



6º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

6CFE01-034

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



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

Demografía y crecimiento primario durante la regeneración de tres especies de pino a lo largo de gradientes climáticos

BENAVIDES, R.¹, ESCUDERO, A.², GARCÍA-RABASA, S.¹, GRANDA, E.¹, COLL, L.³, FERRANDIS, P.⁴, GOURIVEAU, F.³, HÓDAR, J.A.⁵, RINCÓN, A.⁶, MARTÍNEZ-VILALTA, J.^{7,8}, ZAMORA, R.⁵, VALLADARES, F.¹

¹ Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, C/Serrano 115 dup, 28006, Madrid.

² Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipán s/n, 28933, Móstoles, Madrid.

³ Centre Tecnològic Forestal de Catalunya, Crta. de Sant Llorenç de Morunys, km.2, 25280, Solsona.

⁴ Instituto Botánico de la Universidad de Castilla-La Mancha, Campus Universitario s/n, 02071, Albacete.

⁵ Universidad de Granada, Campus Fuentenueva s/n, 18071, Granada.

⁶ Instituto de Ciencias Agrarias-CSIC, C/Serrano 115, 28006, Madrid.

⁷ Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona.

⁸ Universitat Autònoma de Barcelona, 08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona.

Resumen

La regeneración es un proceso crítico en la dinámica de los bosques, que presenta una marcada heterogeneidad temporal y espacial. En este trabajo se pretende avanzar en el conocimiento de las variables bióticas y abióticas que determinan a escala local la presencia, abundancia y crecimiento primario de plántulas de tres especies de pino: *Pinus sylvestris*, *P. nigra* y *P. uncinata*, y determinar el efecto relativo del clima. Para ello se muestrearon 216 parcelas distribuidas a lo largo de gradientes climáticos en siete localidades montañosas. Se censaron las plántulas recién emergidas y el resto de juveniles, y se midieron los crecimientos anuales. Los resultados mostraron diferencias significativas entre especies con efectos directos e indirectos del clima sobre la demografía y el estado de los juveniles. En las tres especies se apreció que la supervivencia de los juveniles aparecía desplazada hacia altitudes mayores respecto donde se producía el óptimo de la emergencia. Las relaciones locales de competencia y facilitación ejercieron efectos importantes sobre la regeneración de las tres especies, siendo éstos modulados por el clima.

Palabras clave

Juveniles, heterogeneidad, relaciones bióticas, relaciones abióticas.

1. Introducción

La regeneración es un proceso crítico en la dinámica de los bosques que incluye diferentes etapas, cada una con sus requerimientos y limitaciones específicos. El estudio de cómo este proceso varía a lo largo de gradientes climáticos tiene por tanto gran interés para poder predecir posibles respuestas de las especies ante un escenario de calentamiento global, ya que los juveniles son más vulnerables a cambios ambientales (CASTRO et al 2005), y responden más rápidamente a estos cambios que los adultos (LLORET et al 2009). En concreto, su estudio a lo largo de gradientes altitudinales abre muchas posibilidades para contrastar respuestas potenciales de una población ante diferentes escenarios climáticos dentro de una misma área (con individuos de similar origen genético y adaptaciones). De esta manera, algunos estudios realizados a lo largo de gradientes altitudinales ya han detectado cierta migración de individuos jóvenes de árboles y arbustos con un incremento en la elevación dónde se establecen con respecto al rango medio altitudinal de las masas adultas

(GWOREK et al 2007; PEÑUELAS et al 2007; LENOIR et al 2009; JURADO et al 2011), y con el consiguiente reemplazo en las zonas más bajas por especies más tolerantes a las nuevas condiciones (PEÑUELAS et al 2007; LLORET et al 2009; GALIANO et al 2010).

Ante las actuales predicciones climáticas que estiman un incremento de la aridez, temperatura e irregularidad de eventos extremos en las zonas mediterráneas (CHRISTENSEN et al 2007), el éxito de la regeneración natural de nuestros bosques parece estar íntimamente vinculada a la heterogeneidad espacial a escala local (GÓMEZ-APARICIO et al 2005; HAMPE & JUMP 2011). Numerosos trabajos se han centrado en el estudio de la heterogeneidad a escala de hábitat y micro-hábitat para tratar de comprender qué factores están favoreciendo la emergencia o/y supervivencia en áreas mediterráneas de diferentes especies (*Pinus sylvestris*: CASTRO et al 2004; PARDOS et al 2008; *Acer opalus*: GÓMEZ-APARICIO et al 2008a; especies de *Quercus*: GÓMEZ-APARICIO et al 2008b; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ et al 2011; *Pinus uncinata*: BATLLORI et al 2009; *Pinus pinaster*: RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011; *Betula alba*: SANZ et al 2011). La mayoría de los resultados extraídos de estos trabajos destacan el decisivo papel que tienen las interacciones planta-planta sobre el establecimiento de los juveniles, especialmente el “efecto nodriza” (*nurse effect*) que la vegetación arbustiva puede ejercer ayudando a mitigar las duras condiciones de la sequía estival (CASTRO et al 2002, 2006; GÓMEZ-APARICIO et al 2004) o del invierno en las zonas más altas de montaña (BATLLORI et al 2009). De hecho, todos estos trabajos aportan evidencias del efecto no-aleatorio que tienen las variables ambientales locales sobre la regeneración, dando lugar a patrones agregados de juveniles en las zonas más “seguras” (los llamados *safe sites*, QUERO et al 2011). Sin embargo, todos estos trabajos incluyen únicamente una o dos zonas de muestreo muy próximas con características edáficas y climáticas muy similares, no considerando la variabilidad a mayores escalas. Por tanto, una cuestión relevante a explorar son los factores que operan a diferentes escalas para comprobar si los patrones de la regeneración responden a condiciones locales de manera similar a lo largo de gradientes climáticos y en zonas diferentes, cuestión clave para establecer adecuadas líneas de gestión bajo el escenario actual de cambio.

2. Objetivos

En este trabajo se pretende explorar el efecto de variables climáticas, factores bióticos y abióticos locales y su interacción sobre la regeneración de tres de las especies de pino autóctonas y dominantes de los bosques de montaña de la Península Ibérica: *Pinus sylvestris* L. y *Pinus uncinata* Ramond ex DC., de distribución boreal y con el límite sur de su distribución en la Península Ibérica, y *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco de distribución mediterránea, mediante un estudio a lo largo de gradientes altitudinales. Abordaremos la regeneración como abundancia de juveniles (plántulas recién emergidas y juveniles que han superado el primer año) y a través del crecimiento medio anual, como medida de la ventaja competitiva y éxito potencial de los juveniles (JORDANO & HERRERA 1995).

3. Metodología

Localidades de estudio y muestreo

El muestreo se llevó a cabo a principios de verano del 2010 y 2011 en siete zonas de montaña (dos localidades para *P. nigra* y *P. uncinata*, y en tres para *P. sylvestris*), cuyas características pueden verse en la Tabla 1. En cada uno de estos sitios se establecieron cinco

transectos altitudinales (seis en el caso de Valsaín) siguiendo el esquema de la Figura 1: tres (cuatro para *P. sylvestris*) transectos intermedios dentro del rango altitudinal de la especie en cada zona, y los otros dos en los ecotonos, zonas de transición con las comunidades adyacentes, tanto por la parte superior como inferior. En cada transecto altitudinal se establecieron al azar seis parcelas de regeneración de 4 x 4 m, con una distancia mínima de 100 m entre ellas y cubriendo zonas con densidad del dosel contrastada. En cada subparcela de 1 m² (16 por parcela) se hizo un conteo de las plántulas emergidas esa primavera (RE, recién emergidas) y de juveniles con al menos un año hasta una altura de 1,5 m (en adelante juveniles o JV), estimando su edad y midiendo el crecimiento primario de los tres años anteriores (2007-2009).

Tabla 1. Descripción de las zonas de estudio (desviación estándar entre paréntesis). Variables climáticas obtenidas a partir del Atlas Climático Digital de la Península Ibérica, (Ninyerola et al 2005).

	Valsaín (Segovia)	Sort (Lleida)	PN Sierra Nevada (Granada)	Cerdanya (Lleida)	PN Aiguestortes (Lleida)	Solsona (Lleida)	Sierra Segura (Albacete)
Latitud	40°52' N	42°21' N	37°06' N	42°21' N	42°36' N	42°10' N	38°28' N
Longitud	4°02' W	1°05' W	3°27' W	1°27' E	1°04' E	1°42' E	2°27' W
Especie	<i>P. sylvestris</i>	<i>P. sylvestris</i>	<i>P. sylvestris</i>	<i>P. uncinata</i>	<i>P. uncinata</i>	<i>P. nigra</i>	<i>P. nigra</i>
Nº RE	3794	77	45	85	47	527	52
Nº JV	1211	197	7	133	475	470	94
Rango altitud (m)	1138-1837	672-1597	1425-1989	1730-2198	1817-2405	567-1317	1122-1498
T (°C)	9.3 (1.3)	9.6 (1.6)	9.9 (0.9)	5.2 (0.8)	4.6 (1.02)	10.4 (1.2)	12.0 (0.5)
P (mm)	874 (91)	827 (110)	691 (103)	1069 (68)	839 (112.2)	812 (65)	843 (83)
Pendiente (%)	16 (10)	45 (20)	35 (13)	48 (18)	55 (13.7)	56 (13)	33 (11)
Pies ha ⁻¹	298.9 (255.4)	603.7 (473.6)	165.5 (117.1)	484.9 (333.8)	403.2 (308.5)	756.5 (314.2)	235.5 (145.4)
AB (m ² ha ⁻¹)	36.8 (22.6)	31.8 (13.8)	19.7 (14.4)	31.7 (14.5)	29.0 (20.5)	27.3 (13.3)	26.3 (12.6)
Especies arbóreas ecotono inferior	<i>Quercus ilex</i> , <i>Q. pyranica</i>	<i>Quercus ilex</i> , <i>Q. pyranica</i>	<i>Quercus ilex</i> , <i>Crataegus monogyna</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Juniperus phoenicia</i> , <i>J. oxycedrus</i>	<i>Pinus pinaster</i>
Especies arbóreas ecotono superior	Límite bosque	Límite bosque	Límite bosque	Límite bosque	Límite bosque	Límite bosque	Límite bosque

Nº RE: número de plántulas censadas recién emergida; Nº JV: número de juveniles mayores de un año; T: temperatura media anual; P: precipitación anual media; AB: área basimétrica en parcela de radio 10 m.

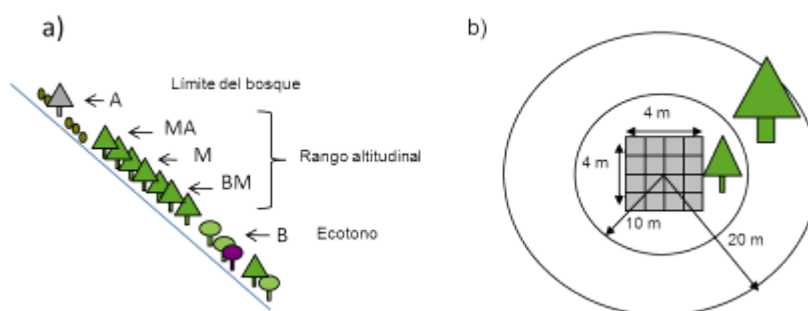


Figura 1. Diseño del muestreo: a) establecimiento de transectos altitudinales y b) esquema de las parcelas establecidas en cada transecto.

Para evaluar el efecto del clima, los datos de altitud y posición geográfica se tradujeron a datos de temperatura media anual y precipitación anual media mediante el Atlas Climático Digital de la Península Ibérica (NINYEROLA et al 2005). A nivel de parcela se anotó la pendiente y se estimó la luz disponible (GSF) mediante el análisis de fotos hemisféricas

(VALLADARES & GUZMÁN 2006). Se midieron los diámetros normales de los árboles adultos en un radio de 10 m desde el centro de la parcela y se calculó el área basimétrica como índice de competencia con el estrato arbóreo. A nivel de subparcela (1 m²), se estimó la proporción de cobertura de plantas herbáceas, matorral y pedregosidad. Finalmente, para cada subparcela se halló un índice de fecundidad (ver RIBBENS et al 1994) relacionado con el tamaño de los árboles adultos conspecíficos (capacidad de producción de semilla) y su distancia a la subparcela (capacidad de dispersión).

Análisis estadístico

Evaluamos mediante modelos mixtos el efecto de las variables climáticas, bióticas y abióticas locales, y de las interacciones de la temperatura con las coberturas de la vegetación preexistentes y luz disponible, sobre la abundancia y crecimiento primario de los juveniles. Además incluimos el término cuadrático de la temperatura para considerar respuestas no-monótonas a lo largo del gradiente altitudinal. Para el análisis de los datos de abundancia, agrupamos todas las clases de edad (por la falta de individuos en ciertas categorías) y no consideramos los datos de RE debido a su gran variabilidad interanual. Estos datos siguen una distribución de Poisson cero-inflada (*Zero-Inflated Poisson*, ZIP) (LAMBERT 1992; HALL 2000), distribución bimodal que tiene en cuenta el exceso de ceros en un conteo, y que permite considerar dos procesos en el análisis: la presencia/ausencia mediante una distribución binomial, y la abundancia, condicionada en la primera, mediante una distribución en este caso discreta (Poisson). Para ajustar estos modelos mixtos ZIP, utilizamos el procedimiento NLMIXED del paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc. 2008, SAS/STAT 9.2) que permite la optimización de la función de verosimilitud combinada con el objetivo de obtener los parámetros para la predicción de la probabilidad de ocurrencia (en concreto, probabilidad de ausencia) y abundancia de juveniles al mismo tiempo (CALAMA et al 2011). En cuanto a los datos de crecimiento medio anual, tras hacer una log-transformación, se ajustaron con un Modelo Mixto Lineal General (GLMM) utilizando el procedimiento GLIMMIX de SAS, donde se consideró las mismas variables explicativas expuestas anteriormente, junto con la edad de los juveniles agrupados en dos clases de edad: de 1 a 5 años, y superior a 5 años.

En la modelización tanto de las abundancias como de crecimientos, introdujimos una componente aleatoria debido a la estructura jerárquica de nuestros datos con diferente nivel de correlación entre observaciones de la misma localidad y parcela (HALL 2000). Debido a la imposibilidad de incluir más de un factor aleatorio con el procedimiento NLMIXED para las distribuciones ZIP, la localidad se consideró una variable fija, y la variable parcela se incluyó como componente aleatoria. En cuanto a los factores fijos, partiendo del modelo saturado, se seleccionó el modelo más parsimonioso que contara con un índice de Akaike menor.

Finalmente y previo al análisis del efecto de las variables explicativas sobre la regeneración, se realizó un análisis de correlaciones para evitar problemas de multicolinealidad. Con este análisis se apreció para las tres especies que la pendiente, el área basimétrica y el índice de fecundidad estaban muy correlacionados con otras variables por lo que no se consideraron para la modelización.

4. Resultados

Se censaron un total de 4627 plántulas del año (RE) y 2589 juveniles mayores de un año (JV), apareciendo grandes diferencias entre sitios y entre especies con 3916 RE de *P.*

sylvestris, 132 de *P. uncinata* y 579 de *P. nigra*, con 1417, 608, 564 JV de *P. sylvestris*, *P. uncinata* y *P. nigra*, respectivamente (Tabla 1). Aparecieron también diferencias en la distribución de las abundancias de las diferentes clases de edad a lo largo del gradiente altitudinal de cada especie (Figura 2). En particular, destaca como la mayoría de las RE se encuentran en altitudes significativamente menores que los juveniles de mayor edad.

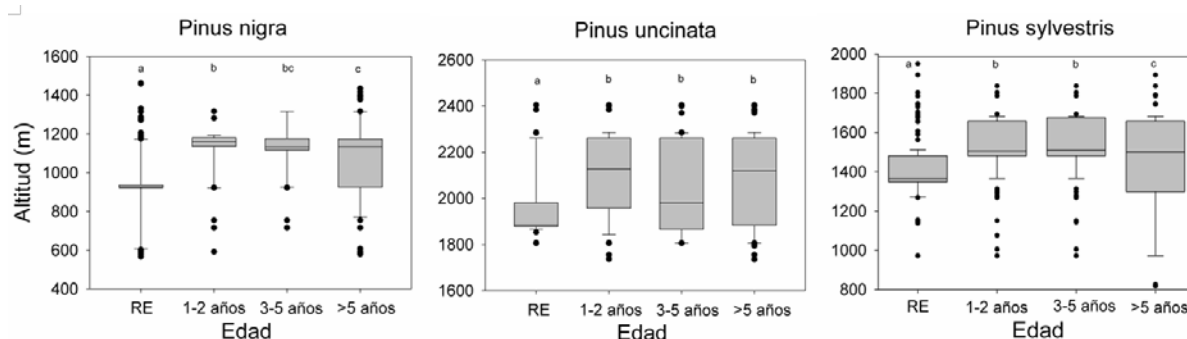


Figura 2. Diagramas de cajas con la distribución de las plántulas de las tres especies por clases de edad a lo largo de su gradiente altitudinal (diferentes letras señalan diferencias significativas en la mediana de las altitudes de las diferentes clases de edad según el test no paramétrico Kruskal-Wallis; RE: plántulas recién emergidas)

Los modelos ZIP finales seleccionados aparecen en la Tabla 2 mostrando los diferentes factores que afectan a la ausencia y a la abundancia de juveniles entre las tres especies. Aunque también pueden destacarse ciertos patrones comunes entre ellas. Los resultados muestran un claro efecto del clima sobre la abundancia de las tres especies con un efecto no lineal de la temperatura sobre *P. sylvestris* y *P. uncinata*, y un efecto positivo de la precipitación sobre la abundancia de *P. nigra* y *P. sylvestris*; sin embargo, negativo sobre la presencia de los juveniles de las dos especies boreales. Se aprecia también un efecto de la vegetación (herbácea y matorral) sobre la densidad de juveniles: negativo sobre individuos de *P. sylvestris* y *P. uncinata*, y positivo para los juveniles de *P. nigra*. Otra característica común son las interacciones entre la temperatura y las coberturas de herbáceas y/o matorral para las tres especies (Figura 3).

Tabla 2. Modelos Mixtos Cero-Inflados Poisson para la ocurrencia (ausencia) y abundancia de juveniles de las tres especies. Se incluyen todos los factores del modelo saturado, pero sólo aparecen los parámetros de los modelos finales

	<i>Pinus sylvestris</i>		<i>Pinus uncinata</i>		<i>Pinus nigra</i>	
	(AIC = -1626; Δ AIC = 24)		(AIC = 1109.4; Δ AIC = 176.4)		(AIC = 872; Δ AIC = 26.2)	
	Ausencia	Abundancia	Ausencia	Abundancia	Ausencia	Abundancia
Intercepto	-43.343 (20.910)*	-39.856 (9.614)***	-13.684 (4.254)**	-7.567 (2.694)**	0.302 (0.417)	-14.119 (2.618)***
Sitio 1	-4.704 (0.958)***	-	-	-	-5.935 (1.090)***	-
Sitio2*	-3.518 (0.964)***	-	NC	-	NC	-
T	5.488 (2.367)*	8.569 (2.068)***	-	3.658 (1.178)**	-	0.328 (0.207)
T ²	-	-0.511 (0.112)***	-	-0.382 (0.125)**	-	-
P	0.052 (0.024)*	0.005 (0.001)***	0.0168 (0.004)***	-	-	0.011 (0.002)***
% herbáceas	0.019 (0.005)***	-0.082 (0.021)***	-	-0.010 (0.002)***	-	0.081 (0.020)***
% matorral	-	-	-0.107 (0.048)*	-0.044 (0.015)**	-	-
% rocas	-	-0.017 (0.004)***	0.046 (0.014)**	-	-	-
GSF	-	-	-9.406 (2.999)**	-	-	-
T x herbáceas	-	0.009 (0.002)***	-	-	-	-0.008 (0.002)***
T x matorral	-	-	0.029 (0.011)*	0.008 (0.004)*	0.005 (0.001)***	-
T x GSF	-	-	-	-	-	-
T x P	-0.006 (0.003)*	-	-	-	-	-

AIC: índice de Akaike, Δ AIC: diferencia de AIC con respecto al saturado, T: temperatura media anual (°C), P: precipitación anual media (mm), GSF: global site factor (luz disponible), sitio 1: Valsain para *P. sylvestris*, Cerdanya para *P. uncinata*,

Solsona para *P. nigra*; Sitio 2: Sort para *P. sylvestris*, *NC: no corresponde por no haber más sitios de muestreo. (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$)

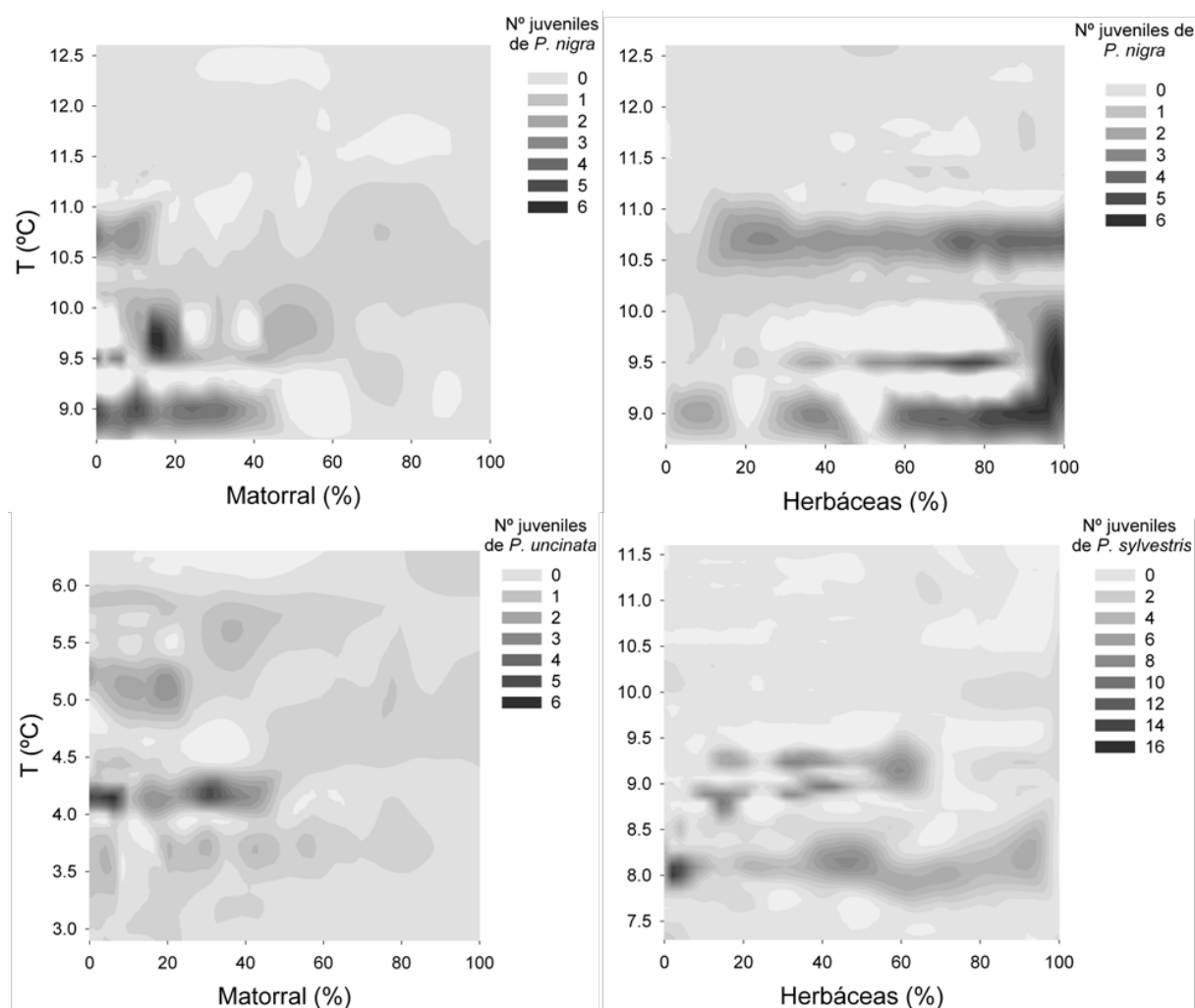


Figura 3. Interacciones significativas de la temperatura con variables bióticas (en la parte superior) sobre la densidad estimada de plántulas de *P. nigra*, y (en la parte inferior) de plántulas de *P. uncinata* y *P. sylvestris*.

El modelo obtenido para el crecimiento de los juveniles también muestra diferentes factores significativos según la especie. Para *P. sylvestris* y *P. uncinata* hay diferencias significativas en el crecimiento anual según la edad de los juveniles, mientras que para *P. nigra* aparecen diferencias significativas entre ambos sitios, siendo la localidad norteña la que presenta mayores crecimientos anuales. La luz disponible (GSF) aparece como factor clave que favorece el crecimiento (aunque no significativo en el caso de *P. nigra*). La temperatura en esta ocasión parece no afectar el crecimiento de manera directa, pero si interaccionando con factores locales como en el caso del crecimiento de *P. sylvestris*, interaccionando con las herbáceas y la luz disponible; y en el caso de *P. nigra* interaccionando con la abundancia de matorral (Figura 4).

Tabla 3. Modelos Mixtos Lineales Generales para el crecimiento medio anual de juveniles de las tres especies. Se incluyen todos los factores del modelo saturado, pero sólo aparecen los parámetros de los modelos finales

	<i>P. sylvestris</i>	<i>P. uncinata</i>	<i>P. nigra</i>
	(AIC=3595.6; Δ AIC=13.03)	(AIC=2263.0; Δ AIC=22)	(AIC=1580.07; Δ AIC=27.01)
Intercepto	2.244 (0.478) ***	-2.208 (1.467)	1.908 (0.646) **
Sitio 1	-	-	1.775 (0.429) ***
Sitio 2*	-	NC	NC
Clase edad I	-0.865 (0.147) ***	-1.291 (0.152) ***	-
T	-	-	-
T ²	-	-	-
P	-	0.005 (0.001) ***	-
% herbáceas	-0.071 (0.031) *	-	-
% matorral	-	-	-
% rocas	0.014 (0.007) *	-	-
GSF	15.412 (4.668) **	3.450 (0.932) ***	2.835 (2.45)
T x herbáceas	0.008 (0.004) *	-	-
T x matorral	-	-	0.001 (0.0005) **
T x GSF	-1.166 (0.501)*	-	-
T x P	-	-	-

AIC: índice de Akaike, Δ AIC: diferencia ACI con respecto al saturado, T: temperatura media anual (°C), P: precipitación anual media (mm), GSF: global site factor (luz disponible), sitio 1: Valsain para *P. sylvestris*, Cerdanya para *P. uncinata*, Solsona para *P. nigra*; Sitio 2: Sort para *P. sylvestris*, *NC: no corresponde por no haber más sitios de muestreo. (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

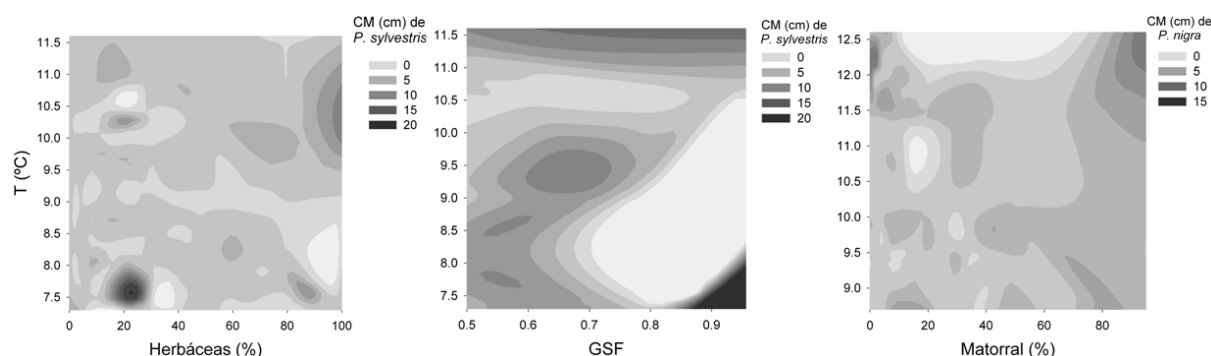


Figura 4. Interacciones significativas de la temperatura con variables locales sobre el crecimiento medio anual (CM en cm) de plántulas de *P. sylvestris* y *P. nigra*.

5. Discusión

La distribución altitudinal de las diferentes clases de edad de juveniles obtenida en este trabajo mostró un salto importante hacia altitudes superiores de los juveniles que ya habían sobrevivido a su primer verano en comparación con la altitud donde apareció la mayor abundancia de plántulas. El número de plántulas recién emergidas representa el éxito de la emergencia en un lugar y año determinado; mientras que la abundancia de juveniles con más de un año aporta información sobre las condiciones apropiadas para la supervivencia de las primeras. Diversos estudios han demostrado que una de las fases más limitantes en la regeneración de especies arbóreas ocurre precisamente en esta transición, la supervivencia temprana de las plántulas, cuyo principal factor limitante en zonas mediterráneas suele ser la sequía del primer verano, con registros de tasas de mortalidad que pueden alcanzar el 80-100% (CASTRO et al 2004, 2005; QUERO et al 2011). Nuestros datos sugieren que, a pesar de que las condiciones óptimas de emergencia ocurren a unas determinadas condiciones climáticas, la supervivencia de las mismas parece estar desplazada a altitudes mayores donde habitualmente las temperaturas son menores y la precipitación mayor.

Este primer filtro climático sobre la distribución de las plántulas que superan el primer año parece avalado por los resultados de nuestros modelos que mostraron la importancia que las variables climáticas ejercen sobre el patrón de los juveniles. Así, la temperatura media tuvo un claro efecto sobre las dos especies boreales, apareciendo un óptimo de temperatura donde la abundancia de juveniles es mayor, y disminuyendo su número a temperaturas mayores y menores, al igual que ocurre en estudios previos realizados en gradientes altitudinales con otras especies (GWOREK et al 2007; LENOIR et al 2009; JURADO et al 2011). Nuestra especie mediterránea, *P. nigra*, por el contrario, pareció no estar limitada por el rango térmico donde se realizaron los muestreos, pero sí por la precipitación. Al igual que para *P. sylvestris*, la precipitación favoreció la abundancia de juveniles, variable muy relacionada con el agua disponible que es un factor fundamental en la supervivencia de los juveniles (CASTRO et al 2004; QUERO et al 2011). El análisis realizado para *P. uncinata* mostró por el contrario un efecto negativo de la precipitación sobre la ocurrencia de juveniles. Este fenómeno podría deberse a que los datos estimados de precipitación en las parcelas de estudio de Aigüestortes (donde se registraron las mayores altitudes) fueron de media más elevados en zonas de menor altitud, precisamente donde las temperaturas fueron menos favorables para los juveniles. Sin embargo, sí se vio un efecto positivo de la precipitación sobre el crecimiento de los juveniles de esta especie.

A escala de parcela, la estructura de la masa adulta tiene una gran importancia en la regeneración, tanto como fuente de semilla, como protección bajo condiciones climáticas severas o como competencia por la luz (RIBBENS et al. 1994; CASTRO et al 2004; BARBEITO et al 2011). De hecho el efecto neto de esta relación vendrá determinado por la especie y las limitaciones del medio. Existen estudios previos que señalan la luz (como consecuencia directa de tipo del dosel y la densidad de la masa) como uno de los mejores predictores de la distribución de juveniles (BARBEITO et al 2009; GÓMEZ-APARICIO et al 2008b, GRANDA et al 2012). En nuestro caso, a pesar de que los pinos son considerados especies heliófilas y colonizadoras, sólo se detectó el efecto positivo de la luz sobre la presencia de juveniles de *P. uncinata*. La falta de evidencias en las otras dos especies podría deberse a la protección que el estrato arbóreo podría ejercer en verano compensando parcialmente la falta de luz. Aun así, la luz disponible sí favoreció el crecimiento de los juveniles, efecto que en el caso de *P. sylvestris* fue más relevante en sitios con menores temperaturas, donde el estrés causado por el calor y la sequía es menor.

Trabajos previos han dedicado muchos esfuerzos a estudiar las interacciones planta-planta a lo largo de gradientes ambientales (SGH, *Stress Gradient Hypothesis*, CALLAWAY & WALKER 1997). En las zonas mediterráneas hay numerosos trabajos que evidencian el efecto positivo que la vegetación arbustiva ejerce sobre el desarrollo y establecimiento de plántulas (CASTRO et al 2004; GÓMEZ-APARICIO et al 2004; RODRÍGUEZ-GARCÍA et al 2011). Sin embargo, en este trabajo no se detectó este efecto positivo directo. Por el contrario, si detectamos un efecto negativo sobre los juveniles de *P. nigra* y *P. uncinata* de la vegetación arbustiva interaccionando con la temperatura, de manera que la densidad estimada de juveniles fue menor en zonas con un alto porcentaje de matorral, especialmente en los valores más extremos del rango térmico. Esta falta de concordancia con otros estudios podría deberse a la competencia por los recursos que podría superar el posible beneficio aportado a los juveniles (MAESTRE & CORTINA 2004), o a que no se consideraron peculiaridades propias de las especies o del sitio (*e.g.* efectos alelopáticos, arquitectura y palatabilidad del matorral, etc) y que pueden tener un papel fundamental en este tipo de relación planta-planta (GÓMEZ-APARICIO et al 2004; BARAZA et al 2006).

El estrato herbáceo constituye una barrera física que dificulta el contacto de las semillas con el suelo (CASTRO et al 2002) y compite con las plántulas por los recursos (DAVIS et al 1999). Esto concuerda con los efectos negativos que la cobertura de herbáceas ejerció sobre la abundancia de plántulas de *P. sylvestris* y *P. uncinata* en nuestro estudio, así como sobre el crecimiento de los juveniles de *P. sylvestris*, indicando una posible relación de competencia. En el caso de *P. sylvestris*, el efecto de las herbáceas dependió de la temperatura, disminuyendo este efecto negativo en los sitios con menor temperatura media (competencia mayor bajo condiciones más estresantes), cuestionando en nuestra zona de estudio y con nuestras especies la teoría SGH que postula que las relaciones de competencia predominan en condiciones menos estresantes (MAESTRE & CORTINA 2004). Sin embargo, el modelo de *P. nigra* mostró un efecto positivo de la cobertura de herbáceas sobre la abundancia de juveniles que no podemos explicar con los datos tomados y que siguen la dirección opuesta a resultados de trabajos realizados en la Serranía de Cuenca, donde la presencia de herbáceas dificultó la germinación y supervivencia de plántulas de esta especie (LUCAS-BORJA et al 2012).

6. Conclusiones

La consideración de variables a diferentes escalas supone un paso adelante a la hora de abordar la heterogeneidad y capturar la variabilidad potencial de la regeneración. Nuestros resultados han mostrado que, a pesar de la idiosincrasia de cada lugar de estudio y de las características de cada especie, el establecimiento del regenerado depende de manera directa de las condiciones climáticas (escala regional) desde el punto de vista demográfico. De esta manera, se ha detectado para las tres especies un ascenso en altitud desde donde se produce la máxima emergencia con respecto a la altitud donde sobreviven estas plántulas y donde reclutan finalmente los juveniles. A escala local, las interacciones con la vegetación herbácea y el matorral definen lugares más o menos aptos para el establecimiento de la regeneración, y la luz disponible aparece como factor principal que favorece el crecimiento de los juveniles. Es relevante la interacción de estas variables locales con el clima, haciéndose más acusadas en las zonas climáticamente más estresantes. La consideración y asimilación de estas interacciones entre variables bióticas y abióticas a diferentes escalas nos llevará a grandes avances en la gestión adaptativa de estas especies frente al cambio global.

7. Agradecimientos

Los autores agradecen a toda la gente que hizo posible el trabajo de campo: R. Freire, B. Santamaría, J. Martínez, D. López, R. Ruíz-Puche, E. Molina, L. Ivorra, S. Martín, B. Ros y C. Boubekeur. También el apoyo estadístico de R. Manson. Este trabajo ha sido financiado el proyecto del Ministerio Español de Innovación y Ciencia Consolider-Montes (CSD2008_00040), y los proyectos europeos BACCARA (CE: FP7-226299, 7FP) y FunDivEUROPE (CE: FP7-ENV-2010. 265171).

8. Bibliografía

BARAZA, E.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J.A.; 2006. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matters. *Oikos* 113 148-156.

BARBEITO, I.; FORTIN, M.J.; MONTES, F.; CAÑELLAS, I.; 2009. Response of pine natural regeneration to small-scale spatial variation in a managed Mediterranean mountain forest. *Appl Veg Sci* 12 488-503.

BARBEITO, I.; 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: 341-351

BATLLORI, E.; CAMARERO, J.J.; NINOT, J.M.; GUTIÉRREZ, E.; 2009. Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones. Implications and potential responses to climate warming. *Global Ecol Biogeogr* 18 460-472.

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 Model* 222 606–618

CALLAWAY, R.M.; WALKER, L.R.; 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78 1958-1965.

CASTRO, J.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J.A.; 2006. Restoring *Quercus pyrenaica* forests using pioneer shrubs as nurse plants. *Appl Veg Sci* 9 137-142.

CASTRO, J.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J.A.; GÓMEZ, J.M.; 2002. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restor Ecol* 10 297-305

CASTRO, J.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J.A.; GÓMEZ, J.M.; 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit, consequences of being in a marginal Mediterranean area. *J Ecol* 92 266-277.

CASTRO, J.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J.A.; GÓMEZ, J.M.; 2005. Alleviation of summer drought boosts establishment success of *Pinus sylvestris* in a Mediterranean mountain: an experimental approach. *Plant Ecol* 181 191–202

CHRISTENSEN, J.H.; HEWITSON, B.; BUSUIOC, A.; CHEN A.; GAO, X.; HELD, I.; 2007. Regional climate projections. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. En: SOLOMON, S.; QIN, D.; MANNING, M.; CHEN, Z.; MARQUIS, M.; AVERYT, K.B.; TIGNOR, M.; MILLER, H.L. (eds): Climate change 2007: the physical science basis. 847–943. Cambridge University Press. Cambridge and New York.

DAVIS, M.A.; WRAGE, K.J.; REICH, P.B.; TJOELKER, M.G.; SCHAEFFER, T.; MUERMANN, C.; 1999. Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water–light–nitrogen gradient. *Plant Ecol* 145 341-350.

GALIANO, L.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; LLORET, F.; 2010. Drought-induced multifactor decline of Scots pine in the Pyrenees and potential vegetation change by the expansion of co-occurring oak species. *Ecosystems* 13 978-991.

GÓMEZ-APARICIO, L.; 2008a. Spatial patterns of recruitment in Mediterranean plant species: linking the fate of seeds, seedlings and saplings in heterogeneous landscapes at different scales. *J Ecol* 96: 1128-1140.

GÓMEZ-APARICIO, L.; GÓMEZ, J.M.; ZAMORA, R.; 2005. Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *J Ecol* 93 1194-1202.

GÓMEZ-APARICIO, L.; PÉREZ-RAMOS, I. M.; MENDOZA, I.; MATÍAS, L.; QUERO, J. L.; CASTRO, J.; ZAMORA, R.; MARAÑÓN, T; 2008b. Oak seedling survival and growth along resource gradients in Mediterranean forests: implications for regeneration in current and future environmental scenarios. *Oikos* 117 1683-1699

GÓMEZ-APARICIO, L.; ZAMORA, R.; GÓMEZ, J.M.; HÓDAR, J.A.; CASTRO, J.; BARAZA, E.; 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecol Appl* 14 1128-1138.

GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, V.; VILLAR, R.; CASADO, R.; SUÁREZ-BONNET, E.; QUERO, J.L.; NAVARRO-CERRILLO, R.M.; 2011. Spatio-temporal heterogeneity effects on seedling growth and establishment in four *Quercus* species. *Ann For Sci* 68 1217-1232.

GRANDA, E.; ESCUDERO, A.; DE LA CRUZ, M.; VALLADARES, F.; 2012. Juvenile-adult tree associations in a continental Mediterranean ecosystem: no evidence for sustained and general facilitation at increased aridity. *J Veg Sci* 23 164-175.

GWOREK, J. R.; WALL, S.B.V.; BRUSSARD, P.F.; 2007. Changes in biotic interactions and climate determine recruitment of Jeffrey pine along an elevation gradient. *Forest Ecol Manag* 239 57-68

HALL, D.B.; 2000. Zero-inflated, Poisson and binomial regression with random effects: a case study. *Biometrics* 56 1030-1039.

HAMPE, A.; JUMP, A.S.; 2011. Climate Relicts: Past, Present, Future. *Annu Rev Ecol Evol S* 42 313-33

JORDANO, P.; HERRERA, C.M.; 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordant of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience* 2 230-237.

JURADO, E.; GARCÍA, J.F.; FLORES, J.; ESTRADA, E.; GONZÁLEZ, H.; 2011. Abundance of seedlings in response to elevation and nurse species in northeastern Mexico. *Southwest Nat* 56 154-161.

LAMBERT, D.; 1992. Zero-inflated Poisson regression, with an application to defects in manufacturing. *Technometrics* 34 1-14.

LENOIR, J.; GÉGOUT, J.C.; PIERRAT, J.C.; BONTEMPS, J.D.; DHÔTE, J.F.; 2009. Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986-2006). *Ecography* 32 765-777.

LLORET, F.; PEÑUELAS, J.; PREITO, P.; LLORENS, L.; ESTIARTE, M.; 2009. Plant community changes induced by experimental climate change: seedling and adult species composition. *Perspect Plant Ecol* 11 53-63.

LUCAS-BORJA, M.E.; FIDALGO FONSECA, T.; LOUSADA, J.L.; SILVA-SANTOS, P.; MARTÍNEZ GARCÍA, E.; ANDRÉS ABELLÁN, M.; 2012. Natural regeneration of Spanish black pine (*Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmanni* (Dunal) Franco) at contrasting altitudes in a Mediterranean mountain. *Ecol Res* 27 913-921

MAESTRE, F.T.; CORTINA, J.; 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *P Roy Soc Lond B Bio* (Supplement) 271 S331-S333.

NINYEROLA, M.; PONS, X.; ROURE J.M.; 2005. Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica. Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra.

PARDOS, M.; MONTES, F.; CAÑELLAS, I.; 2008. Spatial dynamics of natural regeneration in two differently managed *Pinus sylvestris* stands before and after silvicultural intervention using replicated spatial point patterns. *Forest Sci* 54 260: 272.

PEÑUELAS, J.; OGAYA, R.; BOADA, M.; JUMP, A.S.; 2007. Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography* 30: 829-837.J.

QUERO, J.L.; HERRERO, A.; ZAMORA, R.; 2011. Linking stochasticity to determinism of woody plant recruitment in a mosaic landscape: A spatially explicit approach. *Basic Appl Ecology* 12 161–171.

RIBBENS, E.; SILANDER, J.A. Jr.; PACALA, S.W.; 1994. Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology* 75 1794-1806.

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. *Forest Ecol Manag* 262: 244–251.

SANZ, R.; PULIDO, F.; CAMARERO, J.J.; 2011. Boreal trees in the Mediterranean: recruitment of downy birch (*Betula alba*) at its southern range limit. *Ann For Sci* 68 793-802.

VALLADARES, F.; GUZMAN, B.; 2006. Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in an abandoned Holm oak woodland. *Ann For Sci* 63749-761.