001.00575.x
- Tapias R, Climent J, Pardos JA, Gil L (2005) Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecol* 171:53-68. doi: 10.1023/B:VEGE.0000029383.72609.f0
- Vander Wall SB, Kuhn KM, Beck MJ (2005) Seed removal, seed predation and secondary dispersal. *Ecology* 86:801-806. doi: 10.1890/04-0847

Vega JA, Fernández C, Pérez-Gorostiaga P, Fonturbel T (2009) Response of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) recruitment to fire severity and post-fire management in a coastal burned area in Galicia (NW Spain). *Plant Ecol* 206:297–308. doi: 10.1007/s11258-009-9643-y

Walter H (1973) *Vegetation of the earth in relation to climate and ecophysical condition*. Springer-Verlag, New York

Walters M, Milton SJ, Somers MJ, Midgley JJ (2005) Post-dispersal fate of *Acacia* seeds in an African savanna. *South African J Wildl Res* 35:191–199.

Worthy FR, Law R, Hulme PE (2006) Modelling the quantitative effects of pre- and post-dispersal seed predation in *Pinus sylvestris* L. *J Ecol* 94:1201–1213. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01168.x

Zong C, Wauters L a., Van Dongen S, et al. (2010) Annual variation in predation and dispersal of *Pinus cembra* L. seeds by Eurasian red squirrels and other seed-eaters. *For Ecol Manage* 260:587–594. doi: 10.1016/j.foreco.2010.05.014

Effects of pre-commercial thinning on growth and reproduction in post fire
regeneration of *Pinus halepensis* Mill.

RUANO, Irene; RODRÍGUEZ-GARCÍA, Encarna; BRAVO, Felipe

REFERENCIA COMPLETA: Ruano, I.; Rodríguez-García, E.; Bravo, F. 2013. Effects of pre-commercial thinning on growth and reproduction in post fire regeneration of *Pinus halepensis* Mill. Ann For Sci 70(4): 357-366.

DOI: 10.1007/s13595-013-0271-2

RESUMEN

La densidad de regeneración post-fuego de *Pinus halepensis* puede requerir de clareos semi-sistemáticos cuando es excesiva. El incendio que ocurrió en Moratalla (España) en 1994 y los clareos aplicados allí desde el 2004 fueron una buena oportunidad para analizar la efectividad de estos tratamientos selvícolas. El principal objetivo de este estudio fue analizar el efecto de los clareos semi-sistemáticos en el tamaño, el potencial reproductivo, la biomasa y el crecimiento anual en brinzales de *Pinus halepensis* de 15 años de edad. Para lograr este objetivo se establecieron 29 parcelas circulares de 5 m de radio, teniendo en cuenta: 1) tiempo desde el tratamiento; 2) exposición. También se incluyeron parcelas no tratadas como parcelas control. Se midieron variables como diámetro y altura y se contaron los conos clasificándolos en función de su madurez. Se aparearon tres brinzales por parcela y se cortaron cinco rodajas de cada uno para analizar los anillos de crecimiento con el software Windendro®. El tamaño, el crecimiento anual y la biomasa fueron mayores en las parcelas tratadas que en las control 2-4 años después del tratamiento. El crecimiento anual disminuyó a los cinco años del tratamiento. El número de conos fue mayor 2-5 años después del tratamiento, dependiendo del tipo de cono. Los conos seróticos, que son fundamentales para regenerar de nuevo después de un fuego, fueron significativamente

más abundantes después de cinco años. Por lo tanto el clareo semi-sistemático aceleró la madurez de la masa aunque esos efectos positivos no fueron claros hasta después de 2-5 años. La exposición influyó en algunas variables pero los efectos sobre las variables no fueron concluyentes debido a las interacciones encontradas con el tiempo desde el tratamiento

ABSTRACT

Excessive recruitment in post-fire regeneration of *Pinus halepensis* can require pre-commercial thinning. The 1994 Moratalla fire (Spain) and the thinning applied there since 2004 provided good conditions for testing pre-commercial thinning effectiveness. The main objective of the present study was to analyse pre-commercial thinning effects on tree size, reproductive potential, stem biomass and annual growth in 15-year-old saplings. To meet this objective twenty nine circular plots (5 m radius) were established based on 1) years since thinning and 2) aspect. Non-thinned plots were included as controls. Sapling variables were measured and pine cones were counted and classified according to maturity. Three saplings per plot were felled, five sample disks were extracted from each and tree rings were analysed with Windendro® software. Sapling size, annual growth and stem biomass were higher in thinned plots than in control plots 2-4 years after thinning. Annual growth declined five years after thinning. Cone counts were higher 2-5 years after thinning, depending on the cone type. Aspect influenced some variables. Thinning accelerated stand maturity but positive effects were indiscernible until 2-5 years later. Serotinous cones, which are fundamental to regeneration after fire, increased in number after five years. The effects of aspect were inconclusive due to interactions with years since thinning.

INTRODUCTION

Although fire is considered a perturbation inherent to Mediterranean basin forests because of its high frequency and the adaptation of some species to fire, global changes in climate and land use are directly affecting fire dynamics (Moriondo et al. 2006). Climate forecasts for the Mediterranean region in the next decades indicate higher temperatures and lower precipitation irregularly distributed between and within years (IPCC 2007). In such a scenario, relative humidity will be lower, forest fuel drier and fire risk higher; burned areas and the intensity and frequency of fires are expected to increase (Moriondo et al. 2006). Mediterranean forests could be at risk if fires become more frequent than the mature age of the species.

Resprouting or serotinity are adaptations to ensure regeneration after a fire. *Pinus halepensis* and *Pinus brutia* Ten., two of the most important species in the Mediterranean ecosystems, have serotinous cones that retain mature seeds for dispersal after fire (Daskalakou and Thanos 1996, Boydak 2004).

The presence of serotinous cones and the number of seeds they carry are key factors for good post-fire regeneration of the entire *Pinus* genus (Vega 2003), and especially Aleppo Pine –*Pinus halepensis*– (Ne’eman et al. 2004). Post-fire regeneration of *Pinus halepensis* is usually more than adequate, because it is adapted to xeric conditions and its serotinous cones open after fire to regenerate the stand (Daskalakou and Thanos 1996). When Aleppo Pine seedling density is excessive, pre-commercial thinning interventions become necessary (Vega 2003). These treatments also reduce fire risk by controlling fuel continuity.

Pinus halepensis can grow in difficult environmental conditions and is a main species for restoring arid and semi-arid Mediterranean areas. However, mono-specific *P. halepensis* plantations could have negative effects: in large plantations soil humidity is lower than in other floristic communities, successional processes are slower and wildlife biodiversity is reduced due to the homogenization of the landscape and the reduction of habitat diversity (Maestre and Cortina 2004). *P. halepensis* plantations in Mediterranean areas are a common recourse for establishing tree cover and conserving soil in degraded areas. In the first phases, this species improves the vertical structure of the forest, but the richness and diversity of undergrowth species is diminished (Chirino et al. 2006). However, timely treatments such as thinning or pruning could improve conditions for understory plant species in mono-specific plantations (Navarro et al. 2010a).

However, the benefits and risks of thinning to reduce sapling density after a fire are not well-defined. Positive effects of thinning in post-fire regeneration of *P. halepensis* have been observed for cone production, structural pattern and plant diversity (González-Ochoa et al. 2004; De las Heras et al. 2007; Moya et al. 2009); but negative effects have also been observed after treatment, such as higher levels of defoliation from *Pachyrhinus squamosus* Kiesenwetter (González-Ochoa et al. 2002). Moreover pre-commercial thinning influenced also allometric equations and carbon partitioning in *P. halepensis* regenerated after fire (De las Heras et al. 2012).

The objective of this study was to analyse the effect of pre-commercial thinning on post-fire regeneration of *P. halepensis* in the Mediterranean area. To accomplish this objective post-fire regeneration saplings were analysed considering two factors: 1) years since the thinning (2, 3, 4 or 5) and 2) aspect (north or south). The pre-commercial thinning was carried out by the Murcia Regional Forest Service from 2004 to 2007 so the data obtained is directly

related with forest management strategy and will serve to define the most appropriate strategy for this type of situations.

MATERIAL AND METHODS

P. halepensis regeneration was analyzed in the area burned in the 1994 Moratalla fire, which destroyed 24 817 ha of forest in south-eastern Spain. Most of the area affected was populated by natural *P. halepensis* stands. Regeneration was so excessive that pre-commercial thinning was carried out from 2004 to 2011 to reduce tree density.

1. Study area and description of pre-commercial thinning

The study area is located in *P. halepensis* stands affected by the 1994 fire in the Sierra del Cerezo mountain range, near the village of Moratalla, in the province of Murcia (Spain) (Figure 1). This mountain range, with an elevation of 1140 m, is located mainly in SW-NE aspect and formed by limestone and dolomitic materials.

The climate is Mediterranean with strong summer drought (low precipitation and very high temperatures in summer mean drought when precipitation is minor than two times mean temperature. Figure 1) and important rainfalls during winter. Annual mean air temperature is 12.1 °C and mean annual precipitation is 416 mm (Rivas-Martínez and Rivas-Sáenz 1996-2009). Accompanying vegetation includes *Juniperus oxycedrus* L., *Daphne gnidium* L., *Rosmarinus officinalis* L., *Thymus vulgaris* L., *Cistus clussi* Dunal and tree species such as *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp. in xeric areas and *Quercus faginea* Lam. in more humid areas.

After the Moratalla fire, *P. halepensis* stands regenerated profusely in most areas, with more than 80000 seedlings/ha in some places (density estimated in control plots). From 2004 to 2011, the Murcia Regional Forest Service carried out a pre-commercial thinning intervention project in areas where initial density was higher than 2000 saplings/ha. Semi-systematic pre-commercial thinning was implemented mechanically by de-brushing strips of land 3 meters wide and complemented by manual pre-commercial thinning between strips, to obtain a final density of 1600 trees/ha. All remaining saplings were pruned and woody coarse debris was triturated. To improve stand biodiversity, shrubs and *Quercus* species were not eliminated. This treatment was applied yearly from 2004 to 2007 in the area of the study and the sampling took place in 2009.

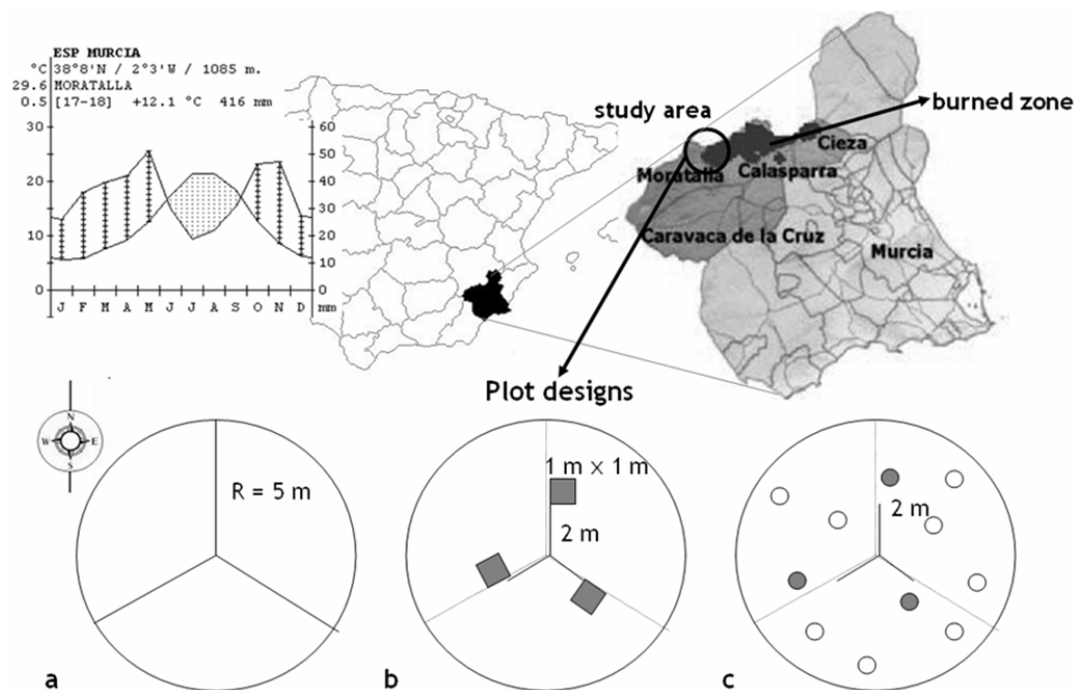


Fig. 1 Location of the burned zone and the study area with a climodiagram of Moratalla (Murcia) and outlines of plot designs. Climodiagram from Rivas-Martínez and Rivas-Sáenz (1996-2009)

2. Sampling design and data

This analysis of the effects of thinning on the post-fire regeneration was based on two factors: 1) years since the thinning (2, 3, 4 or 5) and 2) aspect (north or south). Control areas where thinning had not yet been applied were included. In June of 2009, twenty-nine circular plots (5 m radius) were established to represent all factor combinations except '2 years after thinning, north aspect', which was not found in the study area. Three replicate plots for each year and aspect were sampled, and four control plots (non-thinned stand) for each aspect were established. The plots were divided into three sectors, with the first division line always indicating north for uniform referencing in the sampling process (Figure 1a).

In the south-aspect plots and controls, total height (accuracy ± 1 cm) and basal diameter (accuracy ± 1 mm) of all saplings were measured. Diameter at breast height was not measured because most of the saplings were of insufficient height. Three types of cones were also counted for each sapling following the methodology proposed by De las Heras et al. (2007): new (small, green cones less than two years old), mature brown (closed mature brown cones between two and three years old) and serotinous (closed grey cones over three years old). Open cones were not counted. Finally, three saplings were selected and felled for dendroecological analysis of annual growth.

Since post-fire density is usually higher in north-aspect *P. halepensis* stands than in south-aspect stands (Pausas et al. 2004), sampling in north-aspect control plots was adjusted accordingly. Three 1 m x 1 m sub-plots were marked 2 meters from the center of the plot on each of the division lines (Figure 1b). All saplings and cones in the sub-plots were counted and the total height and basal diameter were measured for three selected saplings per sub-plot. One sapling per sub-plot was then selected and felled for dendroecological analysis of annual growth.

3. Dendroecological analysis

Dendroecological methods were implemented to analyze annual growth (accuracy ± 1 mm). Along the division lines of the plots, the sapling nearest to the point 2 meters from the centre was selected (Figure 1c). However, in north aspect control plots, the sapling was selected from the centre of the sub-plot and felled. Five disks were extracted: the first from the base and the remaining four from points distributed uniformly along the stem. The disks were sanded for ring identification with Windendro[®] software (Regent Instruments Inc., 2002).

Annual growth data were obtained from the basal disk and stem biomass data were obtained from all the disks of each sapling. Moreover rings were counted to know the age of the saplings. Most of them were 14 years old (date of first ring 1995). Sapling volume estimates were based on truncated cones between disks and a cone from the last disk to the apex. Basic density was calculated with Kollmann's formula (1959), using 0.610 as the normal density of *Pinus halepensis* (Centre de la Propietat Forestal 2004). Sapling stem biomass was then calculated by multiplying estimated sapling volume and basic density.

4. Variables

The variables were divided into four groups (Table 1): size (basal diameter and height), reproductive potential (number of cones), biomass and annual growth. All plot saplings were included in the analysis of reproductive potential; saplings selected for dendroecological analysis were used to analyse stem biomass and annual growth. Size was analysed first by including all saplings in the plot and then using only the selected saplings.

5. Statistical analysis

a. Size

Tree size was studied in two ways. First, an analysis of variance (ANOVA with a Tukey test) was applied to all saplings in the plot using two factors: years since thinning and aspect. Second, the same factors were used in an analysis of covariance (ANCOVA with a Tukey test) applied to the saplings selected for dendroecological analysis, with growth before

thinning as a covariable. Calculating growth before thinning we considered 10 years for control plots and plots treated 5 years ago, 11 years for plots treated 4 years ago, 12 years for plots treated 3 years ago and 13 years for plots treated 2 years ago. Slope and elevation were also considered as a covariable, but were not significant. The square root transformation was applied to size data in all tests, in order to satisfy normality and homoscedasticity assumptions. Variables are shown with transformation.

Table 1 Characteristics of the variables analysed: sampling size (n), mean, maximum, minimum and standard deviation (sampling size of height is minor than basal diameter due to a failure in data sampling). Annual growths were calculated considering the date of the thinning

			n	Mean	Max	Min	Standard deviation
Saplings of the plot	Size	Basal diameter (cm)	266	5.23	16.40	0.35	3.06
		Height (m)	265	1.95	5.50	0.30	0.91
	Reproductive potential (cones/ha)	New cones	29	5540.35	16552.11	0.00	4592.53
		Mature cones	29	5120.79	30000.00	0.00	7077.09
		Serotinous cones	29	1011.39	6666.667	0.00	1567.86
Selected saplings	Size	Basal diameter (cm)	79	5.17	12.55	0.50	2.63
		Height (m)	79	1.95	5.50	0.66	0.85
	Stem biomass (kg)	79	0.097	0.904	0.002	0.128	
	Annual growth after thinning (mm)	1 year after	165	2.09	8.91	0.24	1.75
		2 years after	63	2.94	7.20	0.29	1.69
		3 years after	54	4.15	19.99	0.58	3.10
		4 years after	36	4.06	8.17	1.15	1.77
		5 years after	18	2.80	4.60	0.96	0.95
	Control (non thinned)	80	1.27	5.55	0.18	1.10	

b. Reproductive potential

A mixed linear model was used to analyse reproductive potential (number of cones per hectare) because none of the variable transformations allowed for analysis with general linear models. Three factors were considered: years since thinning, aspect and cone type. For this test, the logarithm plus 1 transformation was used for reproductive potential which is shown with transformation. The mathematic formulation of the model is as follows:

$$y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_k + \alpha\beta_{ij} + \alpha\gamma_{ik} + \beta\gamma_{jk} + \alpha\beta\gamma_{ijk} + \varepsilon_{ijkl}$$

where: i: 1, 2, 3, 4; j: 1, 2; k: 1, 2, 3; l: 1, 2, ... 29; and y_{ijkl} : variable to analyse for Plot l, years since thinning i, aspect j and cone type k; μ : general mean effect; α_i : effect of years since thinning i (i= non thinned, 2, 3, 4, 5 years after thinning); β_j : effect of aspect j (j = North, South); γ_k : effect of cone type k (k= new, mature, serotinous); $\alpha\beta_{ij}$: effect of interaction

between years since thinning i and aspect j ; $\alpha\gamma_{ik}$: effect of interaction between years since thinning i and cone type k ; $\beta\gamma_{jk}$: effect of interaction between aspect j and cone type k ; $\alpha\beta\gamma_{ijk}$: effect of interaction between years since thinning i , aspect j and cone type k ; ϵ_{ijkl} : random error for Plot l , with years since thinning i , aspect j and cone type k having normal $(0, \sigma^2_j)$ and independent distributions.

c. Stem biomass

ANCOVA with a Tukey test considering growth before thinning as a covariable was used to analyze the influence of thinning during the first years on stem biomass. Elevation and slope were also considered as covariables, but were not significant. The square root transformation was used on biomass data in order to satisfy normality and homoscedasticity assumptions. Variable is shown with transformation.

d. Annual growth

After square root transformation to meet assumptions of normality and homoscedasticity, annual growth was also analysed by ANCOVA with a Tukey test. The two factors considered were aspect and years since thinning, but in this case years since thinning had 6 levels. The dendroecological analysis made it possible to determine annual growth one year after thinning, even though no plots were thinned in 2008. Two covariables were considered for this analysis: growth before thinning and total annual precipitation in the current hydrological year (October 1st to September 30th). Elevation and slope were also tested as covariables but they were not significant. Precipitation was used as a covariable because rainfall is a key variable for *P. halepensis* growth (Olivar et al. 2009) and strong climatic differences were recorded between 2004 and 2007, the years when the plots were thinned (Table 2). This variable is shown with transformation.

All analyses were performed with the SAS 9.2 statistical package (SAS Institute Inc., USA).

Table 2 Climatic data: mean annual temperature (°C) since 1st October to 30th September; Total annual precipitation (mm) since 1st October to 30th September; total spring precipitation (mm) considering March, April and May; total winter precipitation (mm) considering December, January and February. Mean annual temperature of 2008 was estimated with a local lineal regression and available data

	2004	2005	2006	2007	2008
Mean annual temperature (°C)	14.3	14.5	14.4	14.6	14.0
Total annual precipitation (mm)	775.3	359.0	410.0	643.4	483.9
Total spring precipitation (mm)	358.0	63.5	160.5	257.9	167.0
Total winter precipitation (mm)	112.5	212.0	112.0	122.5	102.5

RESULTS

1. Size

In the ANOVA, years since thinning, aspect and the interaction between them were significant for both variables of size ($P < 0.05$). Average basal diameter was larger 5 years after thinning, but differences among other plots were less clear. Lower mean basal diameter was found in control plots, where thinning had not been applied; but the differences between these and 2 and 3 years after thinning were not significant (Figure 2 and Supplementary table 1). However, basal diameter was significantly larger in plots with south aspect than in those with north aspect (Figure 2 and Supplementary table 1).

Regarding the interaction between years since thinning and aspect, mean basal diameter was significantly higher for south aspect in control plots and 5 years after thinning, but higher with north aspect 4 years after thinning. Lower mean basal diameter was observed in control plots with north aspect. There were no significant differences between aspects 3 years after thinning (Supplementary table 1).

Average height was greater 5 years after thinning. Clear differences were not observed among the other time levels, though lower mean height was observed 3 years after thinning. There were no significant differences between control plots and 2 years after thinning. Average height was greater with north aspect than with south aspect (Figure 2 and supplementary table 2).

Finally, analysis of interactions between factors revealed greater heights for north aspect, with two exceptions: tree height was greater in control plots with south aspect and 3 years after thinning showed no differences between aspects. Greater average heights were obtained 5 years after thinning with north aspect and lower average heights were recorded 3 years after thinning with north aspect (Supplementary table 2).

The saplings selected for dendroecological analysis were also used for the second size analysis, because the dendroecological analysis allowed us to determine growth before thinning. ANCOVA was applied to the saplings, with growth before thinning as covariable. Years since thinning and interaction between factors were found to be significantly related to basal diameter, while years since thinning and aspect were significantly related to height, ($P < 0.05$).

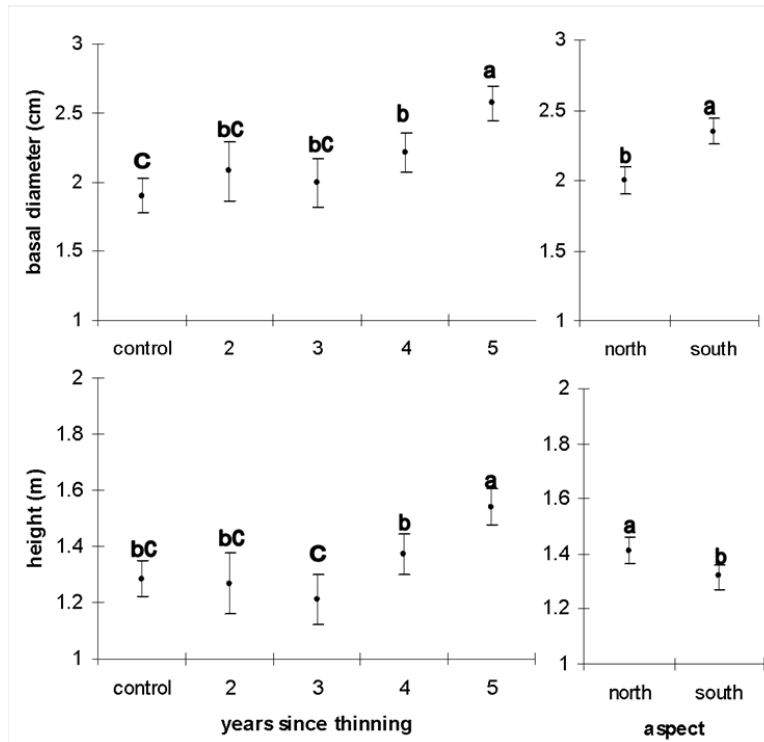


Fig. 2 Mean values and confidence intervals of transformed size variables of all saplings of the plot depending on years since thinning and aspect: basal diameter (cm), height (m) and comparison between factor levels: levels with same letters means no significant differences ($P > 0.05$).

Higher mean basal diameters were found 5 years after thinning, but there were no significant differences in mean basal diameter between 2 and 4 years after thinning, (Figure 3 and Supplementary table 3). Lower mean basal diameter was recorded for control plots where thinning had not been applied.

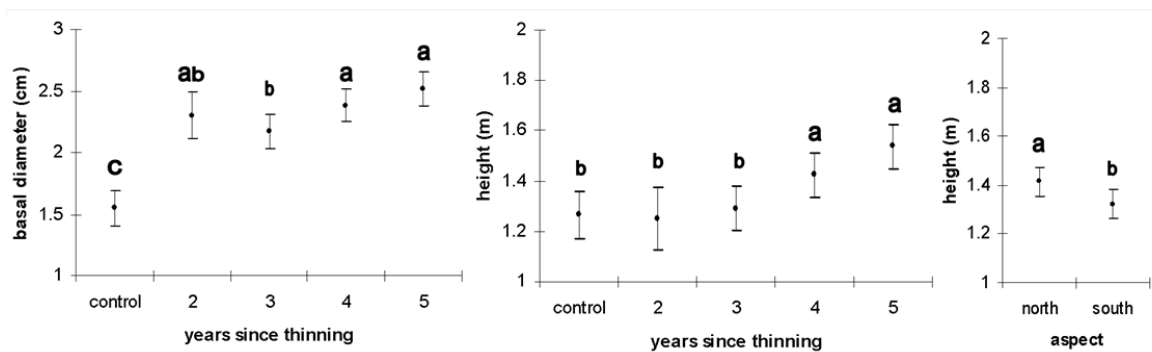


Fig. 3 Mean values and confidence intervals of transformed size variables of selected saplings depending on years since thinning and aspect: basal diameter (cm), height (m) and comparison between factor levels: levels with same letters means no significant differences ($P > 0.05$)

Interaction between factors showed larger mean basal diameters in plots with north aspect 4 years after thinning and in control plots with south aspect. There were no significant differences regarding aspect for the other years. Higher basal diameter was recorded 5 years after thinning with south aspect and lower basal diameter in control plots with North aspect (Supplementary table 3).

Greater results for average height were obtained 5 years after thinning, though there were no significant differences between these and 4 years after thinning. Lower average heights were obtained for control plots and 2 and 3 years after thinning, with no significant differences among them. Finally, average height was significantly greater in plots with north aspect than in those with south aspect (Figure 3 and Supplementary table 4).

Size was analysed for all saplings by ANOVA. The saplings selected for dendroecological analysis were then analysed by ANCOVA, using growth before thinning as a covariable. The results were more conclusive with previous growth as a covariable, and R-square increased (0.376 vs 0.814 for basal diameter and 0.233 vs. 0.625 for height) with a covariable.

2. Reproductive potential

Based on a p-value of 0.05, type, years since thinning and the interaction between years and type were found to be significant. New cones were significantly more abundant and mature cone counts were significantly higher than serotinous cone counts. Higher average cone counts were observed 5 years after thinning. Lower results were observed 2 years after thinning, though there were no significant differences between these and control plots and 3 and 4 years after thinning (Supplementary table 5).

Average new cone counts were significantly higher 2 years after thinning, though there were no significant differences between these and 3 and 5 years after thinning. Lower results for new cones were observed in control plots, though there were no significant differences between these and 3 and 4 years after thinning. Mature cone count averages were higher 5 years after thinning and there were no significant differences between these and 4 after thinning. Lower results for mature cones were observed in control plots, though there were no significant differences between these and 2 and 3 years after thinning. Serotinous cone counts increased significantly 5 years after thinning and there were no significant differences between control plots and other thinned plots (Figure 4 and Supplementary table 5).

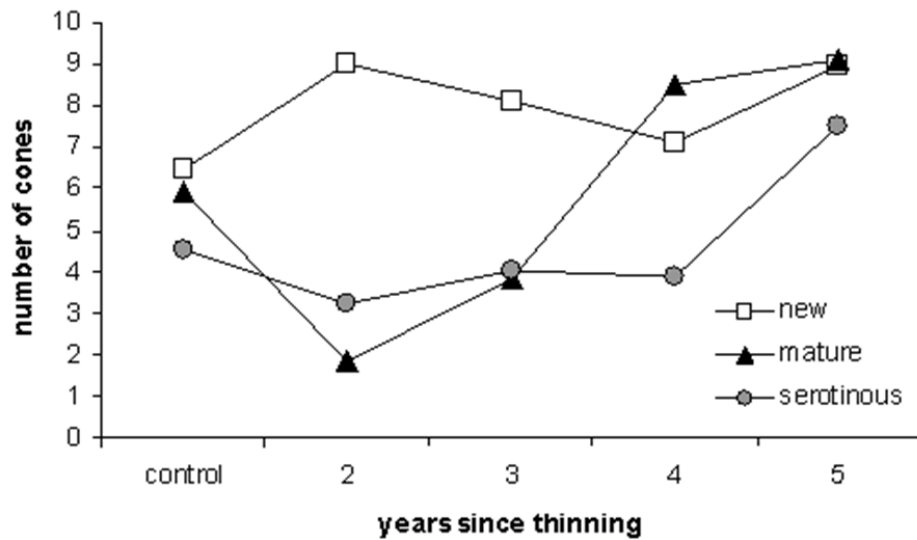


Fig. 4 Mean values of transformed potential reproductive depending on years since thinning considering three types of cones.

New cones were significantly more abundant than new and serotinous cones 2 and 3 years after thinning. However, mature cones were significantly more abundant than new cones 4 years after thinning. There were no differences between new and mature cones 5 years after thinning. Serotinous cones always had lower results, although there were no significant differences between these and mature cones in control plots and 2 and 3 after thinning. Finally, there were no significant differences among cone types in control plots (Figure 4 and Supplementary table 5).

3. Stem biomass

Years since thinning and aspect were significant ($P < 0.05$), but interaction between factors was not significant. The largest average results were obtained 4 and 5 years after thinning, respectively, and the differences between them were not significant. The smallest average stem biomass was recorded for control plots (Figure 5 and Supplementary table 6) and average stem biomass was found to be significantly greater in plots with north aspect than in plots with south aspect.

4. Annual growth

Years since thinning and interaction between years and aspect were found to be significant but aspect was not significant ($P < 0.05$). Lower average results were obtained in control plots though there were no significant differences between these and 1 year after thinning. Higher results were obtained in 3 and 4 years after thinning with no significant differences

between them. There were also no significant differences between 2 and 5 years after thinning. This reveals that there was no annual growth increment one year after thinning in thinned plots; then growth peaked 3-4 years after thinning and decreased after 5 years, but was still higher than in control plots (Figure 5 and Supplementary table 7). Finally, in thinned plots there was no significant interaction between years since thinning and aspect; but in control plots annual growth was greater for south aspect than for north aspect.

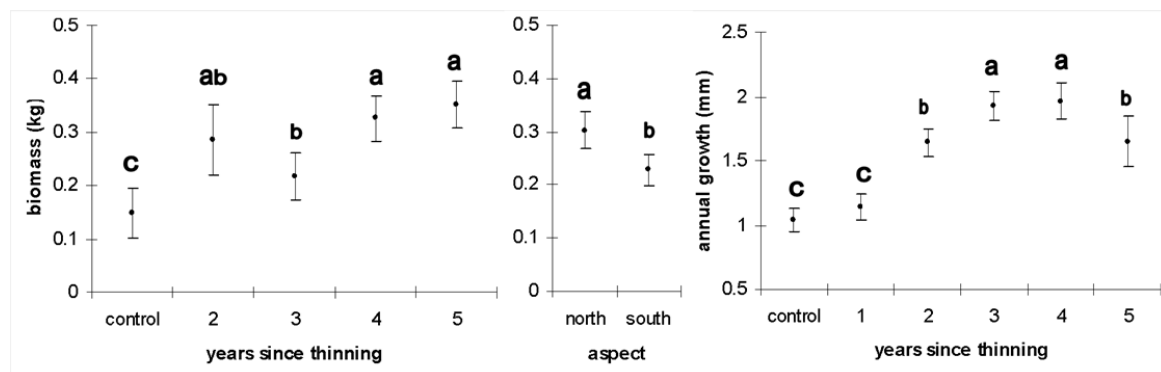


Fig. 5 Mean values and confidence intervals of transformed stem biomass (kg) and transformed annual growth (mm) of selected saplings depending on years since thinning and aspect: comparison between factor levels with same letters means no significant differences ($P > 0.05$)

DISCUSSION

Our results support the current view that pre-commercial thinning operations applied to post-fire regeneration in *P. halepensis* stands have a generally positive effect on size, reproductive potential, biomass and annual growth, all of which accelerate tree maturation. González-Ochoa and De las Heras (2002) argued that intense silvicultural treatments could generate a temporal decline of the stand, followed by damage after a few years from defoliator species such as *Pachyrhinus squamosus*. However, no damage or disease was found in the present work, indicating that thinning did not provoke a decline.

Other studies have analysed the effect of thinning on diameter growth of *Pinus pinaster* Ait. (Madrigal et al. 2004) and *Pinus halepensis* (Navarro et al. 2010b) in Spain, obtaining similar results to those of the present work. They found that thinning had a positive effect in all cases, with higher diameters one year after treatment; while our results did not show increased basal diameters until 2 or 4 years after thinning, depending on the analysis applied. Tsitsoni et al. (2004) also observed higher basal diameters for *Pinus brutia* post-fire regeneration 10 years after thinning in Greece.

Dendroecological analysis made it possible to calculate annual growth for previous years with greater accuracy, to include inter-annual variability by total annual precipitation and to determine growth one year after thinning. Annual growth was lower in control plots, but there were no significant differences between these and 1 year after thinning. The positive effects of thinning were not substantial until 2 years later. Dendroecological analysis showed the effect of thinning over time: maximum growth occurred 3 and 4 years after thinning and was minor 5 years after thinning, though still higher than in control plots. Navarro et al. (2010b) also observed higher diameters after thinning, but in their study diameter growth began to decrease 4 years after pre-commercial thinning.

This growth response could be due to the incorporation of soil nutrients from triturated woody debris, left in the stand after thinning. Slash management effect has been investigated for different species across the world, especially for commercial forest plantations. For example, Smethurst and Cambiar (1990) analysed different slash and litter management in *Pinus radiata* D. Don plantations in a Mediterranean climate in South Australia and observed that carbon in the soil surface increased after 4 months but decreased during the next 40 months. Pérez-Batallón et al (2001) studied *Pinus radiata* plantations in the north of Spain and they observed no changes in soil microbial biomass although there was a high degree of N immobilization after 12 months where residues left on site. In the present study woody debris could supply nutrients although Ganjegunte et al (2004) observed for *Pinus radiata* plantations decomposition rates of slash components were related to substrate quality. Moreover half of the total C contained in the slash was released after 13 years. According to the effect on water and soil temperature, Smethurst and Cambiar (1990) observed soils without slash or litter cover were warmer and were subjected to greater extremes of temperature. Therefore in the present work woody debris could protect saplings for extreme temperatures induced by a greater incidence of solar radiation from removal of sapling cover.

Height results also varied according to the analysis applied. This result differs from other studies, which showed greater height increase 2 years after thinning in *Pinus halepensis* in Spain (González-Ochoa et al. 2004) and Israel (Ne'eman et al. 1995), or *Pinus pinaster* in Spain (Madrigal et al. 2004). Tistsoni et al (2004) observed greater height increase one year after thinning for *Pinus brutia* in Greece. Our results showed a larger delay period for height increase after thinning.

Analysis of reproductive potential showed short-term increases in cone counts after thinning. These results were similar to others in which thinning was found to have improved the number of cones per hectare 22 months (González-Ochoa et al. 2004) and 18 months (Verkaik and Espelta 2006) after thinning. In contrast, De las Heras et al. (2007) found higher

numbers of serotinous cones and total cones in thinned plots but did not observe significant differences for new and mature cones between thinned and non-thinned areas.

Serotinous cones were significantly lower and until the fifth year there were no differences between control plots and treated plots. This could be due to the age of the stand, since Verkaik and Espelta (2006) observed that 18 months after thinning serotiny had decreased more in 18 and 22 year-old stands than in 10 year-old stands. Goubitz et al (2004) also observed that the level of serotiny decreased as tree height increased. This first period with a low number of serotinous cones could be a problem if a recurrent fire occurs. A recurrent wildfire in this area could reduce its capacity to recover from fire and even endanger the future of these stands (Eugenio et al. 2006). Eugenio et al (2006) and Espelta et al. (2008) analysed the structural changes induced by fire recurrence in *Pinus halepensis* stands. Density and growth in height and diameter were significantly less in twice-burn areas than once-burnt areas (Eugenio et al. 2006). Espelta et al. (2008) also analysed reproduction ability in once and twice-burn areas and they concluded twice-burnt areas had a 3-year delay in the onset of pine reproduction, a reduction of 52% in the number of reproductive pines and a 36% lower mean cone crop per tree. Finally Espelta et al. (2008) also observed that density of stand and tree height were mainly responsible for the reduction in the reproductive performance. So it is necessary to avoid recurrent wildfires and thinning could be a good tool controlling fuel continuity and indirectly improving size and potential reproductive of the saplings in a short period of time.

Finally, the stem biomass analysis showed higher averages 4-5 years after thinning and lower averages in control plots. The positive effect of intervention on biomass became apparent 2 years after thinning.

Thinning in post-fire *P. halepensis* regeneration produced short-term improvements in size, reproductive potential, annual growth and stem biomass. Aspect influenced some of these variables, especially in un-thinned zones, but its effects were difficult to clearly discern due to interactions. In the Mediterranean ecosystem, effect of aspect has been analysed due to south aspects receive higher solar radiation and this could affect the vegetation. Vegetation structure and plant species diversity changed significantly separating the north and south-facing slopes (Kutiel 1992, Sternberg and Soshany 2001) but in some cases the effect on some species is no clear. Osem et al. (2009) analysed natural regeneration of *P. halepensis* and it was highly variable among different forest sites in Israel although showed no clear relationship to aspect.

The present study analysed the effect of the pre-commercial thinning on post-fire regeneration of *P. halepensis*. This treatment accelerated stand maturity in terms of diameter, height, annual growth and stem biomass but positive effects were indiscernible

until 2-3 years later possibly because of the stress produced by thinning. Reproductive potential increased in new and mature cone counts 2-4 years later. Serotinous cones, which are fundamental to regeneration after a recurrent fire, increased in number after five years. Therefore pre-commercial thinning is a good tool to improve post-fire regeneration stands of *P. halepensis* with high density (more than 2000 saplings/ha). Moreover it is important to carry out the thinning early (5 years after fire, according to De las Heras et al. (2012)) due to the level of serotiny decrease as the time went by (Goubitz et al. 2004; Verkaik and Espelta, 2006) and a recurrent fire could endanger the future of the stand.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank the Murcia Regional Forest Service for technical support and the Agencia Estatal de Meteorología (AEMET) for climatic data. I. Ruano also acknowledges the FPU scholarship program from the Spanish Ministry of Education. Two anonymous reviewers provided valuable comments. A. Blanch revised the English. We also thank J. Olivar for field assistance and C. Herrero and V. Pando for statistical assistance.

FUNDING

Funds for this research were provided through Project AGL2011-29701-C02-02 of the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness, the Murcia Regional Forest Service and the Ministry of Science and Innovation through the Technical Support sub-programme and the European Social Fund.

REFERENCES

- Boydak M (2004) Silvicultural characteristics and natural regeneration of *Pinus brutia* Ten. – a review. *Plant Ecol* 171:153-163
- Centre de la Propietat Forestal (2004) Annex Indicadors dendromètrics. In: Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge, Centre de la Propietat Forestal (ed) Manual de redacció de plans tècnics de gestió i millota forestal (PTGMF) i plans simples de gestió forestal (PSGF). Instruccions de redacció i l'inventari forestal. Barcelona Spain
- Chirino E, Bonet A, Bellot J, Sánchez JR (2006) Effects of 30-year-old Aleppo pine plantations on runoff, soil erosion, and plant diversity in a semi-arid landscape in south eastern Spain. *Catena* 65:19-29
- Daskalakou EN Thanos CA (1996) Aleppo pine (*Pinus halepensis*) postfire regeneration: the role of canopy and soil seed banks. *Int J Wildland Fire* 6: 59-66

- De las Heras J, Moya D, López-Serrano F, Condés S (2007) Reproduction of postfire *Pinus halepensis* Mill. stands six years after silvicultural treatments. *Ann For Sci* 64: 59-66
- De las Heras J, Moya D, López-Serrano FR, Rubio E (2012) Carbon sequestration of naturally regenerated Aleppo pine stands in response to early thinning. *New Forest* DOI 10.1007/s11056-012-9356-2
- Espelta JM, Verkaik I, Eugenio M, Lloret F (2008) Recurrent wildfires constrain long-term reproduction ability in *Pinus halepensis* Mill. *Int J Wildland Fire* 17: 579-585
- Eugenio M, Verkaik I, Lloret F, Espelta JM (2006) Recruitment and growth decline in *Pinus halepensis* populations after recurrent wildfires in Catalonia (NE Iberian Peninsula). *Forest Ecol Manag* 231: 47-54
- Ganjegunte GK, Condrón LM, Clinton PW, Davis MR, Mahieu N (2004) Decomposition and nutrient release from radiata pine (*Pinus radiata*) coarse woody debris. *Forest Ecol Manag* 187: 197-211
- González-Ochoa A, de las Heras J (2002) Effects of post-fire silviculture practices on *Pachyrhinus squamosus* defoliation levels and growth of *Pinus halepensis* Mill. *Forest Ecol Manag* 167:185-194
- González-Ochoa AI, López-Serrano FR, de las Heras J (2004) Does post-fire forest Management increase tree growth and cone production in *Pinus halepensis*? *Forest Ecol Manag* 188: 235-247
- Goubitz S, Nathan R, Roitemberg R, Shmida A, Ne'eman G (2004) Canopy seed bank structure in relation to: fire, tree size and density. *Plant Ecol* 173: 191-201
- IPCC (2007) Fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press. United Kingdom and New York, NY, USA
- Kollmann F (1959) *Tecnología de la madera y sus aplicaciones*. Translation of second edition. In: German of 'Technologie des Holzes und der Holzwerkstoffe: mit 1194 Abbildungen im Text und 6 Tafeln'. Springer, Berlin, Germany
- Kutiel P (1992) Slope aspect effect on soil and vegetation in a Mediterranean ecosystem. *Israel J Bot* 41: 243-250
- Madrigal J, Martínez E, Hernando C, Gujarro M, Díez C, Vega JA, Pérez-Gorostiaga P, Fonturbel T, Cuiñas P, Alonso M, Beloso MC (2004) Respuesta a corto plazo del regenerado post-incendio de *Pinus pinaster* Ait. a claros mecanizados intensos. *Silva lus* 12 (1): 1-14
- Maestre FT, Cortina J (2004) Are *Pinus halepensis* plantations useful as a restoration tool in semiarid Mediterranean areas? *Forest Ecol Manag*, 198: 303-317
- Moriondo M, Good P, Durao R, Bindi M, Giannakopoulos C, Corte-Real J (2006) Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. *Clim Res* 31: 85-95
- Moya D, de las Heras J, López-Serrano FR, Condés S, Alberdi I (2009) Structural patterns and biodiversity in burned and managed Aleppo pine stands. *Plant Ecol* 200: 217-228

- Navarro FB, Jiménez MN, Gallego E, Ripoll MA (2010a) Short-term effects of overstory reduction and slash mulching on ground vegetation in a Mediterranean Aleppo pine Woodland. *Eur J Forest Res* 129: 689-696.
- Navarro FB, Jiménez MN, Cañadas EM, Gallego E, Terrón L, Ripoll MA (2010b) Effects of different intensities of overstory thinning on tree growth and understory plant-species productivity in a semi-arid *Pinus halepensis* Mill. afforestation. *Forest Systems* 19(3): 410-417
- Ne'eman G, Lahav H, Izhaki I (1995) Recovery of vegetation in a natural east Mediterranean pine forest on Mount Carmel, Israel as affected by management strategies. *Forest Ecol Manag* 75: 17-26
- Ne'eman G, Goubitz S, Nathan R (2004) Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire – a critical review. *Plant Ecol* 171: 69-79
- Olivar J, Bogino S, Spiecker H, Bravo F (2012) Climate impact on growth dynamic and intra-annual density fluctuations in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) trees of different crown classes. *Dendrochronologia* 30: 35-47
- Osem Y, Zangy E, Buey-Moshe E, Moshe Y, Karni N, Nisan Y (2009) The potential of transforming simple structured pine plantations into mixed Mediterranean forests through natural regeneration along a rainfall gradient. *Forest Ecol Manag* 259: 14-23
- Pausas JG, Ribeiro E, Vallejo R (2004) Post-fire regeneration variability of *Pinus halepensis* in the Eastern Iberian Peninsula. *Forest Ecol Manag* 203: 251-259
- Pérez-Batallón P, Ouro G, Macías F, Merino A (2001) Initial mineralization of organic matter in a forest plantation soil following different logging residue management techniques *Ann For Sci* 58: 807-818
- Regent Instrument Inc., 2002. Windendro™ v. 2002a, Québec, Qc.
- Rivas-Martínez S, Rivas-Sáenz S (1996-2009) Sistema de Clasificación Bioclimática Mundial. Centro de Investigaciones Fitosociológicas, España. <http://www.ucm.es/info/cif>. Accessed 26 May 2011
- Smethurst PJ and Nambiar EKS (1990) Effects of slash and litter management on fluxes of nitrogen and tree growth in a young *Pinus Radiata* plantation. *Can J For Res* 20: 1498–1507
- Sternberg M, Shoshany M (2001) Influence of slope aspect on Mediterranean woody formations: Comparison of a semiarid and an arid site in Israel. *Ecol Res* 16, 335-345
- Tsitsoni T, Ganatsas P, Zagas T, Tsakalimi M (2004) Dynamics of postfire regeneration of *Pinus brutia* Ten. in an artificial forest ecosystem of northern Greece. *Plant Ecol* 171: 165-174
- Vega JA (2003) Regeneración del género *Pinus* tras incendios. *Cuad. Soc. Esp. Cien. For.* 15: 59-68
- Verkaik I, Espelta JM (2006) Post-fire regeneration thinning, cone production, serotiny and regeneration age in *Pinus halepensis*. *Forest Ecol Manag* 231: 155-163

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Supplementary Table 1 Basal diameter (cm) of all saplings of the plots. LS means, Standard error, confidence intervals and comparison between them: factor levels with same letters means no significant differences (P>0.05).

Aspect	control	Years since thinning					With constant years
		2	3	4	5	5	
South	2.48 (0.09) [2.30-2.66]	AB 2.08 (0.11) [1.87-2.29]	CD 2.16 (0.13) [1.90-2.43]	BCD 2.03 (0.11) [1.82-2.24]	D 2.72 (0.09) [2.54-2.90]	A 2.35 (0.05) [2.25-2.44]	a
North	1.31 (0.09) [1.12-1.49]	E - -	1.86 (0.12) [1.63-2.09]	D 2.37 (0.10) [2.17-2.56]	BC 2.42 (0.09) [2.24-2.60]	B 2.00 (0.05) [1.90-2.09]	b
With constant aspect	1.90 (0.06) [1.77-2.03]	C 2.08 (0.11) [1.87-2.29]	BC 1.99 (0.09) [1.82-2.16]	BC 2.21 (0.07) [2.07-2.35]	B 2.57 (0.06) [2.44-2.70]	A	

Supplementary Table 2 Height (m) of all saplings of the plots. LS means, Standard error, confidence intervals and comparison between them: factor levels with same letters means no significant differences (P>0.05).

Aspect	control	Years since thinning					With constant years
		2	3	4	5	5	
South	1.35 (0.05) [1.26-1.44]	BC 1.27 (0.05) [1.16-1.38]	DC 1.22 (0.07) [1.08-1.35]	DC 1.25 (0.05) [1.15-1.36]	DC 1.41 (0.05) [1.32-1.50]	B 1.32 (0.02) [1.27-1.36]	b
North	1.22 (0.05) [1.12-1.31]	D - -	1.20 (0.06) [1.09-1.32]	DC 1.47 (0.05) [1.37-1.57]	B 1.67 (0.05) [1.58-1.76]	A 1.41 (0.02) [1.36-1.46]	a
With constant aspect	1.28 (0.03) [1.22-1.35]	BC 1.27 (0.05) [1.16-1.38]	BC 1.21 (0.04) [1.12-1.30]	C 1.37 (0.04) [1.30-1.44]	B 1.54 (0.03) [1.48-1.61]	A	

Supplementary Table 3 Basal diameter (cm) of selected saplings. LS means, Standard error, confidence intervals and comparison between them: factor levels with same letters means no significant differences (P>0.05); ns: not significant differences

Aspect	control	Years since thinning					With constant years	
		2	3	4	5			
South	2.40 (0.14) [2.12-2.69]	2.30 (0.09) [2.11-2.49]	2.28 (0.09) [2.09-2.47]	2.25 (0.09) [2.06-2.44]	2.59 (0.09) [2.40-2.78]	A	2.36 (0.04) [2.27-2.45]	ns
North	1.26 (0.08) [1.10-1.43]	D -	2.07 (0.09) [1.88-2.25]	C	2.52 (0.09) [2.33-2.71]	AB	2.01 (0.05) [1.92-2.10]	ns
With constant aspect	1.55 (0.07) [1.41-1.69]	C	2.30 (0.09) [2.11-2.49]	AB	2.17 (0.07) [2.04-2.31]	B	2.38 (0.07) [2.25-2.52]	A

Supplementary Table 4 Height (m) of selected saplings. LS means, Standard error, confidence intervals and comparison between them: factor levels with same letters means no significant differences (P>0.05); ns: not significant differences

Aspect	Control	Years since thinning					With constant years				
		2	3	4	5						
South	1.41 (0.09) [1.22-1.59]	ns	1.25 (0.06) [1.13-1.37]	ns	1.29 (0.06) [1.17-1.41]	ns	1.30 (0.06) [1.17-1.42]	ns	1.40 (0.06) [1.28-1.53]	1.32 (0.03) [1.26-1.38]	b
North	1.22 (0.05) [1.11-1.32]	ns	-	ns	1.29 (0.06) [1.16-1.41]	ns	1.55 (0.06) [1.42-1.67]	ns	1.67 (0.06) [1.55-1.79]	1.41 (0.03) [1.35-1.47]	a
With constant aspect	1.27 (0.05) [1.17-1.36]	B	1.25 (0.06) [1.13-1.37]	B	1.29 (0.04) [1.20-1.38]	B	1.42 (0.04) [1.34-1.51]	A	1.54 (0.04) [1.45-1.62]	A	

Supplementary Table 5 Reproductive potential in number of cones. LS means, Standard error, confidence intervals and comparison between them: factor levels with same letters means no significant differences (P>0.05).

Cone type	Control	Years since thinning					With constant years
		2	3	4	5		
new	6.48 (1.42)	8.99 (0.11)	8.13 (0.43)	7.11 (0.53)	8.95 (0.20)	7.72 (0.42)	
	[3.61-9.34]	D [8.75-9.22]	A [7.26-9.00]	B [6.04-8.18]	C [8.54-9.36]	A [6.88-8.57]	a
mature	5.92 (1.38)	C 1.85 (1.85)	3.83 (1.25)	8.49 (0.39)	9.09 (0.21)	6.25 (0.51)	b
	[3.15-8.69]	D [-1.87-5.56]	E [1.31-6.35]	E [7.70-9.29]	A [8.66-9.52]	A [5.23-7.28]	
serotinous	4.53 (1.36)	D 3.24 (1.62)	4.02 (1.31)	3.86 (1.25)	7.50 (0.30)	4.77 (0.56)	c
	[1.80-7.27]	E [-0.02-6.49]	E [1.39-6.65]	E [1.35-6.36]	E [6.89-8.11]	[3.64-5.89]	
With constant type	5.64 (1.26)	B 4.69 (0.97)	5.33 (0.69)	6.49 (0.57)	8.51 (0.22)		
	[3.04-8.25]	B [2.69-6.69]	B [3.90-6.75]	B [5.30-7.67]	B [8.06-8.97]	A	

Supplementary Table 6 Stem biomass (kg). LS means, Standard error, confidence intervals and comparison between them: factor levels with same letters means no significant differences (P>0.05); ns: not significant differences; -- it could not be estimated.

aspect	Control	Years since thinning					With constant years
		2	3	4	5		
South	--	ns --	ns --	ns --	ns --	ns	b
						[0.199-0.258]	
North	--	ns -	--	ns --	ns --	ns	a
						[0.269-0.337]	
With constant aspect	0.149 (0.023)	0.285 (0.033)	0.0217 (0.022)	0.327 (0.022)	0.352 (0.022)		
	[0.102-0.196]	C [0.219-0.351]	AB [0.173-0.260]	B [0.283-0.369]	A [0.309-0.395]	A	

Supplementary Table 7 Annual growth (m); LS means, Standard error, confidence intervals and comparison between them: factor levels with same letters means no significant differences (P>0.05); ns: not significant differences

Aspect	Years since thinning						With aspect constant	
	control	1	2	3	4	5		
South	1.49 (0.09) [1.30-1.68]	D 1.18 (0.07) [1.04-1.32]	E 1.60 (0.07) [1.46-1.74]	D 1.86 (0.08) [1.70-2.03]	AC 1.92 (0.10) [1.73-2.12]	AB 1.73 (0.14) [1.45-2.01]	AD 1.56 (0.03) [1.51-1.65]	ns
North	0.89 (0.05) [0.78-1.00]	F 1.09 (0.08) [0.93-1.25]	E 1.69 (0.08) [1.53-1.85]	BCD 1.99 (0.08) [1.83-2.15]	A 2.00 (0.10) [1.81-2.20]	A 1.57 (0.14) [1.29-1.85]	CD 1.38 (0.03) [1.32-1.45]	ns
With constant years	1.04 (0.05) [0.95-1.13]	C 1.14 (0.05) [1.03-1.25]	C 1.64 (0.05) [1.54-1.75]	B 1.93 (0.06) [1.81-2.04]	A 1.96 (0.07) [1.83-2.10]	A 1.65 (0.10) [1.45-1.85]	B	

