



9CFE-1965

Actas del Noveno Congreso Forestal Español
Edita: **Sociedad Española de Ciencias Forestales. 2025.**
ISBN: 978-84-941695-7-1

Organiza





Efectos especie-específicos de la sequía y la herbivoría en la capacidad de regeneración y colonización de pinos y robles: consecuencias para los bosques mixtos de montaña

HERRERO, A. (1), UREÑA-LARA, C. (2), REBOLLO, P. (2) y ANDIVIA, E. (2)

(1) Grupo de Investigación Fisioklima-AgroSOST, Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Farmacia, Universidad del País Vasco (UPV/EHU).

(2) Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid (UCM).

Resumen

El aumento de la aridez como consecuencia del cambio climático está alterando la dinámica de los ecosistemas forestales mediante la modificación de las distintas tasas demográficas de las especies. En ambientes mediterráneos, la regeneración juega un papel clave en la dinámica forestal. Entender las diferencias en la capacidad de regeneración de especies coexistentes es clave para anticipar la dinámica de estos ecosistemas y para planificar medidas de gestión que favorezcan su persistencia en bosques mixtos con una alta multifuncionalidad. En este trabajo se evaluaron los patrones de regeneración de *Pinus sylvestris* L. y *Quercus pyrenaica* Willd. en masas mixtas y monoespecíficas de montaña en el centro de la Península Ibérica y los factores ambientales que condicionan la supervivencia del regenerado. Los resultados muestran una mayor capacidad de colonización del roble y una respuesta especie-específica a los factores ambientales. Mientras el pino fue más vulnerable al estrés hídrico, el roble lo fue a la herbivoría. Así, el balance entre los efectos abióticos (i.e. sequía) y los bióticos (i.e. herbivoría) podría ser clave para determinar los patrones de dominancia de ambas especies en ecosistemas forestales de montaña.

Palabras clave

Pinus sylvestris, *Quercus pyrenaica*, resiliencia, juveniles.

1. Introducción

El cambio climático está alterando la composición, estructura y funcionamiento de los bosques (ALLEN et al., 2015), peligrando así muchos de los servicios ecosistémicos que proveen a las sociedades humanas. La diversidad de especies puede desempeñar un papel importante en los sistemas forestales para mantener su función, estructura y estabilidad frente a las perturbaciones (p. ej. GROSSIORD, 2019). Así, en la práctica forestal se han promovido las masas mixtas como parte de la gestión para la adaptación a los diferentes motores de cambio global (BOLTE et al., 2010). Los bosques mixtos presentan una mayor estabilidad y resiliencia frente al cambio climático (BODIN & WIMAN, 2007), incluyendo la respuesta a las sequías extremas (MUÑOZ-GÁLVEZ et al., 2021).

Sin embargo, la mayoría de estudios que analizan los bosques mixtos se centran en el efecto de la mezcla en el crecimiento de los individuos adultos (p. ej. MUÑOZ-GÁLVEZ et al., 2021), prestando poca atención al estrato compuesto por plántulas y



juveniles. La capacidad de regeneración es un componente básico de la resiliencia forestal (MADRIGAL-GONZÁLEZ et al., 2017) y es clave para analizar la persistencia futura de los bosques mixtos. A pesar de que los cambios producidos en la gestión forestal han propiciado un aumento en la abundancia de bosques mixtos de pinares y frondosas en la Península Ibérica (SÁNCHEZ DE DIOS et al., 2023), los patrones de regeneración pueden conducir la dinámica de estos bosques hacia formaciones monoespecíficas de frondosas. Por lo tanto, resulta crucial analizar la capacidad de regeneración de las distintas especies que coexisten en los bosques mixtos, evaluando las necesidades de gestión para asegurar la persistencia a largo plazo de estos bosques.

En el centro peninsular, los bosques de *Pinus sylvestris* L. y *Quercus pyrenaica* Willd ocupan grandes extensiones. *P. sylvestris* ocupa zonas con mayor altitud y *Q. pyrenaica* zonas más bajas, formando un ecotono en altitudes intermedias (DE DIOS et al., 2019). Esta configuración del paisaje es fruto de la interacción entre su distribución natural y el manejo que se ha efectuado sobre ellas (FRANCO MÚGICA et al., 1998). Las masas de *Q. pyrenaica* han sido empleadas históricamente como combustible (VALBUENA-CARABAÑA et al., 2010), mientras que las de *P. sylvestris* han sido objeto de políticas de reforestación durante los siglos XIX y XX (VADELL et al., 2016). Ambas especies presentan características fisiológicas, estructurales y fenológicas distintas, como es el caso del control estomático (siendo *P. sylvestris* más isohídrico y *Q. pyrenaica* más anisohídrico; GEA-IZQUIERDO et al., 2021), la tolerancia a la sombra, la estructura radicular o el hábito foliar (DEL CASTILLO et al., 2016, MARTÍN-GÓMEZ et al., 2017). Cambios especie-específicos en la capacidad de regeneración de estas especies pueden conllevar cambios en la dominancia y composición de los bosques mixtos de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica*, pudiendo peligrar su futuro. En este sentido, CARNICER et al. (2014) registraron importantes limitaciones en el reclutamiento de las especies de pino en contraste con especies de quercíneas en la Península Ibérica. Otros estudios han confirmado este cambio de dominancia hacia las quercíneas (VAYREDA et al., 2016, RUIZ-BENITO et al., 2017). Resulta crucial analizar la respuesta de plántulas y juveniles a la sequía, ya que son especialmente vulnerables a las limitaciones hídricas durante sus primeros años (ANDIVIA et al., 2017).

Sin embargo, la herbivoría por ungulados puede modular la respuesta climática de las especies arbóreas, dañando a los juveniles de las especies más vulnerables a la sequía, o por el contrario reduciendo la competencia de las más vulnerables al dañar a otras especies más resistentes (HERRERO et al., 2012). El ramoneo de los ungulados puede disminuir significativamente el crecimiento en altura de las plántulas y juveniles dañados, reduciendo su vigor, y retrasando su madurez sexual y su incorporación al dosel arbóreo (ZAMORA et al., 2001). Diversos estudios han registrado una disminución en la densidad de nuevos reclutas de las especies más palatables, o alternativamente, un aumento de las menos palatables (p. ej. ROONEY & WALLER, 2003). Así, la herbivoría de ungulado puede modular la composición futura del bosque mediante un ramoneo selectivo o una respuesta especie-específica de los individuos dañados (CÔTÉ et al., 2004). Además, en las últimas décadas las poblaciones de ungulados silvestres han crecido notablemente debido a factores como la ausencia de depredadores, inviernos cada vez más cálidos, caza desproporcionada de machos y dificultades para implementar



políticas de gestión adecuadas (CÔTÉ et al., 2004, ACEVEDO et al., 2011). Por lo tanto, a la hora evaluar la capacidad de regeneración forestal, específica de un tipo de masa o especie, resulta necesario considerar y cuantificar los daños causados por la herbivoría de ungulado.

2. Objetivos

El objetivo del presente trabajo es analizar la capacidad de regeneración de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* en bosques mixtos y monoespecíficos del centro peninsular. Los objetivos específicos del trabajo son los siguientes: i) cuantificar la abundancia, densidad y tamaño de los juveniles (< 2m de altura) de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* en distintas localidades del centro peninsular; ii) analizar las distintas variables ambientales que determinan la abundancia de juveniles de ambas especies; iii) cuantificar la tasa de supervivencia en juveniles de ambas especies durante la época estival; y iv) evaluar los daños por herbivoría de ungulado en juveniles de ambas especies en diferentes localidades.

3. Metodología

Área de estudio

El estudio se realizó en los montes de Valsaín, situados en la vertiente norte de la Sierra de Guadarrama (centro de la Península Ibérica). Los montes de Valsaín se localizan en el término municipal del Real Sitio de San Ildefonso, en la provincia de Segovia de Castilla y León (España). Están formados por dos montes, el monte del Pinar y el monte de Matas, ambos pertenecientes al Organismo Autónomo de Parques Nacionales y formados por pinares de *P. sylvestris* y robledales de *Q. pyrenaica*. Los pinares están muy extendidos, ocupando zonas altas entre 1200-2000 m, mientras que los robledales ocupan cotas bajas entre 1000-1400 m. Es entre los 1200-1400 m de altitud donde se desarrollan las masas mixtas que conforman el ecotono entre las masas monoespecíficas de ambas especies.

Diseño de muestreo

El muestreo se realizó en 5 localizaciones, alejadas entre ellas a una distancia media de unos 3,5 km. Cada una de ellas fue denominada con una nomenclatura diferente: ASR, CHO, CNA, JAR y REV. En cada localidad se establecieron tres parcelas cuadradas de aproximadamente 160 m², una por cada tipo de masa: mixta, monoespecífica de *P. sylvestris* y monoespecífica de *Q. pyrenaica*. Las parcelas monoespecíficas contenían un 90-95% de la especie dominante, estando situadas entre los 1200-1300 m. En cada parcela se conocía la posición y diámetro a la altura del pecho (DAP) de cada individuo adulto (DAP > 7.5 cm) y en cada una de ellas se distribuyeron de manera aleatoria cinco subparcelas de 2x2 m. En total se muestrearon 75 subparcelas de regeneración de 4 m² cada una. En las subparcelas se cuantificó la densidad de plántulas (1 año de edad) y juveniles (> 1 año y < de 2 m de altura) de cada especie, así como la altura (desde el cuello de la raíz hasta el ápice de la plántula) y la cobertura de herbáceas, madera muerta, especies arbustivas y hojarasca. También se midieron los daños por herbivoría de ungulados mediante un índice semicuantitativo: desde 1 (sin daños) hasta 5 (daños



notables), considerándose tan solo los brotes apicales. En el caso del roble, se diferenciaron los rebrotes de los juveniles y las plántulas mediante el diámetro basal (mucho mayor en los rebrotes), la presencia o no de cotiledones (plántulas) y por la distancia a adultos conespecíficos (menor en los rebrotes). En las subparcelas tan solo se encontraron rebrotes por lo que no se pudo analizar el regenerado diferenciando entre rebrotes y plántulas.

En cada subparcela se seleccionaron entre cinco y siete individuos de cada especie, dependiendo de la abundancia local. En los casos en los que no había un mínimo de cinco individuos por especie, se seleccionaron individuos fuera de las subparcelas y se registraron sus coordenadas. De cada individuo seleccionado se realizó un seguimiento de su crecimiento (altura y diámetro), daños por herbivoría y supervivencia a lo largo del verano y otoño. En total se realizaron tres mediciones de seguimiento: 20 de julio, 12 de septiembre y 17 de noviembre. Así mismo, en el caso de los individuos localizados fuera de las subparcelas, se cuantificaron las coberturas de herbáceas, madera muerta, especies arbustivas y hojarasca en torno a un diámetro de 0,5 cm.

También se realizaron fotos hemisféricas mediante el uso de una lente con ojo de pez (Apexel APL-DG10) en el centro de cada subparcela y en cada uno de los individuos seleccionados fuera de las subparcelas. Usando estas fotos se calculó el índice de cobertura del dosel mediante la aplicación “Gap Light Analysis Mobile App” (Versión 1.3). Las imágenes se tomaron a una altura aproximada de 1,5 m desde el suelo con una proyección perpendicular a los espacios de luz (TICHÝ, 2015). Para homogeneizar un rango óptimo de área del cielo para todas las imágenes, se modificó el nivel de corte para la definición del área del cielo, ya que cada imagen presentaba diferentes condiciones debido a la cobertura de nubes, así como una mayor o menor iluminación.

Análisis estadísticos

Para analizar el efecto de las variables ambientales en la capacidad de regeneración se utilizó un modelo lineal generalizado mixto (GLMM), con una estructura de errores de Poisson (BADIELLA, 2011). Se anidó la subparcela anidada en la localidad, considerándose como un factor aleatorio para tener en cuenta la autocorrelación derivada de las medidas repetidas dentro de cada subparcela y localidad. Así, se elaboraron dos modelos, uno general para ambas especies donde la variable dependiente fue la abundancia de regenerado y los factores fijos fueron la interacción entre la especie y el tipo de masa, las diferentes coberturas (herbáceas, madera muerta, hojarasca y especies arbustivas), y el índice de cobertura del dosel. Además, se realizaron análisis individuales por especie para determinar los factores que condicionan su regeneración.

Para estudiar la tasa de supervivencia del regenerado se compararon las curvas de supervivencia de cada especie. Para analizar los factores determinantes de la supervivencia se ajustó un GLMM con distribución binomial usando los datos del último periodo de seguimiento. Los factores fijos fueron la interacción entre la

especie y el tipo de masa, la altura de los individuos, las diferentes coberturas (herbáceas, especies arbustivas, hojarasca y madera muerta), el índice de cobertura del dosel y como factor aleatorio la localización. Para evaluar los daños por herbivoría en los individuos de ambas especies en cada tipo de masa, se compararon los daños por herbivoría para cada especie en los meses de junio y noviembre.

4. Resultados

Densidad y altura del regenerado

Los valores promedio de densidad fueron muy variables entre localidades, encontrando desde valores menores de 500 individuos/ha hasta mayores de 3000 individuos/ha (Figs. 1, 2 y 3). El regenerado de *Q. pyrenaica* dominó en los robledales (Fig. 1), mientras que *P. sylvestris* presentó mayores densidades de plántulas y juveniles en tres de las cinco localidades estudiadas de pinares (Fig. 2). En las masas mixtas se registro una tendencia hacia una mayor densidad de *Q. pyrenaica* (Fig. 3).

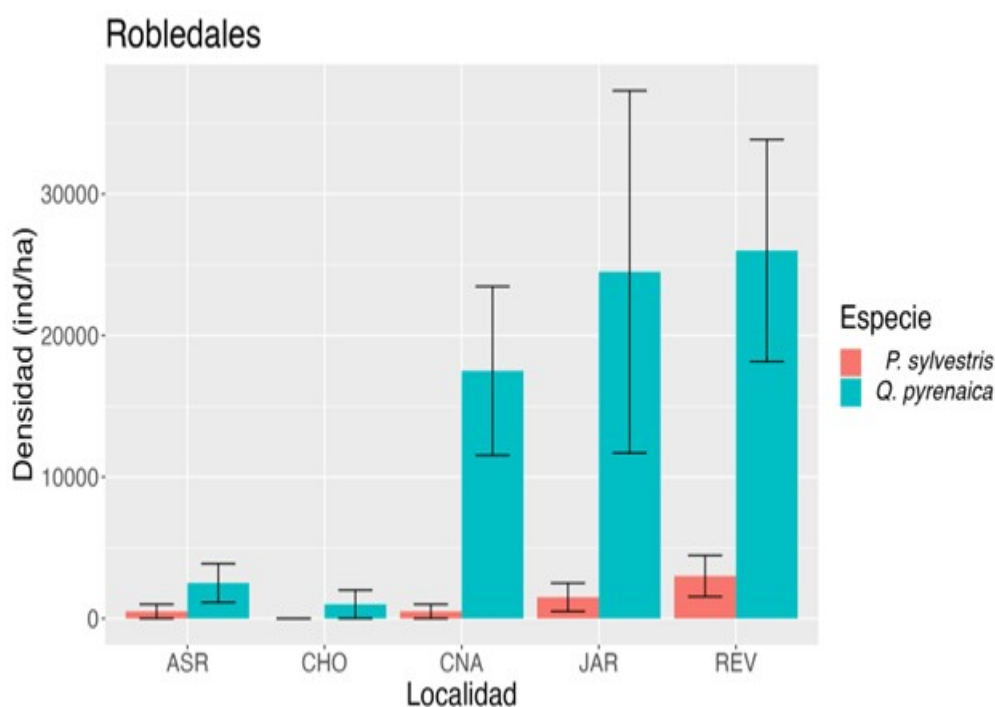


Figura 1. Densidad del regenerado (plántulas y juveniles; individuos/hectárea) de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* en robledales de las distintas localidades.

En cuanto a la altura del regenerado, los juveniles presentaron una altura promedio relativamente baja, por debajo de 40 cm en la mayoría de los casos (Fig. 4 y 5). En el caso de *P. sylvestris* se registro una alta variabilidad entre el tipo de masa y localidad (Fig.4), siendo los valores más similares entre el tipo de masa y localidad para *Q. pyrenaica* (Fig. 5).

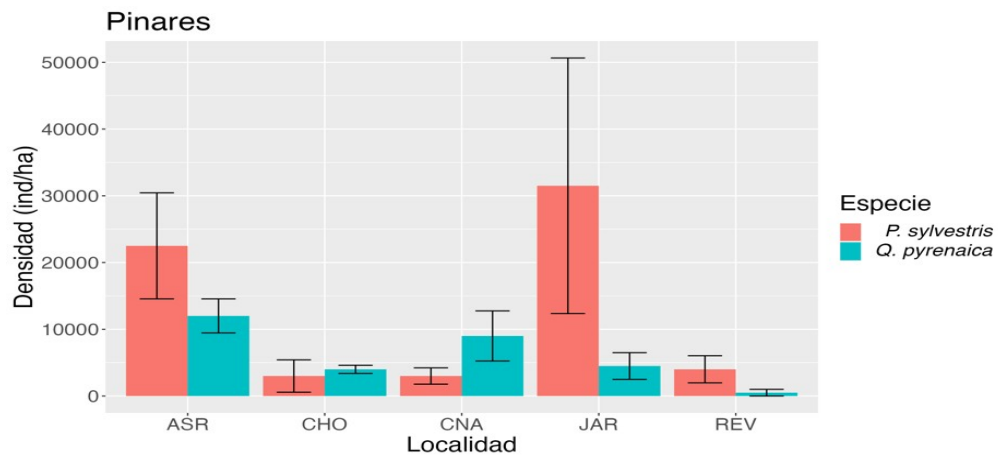


Figura 2. Densidad del regenerado (plántulas y juveniles; individuos/hectárea) de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* en los pinares de las distintas localidades.

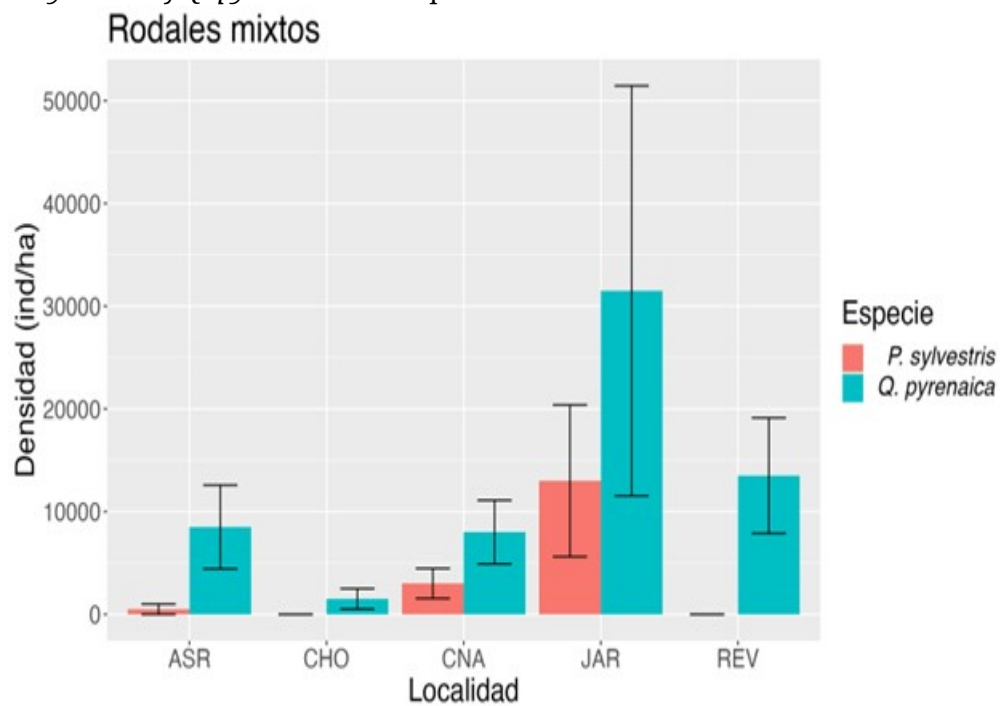


Figura 3. Densidad del regenerado (plántulas y juveniles; individuos/hectárea) de *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* en los rodales mixtos de las distintas localidades.

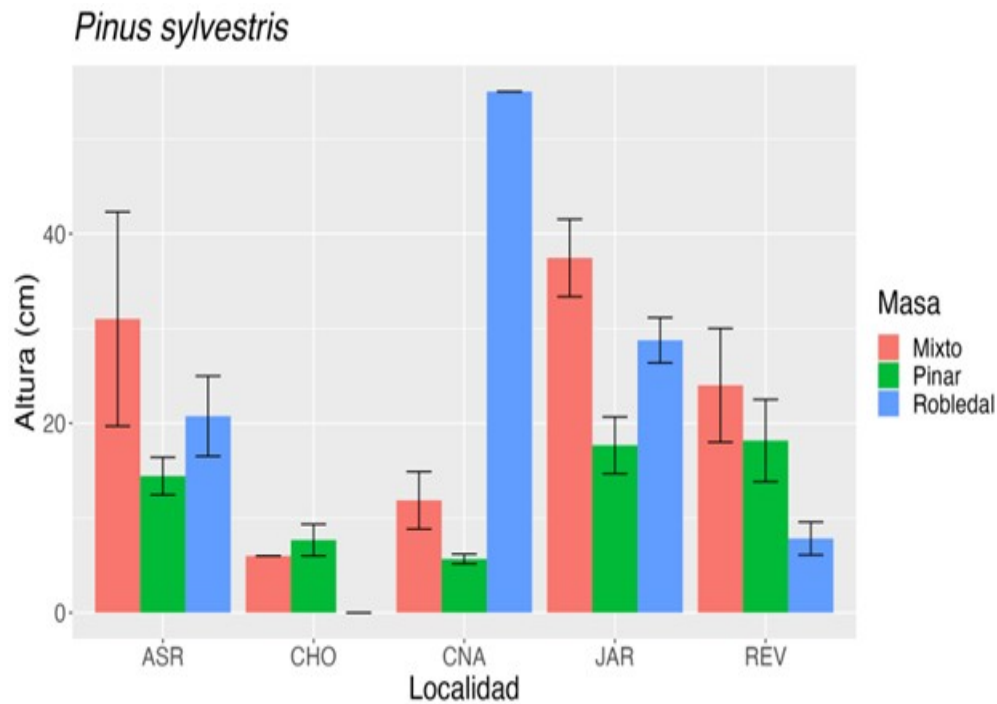


Figura 4. Altura del regenerado (plántulas y juveniles; individuos/hectárea) de *P. sylvestris* para los distintos tipos de masa (mixto, pinar y robledal) y localidades.

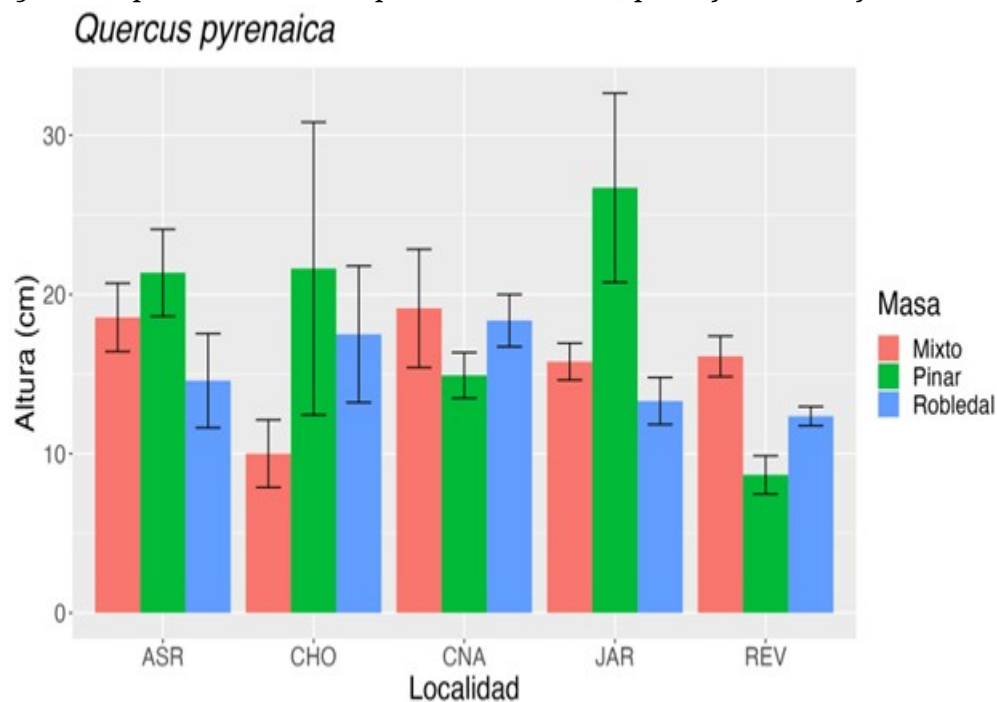


Figura 5. Altura del regenerado (plántulas y juveniles; individuos/hectárea) de *Q. pyrenaica* para los distintos tipos de masa (mixto, pinar y robledal) y localidades.

Efecto de las variables ambientales en la regeneración

La interacción entre la especie y el tipo de masa, y los efectos principales de la especie y la masa, resultaron significativos (Tabla 1). Del resto de variables explicativas, resultaron significativas la cobertura arbustiva, la cobertura de madera muerta, la cobertura de herbáceas y el índice de cobertura del dosel, mientras que la cobertura de hojarasca no tuvo un efecto significativo sobre la

abundancia de regenerado (Tabla 1). En los pinares, la abundancia de pino fue mayor a la de roble (5,126,73 y 2,41,22 para *P. sylvestris* y *Q. pyrenaica* respectivamente; $P < 0,001$), mientras que en robledales (0,440,5 y 5,724,38; $P < 0,001$) y masas mixtas (1,322,81 y 5,046,77; $P < 0,001$) se dio el efecto contrario. En cuanto al resto de variables, la cobertura arbustiva tuvo un efecto positivo sobre la abundancia de regenerado (estimador = $0,01 \pm 0,005$ EE), mientras que los efectos de la cobertura de madera muerta (estimador = $-0,02 \pm 0,01$ EE), la cobertura de herbáceas (estimador = $-0,02 \pm 0,003$ EE) y el índice de cobertura del dosel (estimador = $-0,13 \pm 0,06$ EE) fueron negativos (Tabla 2).

Variables Chi ² Df Pr(>Chi ²)	
11,91	0,001**
20,33	<0,001***
8,64	0,003**
5,63	0,018*
35,88	<0,001***
5,20	0,023*
126,32	<0,001***

Tabla 1. Resultados del modelo sobre los factores determinantes de la abundancia de regenerado. *** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$

Al analizar la abundancia de regenerado de *P. sylvestris* por separado, todas las variables explicativas consideradas, con la excepción de la cobertura de madera muerta, resultaron significativas (Tabla 3). Las distintas coberturas influyeron negativamente en la abundancia de regenerado de pinos (estimador cobertura hojarasca = $-0,05 \pm 0,01$ SE; estimador cobertura arbustiva = $-0,02 \pm 0,01$ SE; estimador cobertura herbácea = $-0,07 \pm 0,01$ SE; estimador índice de cobertura del dosel = $-0,44 \pm 0,1$ SE).

Estimador EE Valor z P

0,6214	0,4681	1,3270	0,184
1,3398	0,1951	6,8670	< 0,001 ***
1,6995	0,2020	8,4120	< 0,001 ***
-0,9273	0,3498	-2,6510	
0,0139	0,0047	2,9390	
-0,0242	0,0102	-2,3730	
-0,0174	0,0029	-5,9900	< 0,001 ***
-0,1301	0,0571	-2,2800	
-2,0975	0,2498	-8,3950	< 0,001 ***
1,2252	0,3681	3,3280	0,001 ***

Tabla 2. Coeficientes del modelo final sobre los factores determinantes de la abundancia del regenerado. ***P<0,001; **P<0,01; *P<0,05

Variables	Chi2	Df	Pr(>Chi ²)
110	2		<0,001***
14	1		<0,001***
6	1		0,019*
22	1		<0,001***
20	1		<0,001***

Tabla 3. Resultados del modelo sobre los factores determinantes de la abundancia de regenerado de *P. sylvestris*. ***P<0,001; **P<0,01; *P<0,05

En el caso del regenerado de *Q. pyrenaica*, las únicas variables significativas fueron el tipo de masa, la cobertura de hojarasca y la cobertura de arbustos (Tabla 4). Tanto la cobertura de hojarasca (estimador = 0,02 ±0,01 SE), como la cobertura de arbustos (estimador = 0,04 ±0,01 SE) tuvieron un efecto positivo sobre la abundancia de regenerado de *Q. pyrenaica*.

Variables	Chi2	Df	Pr(>Chi ²)
26	2		<0,001***
43	1		<0,001***
69	1		<0,001***

Tabla 4. Resultados del modelo sobre los factores determinantes de la abundancia de regenerado de *Q. pyrenaica*. ***P<0,001; **P<0,01; *P<0,05

Supervivencia del regenerado



La tasa de mortalidad del regenerado de ambas especies fue aumentando a lo largo del periodo estudiado, de un 4 % en julio a un 25 % (promedio para ambas especies) a principios de noviembre. Del total de 135 individuos seleccionados en junio, 34 de ellos murieron al finalizar el periodo evaluado, principalmente por sequía. De entre ellos, al final del muestreo murieron un número mayor de pinos (21 pinos) que de robles (13 robles). La tasa de mortalidad de los pinos fue mayor al final del periodo de estudio que la de robles, 35 % y 17 %, respectivamente (Fig. 6).

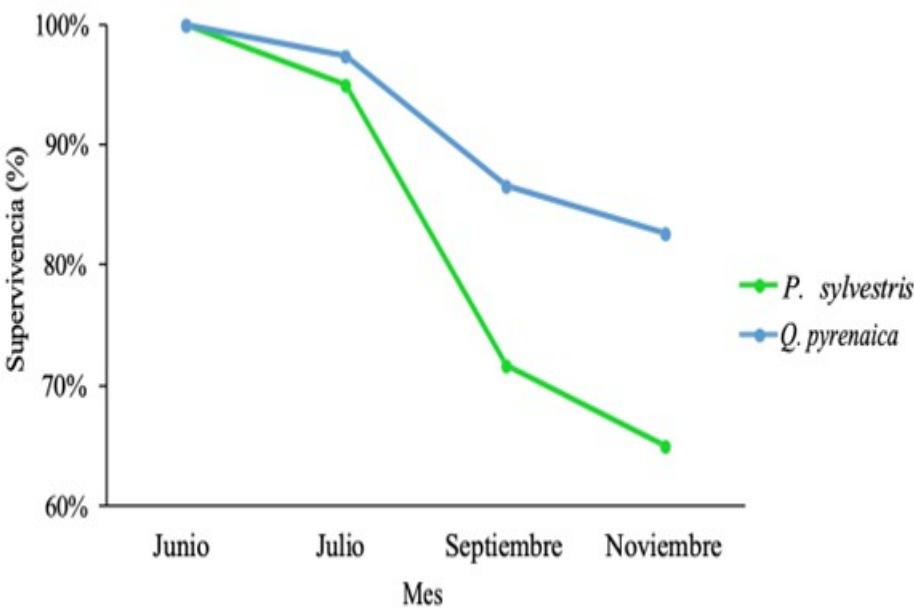


Figura 6. Curvas de supervivencia de *Pinus sylvestris* y *Quercus pyrenaica* para el periodo de muestreo.

Los resultados del modelo que evaluó la supervivencia del regenerado al final del periodo estudiado mostraron diferencias significativas entre especies (mayor supervivencia en robles), pero no entre tipos de masas o asociadas a la interacción entre ambas variables (Tabla 5). La supervivencia de los individuos estuvo positivamente relacionada con la altura de estos (estimador = 0,11 ±0,03 EE) y negativamente relacionada con la cobertura de hojarasca (estimador = -0,02 ±0,01 EE).

Variables	Chi2	Df	Pr(>Chi2)
9	1		0,002 **
12	1		0,001***
3	1		0,086

Tabla 5. Resultados del modelo de supervivencia del regenerado para el final del periodo de estudio. ***P<0,001; **P<0,01; *P<0,05

Daños por herbivoría de ungulado

Durante los meses de junio y noviembre se observó un mayor daño por herbivoría en *Q. pyrenaica*. En el caso de *P. sylvestris*, la mayoría de individuos no registró

daños por herbivoría, siendo el porcentaje de individuos dañados muy bajo para todos los niveles considerados (Fig. 7 y 8). Sin embargo, *Q. pyrenaica* mostró una distribución mucho más homogénea entre niveles, exceptuando el nivel de mayor herbivoría (Fig. 7). En el mes de noviembre los niveles de herbivoría aumentaron para ambas especies, con un incremento notable en el porcentaje individuos con daños altos de herbivoría en el caso del rebollo (nivel 5; Fig. 8).

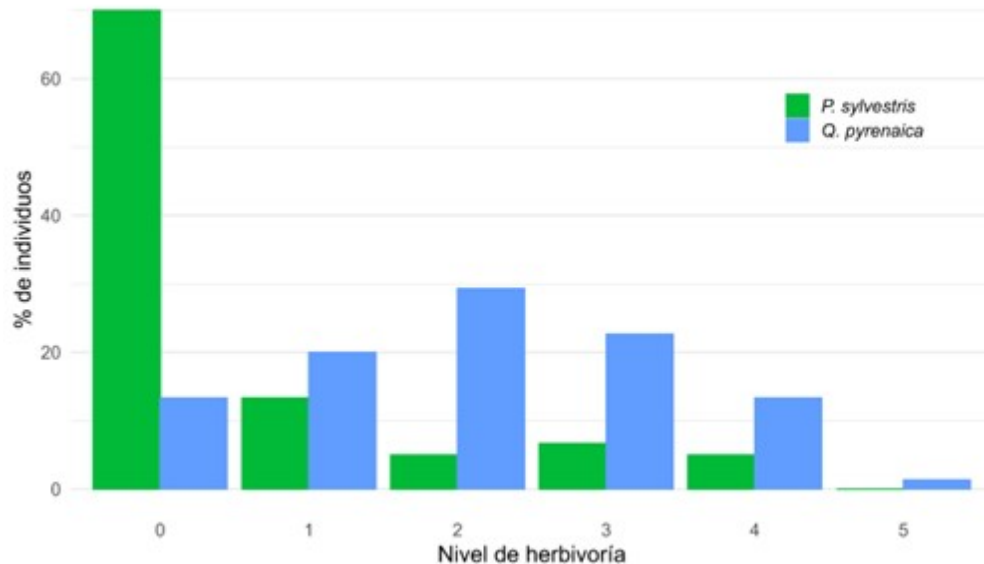


Figura 7. Niveles de herbivoría en *Pinus sylvestris* y *Quercus pyrenaica* durante el mes de junio.

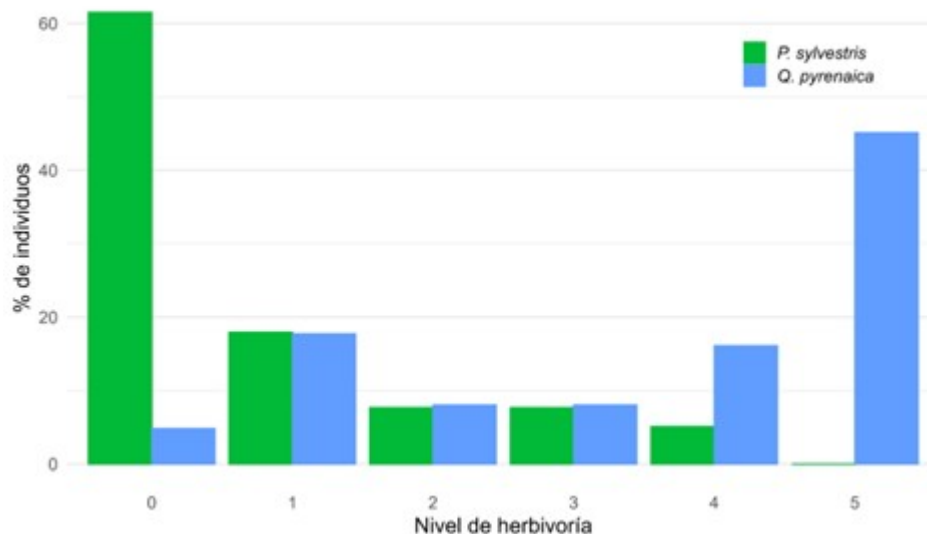


Figura 8. Niveles de herbivoría en *Pinus sylvestris* y *Quercus pyrenaica* durante el mes de noviembre.

5. Discusión

Q. pyrenaica mostró una mayor dominancia en el regenerado de robledales y masas mixtas que *P. sylvestris*. Además, la capacidad de regeneración *Q. pyrenaica* mostró una mayor independencia de las variables ambientales en comparación con *P. sylvestris*, viéndose favorecida por la cobertura de matorral y hojarasca. Además, *Q. pyrenaica* presentó una menor vulnerabilidad a la mortalidad por sequía que *P. sylvestris*, aunque sufrió mayores daños por herbivoría de



ungulados. Su mayor resistencia a la sequía e independencia de los factores ambientales, unido a su capacidad de rebrote, puede favorecer un aumento de su dominancia en bosques mixtos de *Q. pyrenaica*-*P. sylvestris*. El balance entre los efectos positivos de la resistencia a la sequía y los negativos de la vulnerabilidad a la herbivoría puede determinar los futuros patrones de dominancia entre *Q. pyrenaica* y *P. sylvestris* en los bosques mixtos formados por estas especies.

En cuanto a los factores determinantes de la capacidad de regeneración de *Q. pyrenaica* cabe destacar de la cobertura de especies arbustivas, posiblemente mediante mecanismos de facilitación. Así, la cobertura de los arbustos puede reducir la radiación incidente durante la época estival disminuyendo el estrés hídrico (CASTRO et al., 2002a, GÓMEZ-APARICIO et al., 2005). Además, mediante la ascensión hidráulica las raíces de los arbustos aumentan la disponibilidad hídrica en las capas superficiales del suelo, mejorando así la disponibilidad de agua para plántulas y juveniles de especies arbóreas (PRIETO et al., 2011). Los arbustos, especialmente los espinosos, pueden proporcionar también protección mecánica contra la herbivoría de ungulados (CASTRO et al., 2002a). En estudios previos se ha comprobado el efecto beneficioso de las especies arbustivas en la regeneración de *Q. pyrenaica* (MADRIGAL-GONZÁLEZ et al., 2014). Este resultado contrasta con el efecto negativo de la cobertura arbustiva en *P. sylvestris*, posiblemente debido a que el resultado neto de su interacción con los arbustos sea más de competencia que de facilitación. La naturaleza heliófila de *P. sylvestris* podría estar explicar en parte este resultado (CARLISLE & BROWN, 1968; GAUDIO et al., 2011). Por último, la cobertura de hojarasca también tuvo un efecto beneficioso en la abundancia de plántulas y juveniles de *Q. pyrenaica*. Una mayor cobertura de hojarasca podría aumentar la humedad del suelo, muy necesaria durante los primeros años de vida de los juveniles. Además, podría hacer menos aparentes a plántulas y juveniles, dificultando así su detección por parte de los herbívoros ungulados.

Los factores que influyen en la abundancia del regenerado de *P. sylvestris* contrastan con los de *Q. pyrenaica*, ya que las diferentes coberturas tuvieron un efecto negativo. Al ya comentado efecto negativo de la cobertura arbustiva, se une el efecto de la cobertura de hojarasca. El pequeño tamaño de las semillas de pino puede dificultar su emergencia en zonas con altas acumulaciones de hojarasca, ya que la radícula puede tener problemas para alcanzar el suelo. Las mayores semillas de *Q. pyrenaica*, con su mayor tamaño y grandes reservas, podrían tener menos problemas a este respecto. También cabe considerar, que los rebrotes de cepa y raíz de *Q. pyrenaica* (muy abundantes en este estudio) no presentan esta problemática. La cobertura de herbáceas disminuyó también la abundancia de regenerado de *P. sylvestris*, probablemente debido a la competencia que ejercen a plántulas y pequeños juveniles gracias en parte a su desarrollado sistema radicular (Castro et al. 2002b). Por última, la cobertura del dosel arbóreo también influyó negativamente en la regeneración de *P. sylvestris*, debido probablemente a su intolerancia a la sombra, la cual contrasta con la mayor tolerancia a la sombra de *Q. pyrenaica*, que es considerada como una especie con una tolerancia intermedia (SEVILLA, 2008, CAMISÓN et al., 2015).

Respecto a la vulnerabilidad a la mortalidad por sequía, fue mayor para *P.*



sylvestris que para *Q. pyrenaica*. Esto podría deberse a la mayor disponibilidad de reservas en las plántulas de *Q. pyrenaica* que en las de *P. sylvestris*, así como a una mayor inversión en el sistema radicular en el caso de *Q. pyrenaica*. Cabe destacar, que muchos de los individuos muestreados de *Q. pyrenaica* eran rebrotes, los cuales también pueden tener un mayor acceso a carbohidratos y recursos hídricos que las plántulas y juveniles. Los adultos de *P. sylvestris* también presentan una mayor vulnerabilidad a la mortalidad por sequía que los adultos de *Q. pyrenaica*, asociado a una regulación isohídrica que limita la fijación de carbono durante periodos de sequía y a una alta vulnerabilidad al fallo hidráulico (GEA-IZQUIERDO et al., 2014, FERNÁNDEZ DE UÑA et al., 2017). Esta mayor vulnerabilidad a la sequía de *P. sylvestris* puede ser un factor clave para la persistencia de los bosques mixtos bajo el actual contexto de incremento de la aridez.

Por último, en cuanto a los daños por herbivoría, los juveniles de *Q. pyrenaica* registraron mayores daños que los de *P. sylvestris*. Esto puede deberse en parte la mayor palatabilidad de los mismos, con mayores concentraciones de nitrógeno y menores de fibras vegetales de difícil asimilación por parte de los herbívoros (BARAZA et al., 2009). El incremento de los daños por herbivoría de junio a noviembre puede estar relacionado con la escasez de otras fuentes alimento para los herbívoros (p. ej. herbáceas) conforme avanza la sequía estival. Además, el incremento de las temperaturas puede alargar la época de sequía durante el otoño (HERRERO et al., 2013). Por otro lado, en las últimas décadas se ha registrado un aumento de las poblaciones de ungulados silvestres debido a la falta de depredadores, baja mortalidad invernal y una falta de un manejo adecuado (CÔTÉ et al., 2004). Así, el incremento de las condiciones de sequía y el aumento de las poblaciones de ungulados silvestres pueden imponer mayores daños al regenerado de *Q. pyrenaica* y contrarrestar su mayor resistencia a la sequía y su mayor independencia de los factores ambientales.

6. Conclusiones

La mayor capacidad de regeneración de *Q. pyrenaica* en los bosques mixtos, debido en parte a su mayor resistencia a la sequía e independencia de los factores ambientales, puede peligrar la persistencia de los bosques mixtos de *Q. pyrenaica* y *P. sylvestris* hacia masas monoespecíficas de *Q. pyrenaica* perdiendo así los beneficios de estas masas diversas y resilientes. Sin embargo, la abundancia de rebrotes entre el regenerado puede causar problemas en el futuro, fomentando el establecimiento de montes bajos susceptibles a procesos de decaimiento forestal (Arrechea, 2015). Además, el efecto de la herbivoría, de la mano de poblaciones de ungulados silvestres cada vez más numerosas, puede modular el efecto del clima y de otras variables ambientales, disminuyendo la capacidad de regeneración de *Q. pyrenaica*. Son necesarios futuros estudios que monitoreen la evolución de los bosques mixtos para evaluar la necesidad de actuaciones silvícolas que permitan la regeneración de *P. sylvestris* y su coexistencia con *Q. pyrenaica*.

7. Agradecimientos

Agradecemos el apoyo económico del proyecto ADAPTAMIX (PID2019-110470RA-I00, financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación MCIN/AEI/10.13039/501100011033) y la financiación del Gobierno Vasco al grupo



de investigación consolidado Fisioklima-AgroSosT (IT1682-22).

8. Bibliografía

ACEVEDO, P., FARFÁN, M.Á., MÁRQUEZ, A. L., DELIBES-MATEO, M., REAL, R., & VARGAS, J. M. (2011). Past, present and future of wild ungulates in relation to changes in land use. *Landsc. Ecol.* 26: 19-31.

ALLEN, C.D., BRESHEARS, D.D., and MCDOWELL, N.G. (2015). On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6, art129.

ANDIVIA, E., VILLAR-SALVADOR, P., TOVAR, L., RABASA, S., BENAYS, J. M. 2017. Multiscale assessment of woody species recruitment in Mediterranean shrublands: Facilitation and beyond. *J. Veg. Sci.* 28. 639-648.

ARRECHEA, E. 2015. Los efectos de las intervenciones selvícolas en las masas de monte bajo de *Quercus pyrenaica* en los montes públicos de la Sierra del Moncayo en Aragón. En: Herrero A, Zavala MA (editores) Los Bosques y la Biodiversidad frente al Cambio Climático: impactos, Vulnerabilidad y Adaptación. Miteco, Madrid.

BARAZA, E., HÓDAR, J.A., ZAMORA, R. 2009. Consequences of plant-chemical diversity for domestic goat food preference in Mediterranean forests. *Acta Oecologica-International J. Ecol.* 35, 117–127.

BODIN, P., WIMAN, B.L. 2007. The usefulness of stability concepts in forest management when coping with increasing climate uncertainties. *For. Ecol. Manag.* 242. 541-552.

BOLTE, A., HILBRIG, L., GRUNDMANN, B., KAMPF, F., BRUNET, J., ROLOFF, A. 2010. Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce-beech forest. *Eur. J. For. Res.* 129: 261–276.

CAMISÓN, Á., MIGUEL, R., MARCOS, J.L., REVILLA, J., TARDÁGUILA, M.A., HERNÁNDEZ, D., et al. (2015). Regeneration dynamics of *Quercus pyrenaica* Willd. in the Central System (Spain). *For. Ecol. Manage.* 343: 42–52.

CARLISLE, A.; BROWN, A.H.F. 1968. Biological Flora of the British Isles. *Pinus sylvestris* L. *J. Ecol.* 1: 269-307.

CARNICER, J., COLL, M., PONS, X., NINYEROLA, M., VAYREDA, J., PEÑUELAS, J. 2014. Large-scale recruitment limitation in Mediterranean pines: The role of *Quercus ilex* and forest successional advance as key regional drivers. *Glob. Ecol. Biogeogr.*



23. 371-384.

CASTRO, J., ZAMORA, R., HÓDAR, J.A., GÓMEZ, J. M. 2002a. Use of shrubs as nurse plants: A new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restor. Ecol.* 10: 297–305.

CASTRO, J., ZAMORA, R., and HÓDAR, J. A. 2002b. Mechanisms blocking *Pinus sylvestris* colonization of Mediterranean, mountain meadows. *J. Veg. Sci.* 13: 725–731.

COTE, S. D., ROONEY, T. P., TREMBLAY, J. P., DUSSAULT, C., WALLER, D. M. (2004). Ecological impacts of deer overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 113–147.

DE DIOS, R.S., VELAZQUEZ, J.C., OLLERO, H.S. 2019. Classification and mapping of Spanish Mediterranean mixed forests. *IForest* 12: 480–487.

DEL CASTILLO, J., COMAS, C., VOLTAS, J., FERRIO, J.P. 2016. Dynamics of competition over water in a mixed oak-pine Mediterranean forest: Spatio-temporal and physiological components. *For. Ecol. Manag.* 382: 224.

FRANCO MÚGICA, F., GARCÍA ANTÓN, M., SAINZ OLLERO, H. 1998. Vegetation dynamics and human impact in the Sierra de Guadarrama, Central System, Spain. *Holocene* 8: 69–82.

FERNÁNDEZ-DE-UÑA, L., ROSSI, S., ARANDA, I., FONTI, P., GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, B. D., CAÑELLAS, I., et al. (2017). Xylem and Leaf Functional Adjustments to Drought in *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica* at Their Elevational Boundary. *Front. Plant Sci.* 8.

GAUDIO, N., BALANDIER, P., PERRET, S., GINISTY, C. 2011. Growth of understorey Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) saplings in response to light in mixed temperate forest. *For. An Int. J. For. Res.* 84, 187–195.

GEA-IZQUIERDO, G., VIGUERA, B., CABRERA, M., and CAÑELLAS, I. (2014). Drought induced decline could portend widespread pine mortality at the xeric ecotone in managed mediterranean pine-oak woodlands. *For. Ecol. Manage.* 320: 70–82.

GEA-IZQUIERDO, G., ARANDA, I., CAÑELLAS, I., DORADO-LIÑAN, I., OLANO, J.M., MARTÍN-BENITO, D., 2021. Contrasting species decline but high sensitivity to increasing water stress on a mixed pine–oak ecotone. *J. Ecol.* 109: 109–124.

GROSSIORD, C., 2019. Having the right neighbors: how tree species diversity



modulates drought impacts on forests. *New Phytol.* 228:42-49.

GÓMEZ-APARICIO, L., VALLADARES, F., ZAMORA, R.; QUERO, J. L. 2005. Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography* 28: 757-768.

HERRERO, A., ZAMORA, R., CASTRO, J., HÓDAR, J. A. (2012). Limits of pine forest distribution at the treeline: Herbivory matters. *Plant Ecol.* 213, 459–469.

HERRERO, A., RIGLING, A., ZAMORA, R. (2013). Varying climate sensitivity at the dry distribution edge of *Pinus sylvestris* and *P. nigra*. *For. Ecol. Manage.* 308: 50–61.

MADRIGAL-GONZÁLEZ, J., GARCÍA-RODRÍGUEZ, J.A., ZAVALA, M.A. 2014. Shrub encroachment shifts the bioclimatic limit between marcescent and sclerophyllous oaks along an elevation gradient in west-central Spain. *J. Veg. Sci.* 25: 514–524.

MADRIGAL-GONZÁLEZ, J., HERRERO, A., RUIZ-BENITO, P., ZAVALA, M.A. (2017). Resilience to drought in a dry forest: Insights from demographic rates. *For. Ecol. Manage.* 389: 167–175.

MUÑOZ-GÁLVEZ, F. J., HERRERO, A., PÉREZ-CORONA, E.M., ANDIVDIA, E. (2021). Are pine-oak mixed stands in Mediterranean mountains more resilient to drought than their monospecific counterparts? *For. Ecol. Manage.* 484: 118995

PRIETO, I., PADILLA, F.M., ARMAS, C., PUGNAIRE, F.I. 2011. The role of hydraulic lift on seedling establishment under a nurse plant species in a semi-arid environment. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 13: 181–187.

ROONEY, T. P., WALLER, D. M. (2003). Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 181: 165-176.

RUIZ-BENITO, P., RATCLIFFE, S., ZAVALA, M.A., MARTÍNEZ-VILALT, J., VILÁ-CABRERA, A., LLORET, F., MADRIGAL-GONZALEZ, J., WIRTH, C., GREENWOOD, S., KÄNDLER, G., LEHTONEN, A., KATTGE, J., DAHLGREN J., JUMP, A.S. 2017. Climate and successional related changes in functional composition of European forests are strongly driven by tree mortality. *Glob. Change Biol.* 23: 4162-4176.

SÁNCHEZ DE DIOS, R., DESOTO, L., CORTÓN, B., HERNÁNDEZ, L. (2023). The Renaissance of Mixed Forests? New Insights Into Shifts in Tree Dominance and Composition Following Centuries of Human-induced Simplification of Iberian Forests. *Ecosystems* 26: 1159–1172.



SEVILLA, F. 2008. *Una teoría ecológica para los bosques ibéricos*. Junta de Castilla y León, León.

TICHY, L. 2015. Field test of canopy cover estimation by hemispherical photographs taken with a smartphone. *J. Veg. Sci.* 27: 427-435

VADELL, E., DE MIGUEL, S., PEMÁN, J., 2016. Large-scale reforestation and afforestation policy in Spain: A historical review of its underlying ecological, socioeconomic and political dynamics. *Land use policy* 55, 37–48.

VALBUENA-CARABAÑA, M., DE HEREDIA, U.L., FUNETES-UTRILLA, P., GONZÁLEZ-DONCER, I., GIL, L., 2010. Historical and recent changes in the Spanish forests: A socio-economic process. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 162, 492–506.

VAYREDA, J., MARTÍNEZ-VILALTA, J., GRACIA, M., CANADELL, J.G., RETANA, J. 2016. Anthropogenic- driven rapid shifts in tree distribution lead to increased dominance of broadleaf species. *Glob. Change Biol.* 22: 3984-3995

ZAMORA, R., GÓMEZ, J. M., HÓDAR, J. A., CASTRO, J., GARCÍA, D. (2001). Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. *For. Ecol. Manage.* 144, 33–42.