

9CFE-1679



Capacidad de regeneración del *Pinus nigra* en Cataluña: paisaje, micrositio y refugios

MÉNDEZ-CARTÍN, A.L (1,2), COLL, L. (1,2), KRAWCHUK, M.A. (3), GELABERT, P.J. (1), BLANCO RODRÍGUEZ, M.A. (1,2), FONTOVA-MUSTÉ, A. (1), MEDIALDEA, M. (1), AMEZTEGUI, A (1,2).

(1) Departamento de Agricultura y Ciencias Forestales e Ingeniería (DCEFA), Universitat de Lleida.

(2) Joint Research Unit CTFC-AGROTECNIO-CERCA.

(3) Department of Forest Ecosystems and Society, Oregon State University (OSU).

Resumen

La capacidad de persistencia de las especies no serótinas – como el *Pinus nigra* – tras los incendios forestales depende de la presencia de suficientes áreas de vegetación no quemada, conocidas como islas o refugios. En este trabajo pretende entender los factores limitantes y potenciadores de la regeneración post incendio del pino laricio, para explicar sus patrones de recuperación natural tras los incendios. Se utilizaron orto-imágenes del PNOA, información LiDAR y el Mapa Forestal Español para determinar los refugios. Basado en ellos, se obtuvieron métricas del paisaje post incendio. Además, se calculó la probabilidad de dispersión ponderada (DWD) utilizando estadística focal ponderada y se tomaron datos de abundancia de regenerado en 200 parcelas de campo. Finalmente, se aplicaron modelos *random forest* que mostraron la importancia de las métricas de paisaje, los factores de dispersión de semilla y factores de micrositio en la capacidad de regeneración y la abundancia de regenerado. Se observa que, aunque la disponibilidad de semilla es la variable de paisaje que mejor determina la presencia de regenerado, la irregularidad del refugio y la variabilidad de tamaños en el paisaje afecta a la capacidad de regeneración. No obstante, las variables de micrositio son las que mejor explican la abundancia de regenerado, limitando su regeneración en sitios próximos a los refugios.

Palabras clave

Recuperación post fuego, perturbación forestal, incendios forestales, bosque mediterráneo.

1. Introducción

En el Mediterráneo los incendios forestales han sido agentes de modelización de la dinámica forestal; promoviendo que las especies vegetales hayan forjado adaptaciones específicas a regímenes de fuego concretos (PAUSAS & KEELEY). Estas adaptaciones permitieron su resiliencia en el ecosistema, ya sea reduciendo la mortalidad de los adultos tras el incendio o asegurando una adecuada recuperación de estos después del paso del fuego (PAUSAS, 2019). Sin embargo, el



incremento en las temperaturas, la reducción de la precipitación y el abandono de tierras han aumentado la frecuencia y severidad de los incendios forestales (PAUSAS, 2004), alargando la prolongación de la temporada de incendios. Esto pone en peligro la resiliencia de los ecosistemas, ya que los cambios en los regímenes comprometen la continuidad de las especies no serótinas, como el *Pinus nigra sub salzmannii*, que depende de la dispersión de semillas de los árboles remanentes – que a menudo se agrupan en las llamadas *islas* o refugios – para regenerar (MARTÍN-ALCÓN & COLL, 2016).

En Cataluña, los incendios forestales de alta intensidad han limitado la regeneración post-incendio del *P. nigra* (pino laricio), al reducir las fuentes semilleras en el paisaje. Por tanto, grandes extensiones de bosques de pino laricio se han transformado en rodales dominados por robles o matorrales después de estos incendios (CANELLES et al., 2019). Sin embargo, en algunas zonas este pino ha podido regenerar, siempre y cuando se encuentre próximo a fuentes semilleras, ya sean refugios dentro del incendio o bosques alrededor del perímetro quemado (MARTÍN-ALCÓN & COLL, 2016). En consecuencia, los refugios son un mecanismo muy importante para la resiliencia contra el fuego de los ecosistemas a nivel de paisaje, sobre todo en incendios de grandes dimensiones donde muchas zonas quemadas pueden quedar fuera del alcance para las semillas procedentes de los bordes del incendio (RODMAN et al., 2023). En Estados Unidos se ha demostrado que una mayor abundancia de refugios aumenta la recuperación post-incendio de los bosques, al registrarse una mayor capacidad de regeneración (DOWNING et al., 2019). Sin embargo, en el ámbito Mediterráneo aún no se tiene conocimiento sobre como las características espaciales de los refugios pueden condicionar la regeneración del pino laricio y si la configuración del paisaje post incendio puede afectar a su recuperación.

Más allá de los factores de paisaje y de la proximidad a la fuente semillera, el éxito de la regeneración post incendio de *P. nigra* también depende de su capacidad para resistir la competencia o crear interacciones de facilitación con otras especies (CHRISTOPOULOU et al., 2014, SÁNCHEZ-PINILLOS et al. 2018). Esta especie ha demostrado tener una baja capacidad competitiva al enfrentarse a especies rebrotadoras bajo condiciones de estrés hídrico (Sánchez-Pinillos et al. 2018). Por lo que su capacidad de regeneración puede estar estrechamente vinculada con factores locales. Sin embargo, la disponibilidad de refugios en el paisaje circundante sigue siendo crucial para su recuperación, por lo que se hace fundamental considerar especialmente las interacciones entre los refugios, su estructura, y factores ambientales y estacionales (Ej. clima, competición) que pueden modular su capacidad de regeneración (BUSBY & HOLZ, 2022).

Por todo ello, es crucial aproximar el estudio del papel de los refugios en la regeneración post incendio desde una perspectiva integradora, que permita la comprensión de los roles de diferentes factores de paisaje, microestación y sus interacciones en la modulación de la regeneración post incendio del pino laricio. En este documento se presenta el trabajo realizado en los ámbitos de ecología de paisaje y ecología de perturbaciones, centrado en entender los factores limitantes y potenciadores de la regeneración post incendio del pino laricio.



1. Objetivos

1. Determinar el efecto de la configuración del paisaje en la presencia del regenerado de pino laricio después de incendios, para identificar las variables de paisaje que promueven su regeneración.
2. Determinar el efecto de la dispersión de semilla, factores micro climáticos asociados a los refugios y posibles relaciones de facilitación, en la abundancia del regenerado del pino laricio en Cataluña.

1. Metodología

a. Área de estudio

El estudio se realizó en zonas con poblaciones de *Pinus nigra subsp. salzmannii* afectadas por incendios de alta severidad en Cataluña Central. En esta comunidad autónoma, el pino laricio se encuentra principalmente distribuido en la región del Prepirineo y la cordillera Prelitoral, a elevaciones entre 500 y 1600 msnm y en una zona de transición entre bosques de altura y bosques xéricos mediterráneos. Esta especie se encuentra incluida en el listado de especies amenazadas de la Unión Europea (Resolución 4/1996, Convención sobre la conservación de los hábitats y vida silvestre europea), debido a su dificultad para regenerar. Sus semillas y regenerado sufren altos índices de depredación y presenta una alta sensibilidad a factores climáticos (CERRO BARJA et al., 2009, LUCAS-BORJA et al., 2021). Además, el *P. nigra* es una especie no serótina, altamente sensible a fuegos de alta intensidad que han ocasionado altos impactos en sus poblacionales.

Para este estudio se muestrearon 270 sitios inmersos dentro de cuatro incendios forestales de alta severidad ocurridos entre 1994 y 2003. Los fuegos se seleccionaron considerando la distribución del *P. nigra*, optando por los dos fuegos más grandes y de mayor afectación a las poblaciones del pino laricio, así como dos fuegos más pequeños, pero de alta intensidad ubicados en la cordillera Prelitoral. Los fuegos seleccionados fueron: Montmajor (1994), Pontils (1994), Solsonès (1998), Sant Llorenç de Savall (2003). Estos representan un 84,6% del total del área quemada en *P. nigra* en las últimas tres décadas (Figura 1).

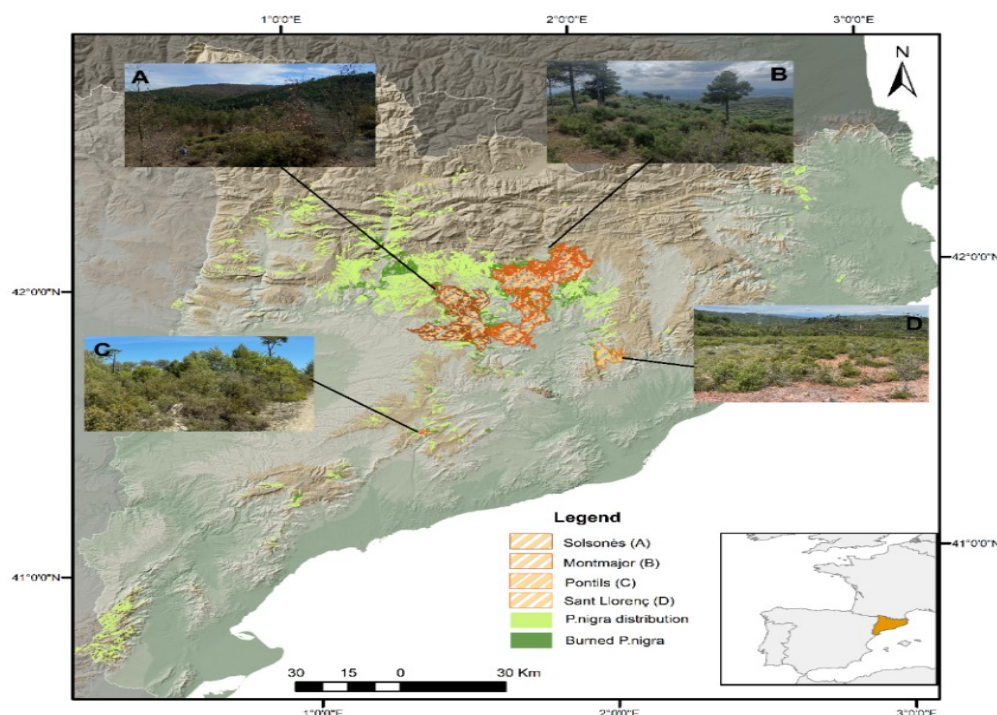


Figura 1. Ubicación de los fuegos en Cataluña. El verde claro indica la distribución de *Pinus nigra*, el verde oscuro representa el área quemada en el periodo de estudio. Los cuatro perímetros de incendio están en diferentes tonos de anaranjado: A) Solsonès, B) Montmajor, C) Pontils y D) Sant Llorenç.

1. Identificación de las islas no quemadas

Los refugios o islas no quemadas fueron delimitadas siguiendo la metodología definida por DOWNING et al (2019), donde se identifican los árboles sobrevivientes siete años después del incendio; evitando así la sobre o subestimación de los individuos quemados. Se utilizaron ortofotografías del Plan Nacional de Información Geográfica (PNOA) de 0,25x0,25 m de resolución y los perímetros de incendio para identificar mediante una clasificación supervisada de imágenes las zonas boscosas.

El ráster resultante fue transformado a una resolución de 2x2 m para optimizar el tiempo de procesamiento y fue filtrado con el vuelo *LiDAR* del PNOA (2016) para excluir todos los píxeles cuya altura máxima no estuviese en el rango de 5 a 40 m de altura. Posteriormente, todos los píxeles definidos como arbolados se agregaron en refugios, utilizando la definición de DOWNING et al., (2019). Se delimitaron los refugios pertenecientes a *P.nigra* al cruzar esta información con los polígonos dominados por pino laricio del Tercer Mapa Forestal de España (MITECO 1997).

1. Cálculo de la distancia bidimensional a la fuente semillera

La distancia bidimensional a los refugios o DWD (por sus siglas en inglés, *distance-weighted refugia density*) se calculó para toda la superficie de cada incendio



basándose en los mapas de refugios de *P. nigra*, generados según el apartado anterior. Se utilizaron ventanas móviles de 120x120 m, considerando que después 60 m los niveles de regeneración y dispersión de semillas del pino laricio son muy bajos (CHRISTOPOULOU et al., 2014). El DWD se calculó para el píxel central de la ventana móvil basándose en la cantidad y ubicación de los refugios circundantes, usando el siguiente kernel bidimensional:

$$1. \quad DWD = \frac{\sum_{i=1}^N 1}{(d_i + 1)}$$

a. Cálculo de métricas de paisaje

Donde, d_i corresponde a la distancia entre cada píxel con bosque y el píxel central, tomando en cuenta el decrecimiento exponencial de semillas y regeneración con la distancia. El resultado es un mapa de DWD con valores de distancia ponderada que van de 0 a 193.

Utilizando el mapa de refugios de pino laricio como base, se calcularon métricas de paisaje de área, forma y agregación de las islas. Las métricas se eligieron considerando evitar la correlación entre ellas y el resto de las variables que se pretendían incluir en el modelo. Las métricas seleccionadas fueron:

1. ***Coefficiente de variación del área de los refugios***: determina el grado de heterogeneidad en el tamaño de los refugios o islas.
2. ***Shape Index***: indica el grado de irregularidad del perímetro de los refugios.
3. ***Agregación***: indica la distribución espacial de los refugios, tomando valores más altos a mayor agregación.

Las métricas fueron obtenidas a nivel de clase, utilizando una ventana móvil de 200x200 m y utilizando el software FRAGSTAT generándose un mapa para cada métrica a lo largo del perímetro del incendio.

1. Muestreo de campo y extracción de datos

Se efectuó un muestreo estratificado dentro de siete categorías en cada incendio durante el 2023. Las categorías corresponden al cruce entre los valores en cuartiles del DWD y la presencia de refugios. Cuatro categorías fueron asociadas a los cuartiles de DWD sin refugios y tres a los primeros cuartiles de DWD con refugios, pues no existen refugios en el último cuartil de DWD. Todos los puntos tuvieron una distancia mínima entre sí de 100 m – correspondiente a la distancia máxima de dispersión de la especie (ORDOÑEZ et al., 2006)–, para asegurar la independencia de las muestras. Se utilizó una curva acumulativa de la abundancia de regenerado para asegurar un esfuerzo de muestreo representativo en cada incendio.



Se establecieron 94 puntos de muestreo en Montmajor, 25 en Pontils, 111 en Solsonès y 40 en Sant Llorenç de Savall y al menos una cuarta parte de los puntos de cada incendio se ubicaron dentro de refugios. En cada punto de muestreo se estableció una parcela circular de 5m de radio, donde se midió la abundancia y altura del regenerado de *P. nigra* y se recabó información sobre la composición florística, altura media y porcentaje de cobertura de las otras especies leñosas. Además, en aquellas parcelas ubicadas dentro de los refugios se midió la densidad, altura media y área basal de los pinos adultos.

Se obtuvo información topográfica de orientación, pendiente y elevación de cada parcela a partir de modelos digitales de terreno del Instituto Geológico y Cartográfico de Cataluña a 30 m de resolución (ICGC, 2020). Finalmente, se calculó el índice de aridez HLI (por sus siglas en inglés, *Heat Load Index*) de cada parcela, utilizando los valores de orientación y pendiente y el paquete de R *SpatialEco* (EVANS et al., 2023). El índice calcula la fluctuación de zona más frescas (noreste) a zonas más calientes o áridas (suroeste) en un gradiente de 0 a 1.

Los datos climáticos fueron extraídos por parcela utilizando del paquete de R *meteoland* (versión 2.2.1, De CÁCERES et al., 2023). Se obtuvo información climática de las estaciones correspondientes al AEMET (Agencia Española de Meteorología) y el METEOCAT (Servicio Meteorológico de Cataluña), correspondiente a temperatura y precipitación para el periodo 1944-2022.

1. Análisis de datos

Para responder al primer objetivo sobre el efecto de la configuración del paisaje post incendio en la presencia de regenerado de pino se realizaron modelos *random forest* de índole categórico-logístico con remuestreo y 100 repeticiones. En este análisis se evaluaron los grandes incendios forestales de Montmajor y Solsonès. Se utilizaron las métricas de paisaje, el DWD y la distancia euclídea como variables explicativas de la presencia de regenerado y se calculó la curva AUC para evaluar la idoneidad del modelo ajustado. Se consideró la clasificación de importancia de las variables para conocer su peso en la predicción y se visualizaron sus tendencias mediante PDPs (*Partial Dependent Plots*).

El segundo objetivo referente al efecto de los refugios y el micrositio en la abundancia de regeneración post-incendio, se evaluó mediante dos modelos estadísticos idénticos, uno ajustado para las parcelas ubicadas fuera y otro para aquellas situadas dentro. En este caso la abundancia de regenerado fue la variable dependiente, y como variables explicativas se utilizaron: el DWD, la cobertura arbustiva, la cobertura de *Rubus spp.*, la aridez (HLI) y la precipitación. Además, se incluyó la interacción entre la cobertura de arbustos y la aridez, para identificar posibles relaciones de facilitación entre los arbustos y la regeneración a distinto grado de aridez, como encontró TISCAR & LINARES, (2013) para regeneración de *P. nigra* en áreas no quemadas.

Se testaron modelos binomiales negativos, binomiales negativos inflados de ceros



(*zero-inflated negative binomial*) y modelos mixtos de ambos tipos. Se comparó el desempeño de los modelos utilizando el *Akaike Information Criterion* (AIC) y se comprobó su ajuste utilizando el paquete de R *DHARMA* (HARTIG, 2002). Se realizaron modelos alternativos, donde sucesivamente se elimina una variable y se compara su rendimiento con el modelo completo. Esto permitió conocer el peso que cada variable tiene para explicar la abundancia de regenerado dentro y fuera de los refugios.

1. Resultados

4.1 Configuración del paisaje, abundancia de semilla y presencia de regeneración

El modelo de presencia de regeneración presenta un ajuste aceptable ($AUC = 0,73$) y una buena precisión en la estimación de la importancia de las variables explicativas (Figura 2 a y c). Al predecir presencia de regenerado, su nivel predictivo es bueno, sin embargo, su capacidad predictiva de ausencia de regenerado es menor (Figura 2b). Esto es debido a que zonas donde tendría que existir de regenerado (probabilidad $\sim 0.5-0.75$) presentan también estimaciones de ausencia de regenerado altas, generando un segundo pico predictivo.

Las variables relacionadas con la dispersión de semillas (DWD y distancia euclídea a refugios) son las que presentan mayor capacidad explicativa de la presencia en todas las repeticiones efectuadas (Figura 2c). La distancia euclídea superó al DWD como predictora de presencia de regeneración, debido a que el paisaje parece saturarse de refugios de manera que su importancia en la recuperación del bosque disminuye después de este umbral de alrededor de 100-120 (Figura 3d). A pesar de la amplia distancia de dispersión de esta especie, la proximidad a la fuente semillera es crucial para asegurar la regeneración, ya que a partir de los 10m la probabilidad de presencia disminuye considerablemente (Figura 3f).

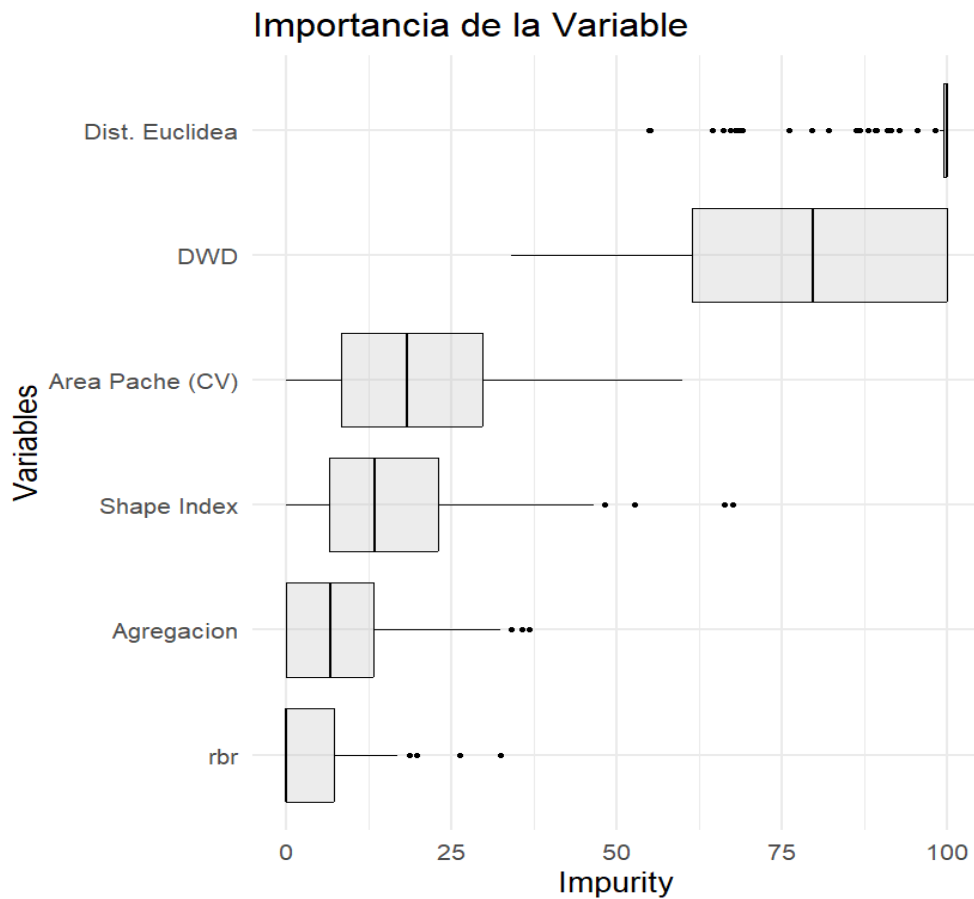


Figura 2. Importancia de las variables del modelo *random forest* para la presencia de regeneración, según su peso para todas las repeticiones.

En cuanto a las métricas de paisaje, ninguna presenta una alta importancia predictiva. Sin embargo, la variabilidad en el tamaño de los refugios y la forma del perímetro son las que mejor explican la presencia de regenerado (Figura 2c). Estas métricas indican que debe existir cierta heterogeneidad en el tamaño de los refugios, pues la probabilidad máxima de regenerado se encuentra en valores intermedios; mientras que la probabilidad de regenerado aumenta de manera continua con la irregularidad del perímetro (Figura 3).

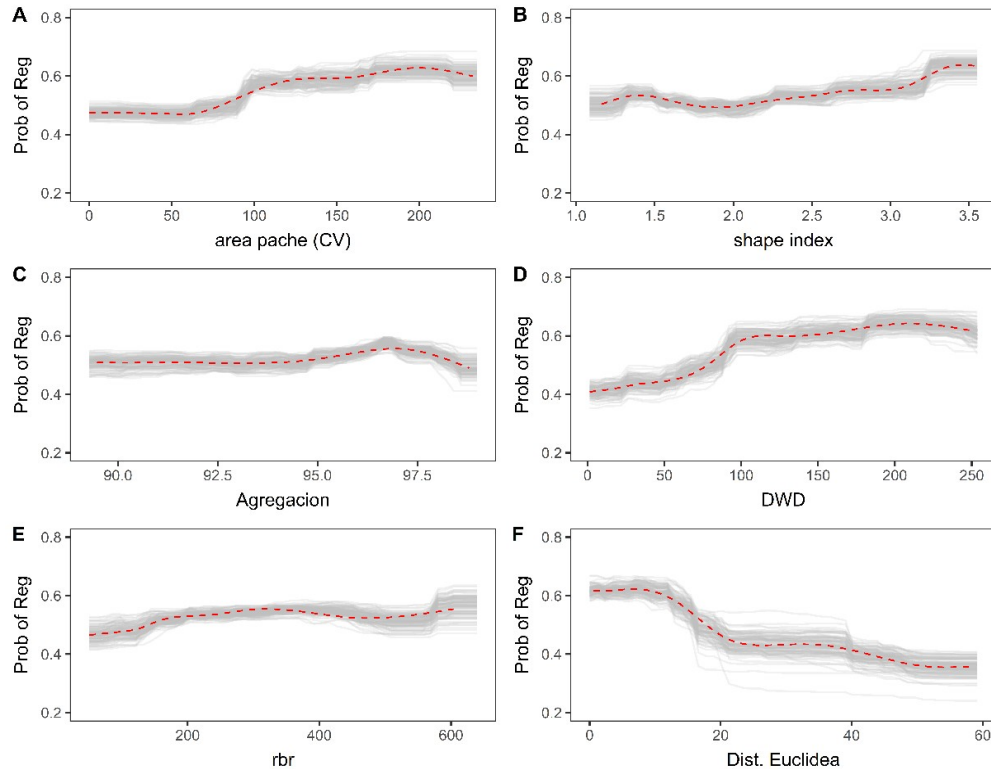


Figura 3. PDPs de cada variable explicativa del modelo. Las líneas grises representan todas las réplicas del modelo y la línea discontinua roja representa la tendencia media.

4.2 Refugios, microestación y abundancia de regeneración

Los modelos binomiales negativos inflados de ceros fueron los que mejor se ajustaron a los datos. El incluir las variables aleatorias – modelo mixto – no mejoró el desempeño del modelo, mientras que el simplificarlo a un modelo binomial negativo empeoró su desempeño y ajuste. Las variables que explicaron significativamente la abundancia de regenerado variaron entre los modelos dentro y fuera de los refugios. Fuera, la cobertura arbustiva, la aridez y su interacción, explican con mayor peso la abundancia post incendio del *P. nigra*, mientras que, dentro, únicamente la precipitación y las variables arbustivas – cobertura de *Rubus spy* arbustos– presentaron diferencias significativas. Sin embargo, dentro de los refugios la aridez y su interacción con la cobertura arbustiva no mostraron ningún efecto sobre la cantidad de regenerado (Tabla 1).

Tabla 1. Peso de cada variable en los modelos dentro y fuera de los refugios para la sección condicional del modelo explicativo de la abundancia de regenerado de *P. nigra* post incendio. El peso de cada variable se calcula eliminando dicha variable de la sección condicional del modelo completo. El ΔAIC corresponde a la diferencia entre un modelo sin la variable en donde se encuentra el valor y el modelo completo. En negrita están las tres variables con mayor peso para cada modelo.

Parámetros	Modelo fuera del	Refugio	Modelo dentro del	Refugio
AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC	
CONDITIONAL				
1296.9		960.7		
Rubus spp	1304.1	-7.2	965.9	-5.2
1301.2	-4.3	961.0	-0.3	
1299.8	-2.9	967.6	-6.9	
1307.9	-11	966.5	-5.8	
a	1304.2	-7.3	957.0	3.7
1301.9	-5	958.9	1.8	

^ael valor de ΔAIC al eliminar una de las variables de la interacción incluye efecto de eliminar la interacción más el del peso individual de la variable.

Dentro de los refugios, el efecto de la aridez es constante, contrario a lo que ocurre fuera, donde esta variable afecta negativamente la abundancia de regenerado (Figura 4c). Se observa que a altos índices de aridez los refugios revelan un efecto facilitador, aumentando la abundancia de regenerado con respecto a zonas fuera de los mismos. Esta misma tendencia facilitadora se observa fuera de los refugios cuando se analiza el efecto de la cobertura arbustiva en un gradiente de aridez. En niveles medios o bajos de aridez ($HLI < 0.5$) una mayor cobertura arbustiva se asocia a una mayor regeneración de *P. nigra*, pero esta asociación cambia a competencia conforme aumenta la aridez (Figura 4b). No obstante, a cobertura arbustiva baja se mantiene el efecto contrario, con mayor abundancia del regenerado conforme aumenta la aridez. En cuanto al *Rubus spp*, su efecto siempre es positivo, tanto dentro como fuera de los refugios (Figura 4a).

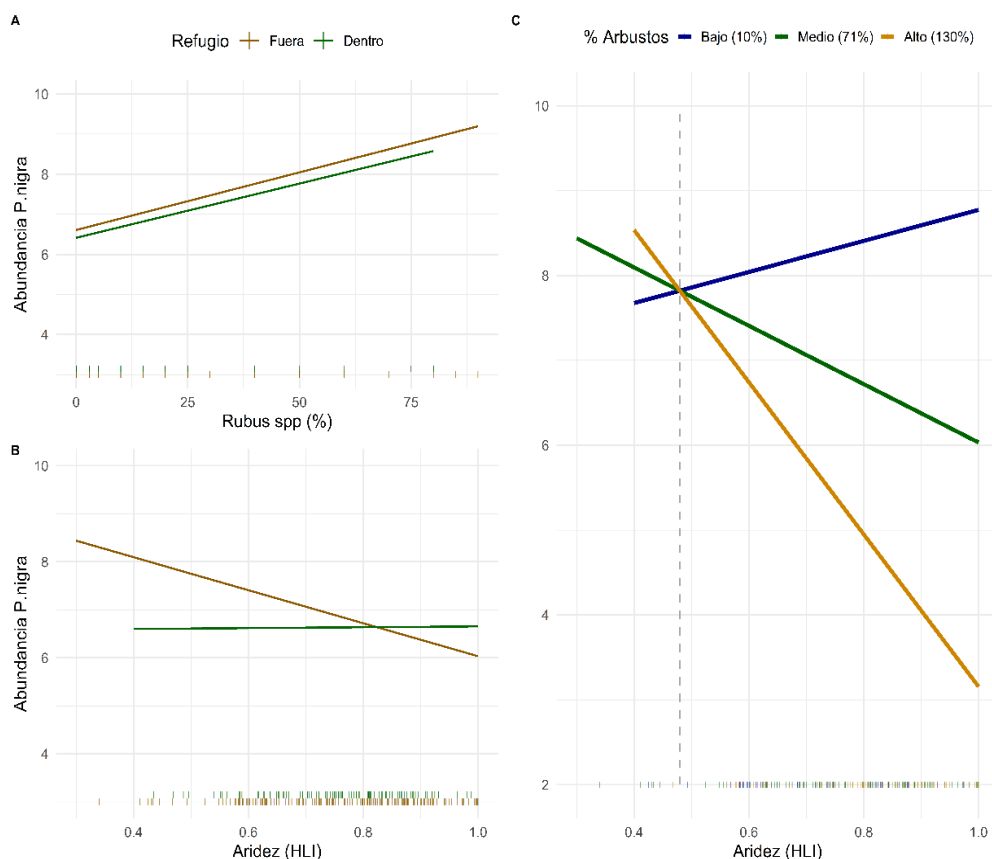


Figura 4. Efecto de las variables explicativas sobre la abundancia del regenerado post incendio de *P. nigra*. En los gráficos (a) y (b) la línea verde corresponde a la tendencia dentro de los refugios y la línea marrón corresponde a fuera del refugio. El gráfico (c) presenta la interacción de la aridez y la cobertura arbustiva (leve: azul, media: verde y alta: amarillo) fuera de los refugios. Los gráficos representan la sección condicional del modelo y las líneas verticales corresponden a la distribución de los datos en el eje x.

1. Discusión

5.1 Efecto del paisaje en la presencia y abundancia de regenerado

Las variables que mejor predicen la presencia de regenerado son la distancia euclídea y el DWD, ambas indicativas de la cercanía del regenerado a la fuente semillera. Esto coincide con estudios de *P. nigra* en el Mediterráneo, donde se designa la distancia euclídea como la variable que mejor explica la recuperación post incendio (CHRISTOPOULOU et al., 2014, MARTÍN-ALCÓN & COLL, 2016). No obstante, el DWD también ha sido importante para explicar la regeneración post incendio de coníferas no serótinas en Estados Unidos, incrementando la regeneración (COOP et al., 2019).

Caso contrario, las métricas de paisaje tuvieron una baja importancia en la determinación de presencia de regenerado; donde únicamente la forma del perímetro y el coeficiente de variación del área del refugio explican de cierta



medida la recuperación. Esto puede deberse a que el tamaño y la forma irregular de los refugios; así como la mayor densidad de bordes pueden facilitar la dispersión de las semillas (NGAEL et al., 2014, OWEN et al., 2017). Asimismo, la baja relevancia de las métricas para predecir presencia de regenerado con respecto a variables de distancia concuerda con estudios en el Norte de los Estados Unidos, donde se observó que la presencia de regeneración puede ser mejor explicada por la distancia, mientras que las características de los refugios explican mejor la abundancia (PEELER & SMITHWICK, 2020).

No obstante, los modelos demuestran que la predicción no es precisa para determinar ausencia de regenerado de *P. nigra*, ya que también predice ausencia en zonas donde solo debería existir presencia. Esta disconformidad permite asumir que existen factores locales que afectan el establecimiento del pino laricio, los cuales no se toman en cuenta por el modelo de paisaje. Esto concuerda con los resultados de nuestros modelos explicativos de abundancia, los cuales muestran que el efecto del DWD es menor al de las variables de microestación. Resultados similares se han encontrado en otros estudios, donde se asume que la reducción de la influencia de las fuentes semilleras en la abundancia de regeneración, está asociado al endurecimiento de las condiciones climáticas, lo que las hace más relevantes (KEMP et al., 2019).

5.2 Efecto del micrositio en la abundancia del regenerado

Nuestros resultados muestran que los refugios funcionan como protectores de la regeneración post incendio cuando los niveles de aridez son altos, ya que pueden tener un efecto de resguardo frente los altos índices de radiación y la evapotranspiración. Los refugios pueden regular el clima bajo su cobertura, reduciendo las temperaturas máximas y aumentando la humedad, lo que incrementa el éxito de la regeneración (MARCH et al., 2022). Esto sugiere que los refugios podrían actuar mitigando las condiciones climáticas extremas – respecto a las condiciones existentes fuera del dosel – y potencialmente reducir los efectos negativos del cambio climático en las poblaciones (DE FRENNE et al., 2013, ZELLWEGER et al., 2020).

Sin embargo, el efecto protector de los refugios fue efectivo únicamente cuando las condiciones de aridez son adversas para la regeneración, porque en zonas con aridez media a baja la regeneración del pino laricio fue más abundante fuera de los refugios. Esto puede estar asociado a la disponibilidad de luz, ya que, en zonas con condiciones climáticas menos severas, la cobertura forestal puede resultar limitante (HILL et al., 2024). TÍSCAR & LINARES, (2013) encontraron un patrón similar a lo largo de un gradiente espacial del pino laricio en España, donde la cobertura forestal únicamente favoreció la regeneración en las zonas más áridas.

Fuera de los refugios, el efecto negativo de la aridez es mitigado por la cobertura arbustiva. Sin embargo, esta capacidad protectora varía a lo largo del gradiente de aridez. En las zonas con aridez intermedia-baja, coberturas arbustivas medias y altas presentaron un rol facilitador para el pino, el cual cambió a competición



conforme aumenta la aridez. Este cambio puede asociarse a la reducción en los contenidos de agua, creando así interacciones competitivas entre las especies (MAESTRE et al., 2005). En Francia se encontraron resultados similares para *Arbutus unedo*, el cual facilitó la supervivencia del *Pinus pinaster* en condiciones intermedias de estrés hídrico (GUIGNABERT et al., 2020). Sin embargo, en nuestro estudio, la cobertura arbustiva baja en los sitios de alta aridez aumentó levemente la capacidad de regeneración. Esto puede relacionarse a un efecto protector de los arbustos sobre los pinos, proveyendo un microclima protector contra el estrés abiótico en los ecosistemas más xéricos (GÓMEZ-APARICIO et al., 2008).

Asimismo, se encontró que la abundancia de *Rubus* spp. está asociada a mayor regeneración del pino laricio dentro y fuera de los refugios, ya que un aumento en su cobertura potenció la abundancia de *P. nigra*. Resultados similares se han encontrado para este pino con otras especies espinosas (*Juniperus communis*) en sitios no quemados (TÍSCAR OLIVER, 2003), lo que sugiere una relación de facilitación puede estar asociada a la forma espinosa de este arbusto, que reduciría la predación de semillas y plántulas (ALIAS et al., 2010).

1. Conclusiones

A pesar de que a nivel de paisaje las variables de proximidad a la fuente semillera son las que mejor predicen la presencia de regeneración, la heterogeneidad de los tamaños de los refugios y la forma del perímetro también juegan un rol, aunque menor, en la presencia del regenerado. No obstante, nuestros resultados muestran que es necesario incluir las variables de microestación para explicar efectivamente la regeneración post-incendio del *P. nigra*, ya que tanto el modelo de presencia como el de abundancia muestran que las variables de proximidad a la fuente semillera por si solas no son suficientes para determinar la existencia y cuantía del regenerado.

Hemos podido constatar que los refugios post incendio modifican las condiciones microestacionales, ejerciendo un cierto papel de protección en las condiciones más áridas y alterando cómo afectan la cobertura arbustiva y la aridez a la capacidad de regeneración. Fuera de los refugios, este papel de atenuación climática parece ejércecelo la cobertura arbustiva, si bien el efecto positivo cambia hacia competición a medida que aumenta la aridez.

En definitiva, nuestros resultados contribuyen a mejorar el conocimiento sobre los factores que influyen en la capacidad de recuperación del pino laricio tras sufrir incendios forestales, tanto a nivel de paisaje como de estación. Este conocimiento puede traducirse en una mejora de la gestión del paisaje antes, durante, y después del incendio, permitiendo establecer las condiciones que fomentaran una adecuada recuperación de la especie.

1. Agradecimientos



Se le agradece a Gil Torné por todo su apoyo en el trabajo de campo, así como al personal del Parque Nacional Sant Llorenç del Munt por su ayuda y permisos para realizar el trabajo dentro del parque. Asimismo, se les agrade a las personas del US Forest Service y Oregon State University por su colaboración durante la estancia de la primera autora, con especial agradecimiento a David Bell y Dustin Ganon. Además, se agradece la financiación del Ministerio de Ciencia e Innovación de España a través de los proyectos: UMBRACLIM (PID2019-111781RB-I00), VULNIFOR (PID2022-142108OB-I00) y la beca predoctoral PRE2020-094807. Se agradece a la beca para estancias Marie Skodowska-Curie Research and Innovation Staff Exchange (RISE) Nr: 101007950.

1. Bibliografía

ALIAS, S.; BIANCHI, L.; CALAMINI, G.; GREGORI, E.; SIONI, S. ;2010. Shrub facilitation of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* regeneration in a wooded pasture in central Sardinia (Italy). *IForest - Biogeosciences For.* 3 16–22.

BUSBY, S.U.; HOLZ, A.; 2022. Interactions Between Fire Refugia and Climate-Environment Conditions Determine Mesic Subalpine Forest Recovery After Large and Severe Wildfires. *Front. For. Glob. Change* 5.

CANELLES, Q.; AQUILUÉ, N.; DUANE, A.; BROTONS, L.; 2019. From stand to landscape: modelling post-fire regeneration and species growth. *Ecol. Model.* 404 103–111.

CERRO BARJA, A. del; LUCAS BORJA, M.E.; MARTÍNEZ GARCÍA, E.; LÓPEZ SERRANO, F.R.; ANDRÉS ABELLÁN, M.; GARCÍA MOROTE, F.A.; NAVARRO LÓPEZ, R.; 2009. Influence of stand density and soil treatment on the Spanish Black Pine (*Pinus nigra* Arn. ssp. *Salzmannii*) regeneration in Spain. *For. Syst.* 18 167–180.

CHRISTOPOULOU, A.; FYLLAS, N.M.; ANDRIOPOULOS, P.; KOUTSIAS, N.; DIMITRAKOPOULOS, P.G.; ARIANOUTSOU, M.; 2014. Post-fire regeneration patterns of *Pinus nigra* in a recently burned area in Mount Taygetos, Southern Greece: The role of unburned forest patches. *For. Ecol. Manag.* 327 148–156.

COOP, J.D.; Delory, T.J.; DOWNING, W.M.; HAIRE, S.L.; KRAWCHUK, M.A.; MILLER, C.; PARISIEN, M.-A.; WALKER, R.B.; 2019. Contributions of fire refugia to resilient ponderosa pine and dry mixed-conifer forest landscapes. *Ecosphere* 10 e02809.

DE CÁCERES, M.; GRANDA, V.; MARTIN, N.; CABON, A.; 2023. Meteoland: Landscape Meteorology Tools.

DE FRENNE, P.; RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ, F.; COOMES, D.A.; BAETEN, L.; VERSTRAETEN, G.; VELLEND, M.; BERNHARDT-RÖMERMANN, M.; BROWN, C.D.; BRUNET, J.; CORNELIS, J.; DECOCQ, G.M.; DIERSCHKE, H.; ERIKSSON, O.; GILLIAM, F.S.; HÉDL, R.; HEINKEN, T.; HERMY, M.; HOMMEL, P.; JENKINS, M.A.; KELLY, D.L.; KIRBY, K.J.; MITCHELL, F.J.G.; NAAF, T.; NEWMAN, M.; PETERKEN, G.; PETŘÍK, P.; SCHULTZ, J.; SONNIER, G.; VAN CALSTER, H.; WALLER, D.M.; WALTHER, G.-R.; WHITE, P.S.; WOODS, K.D.; WULF, M.; GRAAE, B.J.; VERHEYEN, K.; 2013. Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110 18561–18565.

DOWNING, W.M.; KRAWCHUK, M.A.; MEIGS, G.W.; HAIRE, S.L.; COOP, J.D.; WALKER, R.B.; WHITMAN, E.; CHONG, G.; MILLER, C.; 2019. Influence of fire refugia spatial pattern on post-fire forest recovery in Oregon's Blue Mountains.



Landsc. Ecol. 34 771–792.

EVANS, J.; MURPHY, M.; RAM, K.; 2023. Spatial Analysis and Modelling Utilities.

GÓMEZ-APARICIO, L.; ZAMORA, R.; CASTRO, J.; HÓDAR, J.A.; 2008. Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? *J. Veg. Sci.* 19 161–172.

GUIGNABERT, A.; AUGUSTO, L.; GONZALEZ, M.; CHIPEAUX, C.; DELERUE, F.; 2020. Complex biotic interactions mediated by shrubs: Revisiting the stress-gradient hypothesis and consequences for tree seedling survival. *J. Appl. Ecol.* 57 1341–1350.

HARTIG, F.; 2022. Installing, loading and citing the package. DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models.

HILL, E.M.; CANNON, J.B.; EX, S.; OCHELTREE, T.W.; REDMOND, M.D.; 2024. Canopy-mediated microclimate refugia do not match narrow regeneration niches in a managed dry conifer forest. *For. Ecol. Manag.* 553 121566.

ICGC.; 2020. Model d'elevacions del terreny de 15x15 m. URL <https://www.icgc.cat/ca/Dades-i-productes/Bessons-digitals-Elevacions/Model-delevacions-del-terreny-de-15x15-m> (accessed 6.21.24).

KEMP, K.B.; HIGUERA, P.E.; MORGAN, P.; ABATZOGLOU, J.T.; 2019. Climate will increasingly determine post-fire tree regeneration success in low-elevation forests, Northern Rockies, USA. *Ecosphere* 10 e02568.

LUCAS-BORJA, M.E.; VAN STAN, J.T.; HEYDARI, M.; OMIDIPOUR, R.; ROCHA, F.; PLAZA-ALVAREZ, P.A.; ZEMA, D.A.; MUÑOZ-ROJAS, M.; 2021. Post-fire restoration with contour-felled log debris increases early recruitment of Spanish black pine (*Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii*) in Mediterranean forests. *Restor. Ecol.* 29 e13338.

MAESTRE, F.T.; VALLADARES, F.; REYNOLDS, J.F.; 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *J. Ecol.* 93 748–757.

MARSH, C.; KROFCHECK, D.; HURTEAU, M.D.; 2022. Identifying microclimate tree seedling refugia in post-wildfire landscapes. *Agric. For. Meteorol.* 313 108741.

MARTÍN-ALCÓN, S.; COLL, L.; 2016. Unraveling the relative importance of factors driving post-fire regeneration trajectories in non-serotinous *Pinus nigra* forests. *For. Ecol. Manag.* 361 13–22.

MITECO; 1997. Mapa Forestal de España (MFE50). Minist. Para Transic. Ecológica El Reto Demográfico. URL https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/informacion-disponible/mfe50_descargas_ccaa.html (accessed 7.12.24).

NAGEL, T. A.; IACOPETTI, G.; JAVORNIK, J.; ROZMAN, A.; DE FRENNE, P.; SELVI, F. & VERHEYEN, K.; 2019. Cascading effects of canopy mortality drive long-term changes in understorey diversity in temperate old-growth forests of Europe. *Journal of Vegetation Science* 30(5) 905–916.

ORDÓÑEZ, J.L.; MOLOWNY-HORAS, R.; RETANA, J.; 2006. A model of the recruitment of *Pinus nigra* from unburned edges after large wildfires. *Ecol. Model.* 197 405–417.

OWEN, S. M.; SIEG, C. H.; MEADOR, A. J. S.; FULÉ, P. Z.; INIGUEZ, J. M.; BAGGETT, L. S. & BATTAGLIA, M. A.; 2017. Spatial patterns of ponderosa pine regeneration in high-severity burn patches. *For. Ecol. Manage.* 405 134–149.



PAUSAS, J.G.; 2004. Changes in Fire and Climate in the Eastern Iberian Peninsula (Mediterranean Basin). *Clim. Change* 63 337–350.

PAUSAS, J.G.; 2019. Generalized fire response strategies in plants and animals. *Oikos* 128 147–153.

PAUSAS, J.G.; KEELEY, J.E.; 2009. A Burning Story: The Role of Fire in the History of Life. *BioScience* 59 593–601

PEELER, J.L; SMITHWICK, E.; 2020. Seed source pattern and terrain have scale-dependent effects on post-fire tree recovery. *Landsc. Ecol.* 9 1945-1959.

RODMAN, K.C.; DAVIS, K.T.; PARKS, S.A.; CHAPMAN, T.B.; COOP, J.D.; INIGUEZ, J.M.; ROCCAFORTE, J.P.; SÁNCHEZ MEADOR, A.J.; SPRINGER, J.D.; STEVENS-RUMANN, C.S.; STODDARD, M.T.; WALTZ, A.E.M.; WASSERMAN, T.N.; 2023. Refuge-yeah or refuge-nah? Predicting locations of forest resistance and recruitment in a fiery world. *Glob. Change Biol.* 29 7029–7050.

SÁNCHEZ-PINILLOS, M.; AMEZTEGUI, A.; KITZBERGER, T.; COLL, L.; 2018. Relative size to resprouters determines post-fire recruitment of non-serotinous pines. *For. Ecol. Manage.* 429 300–307.

STEPHENS, S.L.; AGEE, J.K.; FULÉ, P.Z.; NORTH, M.P.; ROMME, W.H.; SWETNAM, T.W.; TURNER, M.G.; 2013. Managing Forests and Fire in Changing Climates. *Science* 342 41–42.

TÍSCAR OLIVER, P.A.; 2003. Condicionantes y limitaciones de la regeneración natural en un pinar oromediterráneo de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*.

TÍSCAR, P.; LINARES, J.; 2013. Large-Scale Regeneration Patterns of *Pinus nigra* Subsp. *salzmannii*: Poor Evidence of Increasing Facilitation Across a Drought Gradient. *Forests* 5 1–20.

ZELLWEGER, F.; DE FRENNE, P.; LENOIR, J.; VANGANSBEKE, P.; VERHEYEN, K.; BERNHARDT-RÖMERMANN, M.; BAETEN, L.; HÉDL, R.; BERKI, I.; BRUNET, J.; VAN CALSTER, H.; CHUDOMELOVÁ, M.; DECOCQ, G.; DIRNBÖCK, T.; DURAK, T.; HEINKEN, T.; JAROSZEWICZ, B.; KOPECKÝ, M.; MÁLIŠ, F.; MACEK, M.; MALICKI, M.; NAAF, T.; NAGEL, T.A.; ORTMANN-AJKAI, A.; PETŘÍK, P.; PIELECH, R.; RECHYŃSKA, K.; SCHMIDT, W.; STANDOVÁR, T.; ŚWIERKOSZ, K.; TELEKI, B.; VILD, O.; WULF, M.; COOMES, D.; 2020. Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science* 368 772–775.