



HAL
open science

Regeneración natural, establecimiento y primer desarrollo del pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.)

Santiago C. González-Martínez, F. Bravo

► To cite this version:

Santiago C. González-Martínez, F. Bravo. Regeneración natural, establecimiento y primer desarrollo del pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.). *Investigación Agraria*, 1999, 8 (1), pp.225-247. hal-02694781

HAL Id: hal-02694781

<https://hal.inrae.fr/hal-02694781>

Submitted on 1 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

REGENERACIÓN NATURAL, ESTABLECIMIENTO Y PRIMER DESARROLLO DEL PINO SILVESTRE (*Pinus sylvestris* L.)

S. C. GONZÁLEZ-MARTÍNEZ
F. BRAVO

E.T.S.II.AA. Dpto. de Producción Vegetal y Silvopascicultura
Universidad de Valladolid. 34004 Palencia. ESPAÑA.

RESUMEN

La regeneración del pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) es un proceso largo y complejo en el que adquieren gran importancia los aspectos genéticos, fisiológicos, ecológicos y selvícolas. En este artículo se desarrolla un detallado estudio de los factores que influyen en el establecimiento del regenerado, desde el inicio de los primordios florales hasta los primeros crecimientos del joven fustal.

La discusión de los efectos de la competencia, tanto inter como intraespecífica, de la densidad de partida y el pastoreo sobre la producción del rodal presenta especial interés para el gestor forestal. El estudio de la dispersión genética de los árboles padre, el desarrollo de normas selvícolas y la modelización de las fases tempranas del pino silvestre son líneas de investigación prometedoras que deben ser completadas con el análisis financiero de las intervenciones selvícolas en rodales jóvenes.

PALABRAS CLAVE: Regeneración natural
Establecimiento inicial
Semilla
Plántula
Modelo
Selvicultura
Pinus sylvestris

INTRODUCCIÓN

La fase de regeneración es el momento más crítico de la vida de cualquier rodal, condicionando sus resultados los futuros tratamientos selvícolas y la rentabilidad de la explotación. La regeneración del pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) ha sido intensamente estudiada dado el amplio rango de la especie y su gran interés económico (aproximadamente 15.000 millones de m³ de existencias mundiales). En los últimos años la demanda social de paisajes más naturales, el uso múltiple del monte y la búsqueda de un abaratamiento de los costes han enfocado la atención de los selvicultores europeos en la regeneración natural de los montes (Jeansson *et al.*, 1989; Fitzgerald *et al.*, 1992; Rojo, Montero, 1996) y en el uso

complementario de regeneración natural y artificial (Ackzell, 1994a, 1994b; Kinunnen, 1994).

El pino silvestre es una de las coníferas forestales españolas más importantes. En 1992 el pino silvestre suponía el 12,38 % del monte alto maderable y el 5,16 % del volumen cortado en España (MAPA, 1994). A pesar de ello, son extremadamente escasos los trabajos que tratan la regeneración natural de esta especie, no existiendo prácticamente ninguno específico de pino silvestre (Rojo, Montero, 1996). Uno de los motivos básicos de esta falta de investigación es la enorme complejidad del problema y la larga duración de los estudios relacionados con las especies arbóreas (Leikola, Kotisaari, 1989; Montero, 1992). Esta situación ha producido en España al menos tres intentos de investigar el tema en los últimos 20 años (Montero, 1992). En el presente trabajo se expone la situación actual de la investigación de los complejos procesos que intervienen en la regeneración del pino silvestre, estableciéndose criterios orientadores sobre su gestión.

LA REGENERACIÓN NATURAL DEL PINO SILVESTRE

La regeneración de *P. sylvestris* está basada exclusivamente en la reproducción sexual. Se han dedicado grandes esfuerzos a la propagación vegetativa de la especie, habiéndose obtenido hasta la fecha escasos éxitos y, en general, partiendo de material juvenil, lo que no permite obtener clones de árboles selectos adultos (Zel, 1993; Monteuis, Barnéoud, 1991). Su interés se reduce a la multiplicación de semillas obtenidas de masas selectas y huertos semilleros (Toribio, Pardos, 1989). Actualmente la línea de investigación más prometedora se basa en la embriogénesis somática a partir de embriones inmaduros (Hohtola, 1995), más relacionada con aplicaciones biotecnológicas que con métodos clásicos de mejora forestal.

La regeneración natural conlleva una serie de etapas sucesivas en la dinámica forestal que abarca desde la iniciación de los primordios florales hasta el establecimiento y desarrollo de las plántulas. La Figura 1 sintetiza la cadena regenerativa del pino silvestre (Booth, 1984; Ceballos, Ruiz de la Torre, 1979; Jeansson *et al.*, 1989; Koski, 1991; Saksa, 1994).

Cantidad y calidad de semilla

El proceso de regeneración comienza con la formación de los primordios florales casi un año antes de la floración (Kupila-Ahvenniemi, 1985). Con tiempo seco y templado durante la iniciación de los primordios se favorece el desarrollo de flores femeninas mientras que en tiempo fresco y húmedo se favorece la floración masculina (Mátyás, 1991). Los primordios masculinos se forman en las partes basales de las yemas terminales situadas en las ramas laterales mientras que los femeninos, con preferencia, se forman en las yemas apicales de las ramas superiores.

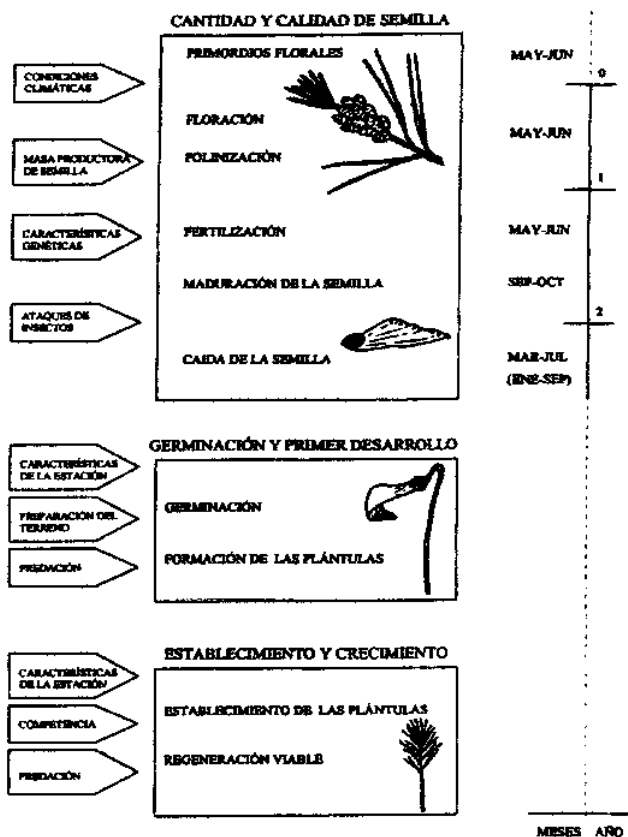


Fig. 1.-Fases y principales factores de la regeneración natural del pino silvestre.
Stages and main factors in natural regeneration of Scots pine.

La época de floración varía con el genotipo, la insolación recibida por el individuo (González-Vázquez, 1926) y la latitud, siendo el mejor valor predictivo los días-grado (suma de la diferencia entre la temperatura media diaria y un valor de temperatura constante, generalmente 5-6, 5° C). Sarvas (1967) obtiene para Finlandia, que la floración se produce cuando han transcurrido el 17 % de los días-grado anuales, con un 6 % de rango de variación. Estos resultados han sido confirmados para Turquía y Hungría (Koski, 1991). En el huerto semillero de San Idelfonso (Segovia, España) la floración tiene lugar en mayo-junio, estando las flores femeninas receptivas de 1 a 4 días, con un máximo observado de 7 (Martín, Agúndez, 1992).

La producción de polen es muy variable: entre 9,0-34,5 kg/ha en rodales maduros del Sur de Finlandia, llegando a 30-130 kg/ha en años con buena floración (Sarvas, 1962). La liberación del polen se efectúa con aire seco y velocidad del

viento superior a 0,5 m/s. A pesar de que el polen puede dispersarse decenas de kilómetros, la densidad de la nube de polen disminuye con la distancia al árbol y un 50 % del mismo no se desplaza más de 50 m (Koski, 1970). Como consecuencia, y dada la ausencia de mecanismos de autoincompatibilidad en *P. sylvestris*, se obtienen tasas de autopolinización elevadas (5-10 % según Rudin *et al.*, 1986; 10-20 % según Koski, 1991). Como consecuencia de la elevada tasa de autopolinización es frecuente la recomendación selvícola de dejar un número suficiente de árboles semilleros para la reducción de ésta (Booth, 1984). Estas teorías ven reducida su validez al considerar:

- a) La existencia de poliembriónia como adaptación a la autopolinización. La mayor parte de los embriones autopolinizados (90-95 %) abortan debido a homocigosis letales. La capacidad del pino silvestre de preformar 2-3 embriones por semilla conlleva a unas pérdidas de semilla por aborto de embriones de sólo un 6 % (Koski, 1991). Para obtener un 10 % de semillas autopolinizadas se necesita la presencia de un 60 % de polen del propio árbol (Muona *et al.*, 1988).
- b) Los individuos homocigóticos tienden a desaparecer durante la fase de plántula por selección natural (Gullberg *et al.*, 1985).

A esto hay que añadir que las fuentes de semilla no se reducen a los pies semilleros sino también a las masas circundantes y a los árboles que han sido apeados en las cortas de regeneración (Yazdani, Lindgren, 1992). En este mismo sentido, Yazdani *et al.* (1989) estudiando la dispersión genética de los árboles padre en rodales suecos de *Pinus sylvestris* concluyen que, sorprendentemente, pocas plántulas tienen como árbol padre el árbol más cercano. Dichos autores a partir de estudios de isoenzimas sólo encuentran un 5 % de correspondencia entre los árboles padre analizados y las plántulas presentes en un círculo de 15 m de radio. Estos resultados entran en contradicción con las teorías más difundidas sobre dispersión de semilla por lo que son necesarios estudios más profundos sobre la dinámica genética de los rodales forestales para clarificar los procesos de dispersión, de gran importancia selvícola.

La fructificación abundante suele ser periódica, con intervalos entre 2 y 5 años (con mucha frecuencia 3), aunque normalmente en los restantes años la producción de piña es suficiente para la regeneración (Ceballos, Ruiz de la Torre, 1979; Booth, 1984; Mátyás, 1991). Una rama de pino silvestre puede presentar piñas viejas que ya han dispersado la semilla, piñas maduras que la dispersarán durante la siguiente temporada y piñas en maduración (Figura 2).

La producción de semilla anual es muy variable, habiéndose señalado datos medios de 35-100 semillas/m² y extremos de 0-400 semillas/m² (Sarvas, 1962; Bergan, 1985). De los pies aislados se obtiene semilla a partir de los 25-30 años, alargándose hasta los 40 años en masas de condiciones medias. En el Reino Unido los máximos de producción se obtienen a los 60-100 años, llegando los árboles a producir semilla a edades superiores a los 180-220 años. La importancia de las características genéticas de los padres es patente encontrándose pies preferentemente con floración masculina o femenina y grandes o mediocres productores de semilla. Existen varios modelos



Fig. 2.—Ramas de pino silvestre mostrando piñas maduras e inmaduras.
Scots pine branches showing mature and immature cones.

predictores de la producción de semilla, generalmente basados en observaciones como el agrupamiento de las piñas, en datos climáticos o en características de la masa (n.º de árboles padre, conformación de éstos, etc.) (Jeansson *et al.*, 1989). Respecto al primer criterio, la presencia de piñas solitarias indica un año de baja producción, las piñas agrupadas en pares un año de producción media y los grupos de 3 o 4 piñas una buena cosecha de semilla. Este criterio tan sencillo cuando se complementa con el estudio del número de semillas por piña es suficientemente válido para determinar el momento idóneo para realizar la preparación del terreno (Booth, 1984). Pukkala (1987a) logra explicar el 37-49 % de la varianza en la producción de semilla ajustando a ecuaciones polinómicas 59 series temporales de 10 años de datos de producción de semilla y climáticos. Se utilizan como variables predictoras sencillas combinaciones de las temperaturas medias mensuales de los meses entre Mayo y Agosto de uno y dos años anteriores al año de floración. Así es posible predecir la cosecha de semilla 2,5 años antes de la producción de ésta.

La dispersión de la semilla puede alcanzar 500 m pero pocas se alejan más de 30 y el 75 % caen en los 18 m más próximos al árbol (Booth, 1984). Lust (1988) y Hesselman (1934) toman como límite norma de diseminación 100-150 m. La semilla se distribuye de forma irregular con gran dependencia de los vientos dominantes (Kinnunen, 1994) y de la altura del árbol, lo que justifica la clásica regla selvícola de considerar el área de máxima concentración de semilla como un círculo de diámetro doble de la altura de los árboles circundantes. Existen múltiples modelos teóricos de distribución de la semilla. Kellomäki *et al.* (1987)

aplican la siguiente ecuación de decrecimiento logístico en función de la distancia al árbol padre:

$$S_i = \beta_0 \cdot \left(\frac{1}{1 + e^{\beta_1 \cdot (M_i + \beta_2)}} \right) \cdot e^{\beta_3 \cdot M_i} \quad [1]$$

donde: S_i es el número de semillas por m^2 procedentes del árbol i .
 M_i es la distancia en metros del árbol i al punto de cálculo.
 $\beta_0, \beta_1, \beta_2, \beta_3$, son parámetros.

El número total de semillas por m^2 (S) se calcula como la suma de las semillas procedentes de cada uno de los n árboles padres:

$$S = \sum_{i=1}^n S_i \quad [2]$$

El valor de S supone una producción de semilla anual similar a su máxima capacidad. Dado que tras una corta de regeneración los árboles padre tardan varios años en producir semilla a máxima capacidad, el valor de S se corrige multiplicando por el siguiente coeficiente corrector:

$$ST_v = \frac{1}{1 + e^{-0,6 \cdot v}} \quad [3]$$

donde: ST_v es un valor entre 0 y 1.
 v es el número de años tras la corta de regeneración.

Las principales pérdidas de semilla en el árbol se producen por la abscisión floral y de los estróbilos (que puede superar un 40 %), y son debidas principalmente a las deficiencias de la polinización y el ataque de insectos. Se distinguen tres períodos de aborto: en primavera inmediatamente después a la floración, en el inicio del verano y en otoño antes de la maduración de las semillas (Mátyás, 1991). Los insectos y predadores pueden causar daños severos, al ser las semillas un alimento atractivo, pudiéndose perder más del 70 % de la cosecha (Jeansson *et al.*, 1989). En general, las pérdidas debidas a predación varían entre el 20 y el 95 % de las semillas caídas en el suelo (Pukkala, 1987b). En España el insecto más dañino es el *Pissodes validirostris* Gyll, que ataca piñas en su último año de desarrollo. Con sus galerías la larva va destruyendo las escamas, pudiendo llegar hasta el raquis de la piña. Cuando hay más de una larva en la piña suele producirse el aborto de ésta durante los meses de verano. Menor importancia tiene el lepidóptero *Dioryctria mendacella* (Stgr.), cuya larva también perfora las piñas pero produciendo menores daños.

Germinación y primer desarrollo

En condiciones naturales la pérdida de viabilidad de la semilla es rápida, por lo que la mayor parte de la germinación se produce en el primer año desde su caída (Granström, Fries, 1985), y está muy correlacionada con el diámetro del embrión y en menor medida con su longitud y la del endospermo (Zaleski, Gozdalink, 1994). Gran número de autores (González Vázquez, 1926; Montero, 1987; Low, 1988; Oosterbaan, 1994; Ackzell, 1993; Saksá, 1994; Rojo, Montero, 1996; entre otros) resaltan, además, la necesidad de la preparación del terreno con el objetivo de: (1) poner en contacto con el suelo mineral la semilla y (2) eliminar la competencia de herbáceas y matorrales. En esta primera etapa, las herbáceas actúan como barrera física impidiendo el contacto de la semilla con el suelo (*empradizado*). Un efecto similar se produce cuando el grosor de la capa de humus bruto supera los 10 cm (Leroy, 1961), aunque el efecto físico se ve potenciado por las altas temperaturas que se alcanzan cuando la acumulación de restos orgánicos es excesiva (Montero, 1987). Se recomienda que la preparación del terreno se realice por fajas (Rojo, Montero, 1996) o mediante preparaciones puntuales de escasa extensión. Este último método evita que la regeneración obtenida se distribuya irregularmente al concentrarse en las zonas preparadas (hasta un 85 % según Low, 1988). La concentración de la regeneración generalmente conlleva espesuras deficientes (Jeansson *et al.*, 1989; Saksá *et al.*, 1990). No siempre es aconsejable la preparación del terreno, debiéndose evitar cuando la capa de pinocha sea pequeña (Jeansson *et al.*, 1989; Rojo, Montero, 1996; Oosterbaan, 1994), dado los beneficiosos efectos hídricos (retención de agua, disminución de la evaporación del agua del suelo, amortiguamiento del choque de gotas de lluvia) y en ocasiones térmicos (disminución de las oscilaciones de temperatura del suelo) que aporta. Cuando la preparación del terreno es necesaria hay que tener especial cuidado en la determinación de profundidad más adecuada. Si ésta es escasa conlleva la desaparición de sus efectos rápidamente (Gong *et al.*, 1991). Por otra parte una preparación profunda en algunas estaciones (especialmente sobre podzoles) puede causar la muerte de la regeneración al potenciar el efecto de las heladas (Jeansson *et al.*, 1989), dada la sensibilidad de los meristemos de las plántulas de *P. sylvestris* a las heladas al principio del período vegetativo (Hohtola, 1991). Leroy (1961) propone limitar la profundidad de la preparación del terreno a 20-25 cm en los suelos con procesos de podzolización.

Otro factor de gran importancia es la luz. La radiación global afecta a la temperatura, fotosíntesis y tasa de crecimiento de las plantas y depende, a su vez, de la orientación, latitud y pendiente. Es importante tener en cuenta el carácter relativo de las clasificaciones de las especies en función de su temperamento (especies de luz, especies de sombra, etc.), aspecto éste que a veces se ignora y lleva a excesivas generalizaciones. Rojo-Saíñz (1977) considera como óptimo de insolación para la germinación del pino silvestre en nuestras latitudes el 35 % respecto a radiación sobre cielo abierto. Esto indica que el pino silvestre, a pesar de su temperamento robusto y mayores crecimientos de la regeneración en luz (Aguirre *et al.*, 1991a, 1991b), puede verse en algunos casos favorecido por una ligera cubierta en su primer desarrollo. El efecto de ésta tendría importancia en

las regiones más continentales de su distribución en la Península Ibérica (Ceballos, Ruiz de la Torre, 1979) y en las exposiciones más desfavorables (Rojo, Montero, 1996).

En una primera etapa de la germinación se produce la extensión de los cotiledones, reserva nutricional y centro de la actividad fotosintética en la plántula. Posteriormente emergen las hojas primarias produciéndose una etapa de crecimiento rápido (Figura 3). En *P. sylvestris* se ha observado la producción de las hojas primarias hasta la formación de una yema apical (Rook, 1991). El crecimiento en las dos primeras estaciones está determinado por la propia estación de crecimiento (*crecimiento libre*), aunque la segunda estación de crecimiento se ve influida parcialmente por la yema formada el año anterior. Esta patrón permite a las especies del género *Pinus* un crecimiento rápido durante su segundo año, mientras que en los posteriores el crecimiento se define por la elongación de las yemas preformadas en la estación anterior. Tinus, Owston (1984) destacan la importancia de obtener buenos crecimientos en el primer año de desarrollo, dado el carácter exponencial del crecimiento que produce grandes diferencias en el tamaño final de la plántula con pequeñas diferencias en la longitud del período de crecimiento.

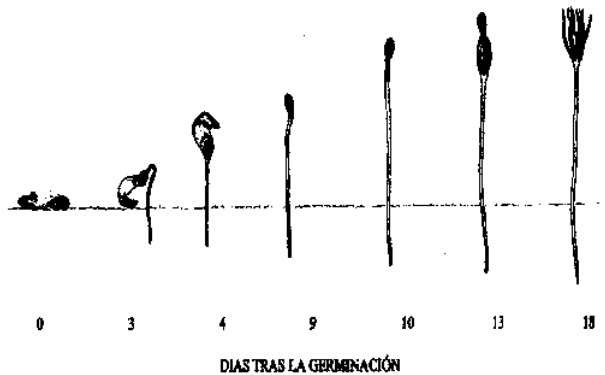


Fig. 3.—Germinación y crecimiento inicial del pino silvestre.
Germination and initial growth of Scots pine.

El crecimiento del primer año está más influido por las condiciones ambientales y los efectos maternos de las semillas, mientras que en años posteriores se ha observado un mayor control genético (Agúndez *et al.*, 1992). El efecto de la competencia es decisivo en los primeros años del rodal siendo muy variables las tasas de supervivencia en función de ésta (0-85 %). El crecimiento lento de la raíz del pino silvestre en el momento de la germinación potencia el efecto negativo de la competencia (Rojo-Saínz, 1977), lo que señala la utilidad de las binas en esta especie.

Establecimiento y crecimientos iniciales del regenerado

Existen amplios estudios que cuantifican el crecimiento inicial de plántulas de *P. sylvestris* tanto para rodales naturales (Hari *et al.*, 1982) como para crecimiento en condiciones controladas (Agúndez *et al.*, 1992). Los primeros resultados de ensayos de procedencias españoles (dos primeros años) señalan como procedencia de mayor crecimiento la de la S. de Guadarrama y la presencia moderada de brotes policíclicos, con un máximo del 29 % para la población de Puebla de Lillo (Agúndez *et al.*, 1992). Los factores que influyen en el establecimiento y crecimiento inicial del regenerado se exponen en tres grandes grupos: competencia interespecífica, competencia intraespecífica y densidad inicial, y factores climáticos y bióticos.

Competencia interespecífica

Diversas teorías sobre sucesión y dinámica vegetal han sido desarrolladas a lo largo del tiempo. De ellas la que mejor se ajusta a la dinámica forestal es la propuesta por Oliver, Larson (1996), basándose en la teoría de la *composición florística inicial (initial floristics)* de Egler (1954). Dichos autores asignan el factor fundamental del establecimiento de la regeneración de las especies forestales a la competencia. Esta teoría se ve confirmada por numerosos ensayos y observaciones en los que se pone de manifiesto que los individuos dominantes son aquellos que se establecen antes y tienen mayor capacidad de crecimiento inicial (Lust, 1988; Schepper, 1988; Boyd, 1987).

En el caso del pino silvestre tiene importancia la competencia tanto inter como intraespecífica. La plántulas de pino compiten por su supervivencia con especies herbáceas, matorrales y leñosas. Rubio (1987), Santos (1987) y Morillo (1987) encuentran relaciones significativas entre malas regeneraciones de *P. sylvestris* y la presencia de retamas (*Sarothamnus scoparius*), genistas (*Genist florida*), zarzas (*Rubus spp.*) o rebollos (*Quercus pyrenaica*) en el monte Cabeza de Hierro de Madrid. La competencia del rebollo en los tramos en regeneración también es importante en Valsain (Donés *et al.*, 1994), Cercedilla y Navacerrada (García-Abril *et al.*, 1994) y en la Tierra de Pinares soriana. La competencia del haya (*Fagus sylvatica*) y el quejigo (*Quercus faginea*) con el pino silvestre en el Alto Valle del Ebro (Burgos), constituye uno de los procesos determinantes en la regeneración (González-Martínez, Bravo, 1997). También es la competencia entre haya y pino silvestre la que determina la interrelación de dichas especies en las masas mixtas polacas estudiadas por Szwagrzyr (1992). Las pérdidas de crecimiento del pino silvestre por competencia con el abedul han sido estudiadas en Finlandia por Hari *et al.* (1991). En efecto, cuando la diferencia de edad del pino silvestre respecto al abedul es menor de 4 años, sólo cuando la densidad del pino es 4 veces superior a la de abedul no se produce la reducción total del crecimiento del regenerado.

En EE.UU. Radosevich (1984) indica una drástica disminución de las plántulas de *Pinus ponderosa* debida al estrés hídrico producido por la presencia de *Arctostaphylos sp.* En dicho estudio, la comparación de tasas de crecimiento

relativas indican que el crecimiento de las parcelas cubiertas sólo por pino es 5 veces superior al de las parcelas con un 25 % de pino y un 75 % de *Arcostaphylos* sp. Aunque no hay estudios concretos para pino silvestre, está bien constatada la inhibición de la germinación de los compuestos fenólicos de las partes aéreas, raíces e incluso suelos donde se desarrollan especies como *Erica vagans*, *Calluna vulgaris* y *Daboecia cantabrica* (Ballester *et al.*, 1982) o *Erica australis* (Carballeira, 1980). Otras especies cuyas influencias alelopáticas en la regeneración de coníferas han sido estudiadas son *Empetrum hermaphroditum* en el N. de Europa (Zachrisson, Nilsson, 1992) y *Pteridium aquilinum* en el N. de Idaho, EE.UU. (Ferguson, Boyd, 1988). La importancia de la competencia del helecho común en los sistemas forestales ibéricos es notable dada sus agresivas características competitivas: poca palatabilidad, defensas químicas frente a los insectos, habilidad para rebrotar y producción de fitotóxicos. En concreto, los efectos fitotóxicos del humus y hojarasca procedente de helechos puede inhibir la germinación y establecimiento del pino silvestre procedente de semilla hasta su eliminación completa en tres años (Dolling, 1996). Cuando el regenerado procede de plantaciones adquieren más importancia los procesos físicos de competencia, produciéndose la mortalidad del regenerado por *ahogado* del mismo.

La competencia de herbáceas en las estaciones buenas puede impedir la regeneración de *P. sylvestris* (Ackzell, 1994b; Montero, 1987) o reducir sus crecimientos, aunque Ackzell (1994b) encuentra ciertas ventajas en la existencia de herbáceas en estaciones pobres en Suecia. Especial importancia tiene la competencia radical de las herbáceas que puede incrementar fuertemente el estrés hídrico de las plantas y disminuir sus disponibilidades de nutrientes. La flota de humedad y nutrientes es la principal causa de mortalidad y reducción de los crecimientos de las plántulas en la mayor parte de las estaciones forestales (Gjerstad *et al.*, 1984). Larson, Schubert (1969) encuentran para plántulas de *Pinus ponderosa* un peso seco hasta cuatro veces menor en las estaciones donde se desarrollan con fuerte competencia herbácea. La simulación de las etapas tempranas de plantaciones de pino silvestre (2.000 pies/ha) ponen de manifiesto el drástico incremento de la mortalidad de plántulas en los cinco primeros años del rodal cuando la biomasa inicial de herbáceas (de 0,5 cm de altura) en la plantación aumenta de 25 a 50 g/m² (Kolström, 1991).

Competencia intraespecífica y densidad inicial

La competencia intraespecífica se produce tanto de forma directa (sombreo, competencia por agua y nutrientes, etc.) como indirecta (modificación de las condiciones edáficas, formación de una capa densa de pinocha, modificación del sotobosque, etcétera). En consecuencia existen importantes reducciones en el crecimiento y altura de las plántulas en un gradiente de distancia al árbol adulto (Lust, 1988; Kuuluvainen *et al.*, 1993). Martin *et al.* (1990) establecen el límite de influencia del arbolado adulto (hasta un 20 % de pérdida en volumen del regenerado) en 5,64 m para árboles padre de *Pinus echinata* en EEUU con una anchura de copa media de 3,6 m. Pukkala (1987b) indica una mayor probabilidad de supervivencia de las plántulas de *Pinus sylvestris* situadas a 4-5 m de los árboles

padre. Kuuluvainen *et al.*, (1993) calculan los límites de influencia de un árbol aislado a partir de la ecuación:

$$\varnothing_i (s) = \varnothing_i (0) \cdot e^{-b_i \cdot s^2} \tag{4}$$

- donde $\varnothing_i (s)$ es la influencia potencial del árbol i a la distancia s (m).
- s es la distancia desde el árbol al punto de cálculo.
- $\varnothing_i (0)$ es el efecto del árbol i en su punto de localización.
- b_i es un parámetro.

$\varnothing (0)$ y b dependen de las características del árbol, siendo $\varnothing(0) \equiv d/35$ y $b \equiv 1/(0,4 h)$, donde d es el diámetro normal en cm y h la altura en m del árbol. La Figura 4 representa gráficamente los valores de la ecuación [4] para un pino de 21,5 m y 35 cm de diámetro normal. Niemistö *et al.* (1993) en un estudio de 69 rodales con una media de 75 pies/ha en Finlandia indican que existe un 30-40 % de plántulas menos cerca de los árboles padre que a una distancia de 10 m. También indican un incremento en el crecimiento en altura a partir de los 15 m de distancia 4-5 veces mayor, variando en función del grosor de la capa de humus presente. En general, las pérdidas de crecimiento del regenerado se ven compensadas económicamente por el aumento del valor de la madera de los árboles padre al incrementar su tamaño durante el período de regeneración (Martin *et al.*, 1990), aunque no se recomienda mantener los árboles padre más allá del período de regeneración dado el incremento en la dificultad del apeo, los daños que se producirían en la regeneración y el riesgo de los derribos por viento (Niemistö *et al.*, 1993). Una buena práctica es combinar el primer clareo con la saca de los árboles padre. La influencia de las plántulas de mayor edad sobre las de menor edad suele ser de poca importancia ya que tras la preparación del terreno es difícil que se establezcan más de 2-3 cohortes.

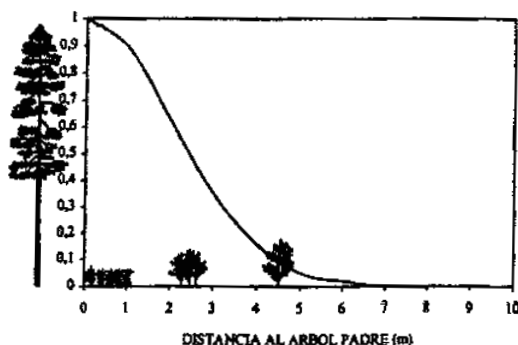


Fig. 4.-Simulación de la competencia intraespecífica entre un árbol padre y el regenerado.
Simulation model of seedtree-seedlings intraspecific competence.

El factor más influyente de competencia intraespecífica en *P. sylvestris* es el sombreado (Hari *et al.*, 1982), aunque es esperable una influencia menor en nuestras

latitudes respecto al Norte de Europa. A pesar de ello, la especie tiene capacidad de adaptarse a crecer bajo cubierta, estableciendo regeneración avanzada. Esta mantiene su capacidad de responder a la liberación de la masa durante largo tiempo, en ocasiones por encima de los 75 años (Andrzejczyk, Zybura, 1981). Un segundo motivo de reducción directa de los crecimientos del regenerado bajo cubierta es la acción alelopática de los propios árboles padre, tanto a nivel aéreo como radical (Fedorova *et al.*, 1990; Prokushkin *et al.*, 1989; Radaelli *et al.*, 1995).

Algunos autores señalan que la regeneración natural, por la alta variabilidad y el proceso de selección (Jeansson *et al.*, 1989; Boodez, Oling, 1990) y/o la gran densidad de partida (Persson *et al.*, 1995), garantiza la producción de madera de calidad. En cambio, otros autores indican que la densidad de plantación inicial no afecta al número de años durante los que un árbol produce madera juvenil (Clark III, Saucier, 1991; con *Pinus taeda* y *Pinus elliotti* con densidad entre 770-3.000 pies/ha) o que es posible incrementar el crecimiento sin merma significativa de la calidad mecánica de la madera (Fernández-Golfín, Díez, 1994). Partir de altas densidades reduce la cantidad total de madera juvenil de un árbol (al obtenerse peores crecimientos iniciales; Clark III, Saucier, 1991) y el diámetro de la rama más gruesa, aunque durante los primeros años no afecta al porcentaje de superficie del árbol ocupada por ramas vivas (Oker-Blom *et al.*, 1988). Persson *et al.* (1995) estudiando plantaciones suecas de 30 años de edad encuentran disminuciones en la calidad de la madera cuando se disminuye la densidad de 6.500 pies/ha a 1.700 pies/ha, con una marcada diferencia por debajo de los 2.500 pies/ha. A su vez, partir de altas densidades implica pérdidas de crecimiento iniciales que no se recuperan posteriormente (Carvahlo Oliveira, 1985). Un buen crecimiento inicial se considera necesario para el establecimiento de las plántulas y determinante de su futura posición social (Lust, 1988; Schepper, 1988). Por otra parte, Ackzell, Lindgren (1994) no encontraron diferencias significativas en los crecimientos entre plántulas que han sufrido un fuerte proceso selectivo (altas densidades de partida) y otras, procedentes de la misma semilla, sin selección. Concluyen señalando que para obtener buenos crecimientos es mucho más importante el método de regeneración (siembra/plantación) y el ambiente de la misma (cortas a hecho/árboles padre) que la densidad inicial.

El obtener un número de individuos moderado en la regeneración parece ser la opción adoptada por la mayor parte de los selvicultores europeos y norteamericanos. Ackzell (1993, 1994 y 1994b), Jeansson *et al.* (1989) y Jeansson (1994) consideran que la regeneración está conseguida con 1.600-2.500 pies/ha dominantes, viables y regularmente distribuidos. Booth (1984) considera que 1.000 pies/ha son suficientes. En EE.UU. las densidades buscadas para las especies del género *Pinus* son aún más bajas. Matney, Hodges (1991) sugieren que a partir de una regeneración de 740 pies/ha no es rentable tomar medidas de apoyo a la regeneración. En España Rubio (1987) considera una buena regeneración de pino silvestre cuando oscila entre 8.000-16.000 plántulas de un año por hectárea mientras que González-Martínez, Bravo (1997) consideran suficientes 2.000 pies/ha (1,3 m de H_0) en el Alto Valle del Ebro (Burgos) para una regeneración exitosa. La densidad de partida puede ser modificada en función de la capacidad de intervención selvícola (la ejecución de podas, por ejemplo,

permite partir de menor número de pies) y el objetivo de producción. Respecto a este último, Person *et al.* (1995) destacan la sensible mejora en la calidad de la madera para exportación en Suecia (basada en métodos muy sensibles al diámetro máximo de los nudos) al aumentar la densidad de partida de 2.500 a 6.500 pies/ha, aunque no se producen diferencias significativas en la clasificación de la madera según su resistencia. Matney, Hodges (1991) para pinos americanos consideran que 500 pies/ha son suficientes para la producción de madera de sierra y 1.400 para la de pulpa. Dada la disparidad de las cifras recogidas en la bibliografía un análisis financiero concreto en cada situación parece ser el criterio de decisión más acertado.

Factores climáticos y bióticos

Un factor básico para entender el establecimiento natural del regenerado del pino silvestre es la humedad (Montero, 1994). Montero (1987) indica para el S. Central la necesidad de veranos no muy secos con cosechas de semilla abundantes para obtener regeneraciones aceptables. Se ha observado en vivero, durante el estudio de la influencia de la temperatura del suelo en el crecimiento, la muerte de las plántulas de pino silvestre sometidas durante cuatro meses a temperatura constante superior a 30° C (Lyr, 1996). Núñez, Calvo (1997) muestran que en condiciones de laboratorio tanto la temperatura como el tiempo de exposición al calor (p. ej. durante un incendio) y su interacción influyen significativamente en la germinación del pino silvestre; si la exposición supera 5 minutos a partir de 110° C la germinación cae bruscamente, mientras que si el tiempo de exposición es 1 minuto la disminución de la germinación es gradual a partir de 110° C y brusca a partir de 150° C. Durante la recogida de datos en campo Rubio (1987), Morillo (1987) y Santos (1987) señalan la preferencia del regenerado por las exposiciones Norte en el monte Cabeza de Hierro (Madrid). La necesidad de obtener simultáneamente condiciones climáticas favorables y buenas cosechas de semilla aumenta la incertidumbre de obtención de regeneración natural y la periodicidad del establecimiento del regenerado. Montero (1987) duda de la probabilidad de que en el S. Central dichas condiciones se den conjuntamente durante los 20 años de un período de regeneración normal. En el mismo sentido Ushatin *et al.* (1981) consideran una periodicidad de 20-30 años para masas de pino silvestre rusas. En consecuencia, Montero (1987) resalta la utilidad de aplicar métodos de ordenación en los que el período de regeneración sea flexible.

Menor importancia tienen los daños producidos por la nieve, excepto en regenerados excesivamente densos no intervenidos selvícolamente (Jeansson *et al.*, 1989; Sundkvist, 1994). Aunque se efectúe principalmente en el período de reposo vegetativo, la presión mecánica producida por el viento y la nieve modifica la forma del tronco y reduce la calidad de la madera (Valinger *et al.*, 1995).

Entre los agentes bióticos destaca *Hylobius abietis* (L) con daños muy abundantes en el N. de Europa (Sundkvist, 1994) y moderados en el N. de España donde se encuentra con relativa frecuencia. El daño principal lo hace el insecto adulto, que se alimenta de la corteza y el cámbium. El ataque reviste especial gravedad en las repoblaciones de 1-2 años, pues el imago puede anillar fácilmente

la planta. En repoblados de más edad los efectos son menos acusados y únicamente se reduce el crecimiento de la planta y se disminuye su vigor. Los ataques son más intensos en las cortas a hecho y aclareos sucesivos en los que se dejan bajas densidades (Vonsydow, Orlander, 1994).

Factores antrópicos

Tratamientos selvícolas de la regeneración

Los diferentes métodos de regeneración del *P. sylvestris* han sido revisados en gran número de trabajos (Jeansson *et al.*, 1989; Montero, 1994; Rojo, Montero, 1996; entre otros).

En España, la selvicultura del pino silvestre se caracteriza por la búsqueda de la regeneración natural, gestionándose generalmente en forma de masa regular. Las cortas de regeneración se gradúan, según la estación, tradición selvícola y vocación productora de la masa, del aclareo sucesivo a las cortas a hecho, muy frecuentemente con reserva de 30-40 árboles padre por ha (Montero, 1994). Es común la preparación del terreno para formar un buen lecho que reciba la semilla y eliminar vegetación competidora. Para evitar daños al regenerado (hasta un 80 % de mortalidad) la saca de la masa residual debe efectuarse inmediatamente después de conseguido éste (Zyabchenko, 1988). Las ventajas y desventajas de la regeneración natural se sintetizan en la Tabla 1. De ésta se deduce la utilidad de la regeneración natural en las estaciones donde la intensidad de gestión sea baja (lo que no permite la realización de podas, introducción de material genético seleccionado, tratamientos fitosanitarios, etc.) y/o en aquellas de mayor interés paisajístico o social. Sin embargo, la necesidad frecuente de realizar clareos o ayudar a la regeneración natural con siembras o plantaciones, puede incrementar los gastos y reducir el interés de la regeneración natural.

Una alternativa a la regeneración totalmente natural o artificial consiste en utilizar métodos mixtos de regeneración. Así se obtienen regeneraciones más regulares, que aprovechan mejor la potencialidad del rodal y es posible la introducción de material genéticamente seleccionado (Ackzell, 1993, 1994b; Kinnunen, 1994). La regeneración mixta puede ser la respuesta técnica a la tan necesaria intensificación de la producción forestal en países, como España, donde la regeneración natural tiene gran tradición. Por otra parte, Jeansson (1994) y Ackzell (1994a) consideran que la regeneración natural ha evitado el fracaso del 26 % de las plantaciones suecas de *P. sylvestris* en los últimos años, resaltando la importancia de los métodos mixtos de regeneración.

Por último indicar que tanto la composición como la estructura de la masa se determinan en el período de establecimiento de la misma por lo que se deben dedicar los mayores esfuerzos en las etapas más tempranas del desarrollo (Harper, 1977; Oliver, Larson, 1996; Schepper, 1988; Nilsson, Albrektson, 1994). Como consecuencia es fundamental el control de la competencia.

TABLA 1
VENTAJAS Y DESVENTAJAS DE LA REGENERACIÓN NATURAL
DEL PINO SILVESTRE

Advantages and disadvantages of natural regeneration of Scots pine

Ventajas	Desventajas
Barata y con mejor rentabilidad en estaciones de baja producción (<1,5-3 m ³ /ha) (Bergan, 1981)	Peores crecimientos iniciales (hasta 2,5-3 veces menos que en una plantación) (Ackzell, 1993)
Aspecto más natural y de mayor aceptación social (Leikola, Kotisaari, 1989)	Mayores períodos de establecimiento (hasta 6 años más que en una plantación) (Ackzell, 1993)
Menor requerimiento de equipo y trabajo, pero mayor importancia de la selección de árboles padre	Imposibilidad de introducir material genéticamente seleccionado (Boyd, 1987)
Generalmente, mayor calidad de la madera (Jeansson <i>et al.</i> , 1989; Uusvaara, 1974)	Mal control de la densidad de partida (suele haber defectos o excesos de regeneración) (Fitzgerald <i>et al.</i> , 1992)
Suministro continuo de semillas (Matthews, 1989)	Mayor complejidad del aprovechamiento, al existir una masa residual en pie
Menor riesgo de pérdidas por plagas y enfermedades al existir variedad de tamaños y edades (Boyd, 1987; Jeansson <i>et al.</i> , 1989)	Necesidad de ajustarse a los ciclos de producción de semilla (vecería)
Conservación de la totalidad del material genético del rodal y por tanto de todas las adaptaciones locales	Distribución de la regeneración más agrupada y con mayor diferencia de crecimiento entre individuos (Jeansson <i>et al.</i> , 1989)

El pastoreo

El pastoreo es uno de los principales obstáculos para la regeneración del pino silvestre, ya que es frecuente que se efectúe en gran número de montes de forma libre entre primavera y otoño, la época más importante en el establecimiento de las plántulas (Grande-Ortiz *et al.*, 1994; Rojo, Montero, 1996). En España los mayores daños se producen por debajo de los 1400 m de forma generalizada y entre 1400-1800 m en descansaderos y bebederos. A partir de los 1800 m la influencia del ganado es menor, sin embargo, la situación límite de *P. sylvestris* a esa altitud acentúa sus efectos (Rojo, Montero, 1996). Los principales efectos del ganado son:

- El consumo, junto con el pisoteo, implica la reducción de la densidad del regenerado (Booth, 1984; Gong *et al.*, 1991) y puede conllevar el fracaso de la regeneración (Montero, 1994).
- Existen reducciones en el crecimiento y deterioro del vigor y porte de las plántulas sometidas a pastoreo. El principal motivo es la eliminación de brotes y yemas en todas las ramas al alcance del ganado (Gong *et al.*, 1991; Rojo, Montero, 1996) y los daños en la base del tronco del joven regenerado.

Los animales silvestres causan graves daños en los regenerados de pino silvestre, sobre todo en países centroeuropeos con densidades muy altas de cérvidos. El mayor impacto lo causan ciervos (*Cervus elaphus*) y corzos (*Capreolus capreolus*) (Oosterbaan, 1994; Sykes, Horrill, 1985; Sykes, 1992; Leibundgot, Schlegel, 1985). La altura crítica de ramoneo de estos últimos es de 1,30 m (Koning, Baumann, 1990). En masas de pino silvestre escocesas la caza controlada (descensos en la densidad de ciervo de 12 a 5 ind/km²) llega a producir hasta un 20 % de incremento de plántulas establecidas y una reducción de las dañadas del 72 al 43 % (Bealmon *et al.*, 1995). Los daños causados por los cérvidos no se deben exclusivamente al ramoneo sino que es frecuente la presencia de escodaduras. Éstas se producen por el roce de la cuerna de los machos para el desprendimiento del epitelio veloso que la cubre. En el caso de los corzos además se produce, mediante la escodadura, señales de marcaje territorial de carácter visual y olfativo. El efecto de las escodaduras de cérvidos en hayedos, robledales y pinares de silvestre ha sido estudiado en la montaña Cantábrica Meridional obteniéndose hasta un 40 % de mortalidad en los árboles afectados por ciervos y un 22 % en los afectados por corzos (Costa, Sáenz de Buroaga, 1994). La mortalidad depende del tamaño del árbol. En árboles superiores a 45 mm de diámetro normal en el caso del ciervo y en los superiores a 25 mm para el corzo no se produce mortalidad por escodadura. Aunque las coníferas jóvenes son especialmente atractivas para ser escodadas, la mortalidad causada por este motivo con las densidades de estudio (1-5 corzos/km² y 0,1-1 ciervos/km²) no pone en peligro el desarrollo de la masa forestal (Costa, Sáenz de Buroaga, 1994). En países nórdicos son frecuentes los daños por alces (*Alces alces*) (Hytteborn *et al.*, 1987) aunque sólo son una causa fuerte de mortalidad en circunstancias excepcionales, con alta densidad de alces y en malas estaciones (Edenius *et al.*, 1995).

Las dos soluciones más factibles son la creación de zonas de querencia alejadas de los tramos en regeneración o el vallado de los mismos; esta última medida suele conllevar la oposición de los ganaderos locales. A pesar de ello, la falta de control y criterio técnico en las cargas ganaderas reales que soportan los montes, hacen que sea imprescindible el acotamiento en gran parte de ellos. Sólo así se obtienen regeneraciones aceptables.

ESTADO ACTUAL DE LA INVESTIGACIÓN Y CONCLUSIONES

El conocimiento actual sobre regeneración del pino silvestre es elevado gracias al alto valor económico de la especie. Existen grandes dificultades para la aplicación de dicho conocimiento a la selvicultura española dada la gran variación genética de la especie a lo largo de su distribución (Molotkov, Patlaj, 1991; Agúndez *et al.*, 1992) y a la diversidad de estaciones que ocupa. A ésto se añade la inexistencia en España de estudios que permitan la comparación con otros países donde el esfuerzo investigador ha sido superior.

Una de las formas más utilizadas en el estudio de la regeneración natural (sobre todo cuando existe la dificultad de establecer diseños experimentales concretos) es la construcción de modelos de regenerado (Greig-Smith, 1983). En ella las

variables dependientes son, generalmente, parámetros que evalúan la densidad, distribución y/o crecimiento de las plántulas. La Tabla 2 sintetiza los modelos más recientes de densidad de la regeneración natural, especialmente aquellos relativos al pino silvestre.

TABLA 2

MODELOS DE SIMULACIÓN DE LA REGENERACIÓN NATURAL DE VARIAS ESPECIES. LOS MODELOS REFERENTES A PINO SILVESTRES SE SEÑALAN CON UN SOMBREADO

Simulation models for natural regeneration of various species. The models related to Scots pine are shown shadowed

Autor	Año	Especie	Ámbito territorial	Varianza explicada
RUBIO	1987	<i>Pinus sylvestris</i>	Monte Cabeza de Hierro (Madrid)	Aprox. 10 %
KUULUVAINEN <i>et al.</i>	1992	<i>Pinus sylvestris</i>	Este de Finlandia	33-50 %
SHELTON y MURPHY	1993	Masas mixtas (<i>Pinus taeda</i> / frondosas)	Mississippi (EE.UU)	25-57 %
SERRADA <i>et al.</i>	1994	<i>Pinus nigra</i>	Cuenca / Guadalajara	—
SAKSA	1994	<i>Pinus sylvestris</i>	Sur de Finlandia	31-69 %
ACKZELL	1994	<i>Pinus sylvestris</i>	Suecia Boreal	12-39 %
RATHBUN y CRESSIE	1994	<i>Pinus palustris</i>	Sur de Georgia (EE.UU)	18-59 %
GONZÁLEZ MTNEZ. y BRAVO	1997	<i>Pinus sylvestris</i>	Alto Valle del Ebro (Burgos)	54%

Algunas de las tendencias más recientes en la construcción de modelos de regeneración optan por la aproximación ecofisiológica (Hari *et al.*, 1982; Oker-Blom *et al.*, 1988; entre otros) o la modelización dinámica global (Rathbun, Cressie, 1994; Botkin, 1993; Kellomäki *et al.*, 1987; Kolström, 1991; Kellomäki, Kolström, 1992, entre otros). La primera aproximación conlleva la inclusión de los procesos fotosintéticos, regímenes hídricos y ciclos de nutrientes en los modelos. La segunda consiste en la suma de procesos más o menos complejos modelizados de forma independiente. Por ejemplo, en el modelo de Kolström (1991) se utiliza la OOP (Object Directed Programming) para construir un modelo que incluye: crecimiento en altura de las plántulas, crecimiento en altura de las especies competidoras, altura y biomasa de las plantas herbáceas, mortalidad de las plántulas y de las especies competidoras y competencia por la luz. Para cada uno de los procesos se establecen ecuaciones teóricas incluyéndose, en ocasiones, números aleatorios que ayudan a modelizar un proceso tan fuertemente estocástico como es la regeneración natural.

A pesar de la gran simplificación que constituyen, los modelos dinámicos globales han sido utilizados en la simulación de los efectos del aumento de la

temperatura o el incremento de la concentración del CO₂ atmosférico, en la regeneración (Kellomäki, Kolström, 1992). A través de un modelo de este tipo Kellomäki, Väisänen (1993) concluyen que el cambio climático favorecerá el crecimiento y supervivencia de las plántulas de pino silvestre en Suecia, sobre todo en la zona boreal (con densidades previstas de regenerado 5-6 veces superiores a las actuales).

Para concluir, señalar que un gran esfuerzo investigador se necesita en España para alcanzar el nivel de conocimiento sobre regeneración que existe en otros países europeos. Es urgente la realización de estudios que abarquen tanto la perspectiva global de los procesos como la detallada, que clarifiquen la dispersión genética de los rodales, las normas selvícolas más adecuadas a cada objetivo de producción y que incorporen evaluaciones financieras de las inversiones y estimaciones de los rendimientos, tan frecuentes en la bibliografía norteamericana.

AGRADECIMIENTOS

Expresar nuestra gratitud al Dpto. de Investigación Forestal "Valonsadero" de la Junta de Castilla y León por las facilidades para acceder a fondos documentales especializados, a J.J. Becerril y E. Cabrero por su colaboración en la búsqueda bibliográfica y en la realización de las figuras, respectivamente y a R. Sierra de Grado por la lectura crítica del original.

SUMMARY

Natural regeneration, initial settlement and early growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)

Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) regeneration is a long and complex process in which genetic, physiological, ecological and silvicultural factors are very important. In this paper, a deep study of the processes chain that starts with the initiation of flowers and ends with seedlings settlement is made.

The discussion about intraspecific and interspecific competence, initial density and grazing is specially interesting for forest management. The main fields of research are gene dispersion studies, development of production oriented management diagrams and simulation models of regeneration processes. Theoretical work must be complemented with financial analysis of young stands cleaning regimes.

KEY WORDS: Natural regeneration
Initial settlement
Seed
Seedling
Model
Silviculture
Pinus sylvestris

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKZELL L., 1993. A comparison of planting, sowing and natural regeneration for *Pinus sylvestris* (L.) in boreal Sweden. *Forest Ecology and Management*, 61, 229-245.
- ACKZELL L., 1994a. Artificial Measures and Natural Forces in Regeneration of *Pinus sylvestris* L. in Boreal Sweden. *Invest. Agrar. Sist. Recur. For., Fuera de serie* 3, 133-140.
- ACKZELL L., 1994b. Natural regeneration on planted Clear-Cuts in Boreal Sweden. *Scand. J. For. Res.*, 9, 245-250.
- ACKZELL L., LINDGREN D., 1994. Some Genetic Aspects of Human Intervention in Forest Regeneration: Considerations Based on Examples from an Experiment in Northern Sweden. *Forestry*, 67(2), 133-148.
- AGUIRRE J.L., ÁLVAREZ-JIMÉNEZ J., BARTOLOMÉ C., PEINADO M., 1991. Distribución y ecología de plántulas de *Pinus sylvestris* L. *Studia Oecologica* VIII, 119-125.
- AGUIRRE J.L., ÁLVAREZ-JIMÉNEZ J., BARTOLOMÉ C., PEINADO M., 1991. Mortalidad de plántulas de haya (*Fagus sylvatica* L.) durante los meses de verano en el S. Central (España). *Studia Oecologica* VIII, 127-138.
- AGÚNDEZ D., GALERA R.M., MARTÍN S., DÍEZ R., 1992. Emergencia supervivencia y crecimiento en vivero de 16 procedencias de *Pinus sylvestris* L. en vivero. *Montes*, 28, 56-58.
- ANDRZEJCZYK T., ZYBURA H., 1981. Scots pine-unknown species? The possibility of utilizing old Scots pine understorey. *Las-Polski*, 55(11), 8-9.
- BALLESTER A., VIEITEZ A.M., VIEITEZ E., 1982. Allelopathic potential of *Erica vagans*, *Calluna vulgaris* and *Daboecia cantabrica*. *Journal of Chemical Ecology*, 8(5), 851-857.
- BEALMONT D., DUGAN D., EVANS G., TAYLOR S., 1995. Deer management and tree regeneration in the RSPB reserve at Abernethy Forest. *Scottish Forestry*, 49(3), 155-161.
- BERGAN J., 1981. Foryngelse av furuskog i Troms og Finmark. NISK, Rapport N° 10/81, 69 pp.
- BERGAN J., 1985. Bestandsdata for naturlig gjenvækst og plantning av gran pa en smabregnetype i Grane i Nordland. NISK, Rapport n° 12/85.
- BOODEZ D., OLING A., 1990. A practical method for assessing the suitability of natural regeneration for the production of sawtimber. *Nederlands-Bobouwtijdschrift*, 62(8), 282-286.
- BOOTH T.C., 1984. Natural regeneration in the native pinewoods of Scotland. A review of principles and practice. *Scottish Forestry*, 38(1), 33-42.
- BOTKIN D.B., 1993. *Forest Dynamics. An Ecological Model*. Ed. Oxford University Press, London, 309 pp.
- BOYD M., 1987. Natural Regeneration of Loblolly Pine. USDA Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station, SE-47, 17 pp.
- CARBALLEIRA A., 1980. Phenolic inhibitors in *Erica australis* L. and in associated soil. *J. Chem. Ecol.*, 6, 593-596.
- CARVALHO OLIVEIRA A.M.M., 1985. Teoria da produção florestal. Ed. Centro de Estudos Florestais, 2° Ed, Lisboa, 531 pp.
- CEBALLOS L., RUIZ DE LA TORRE J., 1979. Árboles y Arbustos. Ed. ETSIM, Madrid, 512 pp.
- CLARK III A., SAUCIER J.R., 1991. Influence of planting density, intensive culture, geographic location, and species on juvenile wood formation in Southern Pine. Georgia Forest Research Paper 85, Georgia Forestry Commission, 13 pp.
- COSTA L., SAENZ DE BURUAGA M., 1994. Impacto del escudado por Cérvidos en la vegetación de los montaña Cantábrica Meridional. *Invest. Agrar. Sist. Recur. For.*, 3(2), 183-198.
- DOLLING A.H.U., 1996. Interference of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn.) with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) seedling establishment. *Forest Ecology and Management*, 88(3), 227-237.
- DONES J., MONTERO G., MADRIGAL A., CABRERA M., 1994. Study and Characterization of *Pinus sylvestris* L. Regeneration in "Pinar de Valsain" Forest. *Invest. Agrar. Sist. Recur. For., Fuera de serie* 3, 141-149.
- EDENIUS L., DANELL K., NYQUIST., 1995. Effects of simulated moose browsing on growth, mortality, and fecundity in Scots pine: relations to plant productivity. *Can. J. For. Res.*, 25, 529-535.
- EGLER F.E., 1954. Vegetation science concepts: I. Initial Floristic composition: A factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 4, 412-417.
- FEDOROVA A.I., STEPEN R.A., ZRAZHEVSKAYA G.K., 1990. Physiologically active components of exometabolites of conifers. In: Allelopathy and productivity of plants. Grodzinskii, ed. Kiev, pp. 109-114.

- FERGUSON D.E., BOYD R.J., 1988. Bracken Fern Inhibition of Conifer Regeneration in Northern Idaho. USDA Forest Service, Intermountain Research Station, INT-388, 12 pp.
- FERNÁNDEZ-GOLFIN J.I., DIEZ M.R., 1994. Influencia de la anchura del anillo de crecimiento en la densidad y otras propiedades físico-mecánicas de la madera estructural de diversas especies. Invest. Agrar. Sist. Recur. For., 3(2), 211-219.
- FITZGERALD J.A., BOYD M., DOUGHERTY P.M., 1993. Natural and artificial pine regeneration in the Georgia piedmont: how species composition is affected by management and regeneration techniques. Seventh Biennial Southern Silvicultural Research Conference, 327-332.
- GARCÍA ABRIL A., GRANDE ORTIZ M.A., CIFUENTES VEGA P., 1994. The Transformation on Even-aged Forest in the *Pinus sylvestris* Public Lands of Cercedilla and Navacerrada. Invest. Agrar. Sist. Recur. For., Fuera de serie 3, 193-207.
- GJERSTAD D.H., NELSON L.R., DUKES J.H., 1984. Growth response and physiology of tree seedlings as affected by weed control. In: Seedling Physiology and Reforestation Success. Duryea M.L., Brown G.N., ed. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk, Boston, pp. 247-257.
- GONG Y.L., SWAINE M.D., MILLER H.G., 1991. Effects of Fencing and Ground Preparation on Natural Regeneration of Native Pinewood over 12 years in Glen Tanar, Aberdeenshire. Forestry, 64(2), 157-168.
- GONZÁLEZ-MARTÍNEZ S.C., BRAVO F. 1997. Estudio y caracterización de la regeneración natural del pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) en masas forestales del Alto Valle del Ebro. Actas del II Congreso Forestal Español, Irati (Navarra).
- GONZÁLEZ-VÁZQUEZ E., 1926. Regeneración de los montes de especies de luz. Revista de Montes, Tomo 50, 297-357.
- GRANSTRÖM A., y FRIES C., 1985. Depletion of viable seeds in the forest floor after clearcutting. J. For., 68, 776-778.
- GREIG-SMITH P., 1983. Quantitative Plant Ecology. Ed. Butterworths, 2.^a Ed., London, UK, 256 pp.
- GULLBERG V., YAZDANI R., NYMAN N., 1985. Allozyme variation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Sweden. Silvae Genetica, 34, 193-201.
- HARI P., KELLOMÄKI S., MÄKELÄ A., ILONEN P., KANNINEN M., KORPILAHTI E., NYGRÉN M., 1982. Metsikön varhaiskehityksen dynamiikka. [Dynamic of Early Development of Tree Stands. Acta For. Fenn., 177, 1-42.
- HARPER J.L., 1977. Population Biology of Plants. Ed. Academic Press, Inc. London, 892 pp.
- HESELMAN H., 1934. Fröspridning över kalhyggen. MSS, 27.
- HOHTOLA A., 1995. 17. Somatic embryogenesis in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). In: Somatic Embryogenesis in Woody Plants, vol. 3. Jain S., Gupta P., Newton R., ed. Kluwer Academic Press, The Netherlands, 269-285 pp.
- HYTTBORN H., PACKHAM J.R., VERWIJST T., 1987. Tree populations dynamics, stand structure and species composition in the montane virgin forest of Vallibacken, northern Sweden. Vegetatio, 72, 3-19.
- JEANSSON E., 1994. Extent of Naturally and Artificially Regenerated Young Growth Stands according to results from the Swedish National Forest Survey. Invest. Agrar. Sist. Recur. For., Fuera de serie 3, 39-49.
- JEANSSON E., BERGMAN F., ELFVING B., FALCK J., LUNDQVIST L., 1989. Natural regeneration of pine and spruce. Proposal for a research program. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Silviculture, Rapport n° 25, 67 pp.
- KELLOMÄKI S., KOLSTRÖM M., 1992. Simulation of tree species composition and organic matter accumulation in Finnish boreal forest under changing climatic conditions. Vegetatio, 102, 47-68.
- KELLOMÄKI S., VÄISÄNEN H., 1995. Model computations on the impact of changing climate on natural regeneration of Scots pine in Finland. Can J. For. Res., 25, 929-942.
- KELLOMÄKI S., HÄNNINEN H., KOLSTRÖM T., KOTISAARI A., PUKKALA T., 1987. A tentative model for describing the effects of some regenerative processes on the properties of natural seedling stands. Silva Fennica, 21(1), 1-10.
- KINNUNEN K., 1994. Combination on Natural and Artificial Seeding in Regeneration of Scots Pine. Invest. Agrar. Sist. Recur. For., Fuera de serie 3, 125-132.
- KOLSTRÖM T., 1991. Modelling early development of a planted pine stand: An application of object-oriented programming. For. Ecol. Manage., 42, 63-77.
- KONING E., BAUMANN B., 1990. The influence of ree deer browsing on the natural regeneration of mixed forest stands. Allgemeine-Forst-und-Jeydzeitung, 161(9), 170-176.
- KOSKI V., 1970. A study of pollen dispersal as a mechanism of gene flow in Conifers. Comm. Inst. For. Fenn., 70(4), 1-78.

- KOSKI V., 1991. Generative reproduction and genetic processes in nature. In: Genetics of Scots pine. Giertych M., Mátyás Cs., ed. Elsevier, Amsterdam, pp. 59-73.
- KUPILA-AHVENNIEMI S., 1985. Wintertime changes in the fine structure and the ribosome content of the buds of Scots pine. In: Plant Production in the North. Kaurin A., Junttila O., Nielsen J, ed. Norw. Univ. Press, Tromsø, 171-180.
- KUULUVAINEN T., HOKKANEN T.J., JÄRVINEN E., PUKKALA T., 1993. Factors related teseedling growth in a boreal Scots pine stand: a spatial analysis of a vegetation-soil system. Can. J. For. Res., 23, 2101-2109.
- LARSON M.M., SCHUBERT G.H., 1969. Root competition between Ponderosa pine seedlings and grass. USDA Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, RM-54, 12 pp.
- LEIBUNDGUT H., SCHLEGEL J., 1985. Silvicultural studies in montane Scots pine stands in the Swiss National Park. Schweizerische-Zeitschrift-fur-Forstwesen, 136(11), 945-955.
- LEIKOLA M., KOTISAARI A., 1989. How to study natural regeneration. IUFRO Working Groups SI.01-2 & SI.05-08, Mountain Silviculture in the Southern Alps, 1-5.
- LEROY P., 1961. Humus brut et régénération du pin sylvestre en forêt de Haguenau. Revie Forestière Française, Avril 1961 (4), 251-263.
- LOW A.J., 1988. Scarification as an aid to natural regeneration in the Glen Tanar native pinewood. Scottish Forestry, 42(1), 15-20.
- LUST N., 1988. Analysis of a natural regeneration of Scots pine forest in the High Campine after a fire. Silva Gandavensis, 53, 3-28.
- LYR H., 1996. Effect of root temperature on growth parameters of various European tree species. Ann. Sci. For., 53, 317-323.
- MAPA, 1994. Anuario de estadística agraria 1992. Madrid, 679 pp.
- MARTÍN S., AGÚNDEZ D., 1992. Crecimiento y floración de *Pinus sylvestris* L. en un huerto semillero clonal. Montes, 28, 46-48.
- MARTÍN T.A., WITWER R.F., HUEBSCHMANN M.M., LYNCH T.B., 1990. Influence of residual shortleaf pine seed trees on height of regeneration. Sixth Biennial Southern Silvicultural Research Conference, 376-383.
- MATTHEWS J.D., 1989. Silvicultural Systems. Ed. Oxford Science Publications, Oxford, 284 pp.
- MATNEY T.G., HODGES J.D., 1991. Evaluating Regeneration Success. In: Forest Regeneration Manual. Duryea M.L., Dougherty, P.M., ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 321-331.
- MÁTYÁS Cs., 1991. Seed Orchards. In: Genetics of Scots pine. Giertych M., Mátyás Cs., ed. Elsevier, Amsterdam, pp. 125-147.
- MOLOTKOV P.I., PATLAJ I.N., 1991. Sistematic position within the genus *Pinus* and intraspecific taxonomy. In: Genetics of Scots pine. Giertych M., Mátyás Cs., ed. Elsevier, Amsterdam, pp. 31-41.
- MONTERO G., 1987. Primera Revisión del Proyecto de Ordenación del monte "Cabeza de Hierro", Rascafría, Madrid, 140 pp. (inédito).
- MONTERO G., 1992. Aspectos ecológicos y productivos de la silvicultura. Ecología, 6, 111-121.
- MONTERO G., 1994. Generalities on silviculture of *Pinus sylvestris* L. in Spain. Invest. Agrar. Sist. Recur. For., Fuera de serie 3, 251-259.
- MONTEUUIS O., BARNÉOUD C., 1991. Vegetative propagation. In: Genetics of Scots pine. Giertych M., Mátyás Cs., ed. Elsevier, Amsterdam, pp. 163-173.
- MORILLO J.M., 1987. Estudio de las causas que limitan la regeneración natural del *Pinus sylvestris* L. en el cuartel "D" del monte Cabeza de Hierro E.U.I.T.F., Madrid, 307 pp. (inédito).
- MUONA O., HARJU A., KÄRKKÄINEN K., 1988. Genetic Comparison of Natural and Nursery Grown Seedlings of *Pinus sylvestris* Using Allozymes. Scand J. For. Res., 3, 37-46.
- NIEMISTÖ P., LAPPALAINEN E., ISOMÄKI A., 1993. Growth of Scots pine seed bearers and the development of seedlings during a regeneration period. Folia Forestalia, 826, 26 pp.
- NILSSON U., ALBREKTSON A., 1994. Growth and self-thinning in two young Scots pine stands planted at different initial densities. Forest Ecology and Management, 68 (2-3), 209-215.
- NÚÑEZ M.R., CALVO L., 1997. Efecto de la temperatura en la germinación de *Pinus sylvestris* y *Pinus halepensis*. Actas del II Congreso Forestal Español, Irati (Navarra).
- OKER-BLOM P., KELLOMÄKI S., VALTONEN E., 1988. Structural Development of *Pinus sylvestris* Stands with Varying Initial Density: a Simulation Model. Scand. J. For. Res., 3, 185-200.
- OLIVER C.D., LARSON B.C., 1996. Forest Stand Dynamics. Ed. John Wiley & Sons, Inc., 2ª Ed., Nueva York, 520 pp.

- OOSTERBAAN A., 1994. Results of Trial with Natural Regeneration of *Pinus sylvestris* in the Netherlands. Invest. Agrar. Sist. Recur. For., Fuera de serie 3, 149-153.
- PERSSON B., PERSSON A., ST HL E.G., KARLMATS U., 1995. Wood quality of *Pinus sylvestris* progenies at various spacings. Forest Ecology and Management, 76, 127-138.
- PROKUSHKIN S.G., KARERZINA L.N., KLINOVA L.S., 1989. Effect of the root exometabolites of Scots pine trees on the mineral nutrition of regeneration. Lesovedenie, 3, 55-59.
- PUKKALAT., 1987a. Simulation model for natural regeneration of *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula pendula* and *Betula pubescens*. Silva Fennica, 21(1), 37-53.
- PUKKALA T., 1987b. Kuusen ja männyn siemensadon ennustemalli. Silva Fennica, 21(2), 135-144.
- PUKKALA T., KOLSTRÖM T., 1992. A Stochastic Spatial Regeneration Model for *Pinus sylvestris*. Scand J. For Res., 7, 377-385.
- RADAELLI L., DANIELE E., CENCI A., 1995. Influenza del contenuto di tannini nel suolo sulla germinazione di semi di piante forestali. Italia Forestale e Montana, 50(5), 505-521.
- RADOSEVICH S.R., 1984. Interference between Greenleaf Manzanita (*Arctostaphylos patula*) and Ponderosa pine (*Pinus ponderosa*). In: Seedling Physiology and Reforestatio Success. Duryea M.L., Brown G.N., ed. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk, Boston, pp. 259-270.
- RATHBUN S.L., CRESSIE N., 1994. A Space-Time Survival Point Process for a Longleaf Pine Forest in Southern Georgia. Journal of the American Statistical Association, 89(428), 1164-1174.
- ROJO A., MONTERO G., 1996. El pino silvestre en la Sierra de Guadarrama. MAPA, Madrid, 293 pp.
- ROJO SAINZ F., 1977. Fotología forestal y ordenación. Montes, 187, 31-34.
- ROOK D.A., 1991. Seedling development and physiology in relation to mineral nutrition. In: Mineral nutrition of Conifer Seedlings. Driessche R. van den, ed. CRC Press, Florida, pp. 85-111.
- RUBIO L.V., 1987. Estudio de las causas que limitan la regeneración natural del *Pinus sylvestris* L. en el cuartel "B" del monte Cabeza de Hierro. E.U.I.T.F., Madrid, 380 pp. (inérito).
- RUDIN D., MUONA O., YAZDANI R., 1986. Comparison of the mating system of *Pinus sylvestris* in natural stands and seed orchards. Hereditas, 104, 15-19.
- SAKSA T., 1994. Natural regeneration on prepared areas. Some reason for the variation. Invest. Agrar. Sist. Recur. For., Fuera de serie, 3, 231-240.
- SAKSA T., NERG J., TUOVINEN J., 1990. The condition of 3-to-8-year-old Scots pine and Norway Spruce plantations. Finnish Forest Research Institute, Folia-Forestlia 753, 1-30.
- SANTOS M., 1987. Estudio de las causas que limitan la regeneración natural del *Pinus sylvestris* L. en el cuartel "E" del monte Cabeza de Hierro. E.U.I.T.F., Madrid, 380 pp. (inérito).
- SARVAS R., 1962. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris*. Commun. Inst. For. Fenn., 53(4), 1-198.
- SARVAS R., 1987. The annual period of development of forest trees. Proc. Finn. Acad. Sci. Lett. 1965, 211-231.
- SCHEPPER (DE) C., 1988. Typology of the natural regeneration in a middle-aged Scots Pine Forest. Silva Gandavensis, 53, 29-60.
- SERRADA R., LERENA S., RESCO M.I., 1994. El problema de la regeneración natural de *Pinus nigra* Arn. Montes, 36, 52-57.
- SHELTON M.G., MURPHY P.A., 1993. Pine regeneration and understorey vegetation 1 year after implementing uneven-aged silviculture in pine-hardwood stands of silty uplands of Mississippi. Seventh Biennial Southern Silvicultural Research Conference, 333-341.
- SUNDKVIST H., 1994. Extent and Causes of Mortality in *Pinus sylvestris* Advance Growth in Northern Sweden Following Overstorey Removal. Scand. J. For. Res., 9, 158-164.
- SYKES J.M., 1992. Caledonian pinewood regeneration: progress after sixteen years of enclosure at Coille Coire Chuilc, Perthshire. Arboricultural Journal, 16(1), 61-67.
- SYKES J.M., HERRILL A.D., 1985. Natural regeneration in a Caledonian pinewood: progress after eight years of enclosure at Coille Coire Chuilc, Perthshire. Arboricultural-Journal, 9(1), 13-24.
- SZWAGRZYK J., 1992. Small-scale spatial patterns of trees in a mixed *Pinus sylvestris*-*Fagus sylvatica* forest. Forest Ecology and Management, 51, 301-315.
- TINUS R.W., OWSTON P.W., 1984. Physiology research made forestation with container-grown seedlings successful. In: Seedling Physiology and Reforestatio Success. Duryea M.L., Brown G.N., ed. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk, Boston, pp. 143-156.
- TORBIO M., PARDOS J.A., 1989. II.1. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). In: Biotechnology in Agriculture and Forestry vol. 5. Trees III. Bajaj Y.P.S., ed. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 480-506.
- USHATIN I.P., AVER'YANOV P.G., MOMONOV D.N., 1981. Natural regeneration of Scots pine stands in Buzuluk forest. Lesovodstvo, -Lesnye-Kul'tury-i-Pochvovedenie, 10, 23-29.

- UUSVAARA O., 1974. Wood quality in plantation-growth Scots pine. *Commun. Inst. For. Fenn.*, 80.2, 1-105.
- VALINGER E., LUNDQUIST L., SUNDBERG B., 1995. Mechanical bending stress applied during dormancy and growth stimulates stem diameter growth of Scots pine seedling. *Can. J. For. Res.*, 25(6), 886-890.
- VONSYDOW F., ORLANDER G., 1994. The influence of shelterwood density on *Hylobius abietis* (L.) occurrence and feeding on planted conifers. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 9(4), 367-375.
- YAZDANI R., LINDGREN D., 1992. Gene Dispersion after Natural Regeneration under a Widely-Spaced Seed-Tree Stand of *Pinus sylvestris*. *Silvae Genetica*, 41(1), 1-5.
- YAZDANI R., LINDGREN D., STEWART S., 1989. Gene Dispersion within a Population of *Pinus sylvestris*. *Scand. J. For. Res.*, 4, 295-306.
- ZACKRISSON O., NILSSON M. C., 1992. Allelopathic effects by *Empetrum hermaphroditum* on seed germination of two boreal tree species. *Can. J. For. Res.*, 22, 1310-1319.
- ZALESKI A., GOZDALIK M., 1994. Standard sizes of embryo and endosperm of Scots pine in Poland and their significance for assessment of seed vitality. *Instytutu Bachwczago Lesnictwa*, 778-782, 47-60.
- ZEL J., 1993. Micropropagation of *Pinus sylvestris* L. In: *Micropropagation of Woody Plants*. Ahuja M.R., ed. Kluwer Academic Press, The Netherlands, 347-365.
- ZYABCHENKO S.S., ZAGURAL'SKAYA L.M., LAZAREVA, I.P., 1988. Dynamics of the ecological processes on extensive clear-felled areas in northern Karelia, URSS. *Lesovedenie*, 3, 3-10.