

Bases ecológicas de la regeneración natural

Abellanas, B.

Dpto. Ingeniería Forestal. ETSIAM. Universidad de Córdoba.

Campus de Rabanales. Edif. Leonardo da Vinci. Ctra. N-IVa, km 396. 14071 Córdoba.

e-mail: ir1aboab@uco.es

1. La regeneración de la masa forestal: Reproducción del bosque a través de la reproducción armonizada de los árboles

La sucesión de eventos que componen el proceso de la regeneración del bosque incluye algunos que ocurren o son directamente dependientes de la masa adulta a regenerar: floración, fructificación, diseminación y dispersión de los propágulos. Los eventos posteriores del proceso tienen lugar en el sotobosque: germinación, establecimiento y crecimiento hasta la incorporación efectiva de las nuevas plantas al dosel arbóreo. Procesos aparentemente independientes ya de los árboles que los originaron pero, en muchos casos, condicionados aún por su abrigo. En casos, la regeneración del bosque se apoya en procesos de reproducción vegetativa de los árboles una vez que éstos han perdido su parte aérea. No implica renovación espermática pero sí de individuos.

Pero el concepto de regeneración de una masa forestal difiere en algunos aspectos importantes del concepto de regeneración de los árboles que la componen. Los árboles pueden regenerarse (sexualmente) desde que alcanzan la madurez sexual, y lo harán si no hay impedimentos para ello. Ley de vida. La reproducción vegetativa ni siquiera suele tener un período de juvenilidad. Es conocido el habitual rebrote de las plántulas de encina de un año tras perder su parte aérea durante la sequía estival (Pascual *et al.*, 2002). La reproducción sexual es un fenómeno rítmico en los árboles que se sucede a intervalos de acuerdo con la longitud de los períodos de maduración sexual de las especies. La regeneración de la masa forestal es un proceso más complejo que implica una renovación colectiva y armonizada y, en general, supone un proceso más largo. Desde la selvicultura podemos modular este proceso, siempre imitan-

do los procesos naturales de los que hemos aprendido. Podemos hacerlo continuo, como en las masas irregulares, o esporádico como en las regulares, con otros ritmos particulares para otras formas intermedias.

En las masas irregulares acortamos los ciclos de regeneración natural de las especies regulando la estructura de edades de la masa, permitiendo la existencia de regeneración en todo momento (lo que requiere, entre otras cosas, la existencia de árboles maduros sexualmente de forma permanente y esto un escalonamiento adecuado de las edades de los árboles). En las masas regulares, por el contrario, solemos ampliar los ciclos respecto a los propios de maduración sexual de la especie, impidiendo que se desencadene la regeneración antes del momento que nos interesa de acuerdo con el uso que vayamos a dar a la masa, aun cuando los árboles hayan alcanzado su madurez sexual mucho antes. Así pues, la gestión de las masas regulares, en la mayoría de los casos, trata de retrasar la regeneración hasta que ésta sea conveniente. Esta idea está poco asumida, incluso por algunos gestores consolidados, que encuentran un problema en la ausencia de regenerado en rodales aún jóvenes para el turno pretendido.

¿Cómo se consigue bloquear la regeneración del rodal a partir del momento en que los árboles son sexualmente maduros? Impidiendo el desencadenamiento de uno o varios de los procesos implicados. En la selvicultura clásica, el proceso bloqueado suele ser el crecimiento e incorporación efectiva de las plantitas recién establecidas mediante la supresión de la luz necesaria para su normal crecimiento. Esto hace habitual que, según la época del año, encontremos plántulas en el sotobosque o no. El procedimiento: sencillamente manteniendo el dosel arbóreo cerrado. Obviamente, esto deberá ser evitado en el rodal irregular para permitir que llegue suficiente cantidad de luz al sotobosque como para permitir la incorporación de la cantidad necesaria de efectivos al dosel. La regulación de la luz, a través de la regulación de la espesura del dosel arbóreo y sus estratos ha constituido tradicionalmente la herramienta básica de la selvicultura para regular la regeneración.

No obstante, lo que hemos aprendido de la aplicación de la selvicultura y, en muchos casos de sus fracasos, es que la regeneración es un proceso complejo que puede interrumpirse en diferentes etapas y por diversas circunstancias. La selvicultura más clásica, de origen centroeuropeo, utiliza el paradigma de identificar las cortas con los métodos de regeneración. Mediante las cortas regulamos la luz y así los procesos de fructificación en las copas de los árboles padre pero, sobre todo, los procesos de germinación y, especialmente, de crecimiento de las plantas recién establecidas en el sotobosque. Pero esto no deja de ser una simplificación del proceso, válido para ciertos tipos de masa pero no para todos.

Para manejar adecuadamente la regeneración de las masas forestales hay que conocer bien todos los procesos implicados y los factores que pueden favorecerlos, perjudicarlos o incluso bloquearlos. El proceso global puede interrumpirse en cualquiera de sus etapas, y no siempre es la falta de luz la responsable:

En la floración: por la juvenilidad de los árboles, por un estado vegetativo deficiente debido a enfermedades, plagas o daños abióticos, por escasez de recursos en el medio (sequia, infertilidad, estancamiento por exceso de competencia). Dado que

la producción de flores y frutos tiene más prioridad en la asignación de recursos dentro del árbol que el crecimiento secundario, (así de “altruista” es la naturaleza con las generaciones siguientes...), este bloqueo es fácilmente detectable de forma indirecta a través de síntomas vegetativos que se manifiestan con anterioridad (escasez de grosor de los árboles o exceso de esbeltez). La estructura de la masa puede jugar también un papel importante en este aspecto; en algunas especies (coníferas) en que el reparto desigual de la floración femenina y masculina en la copa de los árboles (las femeninas en la parte alta y dominante de las copas y la masculina en las ramas bajas y de mayor orden) puede conducir a una escasa producción de flores masculinas en masas muy densas. En estas especies la juvenilidad puede, incluso, extenderse en el tiempo más allá de la madurez sexual; en algunas especies, como el pino carrasco, se ha visto que en las primeras edades sólo produce conos femeninos, aumentando la producción de amentos masculinos con la edad (Ne'Eman *et al.*, 2011).

En la fructificación y maduración de las semillas: junto a las causas anteriores, esta etapa puede fallar también por daños a los frutos en formación (bióticos o abióticos: consumo por la fauna, plagas, eventos meteorológicos adversos, perturbaciones de diferente índole). Las causas más frecuentes suelen ser los brotes graves de plagas, pero estos suelen ser esporádicos, por lo que no suelen generar problemas graves de renovación de la masa a largo plazo.

En la dispersión de las semillas: aquí cobra especial relevancia el consumo de las semillas y frutos por la fauna, tanto antes como después de la dispersión (González-Rodríguez y Villar, 2012) pero también puede fallar por otros motivos como una mala distribución de los progenitores, sobre todo si se trata de especies de dispersión por gravedad. Particularmente complejos resultan los procesos de dispersión en que intervienen de forma decisiva vectores animales (García *et al.*, 2010; Martínez *et al.*, 2010; Obeso *et al.*, 2011), especialmente en aquellos casos en que la dispersión está ligada a la predación, como ocurre en el caso de las bellotas u otros frutos de diseminación por gravedad (Perea *et al.*, 2011; González-Rodríguez y Villar, 2012). En estos casos, el bloqueo puede estar relacionado con elementos externos al propio bosque que formen parte del hábitat de la fauna dispersadora.

En la germinación: puede fallar por defectos genéticos de las semillas (esto no suele ocurrir de forma masiva por lo que no suele ser un factor decisivo en la regeneración colectiva de la masa forestal), por malas condiciones ambientales (eventos de sequía o exceso de humedad en la época correspondiente, que suele ser limitada en el tiempo).

En el establecimiento: puede fallar por disincronía entre el desarrollo de la plántula y el acceso de la radícula al sustrato (la planta no consigue establecer contacto con las fuentes de recursos edáficos antes de agotar su fase heterótrofa). El exceso de hojarasca sin descomponer o el empradizamiento suelen ser causas habituales. El establecimiento puede fallar también por daños mecánicos a las plántulas (riadas, pisoteo de la fauna...) y por herbivorismo. En el mediterráneo es especialmente importante que las plántulas puedan acceder a las capas húmedas del suelo antes de la sequía estival para su establecimiento efectivo, por lo que un rápido desarrollo radicular en profundidad puede ser decisivo (Padilla y Pugnaire, 2007).

En el crecimiento hasta su incorporación efectiva: Aquí la interrupción del proceso puede deberse a la mortalidad prematura de las plántulas por diversos agentes o bien al bloqueo del crecimiento impedido por la falta de recursos (fundamentalmente luz). En el primer caso juega un papel decisivo el **herbivorismo**, especialmente en los montes mediterráneos donde el uso pastoral de los montes tiene un antiguo arraigo. El caso de las dehesas es emblemático y asumido, pero no tanto el papel de la fauna cinegética que en los últimos tiempos ha cobrado especial relevancia, promoviéndose, en muchos casos, un aumento excesivo de la densidad de reses que invalida cualquier intento de regeneración por los métodos tradicionales de cortas (Beguin *et al.*, 2012; Casabon y Pothier, 2007; Endress *et al.*, 2012; Hidding *et al.*, 2012). En otros casos, la presencia de herbívoros conduce a un cambio drástico en la composición de especies, al favorecer a aquellas menos palatables (White, 2012).

Esta fase puede fallar también por escasez de recursos debido a la **competencia** (tanto del dosel arbóreo existente como de otros estratos del sotobosque). La competencia y dominancia de formas de vida más dinámicas (herbáceas) suele ser muy habitual en el fracaso de la regeneración en esta fase (Gaudio *et al.*, 2011), especialmente en terrenos desnudos (Wolfe y Bloem, 2012). El herbivorismo, en ciertos casos, puede ejercer un papel beneficioso al reducir de forma selectiva la competencia de especies más competitivas que resultan más palatables.

En algunos casos se han constatado efectos **facilitadores** de la presencia de matorrales sobre la regeneración de los árboles. Un beneficio indudable es la protección física de las plántulas arbóreas frente al herbivorismo (Jensen *et al.*, 2012b), pero también es admitido el efecto beneficioso directo ejercido por la sombra de los matorrales en la reducción del estrés hídrico en los primeros estadios de las plántulas, especialmente en el ámbito mediterráneo (Sánchez-Gómez *et al.*, 2006b). Otro efecto facilitador indirecto es la supresión de la más agresiva competencia de las herbáceas (Jensen *et al.*, 2012).

La facilitación directa a través de la mejora del estado hídrico inicial de las plántulas está bastante admitida, incluso la disminución de la fotoinhibición en las plantitas en ambientes con altas radiaciones como el mediterráneo en verano (Cuesta *et al.*, 2010), aunque la respuesta a la puesta en luz posterior puede ser variable entre especies (Valladares *et al.*, 2002). Sin embargo, la facilitación indirecta mediante la supresión de las herbáceas parece ser más compleja, pudiendo depender de las condiciones meteorológicas del año (Cuesta *et al.*, 2010), de las especies arbóreas y sus estrategias vitales (Granda *et al.*, 2012; Kunstler *et al.*, 2012) y de las especies de matorral (Alias *et al.*, 2010). En todo caso, a este respecto parece que la facilitación está más ligada a la supervivencia inicial que al crecimiento posterior de las plántulas, Jensen *et al.*, (2012). Pero estas relaciones complejas deben estudiarse a más largo plazo, pues los efectos de las condiciones iniciales de crecimiento en la morfología de las plantas establecidas también pueden ser importante en el éxito a largo plazo. Jensen *et al.*, (2012) han comprobado que el tipo de competencia inicial afecta a la partición de los recursos dentro de la planta: la competencia ejercida por los matorrales (lumínica) aumenta la asignación al crecimiento en altura mientras que la competencia ejercida por las herbáceas (edáfica) promueve una mayor asignación de recursos al

crecimiento radicular. La tolerancia a la sombra de las especies y su interacción con la resistencia a la sequía cobra especial relevancia en los procesos de regeneración del ámbito mediterráneo (Valladares *et al.*, 2005; Sánchez-Gómez *et al.*, 2006), si bien este aspecto aún requiere más investigación, como quedó de manifiesto en el reciente congreso sobre *Restoring Forests: Advances in techniques and theory* que tuvo lugar en Madrid hace un año (Oliet y Jacobs, 2012).

En muchos casos, en fin, esta etapa se interrumpe por falta de luz en el seno del sotobosque. La escasez de crecimiento en altura puede impedir el acceso de las plantas a un nivel lumínico suficiente para su supervivencia a largo plazo una vez establecidas en el sotobosque. Su supervivencia en este estrato dependerá de la tolerancia a la sombra de la especie y de las características y dinámica del dosel arbóreo.

Las etapas mencionadas son las que se refieren a la regeneración de los árboles, pero, ya hemos dicho que la regeneración del bosque va más allá, y aún puede haber otros impedimentos para una adecuada regeneración de la masa, incluso si los árboles pueden regenerarse adecuadamente. La mala distribución de las nuevas plantas, generalmente derivada de una inadecuada distribución o escasa densidad de los árboles padre, puede provocar una deficiente ocupación de la superficie y por tanto una ineficaz regeneración del bosque (Manso *et al.*, 2012). Cuando esto ocurre, normalmente ya sólo es posible recurrir al apoyo de la regeneración artificial, pues ya no es posible modificar la distribución de los progenitores.

La regeneración del bosque implica también conseguir una masa forestal con una estructura y composición determinada, por lo que no se consigue únicamente con la mera regeneración de los árboles. Esto requiere una planificación muy cuidadosa de los eventos de regeneración, un buen conocimiento de las estrategias vitales y reproductivas de las especies deseadas y un buen manejo de los tiempos para conseguir la estructura de edades pretendida. Por ello, aún siendo muy importante conocer la ecofisiología de la reproducción de las especies, esto no es suficiente para regenerar con éxito una masa forestal. La organización espacio-temporal de los procesos implicados es un aspecto igualmente ineludible para el objetivo perseguido de *regenerar* un bosque y no un conjunto de árboles.

2. Los mecanismos de regeneración exclusivos del bosque

Los procesos de regeneración colectiva de las masas forestales utilizan los mecanismos fisiológicos de reproducción de los árboles (sexual –por semilla– o asexual, con sus variantes de cepa –retoños– o raíz –renuevos–), pero el origen, la forma y el momento en que estos procesos se pongan en marcha resultan decisivos para configurar el mecanismo de regeneración colectiva del bosque.

La regeneración de las masas forestales incorpora mecanismos reproductivos **extra** a los propios de los árboles. La regeneración sexual (por semillas) puede adoptar diferentes formas según el origen de las semillas, constituyendo procesos diferentes. Las semillas pueden ser aportadas por los árboles presentes de forma más o menos inmediata previa a su germinación, en cuyo caso el lapso entre las fases de pro-

ducción de las semillas y las siguientes (germinación y establecimiento) suele ser bastante predecible en función de las estrategias de la especie y las condiciones climáticas de la estación. Pero las semillas también pueden proceder del **banco de semillas** del suelo (o del vuelo); en este caso existe un lapso de tiempo intermedio entre las primeras fases y la germinación de las semillas que ya no es predecible pues depende normalmente de un factor desencadenante que puede ser más o menos esporádico (perturbación) o intencionado (cortas). Aún cabe distinguir otro mecanismo de regeneración ligado a la reproducción sexual de los árboles que incorpora la regeneración a partir de **semillas importadas**. Se trata ahora de un proceso regenerativo más largo, puesto que se incorpora un subproceso más que es la llegada de las semillas externas, que puede ser largo.

La forma de regeneración más peculiar y emblemática que podemos encontrar entre los mecanismos de regeneración exclusivos del bosque es el de la **regeneración anticipada o a la espera** (Oliver y Larson, 1996). Esta forma de regeneración puede considerarse realmente como un proceso diferente a los propios de regeneración de los árboles como individuos y sólo es viable para determinadas especies (tolerantes a la sombra).

La regeneración a la espera es un mecanismo de regeneración de la masa que, a los procesos propios de regeneración de los árboles (sexual o vegetativos), añade uno más: la fase de semi-latencia de las plántulas que, tras la germinación y establecimiento (o rebrote), es inducida por la escasez de luz en la penumbra del sotobosque de masas cerradas (*supression* en inglés, *compression* en francés; *unterdrückung* en alemán (Schütz, 1997). La incorporación efectiva de estas *plantas a la espera* al dosel arbóreo se produce en el momento de su puesta en luz (provocada por alguna perturbación) o bien cuando su lento crecimiento les permite alcanzar niveles lumínicos suficientes dentro del bosque como para reactivar su crecimiento (como ocurre en las masas irregulares (Schütz, 1997). Esta fase puede tener una duración variable. El regenerado a la espera o anticipado constituye una reserva de individuos para el dosel arbóreo (banco de plántulas, similar al banco de semillas del suelo) (Levy *et al.*, 2010; Boyes *et al.*, 2011). Tanto los bancos de plántulas como los de semillas permiten mejorar las expectativas de regeneración frente a las grandes fluctuaciones que suelen presentar los procesos de floración y fructificación en las masas forestales (vejería), ampliando la disponibilidad de potenciales efectivos en el tiempo (Sugita *et al.*, 2009). El banco de plántulas es un estrato dinámico que reproduce a pequeña escala los procesos de crecimiento (escaso), muerte y reposición de efectivos del dosel superior. Esto hace que, incluso en este estado preliminar, se produzcan fenómenos de competencia que proporcionen ventajas diferenciales a las especies presentes de acuerdo con sus caracteres, especialmente su tolerancia a la sombra (Shatford *et al.*, 2009; Szwagrzyk *et al.*, 2012). Las relaciones de competencia entre las mismas especies pueden cambiar drásticamente bajo condiciones de escasez de luz (Oliver y Larson, 1996). Diferencia importante con el dosel arbóreo es que este estrato latente presenta crecimientos muy ralentizados y no es autosuficiente, pues la reposición de sus bajas depende de un aporte “externo” de propágulos (procedentes normalmente de la masa adulta).

Su funcionamiento como método de regeneración es similar al banco de semillas del suelo pero con ciertas variantes: su incorporación al dosel cuando se abren huecos puede ser mucho más rápida al disponer previamente de un cuerpo vegetativo ya desarrollado y establecido; esto es una ventaja que proporciona prioridad a las especies presentes en el banco de plántulas (regeneración anticipada) respecto al resto, independientemente de cuál haya sido el mecanismo de reproducción que haya generado las plántulas (vegetativo o sexual) (Ilison y Chen, 2009), pero es más susceptible a las perturbaciones (Gill, Morgan, 2010) (esto es un inconveniente). Sorprendentemente, este estado de pseudolatencia, inducido no sólo por la escasez sino también por la calidad de la luz (predominio de luz difusa, valores bajos de la relación rojo/rojo lejano del espectro), permite a las plantas mantener su potencial de desarrollo y crecimiento durante largo tiempo de forma que cuando se reactiva su crecimiento tras la puesta en luz *actúa su tamaño y no su edad* (Oliver y Larson, 1996; Schütz, 1997) y su comportamiento es similar al de árboles no suprimidos de su mismo tamaño y, en casos, mucha menor edad. La regeneración anticipada constituye un mecanismo de regeneración para especies tolerantes a la sombra que permite extender el proceso de forma indefinida en el tiempo, adaptándose a las perturbaciones de mayor o menor entidad que puedan producirse y desligándose temporalmente de los siempre fugaces y fluctuantes procesos de reproducción de los árboles del dosel.

3. Los factores implicados en los procesos de regeneración: el medio ambiente y las estrategias vitales de las especies

Los procesos que tienen lugar en la regeneración de las masas forestales presentan una gran variabilidad: en las formas, en los ritmos y en los resultados finales. Los factores implicados son de diversa índole, pero podemos agruparlos en tres grandes tipos: el medio ambiente en el que tienen lugar, las estrategias vitales de las especies implicadas y las perturbaciones que actúan como desencadenantes (o en ciertos casos bloqueantes) del proceso.

El **medio ambiente** tiene un componente fijo y otro variable. El fijo está constituido por la geología, la topografía, el suelo e incluso los valores medios de la meteorología que constituyen el clima del lugar (cambio climático aparte...). El bosque debe estar adaptado a estos factores fijos. Sólo algunas repoblaciones mal ejecutadas pueden ver comprometida su regeneración debido a la inadecuación de la masa a los factores ambientales fijos.

El componente variable está constituido por factores que inciden sobre el medio ambiente modulando las condiciones en el tiempo y en el espacio. Estos factores actúan a diferentes escalas de frecuencia. El componente de más alta frecuencia lo constituye fundamentalmente la **meteorología anual**. Las condiciones meteorológicas pueden variar enormemente entre unos años y otros. Más en la pluviometría que en las temperaturas. Especialmente en el ámbito mediterráneo, en el que tales fluctuaciones constituyen, junto con la sequía estival, una de sus principales caracterís-

ticas intrínsecas. Los sucesos más o menos esporádicos como los eventos de sequía o exceso de humedad pueden llegar a ser más importantes que las condiciones medias en los procesos de regeneración de los bosques. Matias *et al.*, (2012) han comprobado que la disminución de la frecuencia de veranos anormalmente húmedos en el ámbito mediterráneo puede ser más determinante en la regeneración que el aumento generalizado de la sequía que se preconiza con el cambio climático. En todo caso, parece demostrado que las condiciones meteorológicas de determinadas épocas del año, en relación con la fenología de la reproducción de las especies, son más importantes que los valores medios anuales, por lo que los eventos meteorológicos estacionales cobran más relevancia que los valores climáticos medios. (Ahola y Leinonen, 1999; Lusk *et al.*, 2007; Urbietta *et al.*, 2008; Ruano *et al.*, 2009; Pons y Pausas, 2012). La incidencia de estos eventos es más notoria en aquellas especies cuya regeneración debe ser inmediata tras el inicio del proceso para su adecuada consecución, es decir, aquellas que no presentan estrategias dilatorias como el establecimiento de un banco de semillas o de plántulas que permitan diferir en el tiempo las últimas fases del proceso (germinación o incorporación al dosel).

Estos eventos pueden dejar huellas a largo plazo en el bosque tanto en la estructura de edades (oleadas de regeneración o de falta de ella) como incluso en la composición específica del mismo. En el mediterráneo es especialmente importante esta consideración (escaso valor de las condiciones medias y alto de los eventos más o menos esporádicos o erráticos, que se repiten sin regularidad). La alternancia de especies dominantes en un mismo medio físico, las diferentes estructuras espaciales de muchos bosques son el resultado de sucesos que han condicionado el establecimiento (o regeneración) de los mismos, favoreciendo a unas especies u otras según los eventos (meteorológicos, perturbaciones, etc.) que hayan tenido lugar en los momentos iniciales (Chapman y McEwan, 2012; Hart *et al.*, 2012).

Otro factor variable del medio ambiente en que tiene lugar la regeneración lo constituye el propio **desarrollo y dinámica del bosque**. El desarrollo del bosque constituye un factor variable de frecuencia media. El cierre de la cubierta arbórea conducirá a la supresión de la regeneración de las especies intolerantes a la sombra y pioneras al reducir los recursos del sotobosque donde se establecen las nuevas plantas. La disminución de la intensidad de la luz en el sotobosque y la variación cualitativa de la misma (aumento de la proporción de luz difusa y disminución de la relación rojo/rojo lejano del espectro) que genera la sombra lejana (*high shade*, Oliver and Larson, 1996) proyectada por el dosel arbóreo adulto, favorece la acumulación de efectivos en el banco de semillas del suelo (Ahola y Leinonen, 1999) al dificultar la germinación de las semillas de las especies intolerantes que presentan mecanismos de dormición y sensibilidad a la luz (arces, cerezos, abedules, etc.). También promueve la acumulación de efectivos en el banco de plántulas de aquellas especies tolerantes a la sombra y capaces de desarrollar regenerado a la espera (abetos, hayas, piceas, etc.), si bien las características y dinámica de éste pueden verse comprometidas si la escasez de luz es excesiva. El envejecimiento y mortalidad de los árboles generará efectos contrarios, aumentando la cantidad de luz del sotobosque y acelerando el crecimiento e incorporación efectiva del regenerado a la espera. No obstante, este esta-

do es raramente alcanzado en nuestros bosques donde la frecuencia de perturbaciones difícilmente permite alcanzar edades avanzadas a las masas forestales.

El estado de desarrollo de los árboles del dosel puede condicionar enormemente el éxito de la regeneración a igualdad de otras condiciones. Una misma apertura del dosel generará efectos muy diferentes en un latizal joven que en un fustal maduro. En el primer caso, la apertura del dosel será aprovechada fundamentalmente por el estrato adulto, vigoroso, de forma que la regeneración que se establezca puede ser efímera y no llegar a buen fin tras la posterior tangencia de copas del dosel preexistente. El mismo tratamiento puede ser perfectamente viable en una masa ya madura en la que la reacción de los árboles adultos a la puesta en luz no se traducirá en un aumento significativo de su crecimiento, permitiendo el acceso de las nuevas plantas al dosel superior.

El tercer componente variable del medio lo constituyen las **perturbaciones** de distinta índole que, de forma previsible o fortuita, constituyen cambios bruscos de estado en la masa forestal que provocan, en casos el inicio de los procesos y en otros su cese, como hemos visto antes (herbivorismo, consumo de semillas).

4. Las perturbaciones como desencadenantes de procesos regenerativos

Cuando el bloqueo de la regeneración se debe a que alguno de los recursos necesarios para el desarrollo de las nuevas plantas está siendo consumido en su totalidad por los árboles de la masa adulta, las perturbaciones que provocan la mortalidad de árboles se convierten en liberadoras de *espacio vegetativo* (*growing space*, Oliver and Larson, 1996) y desencadenadoras de la regeneración. Las tradicionales cortas de regeneración son nuestro mejor ejemplo.

El modelo teórico en que la luz es el único factor limitante es sencillo y ha guiado tradicionalmente la selvicultura. Pero las perturbaciones pueden afectar de formas muy diversas a la masa forestal y, en consecuencia, provocar respuestas regeneradoras múltiples.

Oliver y Larson (1996) establecen una relación muy interesante entre las perturbaciones que desencadenan la regeneración y los mecanismos de regeneración que son favorecidos. El mecanismo predominante puede condicionar, no solo la estructura del rodal resultante, sino también su composición específica, según las especies que estén disponibles para poner en marcha los mecanismos favorecidos por la perturbación.

El tipo e intensidad de la perturbación son decisivos en este aspecto. Las claves: la “intensidad” de la perturbación (entendida como grado de afectación del dosel arbóreo) y la “severidad” de la perturbación, (entendida como grado de afectación del estrato inferior sotobosque-suelo). La intensidad, en términos de la proporción de cubierta superviviente, determinará la posibilidad de aportación de propágulos tras la perturbación (+) y el grado de asombramiento y competencia preestablecida (-). Si las especies dominantes originales son tolerantes o si la perturbación es intensa,

es probable que se mantenga una composición parecida a la original. En otro caso, la persistencia del dosel arbóreo puede conducir a un cambio en la composición de la masa con especies más tolerantes. La lenta pero progresiva sustitución de pinares de repoblación por especies del género *Quercus* es un ejemplo muy extendido en nuestros montes, aunque la frecuencia de las perturbaciones (fuegos, principalmente) esté consolidando las mezclas en mosaicos de diversas escalas (Sheffer, 2012). La importancia de la “severidad” de la perturbación es más patente tras perturbaciones mayores (eliminación de todo el dosel arbóreo), cuando la regeneración natural corre a cargo de los mecanismos disponibles en el complejo sotobosque-suelo. La rapidez de iniciación del mecanismo, en este caso, es decisiva para la adquisición de una ventaja inicial que puede condicionar la dinámica posterior durante mucho tiempo. Cuanto menor sea el grado de afectación de este estrato, más posibilidades habrá de que se pongan en marcha mecanismos de regeneración más rápidos, que adquirirán ventajas decisivas sobre aquellos que requieren poner en marcha procesos más lentos. La regeneración anticipada será el mecanismo favorecido cuando exista un adecuado banco de plántulas y la perturbación no haya afectado al sotobosque. Aludes, vendavales o plagas pueden ser buenos ejemplos (Kayes y Tinker, 2012), al igual que las cortas de regeneración (Unsang y Donkoo, 2006; Levy *et al.*, 2010). Aquellas perturbaciones que eliminen la parte aérea de la vegetación del sotobosque pero no afecten al suelo, como pueden ser incendios ligeros, o bien en aquellos casos en que no exista regeneración anticipada, aún será posible una rápida respuesta si existían estirpes con capacidad de rebrotar de cepa o de raíz, que generalmente constituyen mecanismos inicialmente más rápidos que la reproducción sexual, adquiriendo ventaja sobre las estirpes no rebrotadoras (Unsang y Donkoo, 2006; Miyazawa *et al.*, 2006; Jameson y Robards, 2007; Takahashi *et al.*, 2010). La germinación de semillas del banco del suelo o aportadas por la masa residual será la alternativa en caso de que no exista posibilidad de rebrote. La importación de semillas será el único mecanismo posible cuando la perturbación haya destruido todos los propágulos existentes en el complejo sotobosque-suelo. Este es el caso de los terrenos agrícolas abandonados, donde la persistencia del cultivo durante años ha eliminado cualquier vestigio de propágulo de la vegetación forestal. En estos casos, la silvicultura optará posiblemente por la regeneración artificial, pues la natural requiere plazos de tiempo generalmente incompatibles con la gestión selvícola eficiente.

La frecuencia de las perturbaciones también resulta decisiva en el ritmo de la regeneración y en los mecanismos que puedan ponerse en marcha, lo que nuevamente influye en la composición a largo plazo de las masas forestales. Largos períodos sin perturbaciones importantes en el dosel arbóreo favorecerán la sustitución paulatina de generaciones y esto el favorecimiento de las especies tolerantes a largo plazo. Los ritmos rápidos, por el contrario, darán prioridad cuasi-permanente a las especies intolerantes. Sus ventajas competitivas iniciales pueden verse reforzadas a largo plazo si existen eventos frecuentes de renovación que impidan la adquisición de ventaja a las especies tolerantes, de crecimiento inicial más lento pero más sostenido en el tiempo. Las masas ripícolas son el mejor ejemplo natural (Runmei *et al.*, 2011). Las mezclas de especies pueden ser más habituales en ámbitos con frecuencias medias de pertur-

baciones. Aquí, las estrategias de las especies que pueden conservarse en estado latente en el banco de semillas del suelo encuentran su gran oportunidad. Las especies que presentan bancos de semillas longevos pueden “reaparecer” tras haber sido eliminadas del dosel arbóreo hasta varias décadas antes (Oakley y Franklyn, 1998; Brown *et al.*, 2012). Algo similar ocurre con algunos excepcionales bancos de semillas aéreos, como las piñas serótinas de algunos pinos, en clara adaptación al fuego (Verkaik y Espelta, 2006; Turner *et al.*, 2007; Salvatore *et al.*, 2010; Pierce y Taylor, 2011). La dormición de las semillas es una estrategia que actúa en este sentido, dificultando o impidiendo la germinación inmediata, contribuyendo así al alargamiento de la vida del banco de semillas del suelo. Los mecanismos para romper la dormición son variados, generalmente ligados a la alternancia de períodos térmicamente extremos, pero también a veces ligados a otros factores como la luz (Baskin y Baskin, 2004).

5. Las estrategias reproductivas como respuesta/adaptación a las perturbaciones y a los factores ambientales

Las diferentes estrategias reproductivas tienen mucho que ver con las estrategias vitales de las especies. Especies pioneras (**intolerantes**) utilizan diversas estrategias, algunas –muchas– tienen semillas pequeñas, abundantes y de fácil dispersión por medios abióticos (aire, agua), especializadas en colonización de terrenos desnudos (*Pinus*, *Populus*, *Salix*, *Alnus*, etc.). Suelen ser propias de medios inestables con alta recurrencia de perturbaciones, siendo el caso extremo el de las especies de ribera que colonizan las llanuras de inundación de los cursos de agua, que se ven sometidas a fluctuaciones constantes de las condiciones ambientales. Los sedimentos fluviales son sustratos muy difíciles para el establecimiento de los brinzales debido a sus habituales condiciones microclimáticas extremas, a la pobreza de sus suelos y a las frecuentes y drásticas perturbaciones que sufren (Karrenberg, 2002). Muchas de las especies leñosas capaces de colonizar estos hábitat pertenece a la familia *Salicaceae* (sauces, chopos y álamos) y suelen dominar estas áreas en gran parte de la zona templada del hemisferio norte. En muchas salicáceas, la regeneración está adaptada a las frecuentes inundaciones. Suelen producir una abundante cantidad de semillas en primavera y principios de verano que son dispersadas tanto por el aire como por el agua. Las semillas son muy poco longevas y germinan inmediatamente sobre los sustratos húmedos. El éxito de estas plántulas queda supeditado a que dichas superficies se mantengan húmedas y no perturbadas el tiempo suficiente. Estas especies suelen presentar también mecanismos de reproducción vegetativa muy eficaces; las plantas derribadas por las riadas o incluso los fragmentos producidos por las avenidas más intensas y arrastrados por la corriente, tienen una gran capacidad de arraigar y rebrotar profusamente aguas abajo. Las intensidades altas o bajas de las perturbaciones favorecen la vía sexual y las intensidades medias la vegetativa. Estas estrategias vitales, además de constituir eficaces adaptaciones a las condiciones de ribera, pueden también ser las causantes de una alta variabilidad genética en las poblaciones de las salicáceas ripícolas y favorecer la hibridación (Karrenberg, 2002).

Las estrategias reproductivas ligadas a ciertos tipos de perturbaciones recurrentes como los incendios o el herbivorismo son ampliamente conocidas en el ámbito mediterráneo. Algunas de ellas son versátiles (capacidad de rebrote) y otras parecen más específicas de las perturbaciones que las desencadenan (mecanismos pirofíticos de dispersión o germinación de las semillas promovidas por el fuego; piñas serótinas). Las estrategias reproductivas post-incendio presentan ambas modalidades: rebrotadoras (estrategia k) y diseminadoras (estrategia r). Ambas estrategias están asociadas a otras estrategias vitales relacionadas con las pautas de crecimiento (fenología y alometría) y la eficiencia fotosintética e hídrica de las estirpes, que suponen una clara adaptación por distintas vías a la supervivencia a fuegos recurrentes en el ámbito mediterráneo (Lloret, 2004; Arnan *et al.*, 2007; Saura-Mas *et al.*, 2009; Hernández *et al.*, 2011). En general, las estirpes diseminadoras obligadas (no rebrotadoras) suelen ser también eficientes en medios áridos, mientras las rebrotadoras obligadas suelen estar adaptadas a medios más húmedos, aun dentro del mediterráneo con más o menos acusada sequía estival (Ackerly, 2004; Saura-Mas *et al.*, 2009).

Otras especies intolerantes son propias de medios más estables y sólo se hacen dominantes tras perturbaciones poco frecuentes. Su persistencia como componentes de estos sistemas y su regeneración tras las perturbaciones dependen del banco de semillas del suelo (*Prunus*, *Acer*, *Betula*...) y su estrategia radica en poseer semillas con mecanismos de dormición que dificultan la germinación en condiciones no favorables (falta de luz), pero mantener su capacidad germinadora mucho tiempo y germinando profusamente tras perturbaciones locales (Brown *et al.*, 2012). Los mecanismos que impiden la germinación suelen ser diversos; el más general es el bloqueo provocado por la intensidad y la calidad de la luz y, especialmente, por la razón rojo/rojo lejano, que es reducida bajo el dosel arbóreo y aumenta en los suelos expuestos. Pero estos mecanismos pueden interaccionar también con otros factores implicados como la temperatura ambiente. Por ejemplo, Ahola *et al.* (1999) ponen de manifiesto que la germinación de las semillas de *Betula pendula* está controlada tanto por la temperatura como por la calidad de la luz; requieren altos valores de la relación rojo/rojo lejano (R/RL) en la luz y de la temperatura, por lo que no suelen germinar cuando se produce la dispersión a finales de verano y otoño bajo la cubierta del dosel arbóreo. Después de la exposición a temperaturas bajas durante el invierno en el suelo, las semillas se hacen menos sensibles a la relación R/RL de la luz. Algo similar ocurre con el género *Alnus* en las masas ripícolas, presentando una dormición que les permite emerger al inicio de la primavera siguiente, lo que les hace más eficaces en medios con períodos vegetativos cortos, de ahí que predominen en los bosques de ribera de las partes altas de los ríos (Thompson *et al.*, 1997 en: Karrenberg, 2002).

Así pues, las especies intolerantes no progresarán bajo cubierta (ya sea ésta arbórea o arbustiva), en algunos casos porque las plántulas no podrán sobrevivir bajo sombra (las pioneras) aunque puedan germinar, y en otros porque no llegarán a germinar en estas condiciones. La diferencia de ambas estrategias, no obstante, es importante, pues las especies pioneras serán excluidas rápidamente de un medio poco perturbado, mientras que las otras pueden permanecer “latentes” hasta que se produz-

ca una perturbación, a veces incluso después de varias décadas de haber desaparecido los individuos adultos del rodal (Oakley y Franklyn, 1998; Snyder, 2005; Brown *et al.*, 2012).

La principal estrategia desplegada por las especies **tolerantes** a la sombra es su capacidad de sobrevivir a las *malas* condiciones de iluminación del sotobosque (cuantitativas y cualitativas). No suelen presentar especiales requerimientos para germinar desde el punto de vista lumínico, ni tampoco suelen presentar fenómenos de dormición que retrase su germinación. Las condiciones ambientales en el complejo sotobosque-suelo (humedad, temperatura, microtopografía), donde tienen lugar los procesos de germinación y establecimiento de las plántulas son más importantes en este caso que la estructura del dosel arbóreo (Battaglia *et al.*, 2004; Collins, Battaglia, 2008). Su fase resistente es la fase vegetativa autótrofa. Su estrategia va ligada a la formación de doseles cerrados que excluyan a las especies intolerantes, adquiriendo así la ventaja, no inmediata pero sí en las siguientes generaciones. La silvicultura ha tratado de antiguo este hecho, regulando la apertura adecuada de los doseles arbóreos al temperamento (tolerancia a la sombra) de las especies presentes. Bigelow *et al.* (2011) han estudiado en términos de irradiancia, los puntos de intercambio (*Crossover point irradiance, CPI*) entre pares de especies que provocan el cambio en los patrones de crecimiento en altura, niveles lumínicos que establecen la frontera entre la ventaja en crecimiento de una u otra especie. Estas medidas, traducidas a porcentaje de luz plena o, aún mejor, a pesos de cortas de regeneración parciales (aclareos sucesivos o entresacas) pueden constituir la herramienta adecuada para manejar la regeneración de masas mezcladas de especies de distintos temperamentos, que es, probablemente, una de las tareas más complejas del silvicultor, junto con el manejo de la regeneración continua en masas irregulares.

6. Conclusiones

De todo lo expuesto se puede concluir que los procesos de regeneración de las masas forestales son complejos y difícilmente abordables desde una silvicultura de “recetas”. La utilización de la regeneración natural como herramienta selvícola requiere un análisis profundo y particular de cada caso, un buen conocimiento de las especies y sus estrategias vitales y un diagnóstico que permita establecer cuáles son los parámetros que pueden bloquear el proceso de la incorporación de nuevas plantas al dosel arbóreo. El ámbito mediterráneo presenta complicaciones especialmente relevantes en los procesos de regeneración: por el período de sequía estival que ocurre tras la germinación primaveral, que puede comprometer seriamente el establecimiento e incorporación de las plántulas al sistema; por las grandes oscilaciones interanuales de los factores meteorológicos, que imponen grandes fluctuaciones en los eventos reproductivos, especialmente en sus primeras etapas; por la alta frecuencia de perturbaciones imponderables y destructivas como los incendios, que someten a gran parte de los montes a dinámicas excesivamente fugaces, con riesgo de degradaciones y pérdidas de recursos importantes (biodiversidad incluida); por la

abundancia de fauna en los montes, cuya ordenación queda en muchos casos al margen de las consideraciones selvícolas para la regeneración de las masas forestales. Necesitamos conocer mejor los sistemas que pretendemos regenerar y las posibilidades y herramientas que tenemos para conseguirlo. Seguimos necesitando la silvicultura adaptativa y eficiente.

7. Referencias Bibliográficas

- Ackerly, D., 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, 74(1): 25-44.
- Ahola, V., Leinonen, K., 1999. Responses of *Betula pendula*, *Picea abies*, and *Pinus sylvestris* seeds to red/far-red ratios as affected by moist chilling and germination temperature. *Can. J. For. Res.* 29: 1709–1717.
- Alias, S., Bianchi, L., Calamini, G., Gregori, E., Sioni, S., 2010. Shrub facilitation of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* regeneration in a wooded pasture in central Sardinia (Italy). *iForest*, 3: 16-22.
- Arnan, X., Rodrigo, A., Retana, J., 2007. Post-fire regeneration of Mediterranean plant communities at a regional scale is dependent on vegetation type and dryness *J. Veg. Sci.* 18 (1):111-122.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Sci. Res.* 14:1–16.
- Battaglia, L.L., Collins, B.S., Weisenhorn, P.B., 2004. *Quercus michauxii* regeneration in and around aging canopy gaps. *Can. J. For. Res.* 34(6):1359-1364.
- Beguin, J., Pothier, D., Prévost, M., 2012 Can the impact of deer browsing on tree regeneration be mitigated by shelterwood cutting and strip clearcutting? *Forest Ecol. Manage.* 257: 38–45.
- Bigelow, S.W., North, M.P., Salk, C.F., 2011. Using light to predict fuels-reduction and group-selection effects on succession in Sierran mixed-conifer forest. *Can. J. For. Res.* 41(10): 2051-2063.
- Boyes, L.J., Gunton, R.M., Griffiths, M.E., Lawes, M.J., 2011. Causes of arrested succession in coastal dune forest. *Plant Ecology* 212(1): 21-32.
- Brown, K.R., Antos, J.A., 2012. Seedbanks, germination and early survival of bitter cherry (*Prunus emarginata*) in coastal British Columbia. *Forest Ecol. Manage.* 282: 92–104.
- Casabon, C., Pothier, D., 2007. Browsing of tree regeneration by white-tailed deer in large clearcuts on Anticosti Island, Quebec. *Forest Ecol. Manage.* 253:112–119.
- Chapman, J.I., McEwan, R.W., 2012. Tree regeneration ecology of an old-growth central Appalachian forest: diversity, temporal dynamics, and disturbance response. *Journal Torrey Botanical Society*, 139(2):194-205.
- Collins, B., Battaglia, L.L., 2008. Oak regeneration in southeastern bottomland hardwood forest. *Forest Ecol. Manage.* 255(7): 3026-3034.
- Cuesta, B., Villar-Salvador, P., Puertolas, J., Benayas, J.M.R., Michalet, R., 2010. Facilitation of *Quercus ilex* in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. *Journal of Ecology*, 98(3):687-696.

- Endress, B.A., Wisdom, W.J., Vavra, M., Parks, C.G., Dick, B.L., Naylor, B.J., Boyd, J.M., 2012. Effects of ungulate herbivory on aspen, cottonwood, and willow development under forest fuels treatment regimes. *Forest Ecol. Manage.* 276:33–40.
- García, D., Zamora, R., Amico, G.C., 2010. Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: conservation guidelines from real-world landscapes. *Conservation Biology*, 24(4):1070-1079.
- Gaudio, N., Balandier, P., Dumas, Y., Ginisty, C., 2011. Natural regeneration of Scots pine with undergrowth: effects of monopolistic vegetation. *RenDez-Vous Techniques*; 33/34: 18-24.
- Gill, R.M.A., Morgan, G., 2010. The effects of varying deer density on natural regeneration in woodlands in lowland Britain. *Forestry*, 83(1):53-63.
- González-Rodríguez, V., Villar, R., 2012. Post-dispersal seed removal in four Mediterranean oaks: species and microhabitat selection differ depending on large herbivore activity. *Ecol. Res.* 27(3):587-594.
- Granda, E., Escudero, A., Cruz, M. de la y Valladares, F., 2012. Juvenile-adult tree associations in a continental Mediterranean ecosystem: no evidence for sustained and general facilitation at increased aridity. *J. Veg. Sci.* 23(1): 164-175.
- Hart, J.L., Buchanan, M.L., Clark, S.L., Torreano, S.J., 2012. Canopy accession strategies and climate-growth relationships in *Acer rubrum*. *Forest Ecol. Manage.* 282: 124-132.
- Hernández, E.I., Pausas, J.G., Vilagrosa, A., 2011. Leaf physiological traits in relation to resprouter ability in the Mediterranean basin. *Plant Ecology*, 212(12):1959-1966.
- Hidding, B., Tremblay, J.P., Côté, S.D., 2012. Survival and growth of balsam fir seedlings and saplings under multiple controlled ungulate densities *Forest Ecol. Manage.* 276:96–103.
- Ilison, T., Chen, H.Y.H., 2009. The direct regeneration hypothesis in northern forests. *J. Veg. Sci.* 20(4):735-744.
- Jameson, M.J., Robards, T.A., 2007. Coast redwood regeneration survival and growth in Mendocino County, California. *Western Journal of Applied Forestry*, 22(3):171-175.
- Jensen, A.M., Lof, M., Witzell, J., 2012. Effects of competition and indirect facilitation by shrubs on *Quercus robur* saplings. *Plant Ecology*, 213(4):535-543.
- Jensen, A.M., Gotmark, F., Lof, M., 2012b. Shrubs protect oak seedlings against ungulate browsing in temperate broadleaved forests of conservation interest: a field experiment. *Forest Ecol. Manage.* 266:187-193.
- Karrenberg, S., Edwards, P.J., Kollmann, J., 2002. The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology*, 47:733–748.
- Kayes, L.J., Tinker, D.B., 2012. Forest structure and regeneration following a mountain pine beetle epidemic in southeastern Wyoming. *Forest Ecol. Manage.* 263:57-66.
- Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., Lepart, J., 2012. Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-Mediterranean grasslands. *J. Veg. Sci.* 17 (3):379-388.
- Levy, L.S.Y., Deal, R.L., Tappeiner, J.C., 2010. The density and distribution of Sitka spruce and western hemlock seedling banks in partially harvested stands in Southeast Alaska. *Research Paper-Pacific Northwest Research Station, USDA Forest Service*; PNW-RP-585, 20 pp.
- Lloret, F., 2004. Régimen de incendios y regeneración. En: Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Cap.4:101-126. Ministerio de Medio Ambiente, Egraf, S. A., Madrid.

- Lusk, J.J., Swihart, R.K., Goheen, J.R., 2007. Correlates of interspecific synchrony and inter-annual variation in seed production by deciduous trees. *Forest Ecol. Manage.* 242 (2/3):656-670.
- Manso, R., Pardos, M., Keyes, C.R., Calama, R., 2012. Modelling the spatio-temporal pattern of primary dispersal in stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in the Northern Plateau (Spain). *Ecological Modelling* 226:11– 21.
- Martínez, I., Wiegand, T., González-Taboada, F., Obeso, J.R., 2010. Spatial associations among tree species in a temperate forest community in North-western Spain. *Forest Ecol. Manage.* 260(4):456-465.
- Matías, L., Zamora, R., Castro, J., 2012. Sporadic rainy events are more critical than increasing of drought intensity for woody species recruitment in a Mediterranean community. *Oecologia*, 169(3):833-844.
- Miyazawa, Y., Tatsuya, S., Kikuzawa, K., Otsuki, K., 2006. The light environment, morphology and growth of the early successional tree species *Litsea citriodora*. *Forest Ecol. Manage.* 236(2/3):251-258.
- Ne'Eman, G., Goubitz, S., Werger, M.J.A., Shmida, A., 2011. Relationships between tree size, crown shape, gender segregation and sex allocation in *Pinus halepensis*, a Mediterranean pine tree. *Annals of Botany*, 108 (1):197-206.
- Oakley, B.B., Franklin, J.F., 1998. Bitter cherry (*Prunus emarginata*) distribution, successional dynamics, and implications for the role of the seed bank. *Can. J. Bot.* 76: 1725–1732.
- Obeso, J.R., Martínez, I., García, D., 2011. Seed size is heterogeneously distributed among destination habitats in animal dispersed plants. *Basic and Applied Ecology*, 12 (2):134-140.
- Oliet, J.A., Jacobs, D.F., 2012. Restoring forests: advances in techniques and theory. *New Forests*, 43:535–541.
- Oliver, C.D., Larson, B.C., 1996. *Forest stand dynamics*. Ed. John Wiley. New York. 520pp.
- Padilla, F.M., Pugnaire, F.I., 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology*, 21:489–495.
- Pascual, G., Molinas, M., Verdaguer, D., 2002. Comparative anatomical analysis of the cotyledonary region in three Mediterranean basin *Quercus* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 89(3):383-392.
- Perea, R., San Miguel, A., Gil, L., 2011. Acorn dispersal by rodents: the importance of re-dispersal and distance to shelter. *Basic and Applied Ecology*, 12(5):432-439.
- Pierce, A.D., Taylor, A.H., 2011. Fire severity and seed source influence lodgepole pine (*Pinus contorta* var. *murrayana*) regeneration in the southern cascades, Lassen Volcanic National Park, California. *Landscape Ecology*, 26(2):225-237.
- Pons, J., Pausas, J.G., 2012. The coexistence of acorns with different maturation patterns explains acorn production variability in cork oak. *Oecologia*, 169:723–731.
- Ruano, I., Pando, V., Bravo, F., 2009. How do light and water influence *Pinus pinaster* Ait. germination and early seedling development?. *For. Ecol. Manage.* 258:2647– 2653.
- Runmei, G., Jinping, G., Yuedong, G., 2011. Characteristics of soil seed bank and tree regenerations of riparian forests in the upper reach of Wenyuhe watershed in Shanxi Province. *Plant Science Journal*, 29(5):580-588.
- Salvatore, R., Moya, D., Pulido, L., Lovreglio, R., López-Serrano, F.R., Heras, J. de las y Leone, V., 2010. Morphological and anatomical differences in Aleppo pine seeds from serotinous and non-serotinous cones. *New Forests*, 39(3):329-341.

- Sánchez-Gómez, D., Zavala, M.A., Valladares, F., 2006. Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate-Mediterranean ecotone. *Acta Oecologica*, 30(3):322-332.
- Sánchez-Gómez, D., Valladares, F., Zavala, M.A., 2006b. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist*, 170(4):795-806.
- Saura-Mas, S; Shipley, B., Lloret, F., 2009. Relationship between post-fire regeneration and leaf economics spectrum in Mediterranean woody species. *Functional Ecology*, 23(1):103-110.
- Schütz, J.P., 1997. *Sylviculture 2. La gestion des forêts irrégulières et mélangées*. Ed. Presses Polytechniques et Univessitaires Romandes. Lausanne.178pp.
- Shatford, J.P.A., Bailey, J.D., Tappeiner, J.C., 2009. Understory tree development with repeated stand density treatments in coastal Douglas-fir forests of Oregon. *Western Journal of Applied Forestry*, 24(1):11-16.
- Sheffer, E., 2012. A review of the development of Mediterranean pine-oak ecosystems after land abandonment and afforestation: are they novel ecosystems? *Annals of Forest Science*, 69(4):429-443.
- Snyder, M., 2005. Why does pin cherry appear when an opening in the forest is made, even if it wasn't there before? *Northern Woodlands*, 46:19-20. http://northernwoodlands.org/articles/article/why_does_pin_cherry_appear_when_an_opening_in_the_forest_is_made_even_if_it
- Sugita, H., Takahashi, M., Shimatani, K., 2009. Importance of advanced regeneration in natural regeneration practices of *Fagus crenata* at the Hakkoda Research Site, Northern Honshu, Japan. *J. Jap. Forest Soc.* 91(6):382-390.
- Szwagrzyk, J., Szewczyk, J., 2012. Is natural regeneration of forest stands a continuous process? A case study of an old-growth forest of the Western Carpathians. *Polish Journal of Ecology*, 56(4):623-633.
- Takahashi, K., Arii, K., Lechowicz, M.J., 2010. Codominance of *Acer saccharum* and *Fagus grandifolia*: the role of *Fagus* root sprouts along a slope gradient in an old-growth forest. *J. Plant Res.* 123(5):665-674.
- Turner, M.G., Turner, D.M., Romme, W.H., Tinker, D.B., 2007. Cone production in young post-fire *Pinus contorta* stands in Greater Yellowstone (USA). *Forest Ecol. Manage.* 242(2/3):119-126.
- Unsang, Y., Donkoo, L., 2006. Early regeneration of *Fraxinus rhynchophylla* in the understorey of *Larix kaempferi* stands in response to thinning. *Forestry (Oxford)*, 79(2): 167-176.
- Urbietta, I.R., Pérez-Ramos, I.M., Zavala, M.A., Marañón, T., Kobe, R.K., 2008. Soil water content and emergence time control seedling establishment in three co-occurring Mediterranean oak species. *Can. J. For. Res.* 38(9): 2382-2393.
- Valladares, F., Chico, J.M., Aranda, I., Balaguer, L., DizenGremel, P., Manrique, E., Dreyer, E., 2002. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees: Struct. Funct.* 16(6):395-403.
- Valladares, F., Dobarro, I., Sánchez-Gómez, D., Pearcy, R.W., 2005. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *J. Exp. Bot.* 56(411):483-494.

- Verkaik, I., Espelta, J.M., 2006. Post-fire regeneration thinning, cone production, serotiny and regeneration age in *Pinus halepensis*. *Forest Ecol. Manage.* 231(1/3):155-163.
- White, M.A., 2012. Long-term effects of deer browsing: composition, structure and productivity in a northeastern Minnesota old-growth forest. *Forest Ecol. Manage.* 269:222-228.
- Wolfe, B.T., Bloem, S.J. van; 2012. Subtropical dry forest regeneration in grass-invaded areas of Puerto Rico: understanding why *Leucaena leucocephala* dominates and native species fail. *Forest Ecol. Manage.* 267:253-261.