

Condicionantes y limitaciones de la regeneración natural en un pinar oromediterráneo de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*

P. A. Tíscar Oliver*

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

Resumen

En este trabajo se analiza la influencia de diversos factores en el proceso de regeneración natural de un pinar oromediterráneo de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* localizado en la sierra de Cazorla (Jaén, sureste de España). Los factores considerados han estado relacionados con la masa, la superficie del suelo, la estación, el desarrollo del diseminado y, finalmente, con la presencia de predadores de semillas. De modo particular, se ha investigado la intensidad de la depredación conforme a la distribución espacial de los arbustos y, a su vez, si el matorral, lejos de competir por los recursos con los diseminados de pino, facilita el establecimiento y desarrollo de éstos. Los resultados sugieren que la regeneración del pinar podría verse facilitada por la presencia de enebros rastreros (*Juniperus communis*) y que los animales frugívoros, aunque consumen una enorme cantidad de piñones, no llegan a depauperar por completo las semillas producidas en los años de fructificación abundante. De entre los demás factores, sólo los referentes a la estación, en concreto la prolongada sequía estival, tienen una influencia definitiva en la dinámica de las masas de *Pinus nigra*. Por esta razón, se recomienda la realización de actuaciones que tiendan a incrementar la disponibilidad de humedad en el suelo, tales como la ejecución de cortas discontinuas, el respeto por todas las especies vegetales del monte, incluidos los arbustos, y, finalmente, tener paciencia.

Palabras clave: *Pinus nigra*, regeneración natural, sequía estival, facilitación, depredación de semillas.

Abstract

Conditions and limits to the natural regeneration of a mountain pine forest (*Pinus nigra* subsp. *salzmannii*)

This paper analyses the influence of different factors in the regeneration process of a natural Salzmann pine (*Pinus nigra*) forest in the Cazorla mountain range (south-east Spain). The factors analysed were related to stand structure, soil conditions, climate records, shrub competition and, finally, to the presence of seed predators. In particular, the forage pattern of seed predators in relation to the spatial distribution of shrubs was investigated, and, at the same time, whether shrubs do not compete with Salzmann pine seedlings for resources, but facilitate their establishment and growth. Results suggest that pine regeneration is facilitated by the presence of Juniper bushes (*Juniperus communis*), and that seed predators can not consume the whole harvest of a mast year. Of the other factors considered, only the long summer drought has a definitive influence on the population dynamics of Salzmann pine stands. For this reason, the use of selection felling methods is recommended, in order to maintain soil moisture, as is the maintenance of all the shrub species within the stand, and, finally, to be patient until achieved enough quantity of regeneration.

Key words: *Pinus nigra*, natural regeneration, summer drought, facilitation, seed predation.

Introducción

Se considera que *Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco es una especie de regeneración difícil, al menos dentro del esquema espacio-temporal que proponen algunos tratamientos selvícolas y métodos de ordenación de montes. Esta dificultad se ha

relacionado con diferentes causas, tales como la filogenia de la especie (Ceballos y Ruíz, 1979), la naturaleza de las perturbaciones actuantes (Trabaud y Campant, 1991), el tipo de tratamiento aplicado (Serrada *et al.*, 1994; Preto, 1983), el medio de germinación de las semillas (Gegout y Mortier, 1990), la climatología (Guyon *et al.*, 1987), la incidencia de la herbivoría (Regato, 1992) o una combinación de varios factores (Rubio, 1963; Alejano, 1997). Desgraciadamente, salvo con alguna excepción (Ruíz, 1993), ninguno de los estudios anteriores ha utilizado diseños experimentales

* Autor para la correspondencia: pedroa.tiscar@juntadeandalucia.es

Recibido: 18-04-02; Aceptado: 17-12-02

capaces de determinar la importancia relativa de los factores analizados en el proceso global de la regeneración.

En este trabajo, se utiliza la clasificación de Serrada (1999) sobre los factores y condicionantes de la regeneración natural, para identificar la desigual incidencia de dichos factores en el resultado final del proceso de regeneración y, más concretamente, se ha tratado de evaluar experimentalmente la influencia relativa que los matorrales y los depredadores de semillas tienen sobre el resultado final de la reproducción en un bosque oromediterráneo de *Pinus nigra*.

Los matorrales del estrato arbustivo, además de ser componentes principales de la biodiversidad del bosque, cumplen con importantes funciones dentro del ecosistema forestal, tales como ofrecer cobijo y alimento a la fauna o proteger al suelo de la erosión. Frente a estos aspectos positivos, también se considera que los matorrales compiten por la luz, el agua y los nutrientes con los diseminados y repoblados de las especies arbóreas, pudiendo constituir esta interacción de competencia un serio obstáculo para la regeneración de los montes explotados (Balgañón, 1994). Por ello, los tratados de Selvicultura y Repoblaciones suelen dedicar amplios capítulos a los trabajos de limpia y desbroce (Navarro, 1977; Hawley y Smith, 1982; García-Salmerón, 1995; Savill *et al.*, 1997), aunque también se ha comentado el grave perjuicio que estas operaciones pueden provocar en los montes mediterráneos, dadas sus particulares condiciones ambientales (Montoya, 1988; Mesón y Montoya, 1993).

Para el caso concreto de las repoblaciones forestales, diferentes estudios recientes han demostrado la utilidad de los matorrales como plantas nodriza que ayudan al arraigo de los plantones (Castro *et al.*, 2002; Hódar *et al.*, 2001) y, de la misma forma, es muy conocido el efecto facilitador de las encinas sobre algunas especies del pastizal en las dehesas (Montoya y Mesón, 1982; San Miguel, 1994). En las condiciones de los montes españoles, los arbustos pueden ayudar al establecimiento de los árboles, reduciendo la temperatura del aire y la intensidad de la radiación solar sobre el suelo, lo que, a su vez, tiene el efecto de aumentar la disponibilidad de agua (Pugnaire *et al.*, 1996a). Otros aspectos favorables son la mejora de las propiedades edáficas (Pugnaire *et al.*, 1996b) y la protección frente a las heladas en las zonas montañosas (Castro *et al.*, 2002).

Sin embargo, la conclusión a todo lo anterior no debe ser que la regeneración de las especies arbóreas se ve siempre facilitada por la presencia de arbustos. En pri-

mer lugar, el sentido de las interacciones entre plantas depende de las especies implicadas y de las condiciones ambientales preexistentes (Bertness y Callaway, 1994; Brooker y Callaghan, 1998) y, por otro lado, el matorral puede interferir negativamente en la regeneración de las masas forestales si de su presencia se deriva una abundancia local de depredadores de semillas. Estos depredadores influyen definitivamente en la demografía de las poblaciones vegetales (Hulme, 1998); sobre todo los ratones, que se cuentan entre los más importantes depredadores de semillas dispersadas (Crawley, 1992). El grado de cobertura de la vegetación determina la actividad forrajera de estos animales (Alcántara *et al.*, 2000; Herrera, 1984), ya que, aparentemente, los ratones prefieren moverse bajo la protección del matorral para defenderse mejor de sus depredadores.

Del mismo modo, el daño que el ganado doméstico o las reses de caza provocan sobre los brinzales se considera frecuentemente como causa de fracaso en la regeneración natural y, nuevamente, los matorrales pueden ayudar a superar este impedimento, proporcionando una barrera física capaz de proteger a los regenerados del bocado de los herbívoros (García *et al.*, 2000b).

Por tanto, siendo los demás factores favorables, el éxito de la regeneración puede depender del balance que resulte de las interacciones de facilitación, predación, interferencia y/o competencia establecidas entre los árboles, los arbustos, los herbívoros y los depredadores de semillas. En este trabajo, se presentan los resultados de un experimento cuyo objetivo principal fue determinar el sentido de las mencionadas interacciones en una comunidad dominada por *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* y *Juniperus communis* subsp. *hemisphaerica* en el piso oromediterráneo de la sierra de Cazorla (Jaén).

Material y métodos

Especies y lugar de estudio

El estudio se realizó sobre un rodal de unas 9 ha de superficie en una ladera del monte Poyo de Santo Domingo (sierra de Cazorla, provincia de Jaén) a 1.800 m sobre el nivel del mar. La comunidad vegetal presente se corresponde con la climácica para esta altitud en las sierras Béticas (Valle *et al.*, 1989), tratándose de un pinar abierto de salgareño (*Pinus nigra* subsp. *salzmannii*) con sotobosque de enebros (*Juniperus communis* subsp. *hemisphaerica*), sabinas rastreras (*Juniperus sabinia*) y

agracejos (*Berberis hispanica*). Por degradación, estas formaciones desarrollan amplios espinales de cojín de monja (*Erinacea anthyllis*).

El ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*) y las aves frugívoras que se alimentan en el suelo, tales como pinzones (*Fringilla coelebs*) y varias especies de escribano (*Emberiza spp.*), son los depredadores de semillas dispersadas más frecuentes en el área. La perdiz (*Alectoris rufa*) está también presente. Por lo que respecta a los insectos, y en particular a las hormigas, probablemente su incidencia sobre los piñones es inapreciable (*observación personal*).

Estructura de la vegetación. Grado de asociación pino-enebro

La estructura del pinar se muestreó por medio de seis transectos lineares, usando una versión modificada (según Bosch *et al.*, 1992) del método de cuartos centrados en un punto (*point-center quarter method*) desarrollado por Cottam y Curtis (1956). Cada transecto, localizado al azar, constó de ocho puntos de muestreo repartidos regularmente a lo largo de una línea de 175 m (25 m entre punto y punto). Desde cada punto de muestreo se delimitaron cuatro cuadrantes, utilizando la línea del transecto y su perpendicular, y se midieron las distancias de los cuatro pinos más próximos al punto de muestreo, uno en cada uno de los cuadrantes, y su diámetro normal. Cuando la altura del árbol cuantificado fue inferior a 1,30 m, además de la distancia al punto de muestreo se anotó si el pino crecía en contacto con un enebro o no, y si el pino tenía ramas herbivorizadas por ungulados.

Los mismos transectos, pero prolongados hasta 200 m de longitud, se utilizaron para obtener los porcentajes de cobertura de la vegetación arbustiva, anotando la identidad de las especies contactadas a cada metro de distancia por la cinta métrica que servía para tender el transecto ($n = 200$ puntos de muestreo por transecto, 1.200 puntos en total).

Lluvia de semillas y depredación post-dispersiva

Al comienzo del estudio, se marcó una parcela de 1 ha de superficie en un área que se pensó representativa del conjunto de la ladera. Las pautas de la lluvia de semillas y de la depredación post-dispersiva de los

piñones de *Pinus nigra* se siguieron en este lugar durante dos años consecutivos (2000 y 2001).

La cantidad de piñones se cuantificó por medio de 60 trampas de semillas distribuidas al azar y fabricadas con una bandeja de aluminio ($26 \times 33 \times 5$ cm) clavada al suelo y protegida con una malla de alambre de 1×1 cm de luz para evitar la extracción de piñones por los depredadores.

La intensidad de la depredación se evaluó en tres distancias diferentes medidas desde el borde de 6 enebros elegidos al azar ($3 \times 6 = 12$ unidades experimentales en total). Las distancias fueron 0, 10 y 100 cm. Las unidades experimentales consistieron en una caja de Petri de 9 cm de diámetro fijada al suelo, sobre la que se depositaron 3 piñones imitando la densidad natural de semillas tras la dispersión del año 2000. Cada unidad experimental contó con otra de control protegida por una jaula de malla de alambre de 1×1 cm de luz que impedía el acceso a todos los depredadores de semillas, salvo a los insectos. El grado de depredación de los piñones se anotó periódicamente a lo largo de dos meses aproximadamente para seguir el ritmo temporal de la depredación, desde mediados de marzo hasta que se inició la germinación.

Efectos alelopáticos

La posible influencia del sustrato sobre la germinación de los piñones se estudió mediante la siembra de 100 piñones (10 lotes de 10 semillas) en cada uno de tres sustratos diferentes: (i) mantillo recogido bajo la copa de varios enebros, (ii) mantillo recogido bajo la copa de varios pinos y (iii) turba comercial, que se utilizó como medio de control. Una capa lo suficientemente gruesa de sustrato se dispuso sobre otra de perlita colocada en una bandeja de aluminio perforada y ésta dentro de otra de plástico en la que se mantenía un nivel constante de agua. La germinación tuvo lugar dentro de un invernadero. Los piñones utilizados procedieron de los recogidos por las trampas de semillas.

Emergencia y supervivencia de las plántulas de pino

Para determinar si los enebros facilitan el establecimiento de los brinzales de pino dentro de la parcela de estudio, en 2000 se etiquetaron 119 plántulas germinadas naturalmente bajo las copas de varios enebros y otras

137 plántulas más que crecían en los espacios abiertos pero próximas a las primeras. Debido a que la cosecha de piñones fue nula en 2001, el experimento anterior se repitió, pero sembrando 20 piñones en cada una de 8 subparcelas situadas bajo la copa de otros tantos enebros elegidos al azar y, de la misma forma, en otras ocho subparcelas situadas a 1 m de distancia de las anteriores. La distancia de 1 m se consideró suficiente para anular la influencia de los enebros, pero lo bastante cercana para minimizar las diferencias microtopográficas del terreno. La emergencia y supervivencia de las plántulas se siguió regularmente durante la realización del estudio. Cuando fue posible, se anotó la causa de la muerte de los brinzales.

La densidad de plántulas regeneradas naturalmente por los pinos salgareños, gracias a la cosecha de piñones de 2000, se muestreó en el mes de junio de dicho año por medio de 10 transectos lineales situados al azar dentro de la parcela de estudio. A lo largo de cada transecto, se colocó dos veces, también al azar utilizando una tabla de números aleatorios, un marco de 25 × 25 cm para contar las plántulas contenidas en su interior.

Los datos se analizaron mediante análisis de varianza, siguiendo las recomendaciones de Underwood (1996) sobre las asunciones de normalidad y homocedasticidad, y también mediante análisis no paramétricos. Se utilizó el programa Statgraphics 4.1.

Resultados

Estructura de la vegetación.

Grado de asociación pino-enebro

La zona de estudio se compuso de un pinar poco denso (111,74 pies ha⁻¹) y de estructura irregular con una importante proporción de regenerados (Fig. 1). En la Figura 1, las clases diamétricas por encima de los 70 cm de diámetro normal están agrupadas, porque a partir de ese momento no es posible establecer ninguna relación edad/diámetro. Así, por encima de 60-70 cm, la edad de los árboles con diámetros similares puede variar entre los 300 y los 700 años (Creus, 1998). De la Figura 1 también se deduce que los regenerados de *Pinus nigra*, es decir, los pies de menos de 1,30 m de altura, fueron abundantes.

El enebro común (*Juniperus communis*) fue la especie arbustiva más abundante en el área de estudio (Tabla 1). Por su parte, la Tabla 2 muestra que, descontada la cobertura proporcionada por el estrato ar-

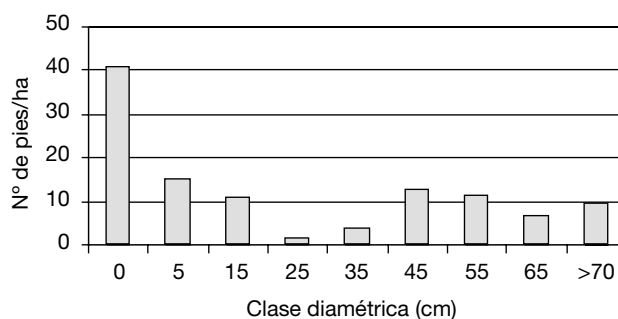


Figura 1. Distribución diamétrica del número de pies.

bóreo, el hábitat estuvo ocupado por enebros en un 18,60% y por espacios abiertos en un 71,59%, pero el 28,41% de los regenerados inventariados se refugió dentro de los enebros, existiendo una selección positiva de los regenerados de pino por este hábitat en particular ($\chi^2 = 5,12$; g.l. = 1; p-valor < 0,05).

La herbivoría por grandes ungulados, muflón (*Ovis musimon*) y gamo (*Dama dama*) principalmente, no pareció constituir un problema para la regeneración, pues apenas el 20% de los repoblados mostraban signos de haber sido comidos por estos animales y, en todos los casos, los herbívoros sólo habían consumido una pequeña cantidad de biomasa. Curiosamente, los pinos jóvenes que crecían asociados a los enebros fueron los más frecuentemente herbivorizados ($\chi^2 = 5,31$; g.l. = 1; p-valor < 0,05).

Tabla 1. Estructura del hábitat en el área estudio

Tipos	% cobertura
Árboles	
<i>Pinus nigra</i>	30,84
<i>Sorbus aria</i>	0,09
Arbustos	
<i>Juniperus communis</i>	16,97
<i>Berberis vulgaris</i>	5,57
Otros arbustos ¹	1,20
Espacios abiertos	
Hierbas ²	33,68
MO no descompuesta	20,99
Suelo mineral	12,68
Rocas y piedras	17,14

¹ *Juniperus sabina*, *Crataegus monogyna*, *Amelanchier ovalis*, *Rosa* sp. ² Principalmente, *Festuca hystrix*, *Poa ligulata*, *Koeleria vallesiana* y *Helictotrichon filifolium*, así como plantas leñosas de bajo porte, tales como *Erinacea anthyllis*, *Satureja montana*, *Teucrium poleum*, *Helianthemum croceum* y *Astragalus giennensis*. MO: materia orgánica.

Tabla 2. Distribución de los regenerados de *Pinus nigra* con respecto a los dos tipos de cobertura considerados en el estudio. El estadístico χ^2 es la bondad de ajuste para el número de regenerados asociados a cada tipo de cobertura

Tipo de cobertura*	Frecuencia relativa	Número de regenerados asociados	
		Observado	Esperado
Enebro	0,186	25	16
Espacio abierto	0,739	63	65

n = 88 regenerados de pino
 $\chi^2 = 5,12$; g.l. = 1; p-valor < 0,05

* A diferencia de la Tabla 1, aquí no se considera la cobertura proporcionada por el estrato arbóreo. Igualmente, las piedras y rocas (suelo inforestal) no se incluyen en el tipo de cobertura «Espacio abierto».

Lluvia de semillas y depredación post-dispersiva

Todas las trampas de semillas recolectaron piñones en el año 2000 (rango de 73 a 460 piñones/m²), siendo la densidad media de $300,52 \pm 20,80$ piñones/m² y de 205 piñones/m² el percentil del 25%. En consecuencia, la lluvia de semillas fue relativamente uniforme por toda la superficie de la parcela de estudio y la emergencia de brinzales de ese año no estuvo aparentemente limitada por la cantidad de semillas depositadas sobre el suelo. La cosecha de piñones durante el año 2001 fue completamente nula.

Los depredadores de semillas fueron capaces de encontrar todas las unidades experimentales dispuestas sobre el terreno para evaluar la incidencia de la depredación. Este hecho se produjo en los 2 años de ensayo, pudiendo indicar una clara meticulosidad en el patrón de búsqueda de los depredadores. Sin embargo, el porcentaje de semillas depredadas al final del experimento, el ritmo de consumo y la influencia de la distancia de la semilla al borde del enebro más próximo varió entre años (Fig. 2 y 3), sugiriéndose que la pauta de la depredación puede depender de la densidad de semillas. Así, todas las semillas fueron depredadas durante 2001, cuando la lluvia natural de semillas había sido nula, mientras que la supervivencia fue casi del 25% el año 2000; y el porcentaje de supervivencia tras, por ejemplo, 10 días de exposición a los depredadores fue del 46,82% en 2000 y del 6,67% en el año 2001 (Fig. 2). Por su parte, la Figura 3 muestra que los porcentajes medios de depredación del año 2000 fueron iguales en las

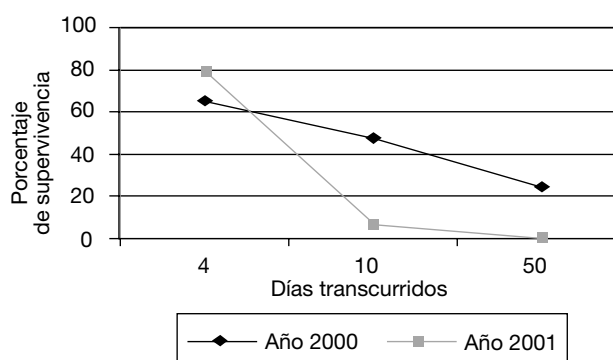


Figura 2. Ritmo en la depredación de piñones a lo largo del experimento.

distancias 0 y 10 cm, pero claramente inferiores cuando la distancia al borde del enebro más próximo subió hasta 1 m (Análisis de varianza; $F_{2,10} = 5,95$; p-valor = 0,019). Los resultados fueron consistentes entre los 6 enebros utilizados (Análisis de varianza; $F_{5,10} = 2,16$; p-valor = 0,141), sugiriendo una cierta continuidad espacial de los resultados. El hecho de que los porcentajes de depredación fueran mayores cerca que lejos de los enebros sugiere que los ratones (*Apodemus sylvaticus*) fueron los principales depredadores de piñones.

Efectos alelopáticos

No hubo diferencias entre los porcentajes de germinación para los tres sustratos utilizados en el experimento de efectos alelopáticos (Estadístico de Kruskal-Wallis = 3,12; n = 30; p-valor = 0,21).

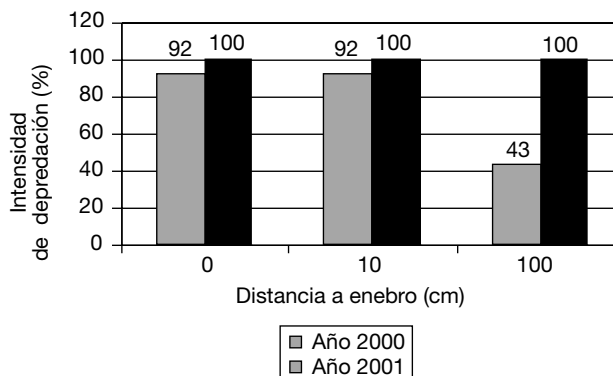


Figura 3. Intensidad de la depredación de piñones medida a diferentes distancias del enebro más próximo. La diferencia observada en el año 2000, entre la distancia 100 cm y las otras dos es estadísticamente significativa (p-valor < 0,05).

Emergencia y supervivencia de plántulas de pino

No hubo diferencias en el porcentaje de germinación máximo conseguido dentro y fuera de los enebros en el experimento de siembra de 2001 (Mann-Whitney (Wilcoxon) test = 5; n = 8; p-valor > 0,10), aunque la germinación máxima se alcanzó dentro de los enebros 16 días más tarde que fuera. La supervivencia final de plántulas de pino no dependió de su posición, dentro o fuera de los enebros, en ninguna de las dos cohortes analizadas [Mann-Whitney (Wilcoxon) test; p-valor > 0,5 en los dos años: 2000 y 2001]. En junio de 2000, la densidad media de plántulas del año era de $125,28 \pm 33,6$ por metro cuadrado dentro de la parcela de estudio. La sequía estival fue la causa más frecuente, y casi única, de mortalidad entre los diseminados. La precipitación media de los meses de junio, julio, agosto y septiembre es de 109,9 mm en la zona de estudio. Durante el año 2000, la precipitación de esos mismos meses sumó sólo 48,8 mm, y casi todos caídos a finales de septiembre, cuando los diseminados del año llevaban ya un mes secos. Del mismo modo, la precipitación para ese período en el año 2001 alcanzó los 74,5 mm, recogidos también a finales de septiembre en su mayor parte (datos de la estación meteorológica de Vadillo-Castril).

Discusión

El lugar de estudio contiene abundantes regenerados de *Pinus nigra* (pies con menos de 1,30 m de altura) y, durante el episodio de reproducción observado, la densidad de diseminados contabilizada sobre el suelo fue alta. Serrada (1999) distingue cinco grupos de factores condicionantes de la regeneración natural: los referentes a la masa, a la superficie del suelo, a la estación, al desarrollo del diseminado y, finalmente, los referentes a la presencia de predación, plagas y enfermedades.

Los factores referentes a la masa aluden tanto a la existencia de una espesura adecuada como a la capacidad de los árboles para producir fructificaciones abundantes. El área basimétrica actual en el área de estudio ($20 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ aproximadamente) está en el límite inferior de lo que se considera intervalo de área basimétrica ideal para la regeneración del *Pinus nigra* en las sierras Béticas (Alejano, 1997; Alejano y Martínez, 1999). No obstante, el valor de área basimétrica

total de una superficie extensa no puede explicar suficientemente las distintas situaciones de densidad arbórea que se presentan cuando el entorno es heterogéneo. Así, en nuestro caso y a simple vista, se observa como los regenerados buscan la protección de los pies adultos, mientras que evitan los claros amplios y completamente desarbolados. En definitiva, salvo en el caso de las espesuras demasiado bajas o demasiado altas, se puede decir que el valor del área basimétrica por sí mismo no limita la regeneración de *Pinus nigra* en el núcleo de la sierra de Cazorla. Esta apreciación coincide con la de Alejano (1997), para quien, en las sierras Béticas, la regeneración del *Pinus nigra* disminuye considerablemente por encima de los $50 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, pero es posible en todo un rango de áreas basimétricas inferiores desde los $10 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ en adelante. Resulta muy interesante comprobar la existencia de regenerados pese a encontrarnos en un monte claramente envejecido, en donde las dos terceras partes del vuelo adulto están constituidas por pies extramaduros (aquellos con más de 120 años de edad conforme al Proyecto de Ordenación del monte Poyo de Santo Domingo) y aun varias veces centenarios. Esta situación corrobora lo descrito por Tíscar (2002) sobre la capacidad reproductiva de *Pinus nigra* en la senescencia.

La presencia de un denso tapiz herbáceo o de restos orgánicos no descompuestos sobre la superficie del suelo tampoco parece ser un factor limitante de importancia, pues, aunque actualmente no se puede conocer cuáles fueron las condiciones del suelo en el momento del establecimiento de los regenerados, lo cierto es que los brinzales de pino son abundantes en los espacios abiertos ocupados por dichos microhábitats.

Con respecto a los factores de la estación, estos no deben constituir un impedimento real dentro del área de distribución natural de las especies, pero en la alta montaña, como la que representa nuestra zona, la marcha de la regeneración puede estar ralentizada por condiciones meteorológicas extremas (Montero, 1994). En nuestro caso, la sequía estival aparece como el principal factor de cuantos controlan la dinámica poblacional de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* en la comunidad estudiada. La supervivencia nula de las dos cohortes analizadas, una procedente de regeneración natural en el año 2000 y otra sembrada artificialmente en 2001, así viene a demostrarlo. El efecto pernicioso de los largos veranos mediterráneos sobre los diseminados de pino salgareño es conocido desde antiguo (Mackay, 1917) y debe considerarse como una

circunstancia habitual en la estación natural de la especie. La estructura poblacional que muestra la Figura 1 sugiere esa irregularidad en el ritmo de incorporación de los nuevos individuos a la masa forestal. Aunque no se ha podido establecer el efecto de determinados aprovechamientos de vientos y nieves sobre la estructura poblacional actual, probablemente los datos representados en la Figura 1 reflejan con bastante fidelidad la estructura natural. Debe recordarse que, desde la redacción del Proyecto de Ordenación del monte Poyo de Santo Domingo en 1893, prácticamente no se ha realizado ningún aprovechamiento en el área de estudio. Se acepta que deben coincidir las cosechas abundantes de piñones y los veranos húmedos para que *Pinus nigra* regenere bien (Alejano, 1997). Los resultados del presente estudio confirman esa situación, pues se ha constatado tanto la vecería de la especie como la completa mortalidad de las plántulas de pino debido a la sequía estival. La situación que describimos puede empeorar si el clima cambia hacia unas condiciones más cálidas y secas como consecuencia del calentamiento global (Peñuelas, 2001; Sanz, 2002).

Los factores referentes al desarrollo del diseminado hacen alusión, entre otros, a la competencia que se establece entre los diseminados y el herbazal o matorral por la luz, agua y nutrientes, pero puede que esta relación de competencia sea menos importante en el ambiente mediterráneo. De hecho, se considera que los fenómenos de competencia son menos importantes que los de facilitación en los ambientes poco productivos (Bertness y Callaway, 1994). Por ejemplo, las interacciones de facilitación se han documentado en los ambientes secos del sureste español entre *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. y *Marrubium vulgare* L. (Pugnaire *et al.*, 1996a). También es muy conocido el efecto facilitador de las encinas sobre algunas especies del pastizal en las dehesas (Meson y Montoya, 1993; San Miguel, 1994)

Los resultados del trabajo que nos ocupa indican que los enebros facilitan el establecimiento de los repoblados de pino, aunque la importancia de este hecho en la dinámica poblacional global permanece desconocida. El estudio de la estructura de la vegetación revela que los regenerados de pino tienden a crecer dentro de los enebros, pero el destino de las dos cohortes analizadas impide determinar la importancia de esa interacción de facilitación, ya que, si bien no se observaron diferencias de supervivencia dentro o fuera de los enebros (todas las plántulas murieron en las

dos localizaciones), las condiciones climáticas fueron excepcionalmente secas durante los años estudiados y, por tanto, poco representativas de las condiciones medias. En cualquier caso, parece que la regeneración del pinar no dependería de la presencia de enebros, desde que la mayor parte de los regenerados inventariados (el 71,59%) crecían fuera de la influencia de estos arbustos. Sin embargo, el papel facilitador de los enebros puede ser importante en una situación de cambio climático (Peñuelas, 2001; Sanz, 2002). Por esta razón, sería interesante comprobar si la regeneración es más continuada junto a los enebros que fuera de ellos, porque esto demostraría una mayor constancia de las condiciones favorables para la regeneración en el entorno de dichos arbustos, con la salvedad de la excepcionalidad mencionada antes.

La interacción de facilitación observada debe valorarse también conforme a la pauta que presenta la lluvia de semillas, aparentemente igual dentro y fuera de los enebros. Por tanto, y recordando que los ratones comieron la práctica totalidad de las semillas cerca de los enebros, ocurre que la tasa de arraigo de nuevas plántulas es mayor junto a los enebros que lejos de ellos, porque partiendo de un densidad de semillas menor se consigue incorporar un mayor número de individuos a la población.

Lo anterior nos introduce en los factores referentes a la presencia de predación, plagas y enfermedades. Frecuentemente, los depredadores pueden eliminar por completo la cosecha de semillas de un año (Castro *et al.*, 1999). En nuestro caso, la intensidad de la depredación, medida según dos criterios: (i) conforme al porcentaje de supervivientes tras un período de tiempo dado, en nuestro caso de 10 días, y (ii) conforme al porcentaje de semillas desaparecidas al final del experimento, dependió tanto de la distancia al enebro más próximo como de la densidad inicial de piñones. Ningún piñón sobrevivió en 2001, independientemente de la distancia al arbusto más próximo, mientras que un 8% de los piñones del año 2000 sobrevivieron en el entorno de los enebros cuando la densidad media de semillas en el suelo superaba las 300 por metro cuadrado. Esta observación sugiere que la vecería de *Pinus nigra* podría explicarse en términos de la teoría de saciación de los depredadores. Esta teoría predice que los individuos de una población de árboles deberían fructificar simultáneamente unos años, para inundar a los depredadores con más semillas de las que pueden comer, y no fructificar en otros, para hacerles pasar hambre y reducir su abundancia (Kelly, 1994). No obs-

tante, existe otra posible explicación de la vecería igualmente válida, que muestra cómo la polinización anemófila de los pinos debe verse favorecida por la existencia de años en donde una mayoría de los individuos dedican un gran esfuerzo a la reproducción, de forma que se asegura un porcentaje de fertilización más alto (Smith *et al.*, 1990). Mis observaciones personales indican que, efectivamente, los pinos laricios producen un mayor porcentaje de semillas fértiles coincidiendo con los años de floración más abundante.

Por lo observado durante los dos años de investigación, los herbívoros son capaces de destruir los diseñados que crecen en los herbazales, pues consumen las plantitas de pino al tiempo que se alimentan de la hierba. Sin embargo, los pinos son poco consumidos por los ungulados silvestres (únicos que pastan en la zona de estudio) una vez que los pinos alcanzan una consistencia leñosa. Curiosamente, los pies más consumidos, aunque no lo bastante para quedar inviables, son los que crecen junto a los enebros. Estos resultados contradicen los descritos por Gómez *et al.* (2001) para una masa de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.). Una explicación es que los ungulados se acercan a los enebros atraídos por la presencia junto a ellos de rosales silvestres, majoletos y diferentes hierbas palatables que son las plantas que realmente les interesan, pero de camino también muerden a los pinos.

Conclusiones

La regeneración de las masas de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* de la sierra de Cazorla depende más de los agentes abióticos que de los bióticos. Concretamente, la sequía estival aparece como el factor más importante de cuantos determinan el éxito de la regeneración, circunstancia ésta que, por otro lado, es normal en el área mediterránea (Pigott y Pigott, 1993; García *et al.*, 2000a; Herrera *et al.*, 1994; Alcántara *et al.*, 2000). Donde la viabilidad de las masas forestales está muy dificultada por las condiciones climáticas, el efecto adicional de los factores bióticos puede limitar severamente las oportunidades de regeneración (Zackrisson *et al.*, 1995), acrecentando, en nuestro caso, los efectos negativos de la sequía. En esta situación, aquellas actuaciones que tiendan a incrementar la disponibilidad de humedad en el suelo resultan fundamentales. La ejecución de cortas discontinuas, el respeto por las especies vegetales, incluidos los arbustos (con las dudas comentadas en el apartado de Discu-

sión), y la paciencia, para dar tiempo al tiempo, parecen ser condiciones necesarias para lograr que los montes oromediterráneos de *Pinus nigra* de la sierra de Cazorla logren regenerarse. Estas recomendaciones pueden hacerse extensivas a muchas localidades del piso supramediterráneo, en donde también prosperan los pinos salgareños.

Agradecimientos

Me gustaría dar las gracias a Pedro Jordano de la Estación Biológica de Doñana (CSIC-Sevilla) por sus acertados comentarios en la fase inicial del trabajo y a la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía por facilitar los medios para la realización de esta investigación. Los comentarios de dos evaluadores anónimos resultaron especialmente provechosos.

Referencias bibliográficas

- ALCÁNTARA J.M., REY P.J., SÁNCHEZ-LAFUENTE M., VALERA F., 2000. Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant-seed disperser interaction. *Oikos* 88, 362-370.
- ALEJANO R., 1997. Regeneración de *Pinus nigra* ssp. *salzmannii* en las Sierras Béticas. Tesis Doctoral, ETSI de Montes, Universidad Politécnica de Madrid.
- 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.
- BALGAÑÓN M., 1994. Silvicultura II. Departamento de Silvopascicultura, Universidad Politécnica de Madrid, 372 pp.
- BERTNESS M.D., CALLAWAY R.M., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 191-193.
- BOSCH O., GINE L., RAMADORI E.D., BERNAT A., GUTIÉRREZ E., 1992. Disturbance, age and size structure in stands of *Pinus uncinata* Ram. *Pirineos* 140, 5-14.
- BROOKER R.W., CALLAGHAN T.V., 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81, 196-207.
- CASTRO J., GÓMEZ J.M., GARCÍA D., ZAMORA R., HODAR J.A., 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology* 145, 115-123.
- CASTRO J., ZAMORA R., HODAR J.A., GÓMEZ J.M., 2002. The use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10 (2), 1-9.

- CEBALLOS L., RUIZ J., 1979. Árboles y arbustos de la España peninsular. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Sección de Publicaciones, 512 pp.
- COTTAM G., CURTIS J.T., 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37, 451-461.
- CRAWLEY M.J., 1992. Seed predators and plant population dynamics. En: *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities* (Fenner M., ed.), CAB, Int., Wallingford, pp. 157-191.
- CREUS J., 1998. A propósito de los árboles más viejos de la España peninsular: los *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco de Puertollano-Cabañas sierra de Cazorla, Jaén. *Montes* 54, 68-76.
- GARCÍA D., ZAMORA R., GÓMEZ J.M., JORDANO P., HODAR J.A., 2000a. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *J. Ecol.* 88, 436-446.
- GARCÍA D., ZAMORA R., HODAR J.A., GÓMEZ J.M., CASTRO J., 2000b. Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in mediterranean environments. *Biological Conservation* 95, 31-38.
- GARCÍA-SALMERÓN J., 1995. Manual de repoblaciones forestales II. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid, 611 pp.
- GEGOUT L., MORTIER P., 1990. Étude préalable à la création d'une réserve biologique domaniale en vue de la conservation du Pin de Salzmann (F.D. de Saint Guilleme-Désert/Hérault). ENGREF Nancy, ONF, Conservatoire Botanique de Porquerolles.
- GÓMEZ J.M., HODAR J.A., ZAMORA R., CASTRO J., GARCÍA D., 2001. Ungulate damage on Scots pines in mediterranean environments: effects of association with shrubs. *Can. J. Bot.* 79, 739-746.
- GUYON M., BETORED C., KREMER J.K., 1987. Influence de la température et des précipitations sur l'activité du meristème apical dans une régénération naturelle de pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* Arn. ssp. *nigricans*). *Acta Oecologica* 8.
- HAWLEY R.C., SMITH D.M., 1982. *Silvicultura práctica*. Editorial Omega, Barcelona, 544 pp.
- HERRERA C.M., 1984. Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: combined effects of hawthorn, birds, mice, and browsing ungulates. *Oecologia* 63, 386-393.
- HERRERA C.M., JORDANO P., LÓPEZ-SORIA L., AMAT J.A., 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecol. Monographs* 64, 315-344.
- HODAR J.A., MONTES J., ZAMORA R., 2001. Los matorrales facilitan la supervivencia de los brinzales en el monte mediterráneo: evaluación de una nueva técnica de repoblación forestal. III Congreso Forestal Español, Granada. Mesa 3, pp. 154-159.
- HULME P.E., 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Persp. Plant Ecol. Evol. Syst* 1, 32-46.
- KELLY D., 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends Ecol. Evol.* 9, 465-470.
- MACKAY E., 1917. La sierra de Cazorla, bajo su aspecto forestal. En: *Escritos forestales sobre las Sierras de Cazorla y Segura*. E. Araque (compilador), Diputación Provincial de Jaén 1996, pp 273-336.
- MESON M., MONTOYA J.M., 1993. *Silvicultura mediterránea (El cultivo del monte)*. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, 381 pp.
- MONTERO G., 1994. Generalities on silviculture of *Pinus sylvestris* L. in Spain. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.: Fuera de Serie* n° 3, 251-258.
- MONTOYA J.M., 1988. *Los Alcornocales*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid, 267 pp.
- MONTOYA J.M., MESON M.L., 1982. Intensidad y efectos de la influencia del arbolado de las dehesas sobre la fenología y composición específica del sotobosque. *Anales del INIA, Serie Forestal* 5, 43-60.
- NAVARRO M., 1977. *Técnicas de Forestación 1975*. ICONA Monografía n° 9, Madrid, 211 pp.
- PEÑUELAS J., 2001. Cambios climáticos y sus consecuencias sobre el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas terrestres mediterráneos. En: *Ecosistemas mediterráneos, Análisis Funcional*. Zamora R. y Pugnaire F.I. (eds.) CSIC-AEET, Textos Universitarios n° 32, pp. 423-455.
- PIGOTT C.D., PIGOTT S., 1993. Water as a determinant of the distribution of trees at the boundary of the mediterranean zone. *J. Ecol.* 81, 557-566.
- PRETO G., 1983. Il pino nero nella Val de Bidente (Forli). *Aspetti della rinnovazione naturale*. *Annali dell' Instituto Sperimentale per la Selvicoltura*.
- PUGNAIRE F.I., HAASE P., PUIGDEFABREGAS J., 1996a. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77, 1420-1426.
- PUGNAIRE F.I., HAASE P., PUIGDEFABREGAS J., CUETO M., CLARK C., INCOLL L.D., 1996b. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* 76, 455-464.
- REGATO P., 1992. Caracterización florística y ecológica de los bosques de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* del Sistema Ibérico. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- RUBIO F., 1963. Ordenación y Silvicultura en los montes de pino laricio. Su financiación. II Asamblea Técnica Forestal, n° 46. Dirección General de Montes.
- RUIZ J., 1993. Estudio de la influencia de la espesura, la patología y las aleopatías en el diseminado natural de *Pinus nigra* Arn. Proyecto Fin de Carrera. Universidad Politécnica de Madrid.
- SAN MIGUEL A., 1994. La dehesa española: origen, tipología, características y gestión. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid, 96 pp.
- SANZ J.J., 2002. Climate change and birds: have their ecological consequences already been detected in the mediterranean region? *Ardeola* 49, 109-120.
- SAVILL P., EVANS J., AUCLAIR D., 1997. *Plantation silviculture in Europe*. Oxford University Press, Oxford.

- SERRADA R., 1999. Avance apuntes de selvicultura. Servicio de Reprografía de la EUIT Forestal, Universidad Politécnica de Madrid, 440 pp.
- SERRADA R., LERENA S., RESCO M.I., RUIZ J., 1994. El problema de la regeneración natural de *Pinus nigra* Arn. Revista Montes 36, 52-57.
- SMITH C.C., HAMRICK J.L., KRAMER C.L., 1990. The advantage of mast years for wind pollination. The American Naturalist 136, 154-166.
- TISCAR P.A., 2002. Capacidad reproductiva de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* en relación con la edad de la planta madre. Invest. Agr.: Sist. Recur. For. 11, 357-371.
- TRABAUD L., CAMPANT C., 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du pin de Salzmann *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco après incendie. Biol. Conserv. 58, 329-343.
- UNDERWOOD A.J., 1996. Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, UK, 522 pp.
- VALLE F., GÓMEZ F., MOTA J.F., DÍAZ C., 1989. Guía botánico-ecológica del Parque Natural de Cazorla, Seguras y Las Villas. Editorial Rueda, Madrid, 354 pp.
- ZACKRISSON O., NILSSON M.-C., HÖRNBERG G., 1995. Regeneration pulses and climate-vegetation interactions in nonpyrogenic boreal Scots pine stands. J. Ecol. 83, 469-483.