

# Regeneración post-incendio de la encina en pinares de repoblación mediterráneos

A.B. Leverkus<sup>1,\*</sup>, J. Castro<sup>1</sup>, J.M. Rey Benayas<sup>2</sup>

(1) Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. Avda Fuentenueva s/n. E-18071, Granada, España

(2) Departamento de Ciencias de la Vida. Edificio de Ciencias, Universidad de Alcalá. 28871 Alcalá de Henares, Madrid, España.

\* Autor de correspondencia: A.B. Leverkus [[leverkus@ugr.es](mailto:leverkus@ugr.es)]

> Recibido el 4 de noviembre de 2013, aceptado el 21 de abril de 2014.

**Leverkus, A.B., Castro, J., Rey Benayas, J.M. 2014. Regeneración post-incendio de la encina en pinares de repoblación mediterráneos. *Ecosistemas* 23(2): 48-54. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.07**

Después de un incendio forestal es común la retirada de la madera quemada, pero se sabe poco sobre cómo esta práctica afecta a la recolonización de la zona quemada por parte de especies del género *Quercus* como la encina. En un pinar de repoblación quemado de Sierra Nevada (sur de España) se estableció una parcela de 18 ha con tres tratamientos experimentales de la madera quemada: Extracción (corte y desramado de los árboles, con apilamiento de los troncos y astillado de las ramas), Ramas (corte del 90 % de los troncos, sin extracción) y Control (sin acciones). Dentro de esta parcela sobrevivieron algunos rodales de pinos (1.5 ha en total), y al lado de ella quedaron unos rodales de encinas (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) productoras de bellotas desde donde se produjo dispersión biótica. En la parcela se monitoreó la emergencia, supervivencia y tamaño de las plántulas de encina a lo largo de siete años. Se establecieron 801 plántulas de encina antes de la implementación de los tratamientos, ya por rebrote o dispersadas poco después del incendio. Después del manejo post-incendio emergieron 447 plántulas en toda la parcela, presumiblemente como consecuencia de la dispersión por arrendajos (*Garrulus glandarius*): el 62.9 % bajo los pinos vivos y el 37.1 % en el resto de la parcela. La emergencia fue mayor en el tratamiento Control en los primeros años. El factor tratamiento perdió importancia tras la paulatina caída de los árboles quemados, ya que en los últimos años la mayor parte de las bellotas fue dispersada hacia los rodales de pinos vivos. Estos rodales incrementaron la probabilidad de supervivencia pero redujeron el crecimiento, efecto posiblemente asociado a la competencia por nutrientes, luz y agua. Concluimos que los pequeños núcleos de pinos que sobreviven un incendio, al igual que los árboles quemados durante los primeros años, pueden atraer dispersores de bellotas y que en el caso de los pinos vivos será necesaria una segunda perturbación para liberar a las encinas reclutadas de la competencia del dosel. Las prácticas de manejo post-incendio que favorezcan estas estructuras pueden favorecer la regeneración natural del ecosistema.

**Palabras clave:** perturbación; manejo post-incendio, resiliencia; extracción de la madera; Parque Nacional de Sierra Nevada

**Leverkus, A.B., Castro, J., Rey Benayas, J.M. 2014. Post-fire regeneration of the Holm oak in Mediterranean pine reforestations. *Ecosistemas* 23(2): 48-54. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.07**

The extraction of the burnt wood is a common practice after wildfire, yet its effects on the recolonisation by *Quercus* species are poorly known. We established an 18-ha plot in a burnt pine reforestation in Sierra Nevada (S Spain), with three experimental wood-management treatments: Salvage Logging (felling the trees, chopping off the main branches, piling the logs, and masticating the remaining branches), Partial Cut (felling 90 % of the trees without further actions), and Control (no actions taken). Some clusters of pines survived within the limits of the plot and were left standing (totalling 1.5 ha), and adjacent to the plot were some unburnt, acorn-producing Holm oaks (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) from which biotic dispersal occurred. We monitored emergence, survival, and size of oak seedlings in the plot for seven years. We found 801 oak seedlings the first year, corresponding either to post-fire resprouts or to acorns dispersed right after the fire and before treatment implementation. After post-fire treatment implementation, 447 seedlings emerged throughout the plot, likely due to dispersal by European jays (*Garrulus glandarius*): 62.9 % under live pines and 37.1 % in the rest of the plot. Emergence was greatest in the control treatment during the first years. The treatment factor lost importance in later years, as acorn dispersal became more directed towards the live pines. Seedlings under pines had greater survival but lower growth, likely due to competition for nutrients, light, and water. We conclude that small patches of pines that survive a fire, as well as dead standing trees during the first years, can attract acorn dispersers and that, in case of the surviving pines, a second disturbance will be needed to release the recruited oaks from competition. Management practices that favour these structures can aid the natural recovery of the ecosystem.

**Key words:** disturbance; post-fire management; resilience; salvage logging; Sierra Nevada National Park

## Introducción

Las especies de *Quercus* (encinas, robles, alcornoques, etc.) están ampliamente extendidas por Eurasia, incluyendo la zona mediterránea, y los bosques que forman proveen numerosos servicios ecosistémicos (Rodà et al. 2009; Marañón et al. 2012). La alta capacidad de respuesta de estas especies ante perturbaciones como los incendios contribuye a una recuperación más rápida de los eco-

sistemas. Como los incendios forestales son frecuentes en los bosques mediterráneos y se espera que incrementen su frecuencia e intensidad debido al cambio climático (Pausas 2004; IPCC 2007), la capacidad de las plantas para regenerarse posteriormente tiene una gran relevancia para la persistencia de sus poblaciones.

En los ecosistemas mediterráneos, la mayoría de las especies de plantas poseen algún mecanismo de regeneración post-incendio. Según la estrategia que empleen, las plantas suelen clasificarse en

rebrotadoras o germinadoras (Whelan 1995; Bond y van Wilgen 1996). Las rebrotadoras pueden sobrevivir aunque su parte aérea se quemó y después del incendio pueden volver a brotar de la misma cepa o raíz. En cambio, las plantas germinadoras mueren con el incendio, pero generan un banco de semillas que germinan tras la estimulación por el fuego o bien vuelven a ser dispersadas hacia la zona después del incendio. Las especies de *Quercus* tienen una alta capacidad de rebrote después de los incendios, lo cual confiere resiliencia a los bosques que forman. Los rebrotes suelen alcanzar la madurez reproductiva con mayor rapidez que las plantas obtenidas de semilla y pueden empezar a producir semillas pocos años después de rebrotar. Sin embargo, las especies de *Quercus* también pueden (re)colonizar áreas degradadas gracias al mutualismo que mantienen con algunas especies de aves, destacando el caso particular del arrendajo (*Garrulus glandarius*).

El arrendajo contribuye de manera sustancial a la colonización por especies de *Quercus* mediante la dispersión de bellotas (Bossemma 1979). En otoño, época de maduración de las bellotas, el arrendajo traslada y esconde bellotas, utilizando para ello hitos como referencia visual, tales como troncos o rocas, con el fin de recuperarlas después. El arrendajo es capaz de trasladar bellotas a distancias entre las decenas y los miles de metros (Gómez 2003; Castro et al. 2012), y muchas de ellas no son recuperadas y pueden germinar. Las bellotas suelen ser dispersadas fuera de la cobertura de las plantas madre, frecuentemente hacia zonas con cobertura de coníferas (Bossemma 1979; Gómez 2003; Gómez-Aparicio et al. 2009), reduciéndose así el riesgo de que otros consumidores (p. ej. roedores, ungulados, otros arrendajos) las encuentren. Si las condiciones favorecen este mutualismo planta-animal, la dispersión de bellotas por el arrendajo hacia zonas quemadas puede favorecer un reclutamiento neto de plantas más elevado en estas zonas degradadas (Castro et al. 2012).

La capacidad de regeneración de los encinares (bosques de *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp., el tipo de bosque más extendido por la región mediterránea de la península Ibérica; Rodà et al. 2009) ante perturbaciones tales como los incendios depende también de una serie de factores ambientales que influyen en la germinación de las bellotas así como en la supervivencia y el crecimiento de las plantas. Estos factores, a su vez, pueden afectar a las diferentes fases demográficas de manera distinta y con ello generar conflictos demográficos a través de la ontogenia (Pérez-Ramos et al. 2012). Por ejemplo, la supervivencia de las encinas recién reclutadas es generalmente reducida en ambientes abiertos debido a la sequía estival característica de los ecosistemas mediterráneos (Gómez 2004; Pulido y Díaz 2005), pero este efecto podría no manifestarse en el caso de los rebrotes con un sistema radicular bien formado (Zavala et al. 2000; Kabeya et al. 2003). Además, pueden existir compromisos entre el reclutamiento y el crecimiento. Por ejemplo, la presencia de un dosel de pinos podría incrementar la dispersión por arrendajo (Castro et al. 2012) a la vez que reducir el crecimiento de las encinas reclutadas por el efecto de la sombra (Galiano et al. 2013). Así, las características del hábitat pueden influir de diversas maneras en la dinámica de la vegetación, afectando tanto a la capacidad de colonización de nuevos microhábitats como a la persistencia de sus poblaciones después de un incendio.

El manejo del hábitat post-incendio determina en gran manera la estructura física de los ecosistemas incendiados (McIver y Ottmar 2007; Leverkus et al. 2013). La extracción de la madera quemada después de un incendio es una práctica habitual tanto en España (Bautista et al. 2004; Castro et al. 2010a; Leverkus et al. 2012) como en otros países (McIver y Starr 2001; Lindenmayer et al. 2008). Ello se debe principalmente a fines selvícolas, fitosanitarios y económicos, entre otros (Bautista et al. 2004; Lindenmayer et al. 2008; Leverkus et al. 2012; 2014). La extracción de la madera tiene como consecuencia una simplificación de la estructura del hábitat (McIver y Ottmar 2007; Leverkus et al. 2013), con el potencial de alterar las características microclimáticas (Castro et al. 2011; 2013). Ello puede afectar a la supervivencia y el crecimiento de las

plantas (Castro et al. 2011; Leverkus et al. 2012; Castro y Leverkus 2013) así como a los patrones de ensamblaje de especies (Purdon et al. 2004; Castro et al. 2010b; Koivula y Spence 2006; Leverkus et al. 2014). Sin embargo, se sabe poco sobre cómo el manejo post-incendio influye en la colonización por especies de *Quercus* de zonas quemadas, y aún menos sobre su interacción con los factores que afectan al establecimiento y crecimiento de plántulas y rebrotes después de un incendio.

En este artículo evaluamos, a lo largo de siete años, la colonización por encinas de un pinar de repoblación quemado, y exploramos cómo el manejo de la madera quemada y la permanencia de pinos vivos tras el incendio afecta a este proceso. Asimismo, analizamos si el manejo post-incendio afecta a la supervivencia y el crecimiento de las encinas. Para ello utilizamos un experimento situado en el Parque Nacional de Sierra Nevada, con tres tratamientos de la madera quemada que difieren en su manejo post-incendio. Además, aprovechamos el hecho de que en la parcela experimental quedaran algunos rodales de pinos vivos. Nuestras hipótesis son que el tratamiento de la madera quemada y la permanencia de pinos vivos afectan (1) al reclutamiento post-incendio de plántulas de encina, (2) a la supervivencia de las encinas (incluyendo rebrotes y plántulas) y (3) al tamaño que alcanzan estas encinas. Los resultados obtenidos proporcionarán información sobre los efectos del manejo de la madera quemada en la capacidad de regeneración natural que la presencia de encinas confiere a las masas de pinar mediterráneas frente a los incendios forestales, con evidentes aplicaciones prácticas para la gestión forestal.

## Materiales y métodos

### Zona de estudio y diseño experimental

Nuestro estudio se ubica en el municipio de Lanjarón, Granada, en una zona del Parque Natural y Nacional de Sierra Nevada afectada por el incendio de septiembre de 2005. El clima es mediterráneo, con inviernos templados y húmedos y veranos calurosos y secos. La precipitación media anual, medida en la parcela de estudio en el periodo de 1988 a 2011, fue de  $501 \pm 49$  mm.

El incendio, de mediana-alta intensidad, afectó una superficie de unas 3000 ha, de las cuales 1300 eran pinares de repoblación. Las copas de los pinos quedaron calcinadas en su mayoría, aunque hubo pequeñas zonas donde la intensidad del fuego fue menor de manera que algunos pinos no se quemaron o se quemaron parcialmente pero sobrevivieron. Después del incendio, en la mayor parte de esta superficie se cortaron y extrajeron los troncos quemados. Con el fin de estudiar los efectos de esta práctica sobre diversos procesos ecosistémicos, entre febrero y junio de 2006 se estableció una parcela experimental de 17.8 ha en la zona, dentro del área de distribución potencial de la encina (Valle et al. 2003). Esta parcela se localiza a 1477 m s.n.m. sobre micaesquistos y tiene una pendiente media de 30.3 %. Las especies forestales dominantes eran *Pinus pinaster* y *P. nigra*, ambas plantadas 35-45 años antes del incendio. La densidad media del arbolado era de 1477 árboles/ha, con un diámetro basal de 17.7 cm y una altura de 6.3 m (Castro et al. 2011).

En colaboración con la Dirección del Parque, la parcela fue dividida en nueve sub-parcelas a las cuales se adjudicó al azar una de tres réplicas de uno de los siguientes tratamientos de la madera quemada:

1. Extracción. Se cortaron los troncos con motosierras y se astillaron las ramas. Dado que la extracción de los troncos fue imposible debido a complicaciones logísticas surgidas por el diseño espacial del experimento, los troncos se apilaron en grupos de 10-15. Ello propició amplias zonas abiertas, sin estructuras verticales ni ramas esparcidas.
2. Ramas. Se cortó alrededor del 90 % de los árboles quemados y sus ramas principales y se trocearon los troncos en 2-3 trozas. Toda la madera se dejó esparcida por el suelo.
3. Control. No se realizó acción alguna. Sin embargo, los árboles quemados fueron cayendo con el paso del tiempo, con una tasa



acumulada de caída del 0.0 % en 2006 y 2007, 13.3 % en 2008, 83.5 % en 2009 y 98.3 % en 2010 (Castro et al. 2012). Así, hasta 2008 hubo una cantidad razonable de estructuras verticales potencialmente utilizables como percha o refugio por las aves. A partir de 2010, esta estructura fue parecida a la del tratamiento Ramas, con troncos y ramas esparcidos por el suelo.

Las nueve sub-parcelas (o réplicas) tenían una superficie de  $2.00 \pm 0.15$  ha. No hubo diferencias significativas entre tratamientos en cuanto al tamaño de las réplicas (Test de Kruskal Wallis;  $p > 0.05$ ).

En la parcela experimental, algunos pinos (*P. nigra*) sobrevivieron al incendio formando manchas y no fueron cortados en ninguno de los tratamientos. En el Control hubo una superficie de pinos vivos de 0.95 ha en la réplica 1 y de 0.30 ha en la réplica 2, y en la réplica 1 del tratamiento Extracción hubo una de 0.26 ha (Fig. 1). Además, al este de la parcela quedaron unos núcleos de encinas maduras que no se vieron afectadas por el incendio y que produjeron bellotas a lo largo de nuestro estudio (Fig. 1). Estas encinas se localizaban a una distancia mínima de 41 m del borde de la parcela y a una distancia media de  $373.2 \pm 24.2$  m del centroide de las nueve réplicas. Estas distancias son superiores a las distancias de dispersión de bellotas características de los roedores (Gómez et al. 2008). Además, los resultados del monitoreo del vuelo de arrendajos sugieren que dicha ave ha sido en buena medida responsable del reclutamiento de encinas en la parcela (Castro et al. 2012).

### Muestreo

En primavera y verano de 2006 a 2012 realizamos muestreos anuales del reclutamiento de encinas en la parcela. Para ello recorrimos a pie toda la superficie de la parcela, marcamos las encinas encontradas, anotamos su posición mediante un GPS, medimos su altura y el diámetro basal del tallo y distinguimos la presencia o ausencia de dosel de pinos vivos por encima de la plántula. En los distintos años, además de buscar encinas nuevas, monitoreamos la supervivencia y el tamaño de las encinas encontradas anteriormente. Las encinas encontradas por primera vez cada año a partir del 2007 procedían de bellotas dispersadas el año anterior; todas ellas fueron denominadas “plántulas posteriores al manejo”. En cambio, las plántulas encontradas en 2006 podían corresponder a un reclutamiento anterior o posterior al incendio pero, en todo caso, anterior al establecimiento de los tratamientos de la madera quemada. Aunque suponemos que la mayor parte de las encinas encontradas en 2006 eran rebrotes, nos referiremos a ellas como “plántulas anteriores al manejo” dada la dificultad de diferenciar entre plántulas procedentes de bellota o de rebrotes. En la parcela había también rebrotes de encina de gran tamaño, por lo cual hemos monitoreado únicamente las encinas que inicialmente medían menos de 35 cm de altura (Fig. 2).

### Análisis estadísticos

Se analizó el efecto del tratamiento de la madera quemada y de la presencia/ausencia de los pinos vivos sobre: i) el reclutamiento de encinas posteriores al manejo; ii) la altura y el diámetro basal en 2012 de las plántulas anteriores y posteriores al manejo; y iii) la supervivencia de las plántulas anteriores y posteriores al manejo. Los análisis se llevaron a cabo con el programa R versión 2.12.0 (R Development Core Team 2012), y la significación de los efectos de los factores testados se estudió mediante la comparación de modelos con y sin el factor, con “likelihood ratio tests” (Crawley 2013). Se utilizaron modelos mixtos para eliminar la pseudorreplicación resultante del diseño experimental.

El reclutamiento de plántulas posteriores al manejo se analizó mediante un modelo mixto lineal con la función “lmer” del paquete “lme4” (Bates et al. 2012), utilizando como variable respuesta la raíz cuadrada de la densidad de encinas (en unidades por hectárea). Se estableció la sub-parcela como variable aleatoria y se utilizó su área total como peso del muestreo. Como factores fijos se utilizaron el año, la presencia/ausencia de pinos vivos, el tratamiento de la madera quemada y las interacciones entre el año y cada una de las otras variables por separado. Posteriormente se

realizó un modelo similar para el reclutamiento fuera del dosel de los pinos vivos, excluyendo a éstos como factor.

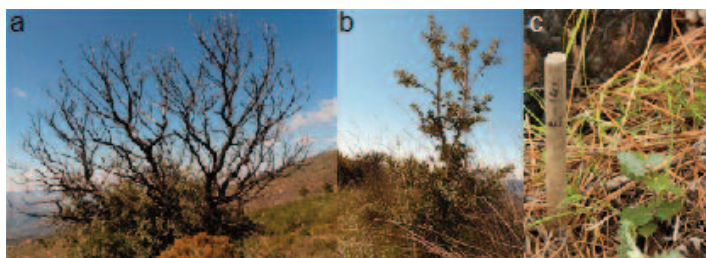
La altura y el diámetro basal de los tallos en 2012 se analizaron por separado mediante modelos mixtos lineales, usando la función “lme” del paquete “nlme” (Pinheiro et al. 2012). El tratamiento de la madera quemada y la presencia/ausencia de pinos vivos fueron las variables explicativas. La sub-parcela fue considerada como variable aleatoria y se consideró heterocedasticidad a este nivel. La variable respuesta se transformó mediante logaritmos para mejorar la homogeneidad de la varianza entre sub-parcelas. Este análisis se realizó por separado para cada cohorte de encinas (entendiendo cohorte como la totalidad de plántulas halladas en un año determinado).

La supervivencia de las plántulas desde el año de su detección en la parcela hasta 2012 se analizó mediante modelos mixtos generalizados con errores binomiales, utilizando la función “lmer”, para cada cohorte por separado. De nuevo, el factor aleatorio fue la sub-parcela y los factores fijos fueron el tratamiento de la madera quemada y la presencia/ausencia de pinos vivos.



**Figura 1.** Fotografía aérea de la parcela experimental, delimitada por la línea naranja, hecha en 2007 (un año después de la implementación de los tratamientos de la madera quemada). La parte superior de la foto está orientada al ENE y hacia la máxima altitud de la parcela experimental. El círculo verde marca el núcleo más cercano de encinas productoras de bellotas. Los tres polígonos de color más claro dentro de la parcela (arriba en el centro, centro a la izquierda y abajo a la derecha) son las réplicas del tratamiento Extracción, los más oscuros (arriba a la izquierda, centro a la derecha y abajo en el centro) corresponden al tratamiento Control y los de tono intermedio (arriba a la derecha, centro y abajo a la izquierda) corresponden al tratamiento Ramas. En la parcela (en dos réplicas del Control y una de Extracción) se observan manchas verdes de pinos que sobrevivieron al incendio y no fueron talados. El aterrazamiento del terreno es notorio por las líneas paralelas tanto dentro como alrededor de la parcela. Foto cortesía de la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.

**Figure 1.** Aerial photography of the study plot, delimited by the orange line, taken in 2007 (one year after the implementation of the burnt-wood management treatments). The upper part of the photography is oriented towards the ENE and the maximum altitude. The green circle shows the nearest group of mature, acorn-producing Holm oaks. Within the plot, polygons of different colours are indicative of the burnt-wood treatments: the three darkest ones (e.g. upper left corner) are the Control treatment, where no action was taken; the lightest ones (e.g. lower right corner) are the Extraction treatment, where trunks were felled and piled and branches were masticated, and the intermediate ones (e.g. in the centre) are the Partial Intervention treatment, where most of the burnt trees were cut but the branches were left lying on the ground. Some green patches are visible within the plot, which contain pines that survived the fire and were left standing. Parallel lines within and around the plot are terraces. Photo courtesy of the Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.



**Figura 2.** Categorías de encina halladas en la parcela experimental: a) rebrotes grandes (>35 cm), no incluidos en el presente estudio; b) plántulas anteriores al manejo, la mayoría de las cuales presumiblemente son rebrotes de plántulas de pequeño tamaño que se localizaban bajo el pinar que ardió; c) plántulas posteriores al manejo, reclutadas después del incendio y mayoritariamente bajo los pinos que permanecieron en pie después del incendio. Las fotografías fueron hechas en febrero de 2013.

**Figure 2.** Categories of Holm oaks found in the experimental plot: a) large resprouts (>35 cm height), excluded from the present study; b) seedlings emerged previous to burnt-wood management, most of which were likely post-fire resprouts; c) seedlings emerged after burnt-wood management, recruited after the fire mainly underneath standing trees. Photos were taken in 2013.

## Resultados

### Plántulas anteriores al manejo

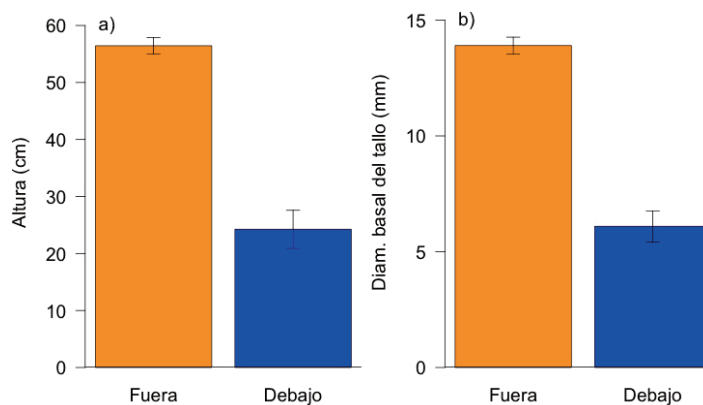
Hallamos un total de 801 encinas reclutadas antes del establecimiento de los tratamientos de la madera quemada. En 2006, el 61 % de estas plántulas se hallaban en las tres réplicas más cercanas a las encinas maduras; es decir, existió un efecto positivo de la proximidad de la fuente de bellotas sobre el reclutamiento anterior al manejo. Ese mismo año, la altura de estas plántulas era de  $12.2 \pm 0.2$  cm (media  $\pm 1$  err. est.) y su diámetro basal medio era de  $3.1 \pm 0.0$  mm. En 2012, estas plántulas alcanzaron  $55.1 \pm 1.4$  cm de altura y  $13.6 \pm 0.4$  mm de diámetro, sin diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 1a). El dosel de los pinos vivos redujo aproximadamente un 50 % estos valores (Fig. 3). En contraste, la presencia de pinos vivos incrementó la supervivencia de las plántulas anteriores al manejo (Tabla 1a y 1b).

### Plántulas posteriores al manejo

Entre 2007 y 2012 se reclutaron 447 nuevas plántulas. Excluyendo las plántulas debajo de los pinos vivos, este reclutamiento difirió entre los tratamientos de la madera quemada pero no significativamente debido a la gran variabilidad entre réplicas (97 plántulas en el Control frente a 34 en el tratamiento Extracción y 33 en el tratamiento Ramas;  $\chi^2 = 3.7$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.16$ ) y varió significativamente entre años ( $\chi^2 = 16.9$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ). Al incluir en los análisis las plántulas reclutadas debajo de los pinos vivos surge una interacción significativa entre la presencia de éstos y el año ( $\chi^2 = 4.9$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.03$ ): debajo de los pinos vivos se reclutó el 63 % del total de las plántulas a pesar de suponer sólo el 8.5 % de la superficie de la parcela, y este efecto positivo de los pinos vivos se fue incrementando con el paso de los años (Fig. 4). La cobertura de pinos vivos redujo significativamente la altura de las plántulas de las cohortes de 2007 y 2009 y el diámetro de todas las cohortes menos la de 2011 (Tabla 1a). En contraste, la supervivencia de las plántulas reclutadas fue significativamente mayor debajo de los pinos vivos en el caso de las cohortes de 2007, 2008 y 2010 (Tabla 1a y 1b), tal y como ocurrió con las plántulas anteriores al manejo.

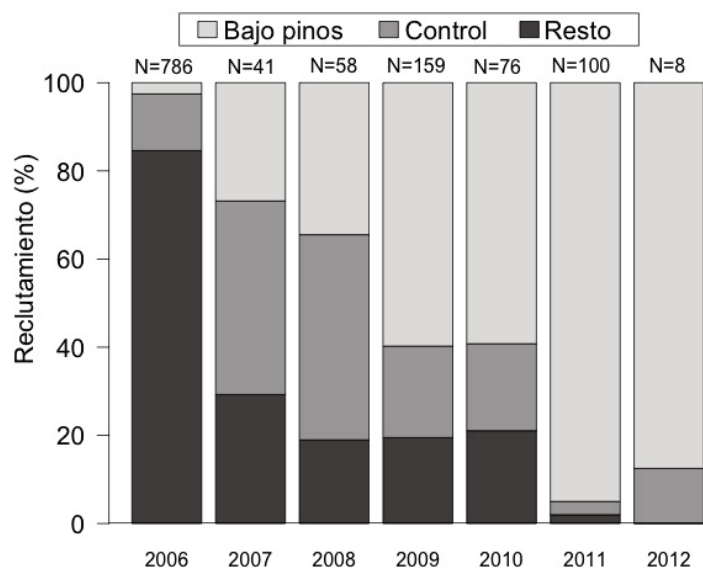
## Discusión

Nuestro estudio mostró patrones contrapuestos en el proceso de regeneración natural post-incendio de la encina. Por una parte, la permanencia de árboles en pie, estuviesen vivos o muertos, favoreció la dispersión de bellotas hacia estas áreas. La supervivencia de las encinas reclutadas bajo el dosel de los pinos que sobrevivieron al incendio fue también mayor que fuera del dosel.



**Figura 3.** Tamaño alcanzado en 2012 por las encinas reclutadas antes del manejo de la madera quemada en función del emplazamiento o no bajo el dosel de pinos vivos. Estas encinas incluyen tanto rebrotes de encinas quemadas como plántulas emergidas después de la dispersión de bellotas con posterioridad al incendio pero antes de la implementación de los tratamientos selvícolas. El número de encinas medidas emplazadas fuera y bajo el dosel de los pinos vivos fue de 426 y 18, respectivamente. Las barras de error muestran  $\pm 1$  error estándar.

**Figure 3.** Size in 2012 of Holm oak seedlings recruited before burnt-wood management relative to the presence of a live pine canopy (Fuera= out of the canopy; Debajo= below). These plants include post-fire resprouts as well as seedlings emerged from acorns dispersed after the fire but before treatment implementation. These means are based on 426 seedlings out of the canopy and 18 below it. Error bars indicate  $\pm 1$  SE.



**Figura 4.** Proporción del reclutamiento de encinas a) bajo los pinos vivos, b) en el tratamiento Control excluyendo el área de pinos vivos o c) en cualquier otro punto de la parcela. El tratamiento Control adquirió gran importancia inmediatamente después de la implementación de los tratamientos pero la fue perdiendo conforme caían los pinos quemados. En cambio, la proporción de encinas reclutadas bajo los pinos vivos se incrementó constantemente. El gran porcentaje de encinas reclutadas hasta 2006 en el resto de la parcela se explica por la cercanía de una de las réplicas de Extracción al núcleo de encinas productoras de bellotas (Fig. 1).

**Figure 4.** Proportion of recruited seedlings found a) underneath the surviving pines; b) in the Control treatment but excluding the patches of live pines, or c) in any other part of the plot. Most of the recruitment in the first years occurred in the Control treatment, although this effect was reduced as the burnt tree trunks collapsed. In contrast, the proportion of seedling recruitment found under the surviving pines steadily increased. The great proportion of seedlings found in the rest of the plot in 2006 can be explained by the proximity of the nearest oak patch to one of the replicates of the Extraction treatment (Fig. 1).



**Tabla 1.** a) Resultados de los modelos mixtos utilizados para evaluar la altura, el diámetro y la supervivencia en 2012 de las cohortes de encinas en función del tratamiento de la madera quemada y el emplazamiento respecto al dosel de pinos vivos y b) valores medios de supervivencia en función de esta última variable.

**Table 1.** a) Results of the mixed models used to analyse stem height and diameter and seedling survival in 2012 for all seedling cohorts, and b) average percent survival. Bajo pinos= underneath the pine canopy; Fuera pinos= out of the canopy.

a)	Var. respuesta	Var. explicativa	Plántulas anteriores manejo			Plántulas posteriores manejo (cohorte)		
						2007	2008	2009
Altura <sup>1</sup>	Tratamiento		<i>0.1</i>	<i>3.0</i>	<i>1.3</i>	<b>10.8</b>	<i>0.8</i>	<i>0.5</i>
		Pinos	<b>28.7</b>	<b>10.2</b>	<i>1.6</i>	<b>8.5</b>	<i>24.6</i>	<i>1.0</i>
Diámetro <sup>1</sup>	Tratamiento		<i>3.5</i>	<i>3.3</i>	<i>3.1</i>	<b>9.9</b>	<i>0.5</i>	<i>0.3</i>
		Pinos	<b>27.7</b>	<b>10.0</b>	<b>4.7</b>	<b>14.4</b>	<b>22.7</b>	<i>0.7</i>
Supervivencia <sup>2</sup>	Tratamiento		<i>0.7</i>	<i>1.8</i>	<b>6.2</b>	<i>0.1</i>	<b>6.2</b>	<i>3.9</i>
		Pinos	<b>11.1</b>	<b>4.5</b>	<b>10.3</b>	<i>0.1</i>	<b>5.9</b>	<i>2.2</i>
b)			Emplazamiento					
Supervivencia <sup>3</sup> (%)	Bajo pinos		92.3	81.8	65.0	52.0	80.0	87.6
	Fuera pinos		55.3	50.0	34.3	55.7	61.3	33.3

Los valores en negrita corresponden a efectos significativos ( $P \leq 0.05$ ) y los valores en cursiva a efectos no significativos.

<sup>1</sup> Modelo mixto utilizando la función lme. Los valores son likelihood ratios. Las variables respuesta fueron transformadas mediante logaritmos.

<sup>2</sup> Modelo mixto generalizado binomial con la función lmer. Los valores son  $\chi^2$ .

<sup>3</sup> Valores medios de supervivencia en función de la presencia o ausencia del dosel de pinos vivos.

Figures in bold indicate significant effects at  $P \leq 0.05$ , and numbers in italics are non-significant.

<sup>1</sup> Mixed model run with the lme function. Values shown are likelihood ratios. The response variables were log-transformed prior to analysis.

<sup>2</sup> Generalised linear mixed model with binomial errors run with the lmer function. Values are  $\chi^2$ .

<sup>3</sup> Average survival according to the presence or absence of a pine canopy above the seedling.

Sin embargo, el crecimiento de las encinas reclutadas bajo el dosel fue mucho menor, y estos patrones se observaron tanto en las encinas reclutadas antes del manejo post-incendio (probablemente una mezcla de rebrotes y plántulas) como en la mayoría de las cohortes de plántulas reclutadas después del incendio. Además de la permanencia de pinos vivos, la presencia de pinos quemados en pie en el tratamiento Control también atrajo dispersión por arrendajo y llevó a un mayor reclutamiento de encinas, aunque la variabilidad espacial en el reclutamiento fue tan grande que este efecto no fue estadísticamente significativo.

### Dispersión de semillas y supervivencia de plántulas

El efecto neto de la presencia de árboles en pie sobre el reclutamiento de encinas estuvo en buena medida determinado por las preferencias de hábitat del principal agente dispersor, el arrendajo (Castro et al. 2011). Este hecho fue patente tanto antes del incendio, pues había reclutamiento de encinas debajo del dosel de pinos que ardió, como posteriormente al mismo, cuando hubo mayor reclutamiento debajo de pinos en pie, ya estuviesen vivos o quemados. En la zona de estudio se han hecho muestreos de utilización de los tratamientos experimentales como hábitat del arrendajo, así como de la dirección de los vientos de dispersión, y en ambos casos se ha identificado un efecto positivo de las zonas con presencia de pinos en pie, aunque fuesen troncos quemados, sobre el reclutamiento de la encina (Castro et al. 2012). Sin embargo, aunque en los primeros años después del incendio hubiese un importante reclutamiento de encinas debajo de los pinos quemados (en el tratamiento Control), la tendencia posterior fue de una reducción de este reclutamiento (Fig. 4). Ello lo atribuimos principalmente a que a lo largo de los cinco años posteriores al incendio fueron cayendo los árboles. Suponemos que, al ser el arrendajo un ave de bosque (Bossema 1979; Pons y Pausas 2008), la pérdida de una estructura vertical del hábitat redujo su idoneidad para esta ave que, a su vez, comenzó a dispersar mayor proporción de bellotas hacia las zonas con pinos vivos. De este modo, la presencia de estructuras verticales en el ecosistema, como en el caso de nuestro tratamiento Control durante los primeros años y las manchas de pinos vivos durante más tiempo, representó un elemento

de soporte en la interacción mutualista entre el arrendajo y la encina, así como del servicio ecosistémico de dispersión que ésta implica (Hougnier et al. 2005).

La supervivencia de las plántulas también fue mayor bajo el dosel de los pinos vivos. Este efecto positivo del dosel fue notorio tanto para las plántulas anteriores al manejo, probablemente en su mayoría rebrotes, como para las plántulas que emergieron después de la implementación de los tratamientos post-incendio. En contraste, el factor tratamiento no tuvo el efecto esperado. Los tratamientos Ramas y Control mejoraron las condiciones microclimáticas debido al efecto de la cobertura de ramas y troncos (Castro et al. 2011), pero el efecto de los pinos vivos sobre las condiciones microclimáticas presumiblemente fue más intenso que el de las ramas esparcidas en dichos tratamientos. Así, en nuestro caso, este efecto positivo de los pinos vivos por mejorar las condiciones microclimáticas y como consecuencia reducir la evaporación y potencialmente la foto-inhibición (Zavala et al. 2000; Rey Benayas et al. 2005) tuvo un mayor peso para la supervivencia de las encinas que la posible competencia ejercida por los mismos (Valladares y Percy 2002). La mejora microclimática puede ser esencial para la supervivencia de las plántulas, pues sobrevivir a las primeras sequías estivales en ambientes mediterráneos es el factor más limitante para la supervivencia de las plántulas de encina (Rey Benayas 2005) y de otras especies mediterráneas (Castro et al. 2004; 2006; Rey Benayas et al. 2005; Matías et al. 2012). Nuestros resultados de supervivencia coinciden con los de otros estudios que demuestran el efecto positivo que la sombra ejerce sobre los individuos juveniles de encina (Zavala et al. 2000; Rey Benayas et al. 2005).

Por otra parte, tanto la supervivencia como el reclutamiento de encinas pudieron verse afectados por la competencia con otras especies. Dos años después del incendio, la cobertura vegetal en la parcela era de aproximadamente del 50 % (Leverkus et al. 2014), mientras que en 2012 ya había zonas prácticamente intransitables debido a la alta cobertura de plantas (especialmente de especies arbustivas como *Ulex parviflorus* y *Adenocarpus decorticans*; obs. pers.). Este incremento en la cobertura pudo haber generado que el reclutamiento de encinas pasase de estar limitado por semillas a estar también limitado por el espacio (Crawley y Long 1995): por

una parte, con una gran cobertura vegetal los arrendajos podrían tener dificultades en encontrar un sitio donde enterrar una bellota y, por otra, las encinas reclutadas debajo de tal cobertura tendrían que soportar una competencia muy fuerte. Como la mayor cobertura vegetal desde el segundo hasta el último año de estudio se encontró en el tratamiento Control (Leverkus et al. 2012; 2014), esta limitación de espacio pudo haber contribuido a la reducción en el reclutamiento de encinas en este tratamiento a lo largo del tiempo (Fig. 4)

### Crecimiento de plántulas

El dosel de pinos vivos incrementó el reclutamiento y la supervivencia de las encinas pero redujo su crecimiento, lo cual sugiere la presencia de conflictos demográficos (Pérez-Ramos et al. 2012) en el ciclo de regeneración post-incendio de la encina y coincide con los resultados de otros estudios (Zavala et al. 2000; Kabeya et al. 2003; Galiano et al. 2013). Aunque la encina tolera ciertos niveles de sequía, se ha mostrado que unos niveles intermedios de sombra pueden mejorar su balance hídrico (Zavala et al. 2000). Sin embargo, la sombra producida por los pinos está asociada a la extracción por parte de éstos de agua y nutrientes, por lo cual el contenido hídrico en el suelo bajo su dosel puede llegar a ser inferior al de las zonas soleadas (Valladares y Pearcy 2002). En nuestro estudio, el incendio "liberó" de la competencia ejercida por los pinos a las encinas que habían emergido debajo del pinar y permitió su rápido crecimiento. Aplicando estos resultados al pasado de nuestra zona de estudio, consideramos el pinar que había antes del incendio como un elemento positivo para la dispersión de bellotas y la supervivencia de las encinas emergidas mientras éstas desarrollaban su sistema radicular. Posteriormente, el incendio generó una ventana de oportunidad para el crecimiento y desarrollo de las encinas. Después del incendio, los pinos vivos que quedaron ejercieron un papel similar: el de favorecer la entrada de bellotas y la supervivencia de las encinas hasta que una nueva perturbación las libere de la competencia y permita su crecimiento.

### Implicaciones para el manejo post-incendio

En nuestro estudio, la presencia de encinas favoreció la recuperación de la vegetación tras el incendio tanto por su capacidad de rebrote como por el reclutamiento posterior al incendio debido a la dispersión de bellotas por los arrendajos. Nuestros resultados también muestran que el manejo del hábitat post-incendio puede alterar los patrones de reclutamiento y establecimiento de la encina. Como mensajes principales de este trabajo obtenemos que:

- Muchos pinares de reforestación tienen bajo el dosel un banco de encinas que permanecen pequeñas debido a la competencia de los pinos. Al quemarse, estas encinas pueden rebrotar y crecer adecuadamente, con lo cual, en función de los objetivos de la restauración y la densidad existente de rebrotes, en muchas zonas puede no ser necesario llevar a cabo reforestaciones con esta especie.
- La permanencia de pinos quemados en pie, al menos durante los primeros años de sucesión, puede favorecer el hábitat del arrendajo y con ello incrementar el reclutamiento de encinas en la zona incendiada (a modo de "reforestación natural y gratuita") siempre que haya árboles productores de bellotas en las cercanías.
- La permanencia de rodales de pinos que sobreviven al incendio puede suponer una mayor entrada de bellotas a medio-largo plazo y contribuir a la colonización y supervivencia de encinas y otras especies de *Quercus* en ambientes mediterráneos. En caso de una elevada cobertura restante de pinos, dichas encinas tendrán pocas posibilidades de crecer pero conferirán resiliencia al bosque ante nuevas perturbaciones.

En conclusión, recomendamos que, dentro de los objetivos de restauración del ecosistema, la gestión de los bosques quemados tenga en cuenta el potencial de regeneración natural de las plantas y los factores ambientales que puedan afectarle. Ello implica que la extracción total de la madera deje de ser una práctica realizada por defecto y que se apliquen las medidas de gestión que favorezcan la regeneración natural del ecosistema.

## Agradecimientos

Agradecemos la invitación a participar en el presente monográfico sobre *Quercus*. Reconocemos las horas de trabajo aportadas por diversos compañeros en el campo. Agradecemos a la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía y a la Dirección del Parque Natural y Nacional de Sierra Nevada por aportar los permisos para el trabajo de campo y la ejecución de los tratamientos de la madera. Este estudio fue financiado por los Proyectos CGL2008-01671 del Ministerio de Ciencia e Innovación, 10/2005 del Organismo Autónomo de Parques Nacionales y S2009AMB-1783 "REMEDINAL-2" de la Comunidad de Madrid. AL tiene una beca FPU del Ministerio de Ciencia, Cultura y Deporte (AP2010-0272).

## Referencias

- Bautista, S., Gimeno, T., Mayor, A.G., Gallego, D. 2004. Los tratamientos de la madera quemada tras los incendios forestales. En: Vallejo, V.R. y Alloza, J.A. (eds.). *La gestión del bosque mediterráneo*, pp. 547-570. Fundación Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo, Valencia, España.
- Bates, D., Maechler M., Bolker, B. 2012. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and Eigen. R package version 0.999999-0. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Bond, W.J., van Wilgen, B.W. 1996. *Fire and plants*. Chapman and Hall, London
- Bossemma, I. 1979. Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour* 70:1-117.
- Castro, J., Leverkus, A.B. 2013. La saca de la madera quemada perjudica la regeneración natural y asistida de especies forestales en el Parque Nacional de Sierra Nevada. En: Martínez Ruiz, C., Lario Leza, F.J., Fernández Santos, B. (eds.). *Avances en la restauración de sistemas forestales. Técnicas de implantación*. SECF-AEET, Madrid.
- Castro, J., R. Zamora, J.A. Hódar, J.M. Gómez, 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: Consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* 92:266-277.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A. 2006. Restoring *Quercus pyrenaica* forests using pioneer shrubs as nurse plants. *Applied Vegetation Science* 9:137-142.
- Castro, J., Marañón-Jiménez, S., Sánchez-Miranda, A., Lorite, J. 2010a. Efecto del manejo de la madera quemada sobre la regeneración forestal post-incendio: desarrollo de técnicas blandas de restauración ecológica. En: Ramírez, L., Asensio, B. (eds.). *Proyectos de investigación en parques nacionales 2006-2009*, pp. 139-157. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Madrid, España.
- Castro, J., Moreno-Rueda, G., Hódar, J.A. 2010b. Experimental test of post-fire management in pine forests: impact of salvage logging versus partial cutting and nonintervention on bird-species assemblages. *Conservation Biology* 24:810-819.
- Castro, J., Allen, C.D., Molina-Morales, M., Marañón-Jiménez, S., Sánchez-Miranda, Á., Zamora, R. 2011. Salvage logging versus the use of burnt wood as a nurse object to promote post-fire tree seedling establishment. *Restoration Ecology* 19:537-544.
- Castro, J., Puerta-Piñero, C., Leverkus, A.B., Moreno-Rueda, G., Sánchez-Miranda, A. 2012. Post-fire salvage logging alters a key plant-animal interaction for forest regeneration. *Ecosphere* 3:1-12.
- Castro, J., Leverkus, A.B., Marañón-Jiménez, S., Serrano-Ortiz, P., Sánchez-Cañete, E.P., Reverter, B.R., Guzmán-Álvarez, J.R., Kowalski, A.S. 2013. Efecto del manejo de la madera quemada sobre la restauración y regeneración post-incendio: implicaciones para la gestión y para el conjunto del ecosistema. En: *Libro de actas del 6º Congreso Forestal Español*. Sociedad Española de Ciencias Forestales, Vitoria-Gasteiz, España.
- Crawley, M.J. 2013. *The R Book* (2 edición). Wiley and Sons, Nueva Delhi.
- Crawley, M.J., Long, C.R. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology* 83, 683-696.
- Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., Eugenio, M., Granzow-de la Cerda, Í., Lloret, F. 2013. Seedling emergence and growth of *Quercus* spp. following severe drought effects on a *Pinus sylvestris* canopy. *Journal of Vegetation Science* 24: 580-588.
- Gómez, J.M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26:573-584.

- Gómez, J.M. 2004. Importance of microhabitat and acorn burial on *Quercus ilex* early recruitment: non-additive effects on multiple demographic processes. *Plant Ecology* 172:287–297.
- Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C., Schupp, E. W. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia* 155:529–37.
- Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A., Bonet, F.J., Zamora, R. 2009. Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along abiotic and biotic gradients. *Ecological applications* 19:2124–2141.
- Hougnier, C., Colding, J., Söderqvist, T. 2005. Economic valuation of a seed dispersal service in the Stockholm National Urban Park, Sweden. *Ecological Economics* 59:364–374.
- IPCC 2007. Regional Climate Projections. En: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido y Nueva York, Estados Unidos.
- Kabeya, D., Sakai, A., Matsui, K., Sakai, S. 2003. Resprouting ability of *Quercus crispula* seedlings depends on the vegetation cover of their microhabitats. *Journal of Plant Research*, 116:207–216.
- Koivula, M., Spence, J.R. 2006. Effects of post-fire salvage logging on boreal mixed-wood ground beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae). *Forest Ecology and Management* 236:102–112.
- Leverkus, A.B., Puerta-Piñero, C., Guzmán-Álvarez, J.R., Navarro, J., Castro, J. 2012. Post-fire salvage logging increases restoration costs in a Mediterranean mountain ecosystem. *New Forests* 43:601–613.
- Leverkus, A.B., Castro, J., Puerta-Piñero, C., Rey Benayas, J.M. 2013. Suitability of the management of habitat complexity, acorn burial depth, and a chemical repellent for post-fire reforestation of oaks. *Ecological Engineering* 53:15–22.
- Leverkus, A.B., Lorite, J., Navarro, F.B., Sánchez-Cañete, E.P., Castro, J. 2014. Post-fire salvage logging alters species composition and reduces cover, richness, and diversity in Mediterranean plant communities. *Journal of Environmental Management* 133:323–331.
- Lindenmayer, D.B., Burton, P.J., Franklin, J.F. 2008. *Salvage logging and its ecological consequences*. Island Press, Estados Unidos.
- Marañón, T., Ibáñez, B., Anaya-Romero, M., Muñoz-Rojas, M., Pérez-Ramos, I.M. 2012. Oak trees and woodlands providing ecosystem services in Southern Spain. En: I. D. Rotherham, C. Handley, M. Agnoletti, T. Samojlik (eds.), *Trees beyond the wood conference proceedings*, pp. 369–378. Wildtrack Publishing, Sheffield, Reino Unido.
- Matías, L., Quero, J.L., Zamora, R., Castro, J. 2012. Evidence for plant traits driving specific drought resistance. A community field experiment. *Environmental and Experimental Botany* 81: 55-61.
- McIver, J.D., Starr, L. 2001. A literature review on the environmental effects of postfire logging. *Western Journal of Applied Forestry* 16:159-168.
- McIver, J.D., Ottmar, R. 2007. Fuel mass and stand structure after post-fire logging of a severely burned ponderosa pine forest in northeastern Oregon. *Forest Ecology and Management* 238:268–279.
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M., DebRoy, S., Sarkar, D., and the R Development Core Team. 2012. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-103.
- Pausas, J.G. 2004. Changes in fire and climate in the Eastern Iberian Peninsula (Mediterranean Basin). *Climatic Change* 63:337–350.
- Pérez-Ramos, I.M., Urbieta, I.R., Zavala, M.A., Marañón, T. 2012. Ontogenetic conflicts and rank reversals in two Mediterranean oak species: implications for coexistence. *Journal of Ecology* 100:467–477.
- Pons, J., Pausas, J. G. 2008. Modelling jay (*Garrulus glandarius*) abundance and distribution for oak regeneration assessment in Mediterranean landscapes. *Forest Ecology and Management* 256:578–584.
- Puerta-Piñero, C., Sánchez-Miranda, A., Leverkus, A., Castro, J. 2010. Management of burnt wood after fire affects post-dispersal acorn predation. *Forest Ecology and Management* 260:345–352.
- Paulido, F.J., Díaz, M. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: A whole-cycle approach. *Écoscience* 12:92–102.
- Purdon, M., Brais, S., Bergeron, Y. 2004. Initial response of understorey vegetation to fire severity and salvage-logging in the southern boreal forest of Québec. *Applied Vegetation Science* 7:49–60.
- R Development Core Team 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
- Rey Benayas, J.M., Navarro, J., Espigares, T., Nicolau, J.M., Zavala, M.A. 2005. Effects of artificial shading and weed mowing in reforestation of Mediterranean abandoned cropland with contrasting *Quercus* species. *Forest Ecology and Management* 212:302–314.
- Rodà, F., VayReda, J., NiNyeRola, M. 2009. 9340 Encinares de *Quercus ilex* y *Quercus rotundifolia*. En: VV.AA., *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid, España.
- Valladares, F., Pearcy, R.W. 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment* 25:749–759.
- Valle, F. (Ed.) 2003. *Mapa de series de vegetación de Andalucía*. Ed. Rueda, Madrid, España.
- Whelan, R.J. 1995. *The ecology of fire*. Cambridge studies in Ecology. Cambridge University, Cambridge, Reino Unido.
- Zavala, M.A., Espelta, J.M., Retana, J. 2000. Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of Holm oak-Aleppo pine forests. *The Botanical Review* 66:119–149.