

# Dinámica de regeneración de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* al sur de su área de distribución: etapas, procesos y factores implicados

P. A. Tíscar Oliver

Centro de Capacitación y Experimentación Forestal.  
C/Vadillo-Castril, s/n. 23470 Cazorla (Jaén). España

## Resumen

Este artículo analiza la dinámica espacio-temporal de la regeneración natural de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* en la sierra de Cazorla (sureste de España), y trata de determinar si la regeneración está limitada por la disponibilidad de piñones o por la falta de sitios adecuados para el arraigo de los brinzales. Durante tres años, se midió la densidad de piñones sobre el suelo, la emergencia de las plántulas y su supervivencia en cuatro hábitats diferentes. La densidad media de piñones fue de 877 por m<sup>2</sup> y la de plántulas de 651 por m<sup>2</sup> en el año 2000, pero no se contabilizaron piñones, ni nuevas plántulas durante los dos años siguientes. Al final del estudio, ninguna de las plántulas seguidas había sobrevivido. Estos datos se utilizaron para estimar las probabilidades de transición entre las diferentes etapas de un ciclo de regeneración, que consideró la incidencia concatenada de diferentes factores bióticos y abióticos sobre el éxito de la regeneración. Pese a la irregularidad interanual de la producción de piñones, se concluyó que la regeneración no está limitada por la disponibilidad de semillas. Por el contrario, la supervivencia de los brinzales está influida principalmente por factores abióticos, de modo que la regeneración natural de *Pinus nigra* en la sierra de Cazorla depende de la variabilidad espacio-temporal de esos factores y, en particular, de la intensidad de la sequía estival.

**Palabras clave:** probabilidades de transición, factores abióticos y bióticos, montaña mediterránea, densidad de semillas, supervivencia de plántulas.

## Abstract

### Regeneration dynamics of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* in its southern distribution area: stages, processes and implied factors

This paper analyses whether the natural regeneration of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* is seed or microsite limited, studying the spatial and temporal regeneration dynamics of a pine forest located in Sierra of Cazorla (Southeast Spain). For three years, pine seed density on the ground, and emergence, and survival of seedlings were measured. Pine seed and seedling density varied from 877 seeds/m<sup>2</sup> and 651 seedlings/m<sup>2</sup> in 2000 to zero during the two following years. None of the monitored seedlings had survived by the end of the study. Data were used to estimate transition probabilities between the stages of a model of plant life cycle. The model included the effects of different biotic and abiotic factors on the recruitment output. It was concluded that *Pinus nigra* regeneration is not seed limited, although pine seed production varied greatly interannually. On the other hand, seedling survival depended mainly on abiotic factors. The success of *Pinus nigra* natural regeneration in Sierra of Cazorla is basically affected by the spatio-temporal variability of abiotic factors and, particularly, by the summer drought.

**Key words:** transition probabilities, abiotic and biotic factors, Mediterranean mountain, seed density, seedling survival.

## Introducción

La regeneración de los bosques explotados no sólo depende de la puesta en luz o realización de cortas de aprovechamiento maderero, pues están implicados

otros condicionantes que interaccionan entre ellos y con la planta, y que también afectan a la instalación de los regenerados. En relación con los montes de coníferas explotados, son varios los trabajos recientes que han estudiado la regeneración natural como un proceso dependiente de distintos factores ambientales (ver por ejemplo Alejano, 2003; Castro *et al.*, 2004; Cerro-Baraja *et al.*, 2006; Rodríguez-García *et al.*, 2007, y bibliografía en su interior). En este trabajo, se presen-

\* Autor para la correspondencia:  
[pedroa.tiscar@juntadeandalucia.es](mailto:pedroa.tiscar@juntadeandalucia.es)  
Recibido: 27-10-06; Aceptado: 31-05-07.

tan los resultados de un estudio que consideró simultáneamente la incidencia de varios factores que afectan a la regeneración de *Pinus nigra* subs. *salzmannii* en la sierra de Cazorla.

Efectivamente, la regeneración natural de la especies arbóreas forestales depende de una intrincada combinación de factores bióticos y abióticos. Los factores bióticos incluyen aspectos tales como la disponibilidad de semillas (Sork, 1993), la interacción de la planta con los organismos dispersantes (Herrera, 1995), la incidencia de los depredadores de semillas (Hulme, 1997), de los herbívoros (Zamora *et al.*, 2001), de los microorganismos patógenos (Packer *et al.*, 1985), la competencia intra e interespecífica (Gordon y Rice, 2000) y la estructura de la vegetación (Herrera *et al.*, 1994). Por su parte, la variación espacial del régimen lumínico (Emborg, 1998) y las características físicas y químicas del suelo (Herrera, 2002) forman parte de los factores abióticos más frecuentemente citados.

Tanto unos como otros operan en momentos diferentes del ciclo de regeneración. Por ello, los estudios que observan la regeneración como una secuencia de etapas, desde la formación y dispersión de las semillas a la supervivencia y crecimiento de los brinzales, resultan especialmente interesantes (ver Eriksson y Ehrlén, 1992; Herrera *et al.*, 1994; Clark *et al.*, 1999). Además, esta aproximación metodológica resulta adecuada para identificar el factor o factores más importantes de cuantos se oponen a la incorporación de nuevos individuos en la población, y se ha aplicado a diferentes especies de las montañas mediterráneas, tales como *Phillyrea latifolia* (Herrera *et al.*, 1994) y *Olea europaea* (Rey y Alcántara, 2000).

*Pinus nigra* subsp. *salzmannii* es también una especie arbórea de las montañas mediterráneas, cuya regeneración natural se considera difícil (ver Serrada *et al.*, 1994; Alejano, 1997; Tíscar, 2005; Cerro-Baraja *et al.*, 2006;). En este artículo, se utilizan datos recogidos durante tres años en la sierra de Cazorla, y un modelo de ciclo de vida formado por etapas conectadas entre sí por probabilidades de transición (ver Jordano y Herrera, 1995; Rey y Alcántara, 2000) para responder a las preguntas: (i) ¿cuáles son las etapas más críticas en el proceso de regeneración de *Pinus nigra*?, (ii) ¿son los mejores sitios para los piñones los mejores sitios para las plántulas también? y (iii) ¿qué es más limitante para la regeneración de *Pinus nigra*, la falta de semillas o la falta de sitios seguros para el desarrollo de las plántulas?

## Material y Métodos

### Especie y lugar de estudio

*Pinus nigra* subsp. *salzmannii*, conocido con el nombre vulgar de pino salgareño en la sierra de Cazorla, es una especie propia de las montañas orientales calizas de la Península Ibérica y del sureste francés. Aparentemente, esta especie presenta una capacidad de regeneración limitada en toda su área de distribución y, especialmente, en el límite sur de la misma, donde el éxito de la reproducción queda fuertemente condicionado por la severidad climática estival (Trabaud y Campant, 1991; Alejano, 1997; Habbrouk *et al.*, 1999; Tíscar, 2005).

*Pinus nigra* subsp. *salzmannii* fructifica irregularmente, produciendo cosechas abundantes cada 3-5 años (Ceballos y Ruíz de la Torre, 1979). En el área de estudio, las piñas suelen contener piñones maduros a finales del otoño del segundo año tras la polinización, aunque la dispersión no se produce hasta el invierno-primavera siguientes. Los escarabajos del género *Pissodes*, las ardillas (*Sciurus vulgaris* subsp. *segurensis*), los pájaros carpinteros (*Dendrocopos major*) y los piquituertos (*Loxia curvirostra*) son los principales depredadores de las piñas cerradas.

Una vez que las piñas se han abierto, algunas aves (*Sitta europaea*, *Parus ater*, *P. major*, *P. cristatus* y *P. caeruleus*) se pueden alimentar de los piñones antes de que éstos caigan al suelo (Obeso, 1987 y 1988) y, tras la dispersión, el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*), los pinzones (*Fringilla coelebs*) y varias especies de escribano (*Emberiza* sp.) aparecen como los principales consumidores. La incidencia de los insectos sobre los piñones dispersados, y en particular de las hormigas presentes en el área de estudio (*Formica cunicularia*, *Lasius niger*, *Messor structor*, *Pheidole pallidula*), es probablemente inapreciable (*observación personal*).

El estudio se realizó en un pinar de la sierra de Cazorla (provincia de Jaén, sureste de España) y, más concretamente, en un vallejo de 270 ha y 1.450 m de altitud media denominado Cañada del Espino. *Quercus ilex* subs. *ballota*, *Q. faginea*, *Crataegus monogyna*, *Rosa* sp., *Dhapne laureola* y *Juniperus communis* constituyen la vegetación leñosa acompañante más frecuente. El clima es de tipo mediterráneo, con una temperatura media anual de 11,9°C y una precipitación media de 1.076 mm anuales.

Los datos utilizados se tomaron en tres rodales elegidos al azar de entre un total de diez seleccionados

previamente durante un recorrido por la zona de estudio. El criterio para elegir estos rodales fue que, tratándose de fustales medios, contuvieran en su interior un hueco con un diámetro de unas dos veces la altura dominante de los árboles del borde. De este modo y según un gradiente que fue desde el centro del hueco al interior del bosque, se pudieron distinguir tres hábitats en cada rodal: claro de bosque, borde y arbolado denso; este último caracterizado por presentar un dosel forestal completamente cerrado. Adicionalmente, los huecos debían estar cerca de una zona de monte aclarado, tal que el dosel forestal presentara discontinuidades, aunque no fuera posible hablar de huecos, tal y como se han definido más arriba. De esta forma, se definió un cuarto hábitat que se denominó bosque aclarado. Atendiendo a las toponimias de lugares próximos, los tres rodales estudiados fueron: Garganta, Vaquerizos y Peguera.

Las observaciones cubrieron el período comprendido entre enero de 2000 y enero de 2003. A lo largo de este trabajo, los datos se expresan como medias  $\pm$  el error típico.

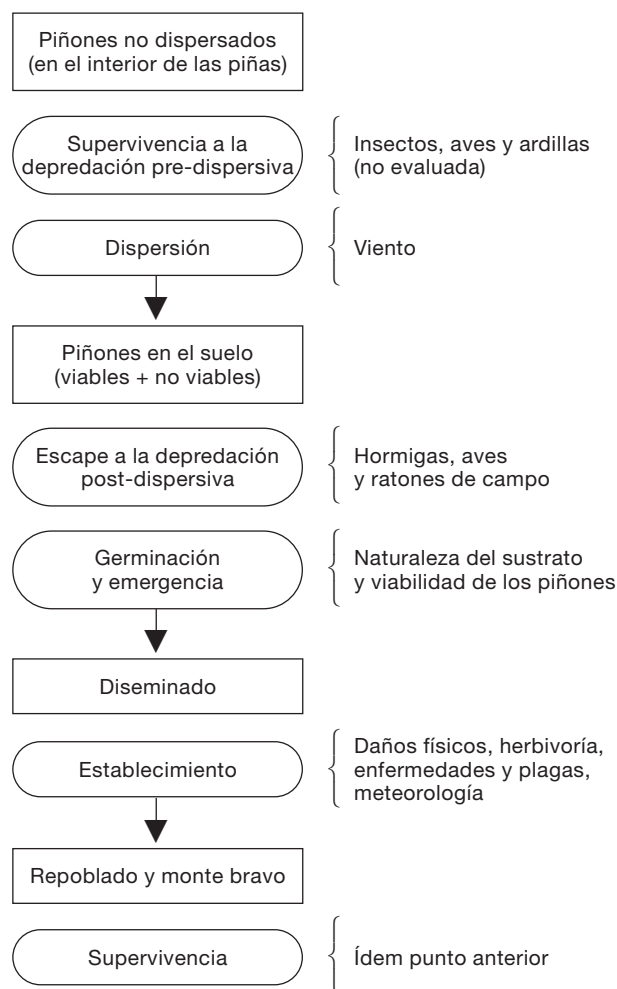
## Diseño del estudio

La Figura 1 representa las etapas, procesos y factores considerados en este estudio como actuantes en la regeneración natural de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*.

Las etapas aparecen encerradas en rectángulos y representan diferentes momentos del ciclo de vida de los pinos salgareños.

Los procesos, representados mediante elipses, se definieron como sucesos que afectan a la probabilidad de que una planta pase de una etapa a la siguiente. Los procesos evaluados fueron la dispersión de los piñones, la supervivencia a la depredación post-dispersiva, la germinación, emergencia y establecimiento de las plántulas y la supervivencia posterior. El proceso de establecimiento se consideró concluido cuando las curvas de supervivencia de las plántulas controladas tendieron a estabilizarse (Jordano *et al.*, 2004). Finalmente, se entendió que los procesos están afectados por factores, que en la Figura 1 se representan junto a llaves.

Este diseño permitió explorar la influencia de los diferentes factores bióticos y abióticos en cada etapa de la regeneración y calcular la probabilidad de transición entre etapas consecutivas, dividiendo el



**Figura 1.** Ciclo de regeneración natural de *Pinus nigra*. Los rectángulos muestran etapas, las elipses procesos y las llaves factores que influyen sobre los procesos.

número de individuos que completaron cada etapa entre los individuos que la iniciaron. La probabilidad de transición menor entre etapas permite descubrir cuál es el proceso más crítico de cuantos ocurren y, por tanto, dónde está el cuello de botella durante el ciclo de regeneración natural (Clark *et al.*, 1999). El éxito de la regeneración o probabilidad total de que nuevos individuos se añadan a la población se calculó como el producto de todas las probabilidades de transición, suponiendo la independencia entre los diferentes procesos (Jordano y Herrera, 1995; Rey y Alcántara, 2000).

Al considerar diferentes hábitats y recoger datos de distintos años, los análisis también proporcionan información sobre los primeros momentos de la dinámica espacio-temporal de la regeneración.

## Toma de datos

### *Lluvia de semillas*

La distribución espacial de los piñones tras la etapa de dispersión se analizó repartiendo sobre el suelo 72 trampas de semillas como unidades de muestreo (6 trampas por cada hábitat, 24 por rodal). Las trampas de semillas consistieron de dos bandejas de aluminio de  $24 \times 31 \times 5$  cm cada una, cubiertas con una malla de alambre con luz cuadrada de  $1 \times 1$  cm para impedir el acceso a los depredadores de semillas.

Parte de los piñones dispersados son inviables, pues bien están vanos, o, estando llenos, no llegan a germinar. La proporción de semillas vanas dispersadas se estableció para cada uno de los cuatro hábitats a partir de seis lotes de 25 piñones recogidos por las trampas de semillas ( $n = 24$ ). La viabilidad de los piñones llenos se comprobó en un armario germinador programado con un ciclo de  $30^\circ\text{C}$  (día)/ $20^\circ\text{C}$  (noche) y un fotoperíodo de ocho horas (día). Para ello, se utilizaron seis lotes de 30 piñones por cada hábitat ( $n = 24$ ), que se sembraron en bandejas utilizando como sustrato una capa de turba comercial depositada sobre otra de perlita permanentemente empapada de agua.

### *Depredación post-dispersiva*

La intensidad de la depredación post-dispersiva se evaluó utilizando como unidades de muestreo cajas de Petri colocadas junto a las trampas de semillas, de modo que se dispusieron 72 unidades de muestreo (6 cajas de Petri por hábitat, 24 por rodal). Concretamente, nada más completarse la etapa de dispersión, a cada caja de Petri se añadieron 6 piñones (igualando la densidad media de piñones sobre el suelo en ese momento), cuya presencia o ausencia se comprobó regularmente hasta el inicio de la emergencia de las plántulas. Cada caja de Petri estuvo acompañada por otra control, protegida de los depredadores por una jaula de malla de  $1 \times 1$  cm de luz.

### *Emergencia y supervivencia de las plántulas*

A la vez que se colocaban las trampas de semillas y según una dirección determinada al azar, a 50 cm de cada trampa se marcó una parcela demográfica de  $25 \times 25$  cm, anotando en cada caso el porcentaje de suelo cu-

bierto por pinocha o hierbas. Estas parcelas se utilizaron luego para seguir la emergencia y supervivencia de las plántulas de pino salgareño. Los controles comenzaron al iniciarse la emergencia y se continuaron regularmente a lo largo del período de estudio, anotando en cada ocasión el número de plántulas vivas o muertas y, de estas últimas, la posible causa de muerte.

Para seguir la evolución de los regenerados de pino bien establecidos y de hasta 1,30 m de altura (clase natural de edad: repoblados) se identificaron 15 pimpollos con esas características, distribuidos más o menos sistemáticamente por la zona de estudio. Los pimpollos se marcaron individualmente en el invierno de 1999, en total 445 plantas, y el suelo se limpió de excrementos de ungulados en parcelas de 5 m de radio alrededor de cada pimpollar. La evolución de la supervivencia de pinos en estos pimpollares se siguió anualmente hasta la primavera de 2003. En esa misma primavera, también se contabilizaron el número de ramas de cada pimpollo, distinguiendo entre herbivorizadas y no herbivorizadas por ungulados, y el número de grupos de excrementos de ungulados, presentes en un radio de 5 m. La densidad de excrementos se utilizó como índice de la presencia de ungulados en el entorno de los pimpollares. Los rebaños de ungulados domésticos no pastan la zona, mientras que los ungulados silvestres más frecuentemente observados durante la realización del estudio fueron gamos (*Dama dama*) y muliones (*Ovis musimon*), pero también se encuentran ciervos (*Cervus elaphus*) y jabalíes (*Sus scrofa*).

Finalmente, también se evaluó el efecto de la sequía sobre el éxito de la regeneración natural relacionando la fecha de nacimiento de los pimpollos marcados con la intensidad de la sequía estival durante ese año. Para ello, se calculó un valor anual de la intensidad de la sequía estival como la diferencia entre la evapotranspiración potencial de Thornthwaite (ETP) y la precipitación (P) durante los meses de junio a septiembre, ambos incluidos. Se utilizaron datos de la estación meteorológica de la Nava de San Pedro, situada a 2,5 kilómetros del área de estudio y a una altitud similar.

A continuación, se eligieron al azar 42 pimpollos marcados y se determinó su edad cortándolos a la altura del cuello de la raíz y contando el número de anillos de crecimiento. La edad así estimada se utilizó como variable dependiente en una regresión lineal con el número de acometidas o verticilos de cada pimpollo como variable independiente. Esta regresión se utilizó luego para estimar la edad de los 445 pimpollos marcados a partir del número de verticilos contados en cada uno.

**Tabla 1.** Variación de la densidad media de semillas y plántulas, y de la supervivencia de estas últimas entre hábitats y rodales

	Semillas (n.º/m <sup>2</sup> )	Plántulas (n.º/m <sup>2</sup> )	Supervivientes tras 45 días (%)	Supervivientes tras 100 días (%)
<i>Hábitat</i>				
Aclarado	830 ± 50(a)	694 ± 73 (ab)	55,83 ± 7,39	5,56 ± 2,55
Borde	930 ± 70(a)	862 ± 61(b)	53,82 ± 7,61	5,00 ± 1,92
Claro	858 ± 85(a)	460 ± 47(a)	28,00 ± 8,10	0,88 ± 0,64
Denso	890 ± 63(a)	588 ± 102(a)	39,83 ± 7,39	2,50 ± 1,36
<i>Rodal</i>				
Garganta	633 ± 26(a)	502 ± 51(a)	39,60 ± 7,10	0,29 ± 0,29
Peguera	901 ± 46(b)	600 ± 49(a)	57,29 ± 6,48	5,65 ± 2,14
Vaquerizos	1.098 ± 54(c)	851 ± 83(b)	37,08 ± 6,48	5,45 ± 2,05

Las letras entre paréntesis indican los resultados de un test de Tukey para comparaciones múltiples *a posteriori*. Las letras distintas indican diferencias significativas entre esos grupos (p-valor = 0,05).

## Análisis estadístico

Se realizaron análisis de varianza siguiendo las recomendaciones de Underwood (1996) sobre las asunciones de normalidad y homocedasticidad. Las comparaciones múltiples *a posteriori* se realizaron con el test de Tukey. También se emplearon métodos no paramétricos. Todos los análisis se realizaron con el programa de ordenador Statgraphics Plus 5.1 (Martín *et al.*, 2001).

## Resultados

La Tabla 1 resume las observaciones del episodio reproductivo del año 2000. La cosecha de semillas fue prácticamente nula en 2001 y 2002, pues, durante esos años, las trampas de semillas sólo recogieron algunos restos de piñones consumidos directamente de las piñas abiertas por aves de las familias Paridae y Sittidae, y una cantidad inapreciable de piñones vacíos. Al final del estudio, en enero de 2003, aún no se había iniciado la diseminación correspondiente a ese ciclo reproductivo.

Durante 2000, la lluvia de semillas comenzó en los primeros días de enero y se prolongó hasta principios del mes de abril, justo cuando las plántulas más tempranas comenzaban a emerger. La intensidad de la lluvia de semillas no fue constante durante el período de dispersión, las 3/4 partes del total de piñones dispersados llegaron al suelo entre principios de febrero y finales de marzo. El inicio de la dispersión fue simultáneo en todos los hábitats: el 79% (n = 57) de las trampas de semillas había recogido al menos un piñón el primer día de recuento.

Terminada la dispersión, todas las trampas habían recogido semillas (rango 6-168), demostrando que los piñones alcanzaron todos los rincones del área de estudio. Sin embargo, el patrón de la densidad de semillas sobre el suelo fue más homogéneo en el hábitat arbolado denso que en el hábitat claro de bosque (Coeficiente de Variación 25,39% vs. 41,84%).

La cantidad media de piñones dispersados en el área de estudio fue de 877 ± 34 piñones/m<sup>2</sup>. La densidad de semillas no varió significativamente entre hábitats (F<sub>3,68</sub> = 0,40; p = 0,755), pero, por el contrario, sí que hubo diferencias entre rodales (F<sub>2,69</sub> = 28,60; p = 0,000), oscilando la densidad media entre los 633 ± 26 piñones/m<sup>2</sup> de Garganta y los 1.098 ± 54 piñones/m<sup>2</sup> de Vaquerizos (Tabla 1).

La Tabla 2 ofrece la variación entre hábitats de aquellos factores que se oponen a la germinación de

**Tabla 2.** Variación entre hábitats de aquellos factores que se oponen a la germinación de los piñones dispersados

Hábitat	% vanos	% llenos inviabiles	% depredados
Aclarado (n = 18)	9,84 ± 1,39	2,78 ± 1,34	30,21 ± 8,63
Borde (n = 18)	5,44 ± 1,65	0,56 ± 0,56	15,63 ± 5,98
Claro (n = 18)	10,86 ± 1,70	0,56 ± 0,55	7,29 ± 4,29
Denso (n = 18)	6,36 ± 2,03	1,67 ± 0,74	7,29 ± 2,62
Test Kruskal-Wallis; g. l. = 3.	H = 3,92 p = 0,270	H = 3,00 p = 0,392	H = 6,5 p = <b>0,089</b>



un piñón dispersado. Ni la proporción de piñones vanos, ni la incapacidad para germinar de los piñones llenos variaron entre hábitats. El porcentaje de germinación en armario germinador superó el 97% en todos los casos. Sin embargo, se observó una probabilidad marginalmente significativa ( $p < 0,10$ ) en la intensidad de la depredación, que osciló entre el 7,29% de los hábitats arbolado denso y claro de bosque y el 30,21% del hábitat bosque aclarado. No hubo diferencias significativas entre rodales (Test de Kruskal-Wallis;  $p > 0,10$ ). La depredación observada no dependió de la densidad de piñones en las inmediaciones, estimada esta última como la cantidad de piñones recogidos por la trampa de semillas asociada a cada unidad de muestreo de la depredación ( $R_{\text{spearman}} = 0,156$ ;  $n = 64$ ;  $p = 0,219$ ).

Las parcelas demográficas estuvieron ocupadas por pinocha en un 62% de su superficie y por hierbas de poco porte (Geraniáceas y Leguminosas en su mayor parte) en un 30%. Finalmente el 8% restante mostró a la vista el suelo mineral. Ni el número total de plántulas emergidas en cada parcela, ni la supervivencia a los 45 días estuvieron relacionadas con el tipo de recubrimiento (respectivamente, g.l. = 3;  $H = 5,07$ ;  $p = 0,167$  y g.l. = 3;  $H = 2,34$ ;  $p = 0,5$  para sendos Tests de Kruskal-Wallis).

La emergencia de plántulas se inició a principios de abril en el hábitat bosque claro y casi dos semanas después en el hábitat arbolado denso. El número máximo de plántulas emergidas se alcanzó durante la primera quincena del mes de mayo. La cantidad final de plántulas emergidas varió entre rodales ( $F_{2,69} = 8,10$ ;  $p = 0,000$ ) y entre hábitats ( $F_{3,68} = 5,34$ ;  $p = 0,002$ ), siendo los hábitats claro de bosque y arbolado denso los más desfavorables (Tabla 1).

El seguimiento de la supervivencia indicó que 45 días después de iniciar los recuentos, a principios del verano de 2000, había diferencias de supervivencia entre hábitats (Test de Kruskal-Wallis; g.l. = 3;  $H = 7,83$ ;  $p = 0,049$ ), correspondiendo la mortalidad mayor al hábitat claro de bosque. Igualmente, se observó una tendencia a una mayor supervivencia de las plántulas en los hábitats bosque aclarado y borde (Tabla 2).

La mortalidad siguió aumentando a lo largo del verano, de modo que la supervivencia ya era menor del 6% en todas las parcelas demográficas tras 100 días de recuento. La sequía se identificó como la principal causa de mortalidad durante ese período. Así, entre el 24 de mayo y el 28 de septiembre de 2000, la precipitación fue prácticamente nula en el área de estudio

(5 mm en julio y 1,2 mm en agosto). Para la primavera del año 2002, todos los brinzales nacidos dos años antes habían muerto. La actividad de los organismos patógenos y el pisoteo de los animales se identificaron también como causas de muerte, pero su contribución a la mortalidad total fue prácticamente inapreciable ( $< 1\%$ ).

Durante los tres años estudiados, un  $2,96 \pm 1,27\%$  de los repoblados marcados en los 15 pimpollares seguidos murieron por causa de los cérvidos (*Cervus elaphus* y *Dama dama*) y de los jabalíes (*Sus scrofa*). En el primer caso, al frotarse para quitar el correal de las cuernas nuevas y, en el segundo, descalzando los arbolitos al buscar alimento subterráneo. El número de árboles herbivorizados alcanzó al  $30,63 \pm 12,19\%$  de los pies marcados, aunque el porcentaje de ramas comidas supuso menos del 10% del total de ramas. En general, es posible afirmar que los ungulados silvestres no se sienten particularmente atraídos por los repoblados de pino, como demuestra una correlación del número de pimpollos sobre el número de grupos de excrementos contabilizados en un radio de 5 m alrededor de los pimpollares ( $R_{\text{spearman}} = -0,023$ ;  $n = 15$ ;  $p = 0,93$ ).

Las probabilidades de transición específicas de cada proceso y las probabilidades totales de incorporación de nuevos individuos correspondientes a cada hábitat estudiado durante el año 2000 se resumen en la Tabla 3. El proceso de germinación resultó especialmente delicado en el hábitat claro, en donde la probabilidad de transición acumulada indica que tan sólo un 13% del total de semillas producidas por la población en el año 2000 alcanzó a producir una plántula. Este resultado contrasta con el 21% del hábitat borde. Sin embargo, el estado de plántula (diseminado) resultó ser la etapa crucial y el proceso responsable del fracaso en la regeneración desde que, como se puede observar, este proceso contiene las probabilidades de transición más bajas, incluyendo el valor cero. El valor acumulado de las probabilidades de transición disminuyó drásticamente durante la etapa de diseminado. Por otro lado, es aceptable considerar que las plántulas que alcanzan la etapa de repoblado-monte bravo están instaladas de forma prácticamente definitiva, ya que al proceso supervivencia de esta etapa le corresponde una probabilidad de transición de 0,9704.

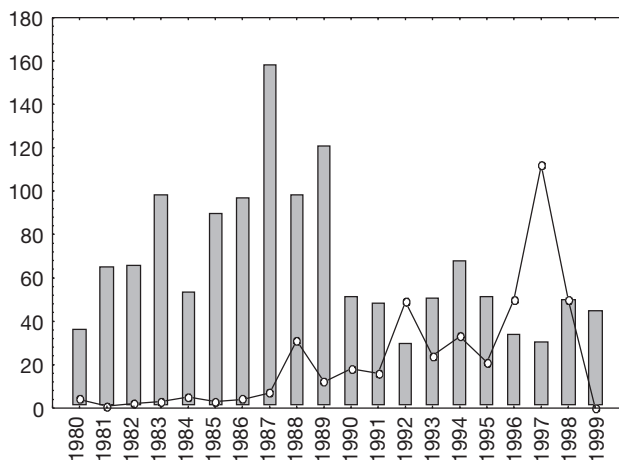
La Figura 2 relaciona la supervivencia de los nuevos brinzales con la sequía estival expresada en cm por conveniencia del dibujo (las unidades empleadas en

**Tabla 3.** Variación entre hábitats de la dinámica de regeneración durante un año de observación

Etapa	Proceso clave	Hábitat			
		Aclarado	Borde	Claro	Denso
(1) Piñones en el árbol	Reproducción	0,2366	0,2651	0,2446	0,2537
(2) Viabilidad piñones dispersados	Dispersión	0,8738	0,9400	0,8858	0,9197
(3) Piñones en el suelo	Escape a depredadores	0,6979	0,8437	0,9270	0,9271
(4) Piñones en el suelo	Germinación y emergencia	~1	~1	0,6533	0,7741
(5) Diseminado	Establecimiento (datos 1.º año)	0,019	0,00	0,00	0,011
Probabilidad Total de Incorporación (tras el primer año)		0,0027	0,00	0,00	0,0018
(6) Supervivencia del repoblado		0,9704			

Los valores mostrados son las probabilidades de transición específicas de cada proceso. La probabilidad total de incorporación se obtiene multiplicando entre sí las probabilidades de transición correspondientes a cada hábitat.

los cálculos fueron mm para la precipitación y la ETP) y muestra que los picos de máxima regeneración coincidieron con los dos veranos menos secos durante el período 1980-1999 (años 1992 y 1997). Desgraciadamente, más allá de la interpretación gráfica, la cantidad de regeneración y la intensidad de la sequía no se pueden correlacionar estadísticamente entre sí, debido a los ciclos de fructificación irregular que caracterizan a *Pinus nigra*. En principio, es razonable suponer que el éxito de la regeneración depende de la densidad de semillas presente en el suelo, pero este dato se desconoce para el período 1980-1999. Adicionalmente, no es posible aventurar una hipótesis sobre el pequeño pico observado en 1988.



**Figura 2.** Relación entre la intensidad de la sequía estival y el establecimiento de nuevos brinzales de *Pinus nigra* entre 1980 y 1999 en la zona de estudio. La línea indica el número de brinzales nacidos cada año de entre un total de 445 analizados. Las barras representan la intensidad de la sequía estival medida en cm (ver texto para más detalles).

## Discusión

### Lluvia de semillas

Este estudio ha considerado que son dos los grupos de factores limitantes que condicionan la regeneración natural de *Pinus nigra*: (i) aquellos que afectan a la disponibilidad de semillas viables y (ii) aquellos relacionados con la existencia de sitios adecuados para el establecimiento y crecimiento de los brinzales (Fig. 1). Esa es, por otro lado, una aproximación clásica para explicar las causas que limitan la regeneración natural de las especies vegetales (Erikson y Ehrlén, 1992; Turnbull *et al.*, 2000).

Los resultados indican que la regeneración de *Pinus nigra* no está limitada por la disponibilidad de semillas en el área de estudio. Este tipo de limitación existe cuando las semillas producidas no son suficientes para saturar todos los hábitat disponibles (Clark *et al.*, 1999) y, durante el año 2000, los cuatro hábitats recibieron una lluvia similar de piñones, con cifras que estuvieron muy por encima de las citadas para otros pinares próximos (Castro *et al.*, 1999). Además, los piñones dispersados fueron mayoritariamente llenos (> 89% en los cuatro hábitats) y capaces de germinar (> 97% en los cuatro hábitats).

El hecho de que los claros de bosque recibieran tantos piñones como las zonas de arbolado denso muestra que el proceso de dispersión tampoco es limitante, sino más bien adecuado para colonizar los huecos que resultan del régimen natural de perturbaciones que, predominantemente, afectan al área de estudio (Tiscar y Ruiz, 2005). Así, las perturbaciones naturales más frecuentes eliminan árboles aislados o pequeños grupos y, de esta forma, crean aperturas de poca superfi-

cie en el dosel forestal, cuyo tamaño rara vez alcanza o supera el de los claros de bosque considerados en este trabajo. La propia morfología del piñón de *Pinus nigra* puede relacionarse con ese tipo de perturbaciones (Tapias y Gil, 2005). Además, los pinos son especies anemócoras y es menos probable que la dispersión constituya un proceso limitante de la regeneración (Jordano *et al.*, 2004).

En cualquier caso, sería muy interesante que los resultados aquí presentados pudieran completarse con experimentos de siembra, bien añadiendo piñones al suelo una vez terminada la dispersión natural, o realizando siembras con diferentes densidades, para determinar más precisamente si la regeneración de *Pinus nigra* está limitada por la disponibilidad de semillas (ver Turnbull *et al.*, 2000; Rey *et al.*, 2006). Esta observación es relevante, porque la mayor parte de la discusión realizada hasta ahora sólo puede aplicarse al período reproductivo del año 2000. Efectivamente, la lluvia de semillas durante los años 2001 y 2002 fue nula.

Mackay (1926, en Tíscar, 2004) también comprobó, a lo largo de 35 años de observación, que los *Pinus nigra* de la sierra de Cazorla nunca producen consecutivamente dos cosechas abundantes de semillas, y que, a un año de fructificación copiosa, siempre siguen varios de cosecha escasa o nula. En realidad, esta variabilidad interanual en la producción de piñón, o vecería, ha sido ampliamente comentada por la literatura forestal española, que la suele citar como un inconveniente para la regeneración natural del pino salgareño (Ceballos y Ruiz de la Torre, 1979; Tíscar, 2005). Sin embargo, la producción irregular de semillas puede suponer una ventaja adaptativa para las especies que la presentan.

Así, se acepta que la vecería tiene un valor adaptativo por al menos dos razones: (i) los episodios de reproducción abundante son más eficientes para la producción de semillas fértiles y/o (ii) permiten la supervivencia de un mayor número de éstas (Kelly, 1994; pero ver Herrera *et al.*, 1998). Es lo que se conoce con los nombres de hipótesis de la polinización anemócora e hipótesis de la saciación de los depredadores, respectivamente.

Tíscar (2004) ha encontrado una correlación negativa entre el tamaño de la cosecha y la cantidad de piñones vanos producidos por el pino salgareño, lo que vendría a encajar con las predicciones de la polinización anemócora.

Por el contrario, los resultados de este trabajo muestran que la intensidad de la depredación no dependió

de la densidad de semillas presente en el suelo durante el episodio reproductivo estudiado, es decir, no hubo una supervivencia de semillas mayor en los puntos más densamente ocupados por piñones, como predice la hipótesis de la saciación de los depredadores. Sin embargo, esta observación no la contradice del todo, porque, habiendo sido la producción de piñón muy abundante, los depredadores de semillas apenas acertaron a comer más del 30% de los piñones presentes, y eso en el peor de los casos.

Junto con la variabilidad interanual en la producción de piñones aquí documentada, hubo también una variación espacial entre rodales, que podría explicarse por diferencias en la densidad del arbolado y en la disponibilidad de recursos por cuestiones topográficas y microclimáticas (Rodríguez-García *et al.*, 2007).

### Germinación, emergencia y supervivencia de las plántulas

La actividad de los depredadores de semillas tiene una importante influencia sobre la dinámica poblacional de las plantas mediterráneas, incluido *Pinus nigra* (Hulme, 1997; Castro *et al.*, 1999; Tíscar, 2003). Así, la presencia de los depredadores fue detectada en todos los hábitats, aunque su incidencia tendió a ser mayor en el hábitat borde (ver Tabla 1), probablemente, por la presencia más frecuente en estos lugares de arbustos (*Rosa* sp., *Berberis vulgaris* y *Juniperus communis*, principalmente), que proporcionan alimento y refugio a los ratones de campo (Tíscar, 2003). Ahora bien, esta mayor actividad de los depredadores junto a los arbustos no significa, necesariamente, que la probabilidad de incorporación de nuevos árboles sea siempre menor en esas zonas. Diferentes estudios realizados en los ambientes mediterráneos han demostrado que los arbustos mejoran la tasa de supervivencia de las plántulas de pino, como consecuencia de una interacción de facilitación (Castro *et al.*, 2002; Tíscar, 2003).

El proceso de germinación-emergencia fue espacial y temporalmente variable, sugiriendo que algunos hábitats fueron mejores que otros, o que resultaron adecuados para la emergencia en momentos diferentes. Así, la variación temporal surgió porque las plántulas emergieron más tempranamente en el claro de bosque que en el hábitat arbolado denso. Este resultado coincide con otras observaciones realizadas en la sierra de Cazorla (Tíscar, 2003) y, probablemente, obedece a diferencias en la temperatura del suelo y en la intensi-



dad de la luz que llega a él (Castro *et al.*, 2005a). Adicionalmente, el momento en que se dan unas determinadas condiciones de temperatura, y también de precipitación, adecuadas para la germinación de los piñones cambia entre años, por lo que la variación temporal en la emergencia de *Pinus nigra* es también interanual (Tiscar, 2004).

La variación espacial obedeció a diferencias en los porcentajes de emergencia, resultando los hábitats de borde y bosque aclarado más favorables para el nacimiento de nuevos pinos (Tabla 3). Muy probablemente, esa variabilidad estuvo relacionada con variaciones en el contenido de humedad del suelo durante la germinación de los piñones. La germinación debe completarse en un ambiente húmedo y, así, las plántulas no llegan a emerger cuando el proceso de germinación se interrumpe por falta de agua (Baskin y Baskin, 1998). Precisamente, la probabilidad de emergencia menor correspondió al hábitat claro de bosque, donde las condiciones de humedad deberían de ser más limitantes para la germinación por tratarse de ambientes expuestos al viento y a la insolación directa.

La emergencia en el hábitat arbolado denso fue igualmente baja (probabilidad de transición de 0,77 frente a  $\sim 1$  en los hábitats borde y bosque aclarado). No obstante, la probabilidad de emergencia de los piñones viables que habían escapado a los depredadores de semillas fue mayor del 65% en todos los hábitats y, consecuentemente, la etapa de piñones en el suelo no parece constituir un cuello de botella en el ciclo de regeneración de *Pinus nigra*.

La etapa verdaderamente crítica para la regeneración del pinar fue la de diseminado, pues le correspondió una probabilidad de transición máxima de 0,019 al final del primer año de estudio (Tabla 3). Esto significa que más del 98% de los varios centenares de brinzales nacidos por metro cuadrado en todos los hábitats estudiados había muerto antes del primer año de vida. La sequía estival fue, prácticamente, la única causa de mortalidad anotada, coincidiendo con la información existente sobre otras especies de plantas de la región mediterránea (Jordano y Herrera, 1995; García *et al.*, 2000; Rey y Alcántara, 2000; Jordano *et al.*, 2004).

Efectivamente, la precipitación de junio a septiembre fue de 6,7 mm durante el año 2000. Esta cifra quedó muy por debajo de los 110 mm que constituyen la media para ese mismo período estival (datos de la estación meteorológica «Nava de San Pedro») y podría justificar, como se dice, la mortalidad extensiva de plantas observada en todos los hábitats tras el verano

de 2000 (ver Castro *et al.*, 2005b.). Adicionalmente, el patrón de incorporación de nuevos pinos a lo largo de varios años coincidió con la variación interanual de la precipitación estival, confirmando que los años de menor sequía estival son mejores para la supervivencia y arraigo definitivo de los brinzales (Fig. 2). Alejano (1997 y 2003) llegó a una conclusión similar trabajando también con *Pinus nigra* en la misma zona de estudio.

Frente a esa variabilidad temporal de la supervivencia, también existió otra espacial, puesta de manifiesto por la distinta tasa de supervivencia observada entre rodales (Tabla 1). Esta variabilidad espacial de la regeneración es, por otro lado, común en los ambientes forestales mediterráneos (Marañón *et al.*, 2004).

Pese a la bajísima supervivencia anotada tras 100 días de seguimiento (Tabla 1), los resultados permiten apuntar cuál podría ser la tendencia de supervivencia de las plántulas en los años con una sequía estival menos intensa que la observada durante el año 2000. De hecho, se puede suponer que las mejores condiciones microclimáticas que se observan en determinados hábitats incrementarían la tasa de supervivencia de las plántulas, siempre y cuando el estrés hídrico no sobrepase un determinado umbral.

Así, la Tabla 2 muestra que la supervivencia tras 45 días era claramente mayor en los hábitats borde y bosque aclarado (> 53% en los dos casos), que en los hábitats claro de bosque y arbolado denso (<40% en ambos casos). La menor supervivencia en el hábitat claro de bosque podría justificarse, al igual que la menor emergencia comentada más arriba, por la existencia de unas condiciones de humedad menos favorables. Por su parte, es posible que las raíces de las plántulas fueran más cortas en el hábitat arbolado denso, que en los otros hábitats y, por tanto, tuvieran un peor acceso a los recursos del suelo. La longitud de la raíz se correlaciona con el momento de germinación (Castro *et al.*, 2005a) y, como se recordará, las plántulas emergieron más tarde en el hábitat arbolado denso. Adicionalmente, la razón biomasa radical:biomasa aérea decrece ampliamente en las plántulas de *Pinus nigra* que crecen a la sombra, haciéndolas más vulnerables a la sequía (Gómez-Aparicio *et al.*, 2006).

Sorprende entonces que el hábitat arbolado denso presentara una probabilidad total de incorporación de nuevos individuos de 0,011 al final del primer año de estudio, frente a la probabilidad cero del hábitat borde. Dos circunstancias, que muestran la complejidad de los factores actuantes en el ciclo de regeneración,

podieron jugar a favor de este resultado: la existencia de un microclima más adecuado para la supervivencia de las plántulas bajo la cubierta del arbolado denso (Gómez-Aparicio *et al.*, 2005; Joffre y Rambal, 1993), y la heterogeneidad espacial presente a muy pequeña escala, que pudo crear microambientes favorables para la supervivencia de unos pocos individuos contra la pauta general de una mayor mortalidad en el hábitat arbolado denso (Chambers, 2001; Beckage y Clark, 2003). Así por ejemplo, algo tan variable como el espesor de la capa de pinocha en los rodales de pinar denso puede influir en el éxito de la regeneración (ver Alejano, 2003).

En cualquier caso, tanto el crecimiento, como la supervivencia a largo plazo de los brinzales de *Pinus nigra* están comprometidos bajo la sombra densa (Gómez-Aparicio *et al.*, 2006) De este modo, el establecimiento de los diseminados de *Pinus nigra* parece depender de la existencia de un balance adecuado entre la presencia de agua, que intervendría más como un factor limitante para la supervivencia en los primeros momentos, y la existencia de suficiente luz, que intervendría más como un factor limitante para el arraigo definitivo y crecimiento. Aunque se trata de una hipótesis que necesita comprobarse, lo dicho resulta congruente con el temperamento de media sombra que se atribuye a la especie (Ceballos y Ruiz de la Torre, 1979; pero ver Alejano y Martínez, 1999)

Al final de la etapa de diseminado, la supervivencia fue del 0%, confirmando que el proceso de establecimiento constituye el cuello de botella en el ciclo de regeneración natural de *Pinus nigra* en la sierra de Cazorla. Este resultado coincide con la situación observada en otros pinares del mismo ámbito geográfico y parece ser el denominador común de muchas plantas bajo las condiciones ambientales del monte mediterráneo (Jordano y Herrera, 1995; García *et al.*, 2000; Rey y Alcántara, 2000; Castro *et al.*, 2004).

Los resultados confirman igualmente que los factores abióticos son más importantes que los bióticos a lo hora de determinar la dinámica regenerativa de *Pinus nigra*, al menos hasta la etapa de repoblado-monte bravo. A partir de ese momento, la herbivoría por plagas y ungulados silvestres es, presumiblemente, la principal causa de mortalidad entre los pinos salgareños todavía jóvenes. No obstante, los resultados mostraron una incidencia pequeña de la herbivoría por ungulados, al contrario de lo encontrado por Zamora *et al.* (2001) en los pinares de *Pinus sylvestris* de una localidad próxima.

## Conclusiones

La regeneración de *Pinus nigra* no parece estar restringida por la disponibilidad de semillas. Asumiendo que la vecería tendría un valor adaptativo, el ritmo de fructificación parece suficiente para renovar las masas de esta especie muy longeva y cuya capacidad reproductiva se conserva hasta la senescencia (Tiscar, 2002). La emergencia de nuevos individuos resulta complicada en los claros de bosque, más cuanto más extensos, y posible bajo intensidades diferentes de sombra. En estos primeros momentos de la vida del árbol, la sequía estival surge como el principal factor limitante de la supervivencia. Así, podría decirse que la regeneración de *Pinus nigra* está más bien limitada por la disponibilidad de sitios suficientemente húmedos durante el verano (factor abiótico), por lo que la regeneración de estos bosques podría verse seriamente comprometida en un escenario de cambio climático. Los factores bióticos no parecen tener una influencia grave sobre la regeneración.

Visto lo anterior, deberían recomendarse las cortas discontinuas como el tratamiento selvícola más adecuado para las masas de pino salgareño de la sierra de Cazorla. Adicionalmente, sería favorable un incremento del turno de corta actual fijado en 120 años.

## Agradecimientos

La Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía dispuso los medios necesarios para la realización de este estudio.

## Referencias bibliográficas

- ALEJANO R., 1997. Regeneración de *Pinus nigra* ssp. *salzmannii* en las Sierras Béticas. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid.
- ALEJANO R., 2003. La regeneración de pinares mediterráneos naturales con especial referencia a *Pinus nigra* ssp. *salzmannii*. Actas de la III reunión sobre la regeneración natural y IV reunión sobre ordenación de montes. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales, número 15.
- ALEJANO R., MARTÍNEZ E., 1999. Síntesis de situaciones ecológicas diferenciadoras del temperamento de *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* en el núcleo de sierras de Cazorla y Segura. Montes 58, 17-24.
- BASKIN C.C., BASKIN J.H., 1998. Seeds. Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego.

- BECKAGE B., CLARK J.S., 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84, 1849-1861.
- 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 Ecology* 145, 115-123.
- 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. *Restoration Ecology* 10, 1-9.
- 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 habitat. *Journal of Ecology* 92, 266-277.
- CASTRO J., ZAMORA R., HÓDAR J.A., GÓMEZ J.M., 2005a. Ecology of seed germination of *Pinus sylvestris* L. at its southern, Mediterranean distribution range. *Invest. Agrar.: Sist. Recur. For.* 14, 143-152.
- CASTRO J., ZAMORA R., HÓDAR J.A., GÓMEZ J.M., 2005b. Alleviation of summer drought boosts establishment success of *Pinus sylvestris* in a Mediterranean mountain: an experimental approach. *Plant Ecology* 181, 191-202.
- CEBALLOS L., RUIZ DE LA TORRE J., 1979. Árboles y arbustos de la España peninsular. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes de Madrid, Sección de Publicaciones, Madrid, 512 pp.
- CERRO-BARAJA A., NAVARRO R., ANDRES M., LUCAS M., GARCÍA F.A., LÓPEZ F.R., 2006. Factores que influyen en la difícil regeneración de los montes de *Pinus nigra* Arn., en la serranía de Cuenca. *Montes* 84, 33-39.
- CLARK J.S., BECKAGE B., CAMILL P., CLEVELAND B., HILLERISLAMBERS J., LICHTER J., MACLACHLAN J., MOHAN J., WYCKOFF P., 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86, 1-16.
- CHAMBERS J.C., 2001. *Pinus monophylla* establishment in an expanding *Pinus-Juniperus* woodland: environmental conditions, facilitation and interacting factors. *Journal of Vegetation Science* 12, 27-40
- EMBORG J., 1998. Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 106, 83-95.
- ERIKSSON O., EHRLÉN J., 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91, 360-364.
- GARCÍA D., ZAMORA R., GÓMEZ J.M., JORDANO P., HÓDAR J.A., 2000. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *J Ecol* 88, 436-446.
- GÓMEZ-APARICIO L., GÓMEZ J.M., ZAMORA R., BOETTINGER J.L., 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 16, 191-198.
- GÓMEZ-APARICIO L., VALLADARES F., ZAMORA R., 2006. Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiology* 26, 947-958.
- GORDON D.R., RICE K.J., 2000. Competitive suppression of *Quercus douglasii* (Fagaceae) seedling emergence and growth. *American Journal of Botany* 87, 986-994.
- HABROUK A., RETANA J., ESPELTA J.M., 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecology* 145, 91-99.
- HERRERA C.M., 1995. Plant-Vertebrate seed dispersal systems in the mediterranean: Ecological, Evolutionary, and Historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26, 705-727.
- HERRERA C.M., 2002. Topsoil properties and seedling recruitment in *Lavandula latifolia*: stage-dependence and spatial decoupling of influential parameters. *Oikos* 97, 260-270.
- HERRERA C.M., JORDANO P., GUITÁN J., TRAVESET A., 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist* 152, 576-594.
- HERRERA C.M., JORDANO P., LÓPEZ-SORIA L., AMAT J.A., 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64, 315-344.
- HULME P.E., 1997. Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia* 111, 91-98.
- JOFFRE R., RAMBAL S., 1993. How tree cover influences the water balance of Mediterranean rangelands. *Ecology* 74, 570-882.
- JORDANO P., HERRERA C.M., 1995. Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience* 2, 230-237.
- JORDANO P., PULIDO F., ARROYO J., GARCÍA-CASTAÑO J.L., GARCÍA-FAYOS P., 2004. Procesos de limitación demográfica. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. pp. 229-248.
- KELLY D., 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 465-470.
- MARAÑÓN T., CAMARERO J.J., CASTRO J., DÍAZ M., ESPELTA J.M., HAMPE A., JORDANO P., VALLADARES F., VERDÚ M., ZAMORA R., 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. pp. 69-99.
- MARTÍN S., AYUGA E., GONZÁLEZ C., MARTÍN A., 2001. Guía completa de Statgrpphics, desde MS-Dos a Statgraphics Plus. Editorial Díaz de Santos, Madrid. 659 pp.
- OBESO J.R., 1987. Uso del espacio y alimentación de los *Parus* spp. en los bosques mixtos de la sierra de Cazorla. *Ardeola* 34, 61-77.
- OBESO J.R., 1988. Alimentación de *Sitta europaea* en pinares de la sierra de Cazorla, SE España, durante el verano y el otoño. *Ardeola* 35, 45-50.

- PARKER G.R., LEOPOLD D.J., EICHENBERGER J.K., 1985. Tree dynamics in an old-growth, deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 11, 31-57.
- REY P.J., ALCÁNTARA J., 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88, 622-633.
- REY P.J., RAMÍREZ J.M., SÁNCHEZ-LAFUENTE A.M., 2006. Seed- vs. Microsite-limited recruitment in a myrmecochorous herb. *Plant Ecology* 184, 213-222.
- SERRADA R., DOMÍNGUEZ S., SÁNCHEZ M.I., RUIZ J., 1994. El problema de la regeneración natural del *Pinus nigra* Arn. *Montes* 36, 52-57.
- SORK V.L., 1993. Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). En: *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects* (Fleming T.H., Estrada A., eds). Kluwer Academic Publishers. pp. 133-147.
- TAPIAS R., GIL L., 2005. Estrategias regenerativas de *Pinus nigra*. Comparación con los otros pinos españoles. En: *Los pinares de Pinus nigra* Arn. en España: ecología, uso y gestión. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid. pp. 127-150.
- TÍSCAR P.A., 2002. Capacidad reproductiva de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* en relación con la edad de la planta madre. *Invest Agrar: Sist Recur For* 11, 357-371.
- TÍSCAR P.A., 2003. Condicionantes y limitaciones de la regeneración natural en un pinar oromediterráneo de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *Invest Agrar: Sist Recur For* 12, 55-64.
- TÍSCAR P.A., 2004. Estructura, regeneración y crecimiento de *Pinus nigra* en el Área de Reserva Navahondona-Guadahornillos (Sierra de Cazorla, Jaén). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid.
- TÍSCAR P.A., 2005. Situación actual del conocimiento sobre la regeneración del *Pinus nigra* en la sierra de Cazorla y líneas de investigación futura. En: *Los pinares de Pinus nigra* Arn. en España: ecología, uso y gestión. Fundación Conde del Valle de Salazar. pp. 535-558.
- TÍSCAR P.A., RUIZ M.A., 2005. Relación entre la regeneración y la apertura del dosel forestal en *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco. IV Congreso Forestal Español, Zaragoza, 26-30 septiembre. Mesa temática 1.
- TRABAUD L., CAMPANT C., 1991. The difficulty of natural regeneration of Salzman pine (*Pinus nigra* subsp. *salzmannii*) following fire. *Biological Conservation* 3, 329-343.
- TURNBULL L.A., REES M., CRAWLEY M.J., 1999. Seed mass and the competition/colonization trade-off: a sowing experiment. *Journal of Ecology* 87, 899-912.
- UNDERWOOD A.J., 1996. *Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge. 522 pp.
- ZAMORA R., GÓMEZ J.M., HÓDAR J.A., CASTRO J., GARCÍA D., 2001. Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. *Forest Ecology and Management* 144, 33-42.