

MÁSTERES de la UAM

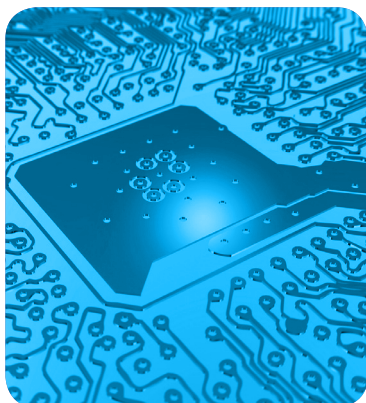
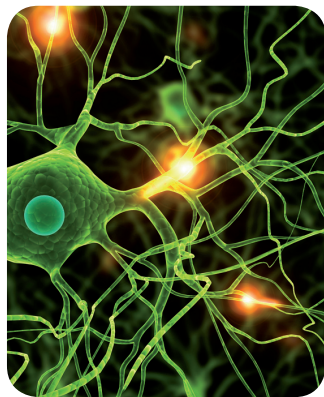
Facultad de Ciencias /12-13

Máster en Ecología



**Patrones
espacio-temporales
de dispersión y rege-
neración del Abeto
(ABIES ALBA MILL.)
en los pirineos
aragoneses**

Ester González de Andrés



Patrones espacio-temporales de dispersión y de regeneración del abeto (*Abies alba* Mill.) en los Pirineos aragoneses.

Ester González de Andrés (est.gonzalez@estudiante.uam.es)

Resumen: El abeto (*Abies alba*) presenta su límite suroccidental de distribución mundial en la vertiente sur de los Pirineos, formando poblaciones muy fragmentadas y en algunos casos sometidas a procesos de decaimiento relacionados con el cambio climático. Por ambas razones es necesario conocer mejor los patrones espaciales y temporales de la regeneración de esta especie abarcando aspectos como la dispersión y producción de semillas y el establecimiento y supervivencia de plántulas. Para ello se establecieron y describieron dos parcelas de estudio en los Pirineos aragoneses occidentales, una de ellas situada en un abetal monoespecífico (Las Eras) y la otra en una formación mixta de abeto con haya (*Fagus sylvatica*) (Gamueta). Se colocaron 36 trampas de semillas en cada bosque y se recogieron y contaron estacionalmente las semillas de abeto caídas durante un periodo de 8 (Las Eras) y 12 años (Gamueta). Además se describió el nicho de regeneración de la especie registrando información sobre el establecimiento y la mortalidad de plántulas de 1 año en relación a variables ambientales (radiación, cobertura de sustratos) y variables bióticas (área basal de abeto y haya). Se usaron métodos de modelización inversa para ajustar curvas de dispersión de semillas y caracterizar el patrón espacial de caída de semillas. En ambos bosques, la producción de semillas sufrió importantes fluctuaciones temporales, en parte explicadas por factores climáticos, y en años de abundante producción de semillas se encontró una aparente mayor sincronía entre los árboles que en años de baja producción. Estas ideas apoyan el carácter vecero del abeto. Los patrones espaciales de semillas y plántulas se mostraron espacialmente desacoplados, demostrando la importancia de los filtros ecológicos que determinan la germinación y supervivencia de plántulas tras la dispersión de semillas. La radiación recibida y la disponibilidad hídrica resultaron ser los componentes del nicho de regeneración más influyentes en el establecimiento de plántulas de abeto.

Palabras clave: apertura del dosel, *Fagus sylvatica*, modelo de dispersión, nicho de regeneración, plántula, vecería.

Agradecimientos: En el desarrollo del presente Trabajo de Fin de Máster he tenido el placer y la suerte de participar y colaborar con el grupo de Conservación de Ecosistemas Naturales del Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC). A este grupo quisiera agradecerle la abundante información cedida tras varios años de muestreos referente a: establecimiento de las parcelas, ubicación y medida de árboles adultos, recogida y recuento de semillas, contabilización de plántulas y realización de las fotografías hemisféricas; así como su apoyo en las últimas campañas de muestreo. Gracias a Jesús Julio Camarero por brindarme la oportunidad de trabajar con él, y por haberme apoyado y aconsejado durante todo el proceso de obtención de datos, análisis de los mismos y discusión de resultados. También quisiera apreciar la colaboración de Isabel Martínez (EBD-CSIC) en la elaboración de los modelos de dispersión. Gracias a Juan Traba y Fátima Franco por sus comentarios y correcciones en la redacción de la memoria. Finalmente, no quisiera dejar pasar la oportunidad de dar las gracias a todas aquellas personas cercanas que han mostrado su apoyo incondicional en buenos y malos momentos.

Índice

INTRODUCCIÓN.....	1
Objetivos e hipótesis.....	4
MATERIAL Y MÉTODOS.....	5
Especie y área de estudio.....	5
Distribución espacial de abetos adultos y de la deposición de semillas.....	8
Patrones temporales en la producción de semillas.....	9
Patrones espaciales en la dispersión de semillas.....	10
Elaboración de los modelos de dispersión de semillas.....	10
Establecimiento y mortalidad de plántulas.....	12
Caracterización del nicho de regeneración.....	13
RESULTADOS.....	15
Patrones espaciales y temporales en la producción de semillas.....	15
Modelos de dispersión de semillas.....	17
Nicho de regeneración.....	18
Influencia del clima.....	20
DISCUSIÓN.....	20
Interpretación de los patrones de deposición de semillas.....	20
Dispersión de semillas.....	22
Relevancia del nicho de regeneración.....	23
La dispersión a escala de paisaje.....	26
CONCLUSIONES.....	27
BIBLIOGRAFÍA.....	29

Introducción

La composición y estructura de un bosque depende en gran medida de los procesos de regeneración sexual de los árboles (Clark *et al.*, 1998a). La regeneración de los árboles es el resultado de una secuencia de procesos demográficos influidos por factores bióticos y abióticos que actúan a distintas escalas espaciales y temporales (Ribbens *et al.*, 1994). Entre los procesos que determinan la regeneración exitosa de los árboles y la colonización de nuevos espacios por nuevos individuos genotípicamente diferentes se encuentran: la producción y dispersión de semillas, su germinación y el establecimiento de plántulas (Dov iak *et al.*, 2003). Las limitaciones que actúan sobre la regeneración pueden ser de varios tipos: disminución de la cantidad de semillas producidas, restricción del alcance espacial de dispersión, reducción de la disponibilidad de micrositios adecuados (nicho de regeneración *sensu* Grubb, 1977) para el establecimiento de plántulas, etc. (**Fig. 1**) (Marañón *et al.*, 2004). La producción de semillas en árboles es inversamente proporcional a la masa de las semillas y directamente proporcional al tamaño del árbol (Greene y Johnson, 1994). Sin embargo, existen otros factores que afectan a la producción de semillas como la cantidad de luz disponible para la copa o las condiciones climáticas que afectan al crecimiento y la reproducción (Greene *et al.*, 2002; van Mantgem *et al.*, 2006).

El número de semillas producidas por una población frecuentemente fluctúa de año a año. Uno de los fenómenos más llamativos relacionados con esta variación es la vecería o producción de semillas por una población vegetal de manera sincrónica y a intervalos irregulares (Silvertown, 1980; Herrera *et al.*, 1998; Kelly y Sork, 2002). Las causas inmediatas y últimas de este fenómeno están relacionadas con la variabilidad ambiental (climática) o con factores intrínsecos relacionados con la disponibilidad de recursos (carbohidratos, nutrientes), pero también existen fuerzas selectivas favoreciendo el aumento o disminución de la variación en la producción de semillas como es el saciado de los depredadores (Janzen, 1971). Otros estudios indican que un mayor esfuerzo reproductivo es más eficiente en términos de éxito en cuanto a la polinización o a la producción de semillas (Kelly, 1994).

El patrón de dispersión de las semillas también influye en la probabilidad del reclutamiento de nuevas plántulas de árboles. Los procesos espaciales de dispersión de semillas son cruciales para interpretar la estructura y la dinámica del reclutamiento en los bosques (Nathan y Muller-Landau, 2000). La dispersión de semillas es entendida como el movimiento de las mismas

desde la planta madre y los sitios transitorios de deposición hasta que alcanzan su ubicación espacial final, lo que se denomina sombra de semillas (Martínez y González-Taboada, 2009). La densidad de las semillas casi invariablemente disminuye según aumenta la distancia al árbol progenitor (“madre”), de manera que la descendencia se encuentra agrupada cerca del progenitor y las colas alargadas de dicha distribución son el reflejo de procesos de dispersión poco frecuentes y que suceden a distancias grandes (Clark *et al.*, 1998b; Stoyan y Wagner, 2001). Por lo tanto, los patrones de dispersión de semillas son un componente crítico en la variación espacial en el reclutamiento de plántulas de árboles (Ribbens *et al.*, 1994).

Por otro lado, dentro de los hábitats forestales, micrositios como parches de musgo, madera en descomposición (tocones p. ej.), parches de diferentes hierbas del sotobosque, microtopografía del suelo y zonas con diferentes características de sombra pueden variar en su idoneidad para la germinación y supervivencia temprana de plántulas (Dov iak *et al.*, 2003); lo que algunos autores han considerado como una ‘limitación de sitio’ en relación al nicho de regeneración (van Mantgem *et al.*, 2006). El concepto de nicho de regeneración hace referencia según Grubb (1977) a los requisitos necesarios para alcanzar una alta probabilidad de éxito en el reemplazo de un individuo maduro por uno nuevo en la siguiente generación. El nicho de regeneración consta de diferentes componentes. Así, para especies que tienen elevados requerimientos hídricos, o en ambientes como los mediterráneos donde la sequía es un fenómeno habitual, la disponibilidad de agua en el suelo es uno de los principales filtros ecológicos en el reclutamiento de las poblaciones de árboles (Marañón *et al.*, 2004). La luz, tanto la intensidad como la calidad del espectro, constituye otro factor determinante en la distribución espacial de plántulas y juveniles en ambientes más cálidos como los bosques templados. Por otro lado, la interacción con otros organismos también guarda relación con la distribución espacial de las plántulas. Las interacciones entre las plantas adultas y las semillas y plántulas que están bajo ellas constituyen un equilibrio complejo entre competencia y facilitación, en función de factores como el estrés abiótico, presión de depredación, o la densidad de individuos (Callaway y Walker, 1997). Los depredadores también juegan un papel en la distribución de plántulas ya que la depredación depende de la densidad de semillas y plántulas, por lo que podría esperarse que el reclutamiento de individuos se produzca más exitosamente a una cierta distancia de los árboles progenitores (Janzen, 1970). Por tanto, una dispersión diferencial o más “dirigida” hacia micrositios específicos puede ser de mayor importancia cuando la depredación y germinación de las semillas y el crecimiento de

plántulas depende de la disponibilidad de micrositios adecuados (Nathan y Muller-Landau, 2000).

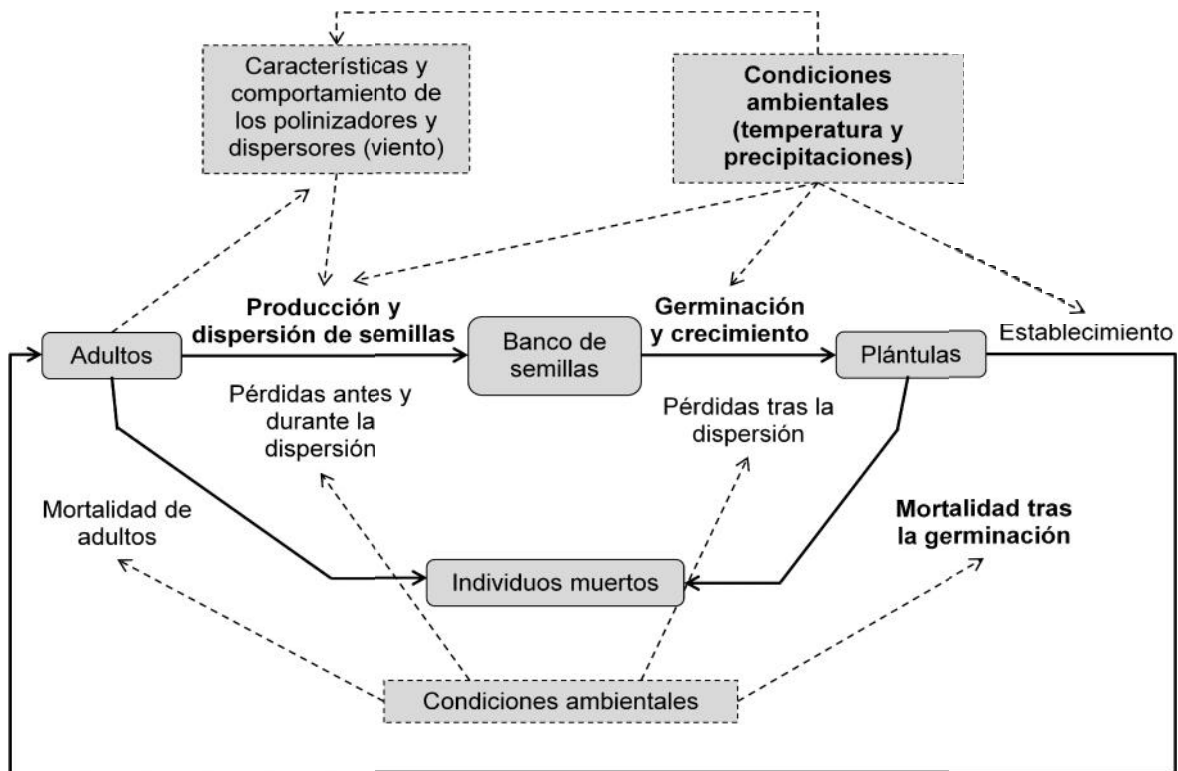


Figura 1. Principales causas y consecuencias de los procesos involucrados en la regeneración sexual (producción y dispersión de semillas, germinación, crecimiento y establecimiento de plántulas) en especies de árboles. Las flechas continuas representan procesos y las cajas redondeadas indican patrones de dispersión de interés en una determinada etapa, mientras que las flechas y cajas discontinuas muestran los factores de influencia sobre los procesos. Los procesos y factores destacados en negrita son el objeto de estudio de este trabajo en el caso del abeto. Modificado a partir de Nathan y Muller-Landau (2000).

En este trabajo se evaluará la importancia relativa de los procesos de producción y dispersión de semillas y de establecimiento de plántulas para la regeneración del abeto (*Abies alba* Mill., 1768), una de las coníferas (familia Pinaceae) que alcanza mayor tamaño (35-40 m de altura) y que domina en bosques montanos y subalpinos en la vertiente sur de los Pirineos, donde alcanza su límite suroccidental de distribución mundial (**Fig. 2**). Los abetales pirenaicos forman poblaciones muy fragmentadas debido a su uso histórico (talas, pastoreo) y en algunas zonas (Navarra, Aragón occidental) están sometidas a procesos de decaimiento (cuyos síntomas externos son el amarilleamiento de las acículas, la defoliación pronunciada y el crecimiento reducido) (Camarero *et al.*, 2011). Estos procesos de decaimiento están inducidos por cambio climático (sequías) y por el manejo tradicional del bosque que condujo a una selección negativa de individuos mediante la tala de aquellos de mayor talla (Camarero *et al.*,

2011). Cabe destacar que los modelos bioclimáticos predicen una reducción muy significativa del área de distribución ibérica del abeto para finales del siglo XXI bajo todos los escenarios de cambio climático previstos (Benito Garzón, 2006; Felicísimo *et al.*, 2011). Estas predicciones están basadas en modelos de distribución potencial de especies según la relación estadística entre la distribución actual y variables climáticas o de otros tipos (geológicas, topográficas) (Benito Garzón, 2006; Felicísimo *et al.*, 2012). Felicísimo *et al.* (2011) consideran que la capacidad de mantenimiento y recuperación de la especie es escasa debido a la reducción paulatina del solapamiento entre el área potencial futura con la distribución actual prevista, dificultando la posible expansión del abeto. Por tanto, el estudio de los procesos dispersivos y de regeneración de los abetales pirenaicos resulta crucial a la hora de evaluar la vulnerabilidad y adaptación al cambio climático de estas poblaciones a través de la capacidad de colonización de nuevos territorios de ambiente potencialmente favorable para su desarrollo, así como para evaluar su mantenimiento en los abetales actuales.

Objetivos e hipótesis

El propósito de este trabajo fue el estudio de las dinámicas de la producción y dispersión de semillas y de regeneración del abeto en dos bosques situados en el piso montano de los Pirineos aragoneses occidentales. Este estudio pretende así proporcionar información básica, actualmente ausente para la zona y especie de estudio, referente a la producción y dispersión de semillas y a la regeneración del abeto que pueda integrarse en los modelos de distribución potencial de la especie en función del clima para mejorar las predicciones derivadas. Se pretende así aportar una dimensión temporal y datos fundamentales de la regeneración del abeto en función de procesos que pueden actuar a pequeñas escalas espaciales (nicho de regeneración) y temporales (décadas). Se considera que el conocimiento de los principales factores limitantes de la regeneración de la especie es fundamental a la hora de desarrollar planes de gestión adaptativa y conservación para la especie.

El objetivo principal se ha centrado en los procesos de producción y dispersión de semillas y de establecimiento de plántulas, para los que (i) se caracterizaron los patrones espaciales de dispersión, (ii) se crearon modelos de dispersión de semillas ajustados a los datos observados, (iii) se analizaron los patrones temporales de producción y (iv) se relacionaron los patrones espaciales de establecimiento y mortalidad de plántulas con variables ambientales (radiación, cobertura de sustratos) y bióticas (producción de semillas, área basal de abetos y hayas) lo que permitió la descripción de algunos aspectos importantes del nicho de regeneración del abeto.

De este modo, se evaluaron las siguientes predicciones: a) la distribución de las plántulas de abeto estará influida por la abundancia de semillas depositadas sobre el suelo; y b) la supervivencia de las plántulas será mayor en zonas de menor cobertura arbórea dado que ambientes demasiado sombríos pueden impedir el desarrollo y supervivencia de las plántulas. Finalmente, se intentó determinar si la variabilidad inter-anual de producción de semillas respondía a las condiciones climáticas regionales, lo que permitiría evaluar si los procesos de vecería de las poblaciones de abeto pirenaicas estudiadas, tan meridionales en un contexto europeo, responden al cambio climático actual.

Material y métodos

Especie y área de estudio

El estudio se enmarca en la parte superior del valle de Ansó (Parque Natural de los Valles Occidentales, sector occidental de los Pirineos aragoneses, Huesca, España) (**Tabla 1, Fig. 3**), donde es posible encontrar abetales puros o mixtos en los que el abeto coexiste con el haya (*Fagus sylvatica* L., 1753) o el pino silvestre (*Pinus sylvestris* L., 1753). Como especies arbóreas secundarias suelen aparecer serbales (*Sorbus aucuparia* L. 1753, *S. aria* (L.) Crantz, 1763) y abedules (*Betula* sp L., 1753). El abeto es una especie monoica, anemócora (dispersión de semillas por el viento), tolerante a la sombra y con preferencia por suelos frescos y profundos (Blanco *et al.*, 1997). Las piñas maduran a partir de septiembre y octubre y se producen, maduran y se desintegran en el tercio superior de la copa lo que da lugar al desprendimiento de brácteas de la piña y a la liberación de las semillas aladas que caen al suelo desde septiembre hasta la primavera posterior (abril, mayo) mediante un vuelo rotatorio. Las semillas del abeto requieren de condiciones frías, húmedas y umbrías para germinar (Ruiz de la Torre, 2006; Wolf, 2009). El abeto se considera “cadañego” (fructificación durante todos los años), aunque varía de unos años a otros la cantidad de semilla (Ruiz de la Torre, 2006).

Se estudiaron dos localidades diferentes, los bosques de Gamueta y Las Eras (**Tabla 1, Figs. 2 y 3**). El bosque de Gamueta es una formación madura y mixta de abeto y haya (la edad media de los abetos es de 176 años según testigos radiales de madera tomados de los árboles más grandes) y en Las Eras se estudió un abetal joven (edad media de 60 años) y puro que forma una masa forestal más densa que en Gamueta.

Tabla 1. Características de los sitios y árboles de *Abies alba* estudiados. Se muestran las medias \pm desviación estándar.

Característica	Localidad	
	Gamueta	Las Eras
Latitud (N)	42° 53' 55''	42° 52' 40''
Longitud (W)	0° 47' 59''	0° 48' 18''
Altitud (m)	1395-1415	1320-1350
Pendiente (°)	23	15
Orientación	N	NW-N
Área basal total (m ² ha ⁻¹)	54,61 ¹	42,04
Densidad (ind ha ⁻¹)	333,33	855,56
Diámetro medido a 1,3 m (cm)	35,73 \pm 28,93	22,7 \pm 10,62
Altura (m)	18,08 \pm 13,18	13,13 \pm 4,95
Apertura del dosel (%)	5,97 \pm 0,16	7,40 \pm 0,34

¹ El área basal de *Fagus sylvatica* en esta parcela es de 6.12 m² ha⁻¹.



Figura 2. Aspecto externo (Las Eras, arriba a la izquierda) e interno (arriba a la derecha, Las Eras también) de las formaciones de abetales predominantes en la zona de estudio. Aspectos de los métodos de estudio como la disposición de las trampas fijas de recolección de semillas en Gamueta (abajo a la izquierda) e imágenes de las plántulas de abeto (abajo a la derecha) de un año de edad (flechas negras, nótese la presencia de acículas cotiledonares) y de varios años (flechas rojas).

Todo el valle alto del río Veral posee una elevada pluviosidad, muy bien distribuida a lo largo del año, siendo además los bancos de niebla y las nevadas invernales frecuentes. Según datos climáticos extraídos de la estación meteorológica situada en el refugio de Linza (42° 53' 55" N, 0° 47' 58" W, 1.340 m), e interpolados con datos de la estaciones cercanas (**Fig. 3**) de Isaba (42° 51' 52" N, 0° 55' 24" W, 843 m) y Urzainqui (42° 49' 53" N, 0° 56' 48" W, 722 m) para el periodo 2001-2012 la temperatura media fue 8,5 °C siendo diciembre (temperatura media = 1,9 °C) y agosto (temperatura media = 15,8 °C) los meses más frío y cálido, respectivamente. La precipitación anual media fue de 1.843 mm siendo julio y agosto los meses más secos. El suelo puede estar cubierto por nieve durante 3-5 meses al año desde noviembre hasta marzo. El carácter básico del sustrato, asentado sobre margas y calizas, se ve acentuado por la elevada pluviometría.

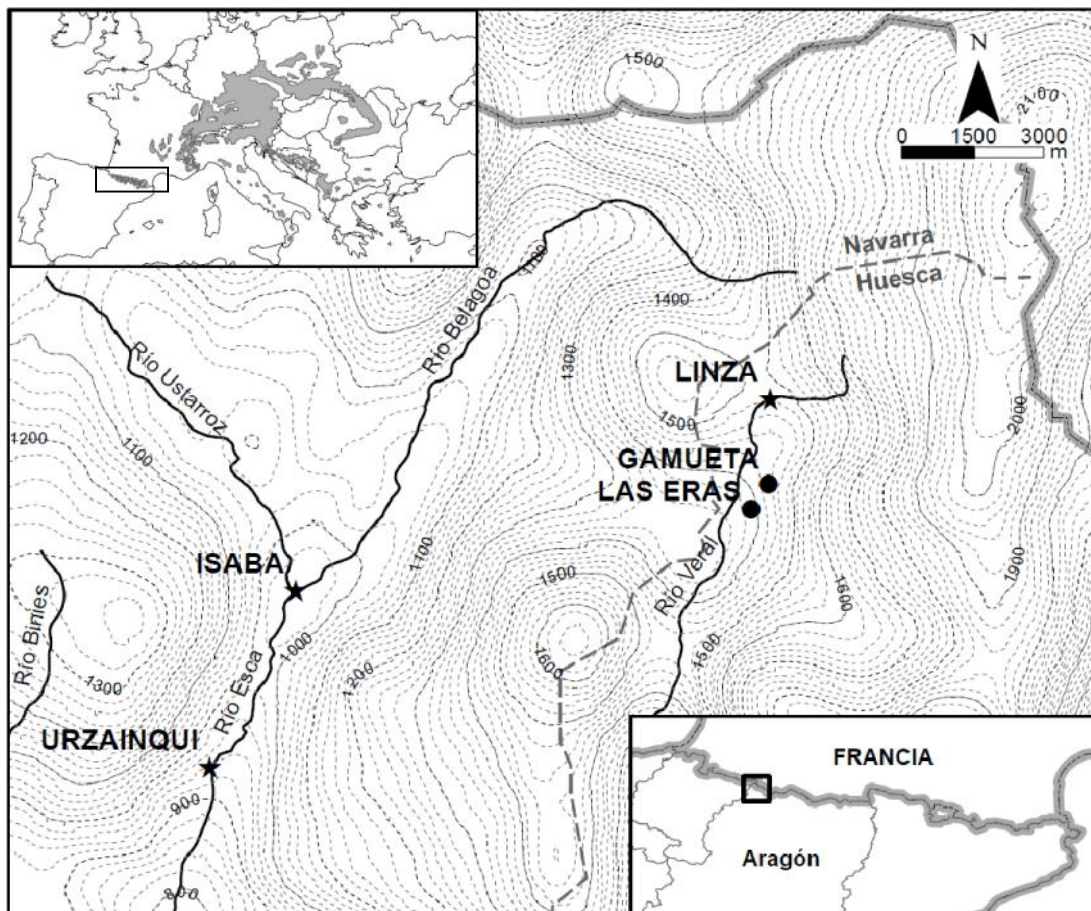


Figura 3. Localización de las parcelas de muestreo (círculos) y de los observatorios meteorológicos utilizados (estrellas). Se muestra la distribución europea de *A. alba* (esquina superior izquierda; EUFORGEN, 2009) y la ubicación de los valles de Roncal (río Esca, Navarra) y de Ansó (río Veral, Huesca) en el conjunto de los Pirineos (esquina inferior derecha).

Distribución espacial de abetos adultos y de la deposición de semillas

Se establecieron dos parcelas cuadradas, una situada en cada bosque, de 30 m x 30 m (900 m²). La parcela de Gamueta fue establecida en otoño de 2001, mientras que la de Las Eras se estableció en otoño de 2005, los últimos datos para ambas parcelas se recogieron en el otoño de 2012, por lo que al final del estudio se contaron con series de datos de doce y ocho años, respectivamente. Se tomó la ubicación dentro de la parcela (coordenadas cartesianas x , y) de todos los árboles adultos (individuos de más de 1,30 m de altura) usando cintas métricas y delimitando sub-parcelas de 5 m x 5 m. Se midió el diámetro a la altura del pecho (dbh) de todos los árboles adultos, tanto dentro de la parcela como en una zona tampón de 10 m alrededor de la misma (**Fig. 4**). Esta zona tampón se estableció para tratar de corregir o mitigar el efecto borde. Con estos datos se calculó la densidad de individuos y el área basal de la masa arbórea (Tabla 1). Los árboles reproductores potenciales se estimaron mediante la observación de la presencia de piñas o raquis en el tercio superior de la copa en septiembre durante todos los años de estudio.

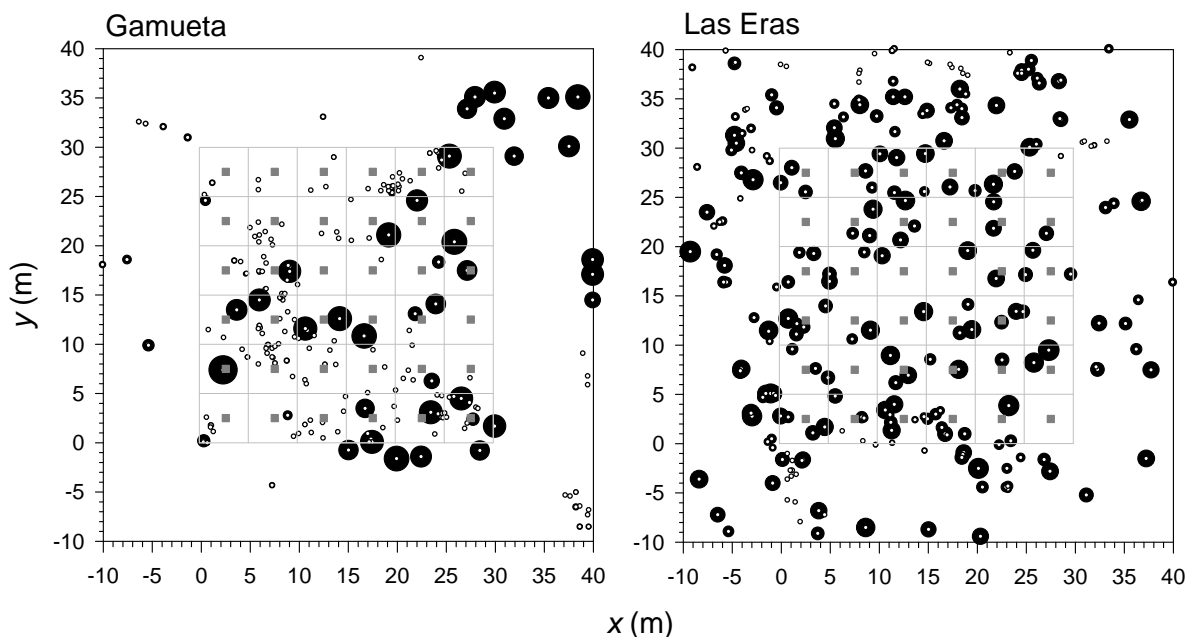


Figura 4. Disposición regular de las trampas fijas de semillas (cuadrados grises) y de los ejemplares adultos de *A.alba* en las parcelas (puntos negros); el tamaño del punto es proporcional al diámetro a 1,3 m de cada individuo. Se muestra la rejilla regular de 5 m x 5 m usada para disponer las trampas.

Al comienzo de los periodos de estudio se colocaron 36 trampas fijas de semillas en cada parcela siguiendo una cuadrícula regular con una distancia de 5 m entre ellas para evaluar la variabilidad en la caída de semillas (**Fig. 4**). Las trampas consistieron en recipientes

cilíndricos de 0,135 m de diámetro (área = 0,01431 m²) revestidos con bolsas de malla fina (malla de 2 mm) y colocados a 0,5 m de altura sobre el suelo. La relación área total de trampas (0,5153 m²) frente al área de la parcela (900 m²) es de 0,00057. Durante la estación de dispersión se recolectaron y contabilizaron las semillas recogidas en las trampas, diferenciando entre aquellas caídas en otoño (septiembre-noviembre), cuando se produce la caída principal de semillas, y en invierno-primavera (diciembre-mayo), cuando se produce un pico secundario de deposición de semillas. La densidad de semillas por unidad de superficie (m²) fue entonces calculada a escalas anual y estacional considerando la suma de semillas recogidas en cada trampa.

Patrones temporales en la producción de semillas

La variabilidad interanual en la producción de semillas fue valorada con el coeficiente de variación de las medias poblacionales anuales (CV temporal) (como en Kelly, 1994; Herrera *et al.*, 1998; Koenig *et al.*, 2003). Una aproximación a la sincronía espacial en la producción de semillas, elemento característico de los fenómenos de vecería, se realizó a través del coeficiente de variación entre trampas de los datos anuales de semillas (CV espacial), de modo que valores bajos de CV indican menor variabilidad espacial entre trampas y, por tanto, una mayor homogeneidad en la producción dentro de cada parcela (Houle, 1999). Los valores de CV espacial fueron correlacionados (coeficiente de Pearson) con la densidad de semillas media para cada año de estudio para comprobar si se produjo una dispersión espacialmente más homogénea en años de alta producción de semillas. Debe considerarse que las unidades de muestreo (trampas) no se corresponden con los árboles reproductores por lo que parte de la variabilidad en la producción de semillas entre individuos puede no detectarse plenamente ya que el proceso de dispersión puede homogeneizar la variación espacial de la producción de semillas entre individuos estimada por las trampas.

La relación de la producción de semillas entre años consecutivos se evaluó mediante el coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman cuya significación fue calculada teniendo en cuenta la posible existencia de autocorrelación espacial de los datos. Para ello se empleó el método de Dutilleul (1993), que consiste en estimar la reducción en el tamaño muestral causada por la autocorrelación espacial en la distribución de semillas, con el fin de obtener un tamaño de muestra efectivo que permite ajustar los grados de libertad de la correlación y, por consiguiente, su nivel de significación (P').

Para determinar si la producción de semillas estaba controlada por la variabilidad climática inter-anual la cantidad de semillas recogidas se comparó con datos climáticos mensuales y estacionales (DEF, invierno; MAM, primavera; JJA, verano; SON, otoño) de temperatura (medias) y precipitaciones (sumas) mediante coeficientes de correlación de Pearson.

Patrones espaciales en la dispersión de semillas

El análisis de la estructura espacial de los datos de semillas y plántulas se efectuó con correlogramas espaciales basados en el coeficiente I de Moran, que determina la existencia de autocorrelación espacial en la variable analizada para distintas clases de distancia. Dicho coeficiente es análogo al coeficiente de Pearson y suele oscilar entre -1 y +1 correspondiendo a valores elevados de autocorrelación espacial negativa y positiva, respectivamente (el valor de $I = 0$ indicaría la ausencia de autocorrelación espacial). Se consideraron intervalos de distancia de 5 m (separación entre trampas), obteniendo así siete clases de distancia (Legendre y Legendre, 1998). Se usaron los datos de densidad de semillas para las trampas regularmente espaciadas y, en el caso de las plántulas, se calculó su densidad para cada cuadrado de 5 m x 5 m. Se obtuvo la significación de cada coeficiente y la significación global del correlograma (P') aplicando la corrección de Bonferroni, por la cual se ajusta el nivel de probabilidad al que se consideran resultados significativos dividiendo el nivel de probabilidad considerado ($P = 0.05$ habitualmente) por el número de clases de distancia k de manera que $P' = P/k$, considerándose el correlograma significativo cuando $P' < 0,007$.

Elaboración de los modelos de dispersión de semillas

Los modelos de dispersión se elaboraron mediante una adaptación del método de modelización inversa propuesto por Ribbens *et al.* (1994), con las variaciones introducidas por Martínez y González-Taboada (2009), empleando semillas y trampas de semillas en lugar de plántulas. La modelización inversa consiste en métodos de máxima verosimilitud empleados para estimar los parámetros de una función de dispersión sin necesidad de conocer la fuente exacta de cada semilla. Estos métodos asumen que la contribución de cada árbol adulto a la lluvia de semillas en un punto dado depende sólo de la fecundidad del árbol y de su distancia a dicho punto (Ribbens *et al.*, 1994; Uriarte *et al.*, 2005; Canham y Uriarte, 2006). Así, la densidad de semillas esperada ($\hat{s}_{i,t}$) en una trampa i fue la suma de las contribuciones de cada árbol j dentro de la zona comprendida por la parcela y su área tampón. Cada contribución individual se obtuvo del producto de fecundidad del árbol por la

probabilidad de que una semilla sea dispersada la distancia que separa al árbol de la trampa ($x_{i,j}$), dado por el “kernel” de dispersión:

$$\hat{s}_{i,t} = A_i \sum_j P_j F(x_{i,j}), \quad (1)$$

donde A_i es el área de cada trampa i (en m^2), P_j es el número de semillas producido por un árbol j por m^2 (componente de fecundidad), y $F(x_{i,j})$ es el “kernel” de dispersión.

El componente de fecundidad (P_j) se construyó relacionando la producción de semillas al tamaño del árbol a través de su dbh (w_j), de manera similar a lo generalmente empleado en especies arbóreas forestales (Ribbens *et al.*, 1994; Greene y Johnson, 1994; Clark *et al.*, 1998a). Esta relación se expresó mediante una función alométrica:

$$P_j = \exp\{\beta_j + \alpha_t + \gamma \ln(w_j)\} \quad (2)$$

En esta ecuación β_j es el parámetro de fecundidad, α_t es el exponente alométrico de fecundidad, y γ es una medida de las desviaciones aleatorias individuales de la tendencia general en la producción de semillas.

Al igual que en numerosos estudios, se consideró la dispersión como un proceso isotrópico (p. ej. Clark *et al.*, 1998a, 2004; Uriarte *et al.*, 2005; Canham y Uriarte, 2006; Martínez y González-Taboada, 2009). La curva o “kernel” de dispersión es una función de probabilidad de densidad de deposición de semillas por unidad de área en función de la distancia al árbol (Nathan y Muller-Landau, 2000). El “kernel” de dispersión empleado fue de tipo exponencial, concretamente una distribución log-normal, al ser considerada adecuado para modelar la dispersión de semillas de especies anemócoras (Greene y Johnson, 1989; Stoyan y Wagner, 2001; Greene *et al.*, 2004). Esta distribución está definida por los parámetros de forma (S_t) y escala (L_t), en función de la distancia al árbol ($x_{i,j}$):

$$F(x_{i,j}, L_t, S_t) = \{(2\pi)^{1,5} S_t x^2\}^{-1} \exp\left\{-\left(\ln(x/L_t)\right)^2 / (2S_t^2)\right\} \quad (3)$$

Las densidades de semillas recogidas durante cada estación se sumaron para obtener la densidad acumulada en un año t . Se consideró que la densidad esperada de semillas para cada trampa i sigue una distribución de Poisson (como en Ribbens *et al.*, 1994 o Greene *et al.*, 2004).

Se consideraron tres modelos diferentes para cada zona de estudio en función de si los parámetros fueron constantes o se permitió su variación entre años, y así evaluar los cambios temporales de los componentes del modelo. (1) Un modelo que permite la variación entre años del parámetro de fecundidad (λ), para evaluar los cambios temporales en la fecundidad, y de la forma de la función “kernel” (S, L); (2) un modelo como en el que, como en el caso anterior, se permite la variación de λ entre años pero por el contrario la forma del “kernel” es la misma cada año (S, L); (3) una versión simplificada que ajusta el modelo a las cantidades totales de las semillas dispersadas (suma acumulativa entre años), de manera que presenta parámetros de fecundidad (λ) y de forma de la función “kernel” (S, L) constantes. En los tres casos se mantuvo invariable el exponente alométrico de la fecundidad (α). Las distancias medias de dispersión (d) se calcularon mediante integración de Monte Carlo, incorporando la incertidumbre estimada en los parámetros del “kernel”.

La bondad del ajuste de los modelos se estimó por medio de correlaciones de Pearson entre las densidades de semillas observadas y predichas en cada trampa (Sagnard *et al.*, 2007; Martínez y González-Taboada, 2009). Los distintos modelos fueron comparados entre sí mediante el criterio de información de devianza (DIC), que es un análogo bayesiano al criterio de información de Akaike (AIC) (Spielgelhalter *et al.*, 2002). Se trata de una suma ponderada entre un primer término que representa una medida del ajuste del modelo y un parámetro de penalización para evitar cualquier sesgo hacia el sobreajuste de los modelos:

$$DIC = D_{\text{mean}} + p_D = D_{\text{mean}} + (D_{\text{mean}} - D(\theta_{\text{mean}})) \quad (4)$$

donde D_{mean} es la devianza media del modelo y p_D es el número de parámetros efectivos, estimado a través de la diferencia entre la devianza media y la devianza estimada para los valores medios de los parámetros ($D(\theta_{\text{mean}})$). Un menor valor de DIC indica que el modelo proporciona una explicación más parsimoniosa o sencilla de los datos.

Establecimiento y mortalidad de plántulas

Por otro lado, para evaluar los cambios en el tiempo del establecimiento de plántulas se contabilizó para la mayor parte de los años la cantidad de plántulas de uno y dos años de edad en cuatro cuadrados de 25 cm x 25 cm situados alrededor de cada trampa de semillas (0,25 m² por trampa), es decir, considerando el 1% del tamaño total de las parcelas. Este seguimiento fue distinto en el año 2001, en el que se marcaron y siguieron todas las plántulas de un año de la parcela de Gamueta. Estos datos se emplearon para calcular la densidad de plántulas,

considerando la suma de plántulas por trampa en el primer caso, y la suma de las mismas en la parcela en el segundo caso. Estos datos fueron relacionados con los números de semillas recogidas durante el otoño e invierno previos, mediante coeficientes de correlación de Spearman cuya significación fue corregida por la presencia de autocorrelación espacial, para establecer la existencia o no de limitación de la germinación por parte de la producción y dispersión de semillas.

Se estimó la tasa de mortalidad (m) de las plántulas mediante la fórmula propuesta por Sheil *et al.* (1995):

$$m = 1 - (N_t/N_0)^{1/t}, \quad (5)$$

donde N_0 y N_t son las plántulas vivas detectadas al comienzo y al final del intervalo de muestreo, respectivamente y t es la duración del intervalo en años. La tasa de mortalidad se calculó para dos escalas temporales distintas siempre y cuando $N_0 \geq 10$ plántulas. Por una parte, se contemplaron las plántulas de un año de edad que al año siguiente sobrevivieron como plántulas de dos años para los datos de años consecutivos, es decir, $t = 1$ año. Por otro lado, algunos años los recuentos de plántulas se realizaron tanto a finales de primavera o comienzos de verano (mayo-junio) como al término del período de germinación y crecimiento de las plántulas (septiembre-octubre) – 2004 y 2005 para Gamueta y 2005 para Las Eras –, por lo que se estimó una tasa de mortalidad intra-anual para las dos clases de edad considerando la duración de los intervalos entre muestreos. El intervalo medio entre estos muestreos fue de 113 días, o sea 0,31 años.

Caracterización del nicho de regeneración

Para caracterizar el nicho de regeneración del abeto a nivel de escalas espaciales pequeñas (micrositio) se describieron y cuantificaron una serie de variables ambientales (sustrato, radiación) y de variables referidas a la estructura del bosque (área basal, densidad, apertura del dosel). En primer lugar se realizó un muestreo intensivo de la parcela de Gamueta el año de su establecimiento con el objetivo de describir el nicho de regeneración del abeto en un bosque mixto. Se registró en una malla regular en cuadrículas de 1 m^2 a lo largo de toda la parcela información referente a las siguientes variables: coberturas de distintos tipos de sustrato (roca, gravas, suelo desnudo, madera, ramas, acículas de abeto, hojarasca de haya y musgo) y se obtuvo la densidad y área basal de haya. También fue estimada la radiación recibida a 1 m de altura con la ayuda de un densitómetro (Stumpf, 2008), permitiendo

establecer la importancia relativa de esta variable frente al resto de las consideradas. Esta medida se realizó a mediodía de un día nublado de comienzos del otoño, cuando las hayas aun conservaban las hojas.

Las variables obtenidas se normalizaron usando transformaciones angulares y logarítmicas para porcentajes de cobertura y conteos, respectivamente. La relación entre la densidad de plántulas y las variables obtenidas a nivel de micrositio se analizó con un modelo de regresión de Poisson (función de enlace logarítmica) (McCullagh y Nelder, 1989). Se realizaron tests de Spearman entre pares de variables para evitar incluir en el modelo combinaciones de variables altamente correlacionadas ($P < 0,01$) y así impedir redundancia de información. El mejor modelo fue elaborado incluyendo únicamente los términos significativos. La significación de cada término se obtuvo siguiendo un análisis de las tablas de devianza, en el que se evalúa si la reducción de devianza entre el modelo nulo y el que incluye el término en cuestión es significativa mediante pruebas de χ^2 , es decir, si está justificada o no la inclusión de ese término en el modelo (McCullagh y Nelder, 1989).

De manera alternativa, se registró el grado de apertura del dosel en los dos bosques estudiados como medida de la radiación recibida por las plántulas. La apertura del dosel es la fracción de cielo que, en promedio, se puede ver a través de la corona de un árbol individual, y da una idea del factor de atenuación de la luz bajo la cubierta arbórea (Boivin *et al.*, 2011; Ameztegui *et al.*, 2012). Para ello se tomaron fotos hemisféricas en la ubicación de cada trampa de semillas, a una altura de 1,3 m y con una cámara digital (Nikon Coolpix 900) a la que se acopló un objetivo de ojo de pez de 180° de ángulo de visión. Al tomar cada fotografía se marcó el norte magnético para determinar la orientación de las imágenes. Las fotografías se tomaron en junio de 2008 siempre en días nublados con condiciones de luz homogénea. El método empleado para la determinación de la apertura del dosel es el descrito por Canham *et al.* (1999). Las imágenes fueron transformadas de acuerdo a un umbral definido, de modo que todos los elementos sombreados (troncos, ramas y hojas) se establecieron en negro y el fondo en blanco. La apertura del dosel se determinó como la relación (%) de la superficie ocupada por píxeles blancos (superficie de cielo visible a través del dosel) respecto a la superficie total de la silueta proyectada por el dosel. Las imágenes fueron procesadas con el software GLA 2.0 (Frazer *et al.*, 1999). Se emplearon correlaciones de Spearman, cuyo nivel de significación fue corregido mediante el método de Dutilleul (1993) antes explicado, para analizar la

relación entre el grado de apertura del dosel respecto a la densidad de plántulas y la mortalidad de las mismas.

Resultados

Patrones espaciales y temporales de producción de semillas

La producción anual de semillas en el abetal puro de Las Eras fue muy superior a la del bosque mixto de Gamueta (**Tabla 2, Fig. 5**), con densidades medias de $262,23 \pm 67,43$ y $71,32 \pm 10,28$ semillas m^{-2} , respectivamente. Esta variable mostró estructura espacial para algunos de los años analizados, tanto en Gamueta como en Las Eras, observándose autocorrelación espacial significativa y positiva a distancias cortas (0-10 m) y negativa a distancias largas (20-30 m). Es decir, dicha estructura indicaría similares cantidades de semillas recogidas en trampas vecinas, en promedio situadas hasta 10 m aparte. Cabe destacar que la asociación positiva a corta distancia observada aparece frecuentemente en los años de elevada producción de semillas (p. ej. 2009-2010 en Gamueta y 2011-2012 en Las Eras) y baja variabilidad espacial entre trampas (valores bajos de CV).

Tabla 2. Patrones espaciotemporales de producción de semillas de abeto recogidas en otoño e invierno-primavera en los bosques de Gamueta y Las Eras. Se muestra la densidad media de semillas recogidas así como el coeficiente de variación espacial (CV) entre trampas. Se indica la presencia y tipo de autocorrelación espacial significativa en la producción de semillas según correlogramas espaciales del índice *I* de Moran. La clase de distancia de autocorrelación espacial máxima se muestra entre paréntesis.

Años	Gamueta			Las Eras		
	Media \pm SE (semillas m^{-2})	CV (%)	Autocorrelación espacial significativa global (clase de distancia)	Media \pm SE (semillas m^{-2})	CV (%)	Autocorrelación espacial significativa global (clase de distancia)
2001-2002	114,50 \pm 14,50	76,00	no	---	---	---
2002-2003	65,98 \pm 11,79	107,21	negativa (25-30 m)	---	---	---
2003-2004	104,79 \pm 15,62	93,55	no	---	---	---
2004-2005	32,99 \pm 7,61	138,50	no	---	---	---
2005-2006	67,92 \pm 10,95	97,76	no	9,70 \pm 4,08	252,53	no
2006-2007	67,92 \pm 10,59	94,58	no	300,79 \pm 26,08	52,03	no
2007-2008	40,75 \pm 10,18	172,75	no	178,54 \pm 21,09	70,90	positiva (0-5 m)
2008-2009 ¹	15,52 \pm 4,91	190,74	no	17,46 \pm 6,45	222,68	no
2009-2010 ¹	130,02 \pm 19,31	89,13	positiva (5-10 m)	448,28 \pm 39,20	52,47	negativa (20-25 m)
2010-2011	83,45 \pm 13,00	93,48	no	504,56 \pm 44,63	53,07	negativa (20-25 m)
2011-2012	104,79 \pm 10,60	60,68	negativa (25-30 m)	490,98 \pm 30,80	37,64	positiva (5-10 m)
2012-2013 ¹	27,17 \pm 16,06	354,59	no	147,49 \pm 20,60	83,80	no

¹ Sólo hay datos de semillas para la temporada de otoño.

La producción de semillas se mostró como un proceso variable a lo largo del tiempo en los dos abetales estudiados (**Fig. 5**), siendo los valores del CV temporal relativamente bajos, y menores en Gamueta (CV = 54,16%) que en Las Eras (CV = 72,73%). Se encontró una relación negativa estadísticamente significativa entre la producción de semillas y su heterogeneidad espacial entre trampas en las dos localizaciones (CV espacial) (Gamueta, $r = -0,70$, $P = 0,012$; Las Eras, $r = -0,83$, $P' = 0,010$). Además, la producción de semillas en 2009-2010 estuvo significativamente correlacionada con la del año siguiente en ambas localidades (Gamueta, $r = 0,45$, $P' = 0,008$; Las Eras, $r = 0,47$, $P' = 0,016$), indicando la presencia de autocorrelación temporal positiva en la producción de semillas.

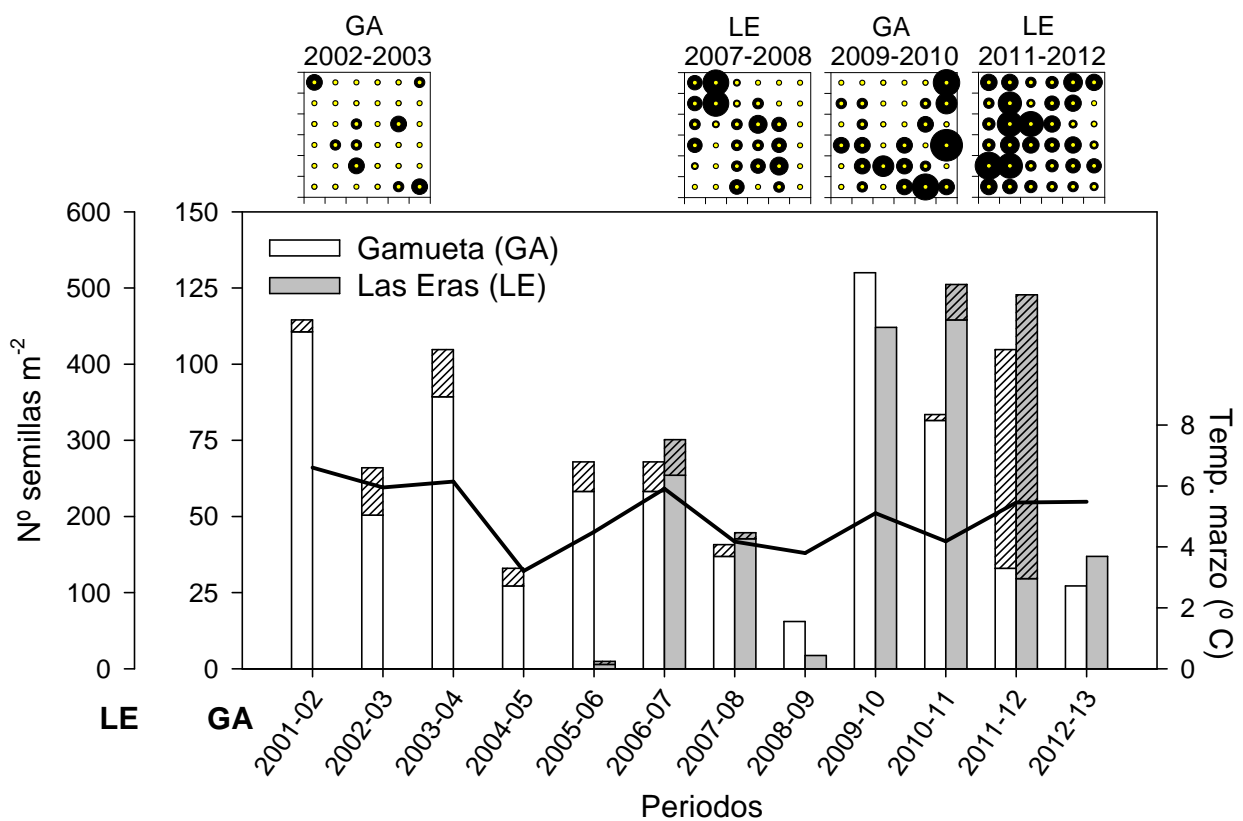


Figura 5. Densidad media de semillas por trampa para Gamueta (barras blancas) y Las Eras (barras grises). La parte lisa de las barras se corresponde con las semillas recogidas durante la primera parte de la estación reproductiva (otoño) y la parte rayada representa las semillas registradas en la segunda parte (invierno-primavera). Nótese la diferencia de escala del eje de densidad de semillas, en la parte izquierda del gráfico, entre Gamueta (GA) y Las Eras (LE). La línea negra muestra la temperatura media registrada en el mes de marzo. Además, sobre el gráfico se presentan esquemas de las parcelas, para años representativos, en las que los puntos corresponden a las trampas y su tamaño es proporcional a la cantidad de semillas que se han recogido en la localidad y el periodo indicados.

Modelos de dispersión de semillas

El criterio de información de devianza (DIC) permitió seleccionar en ambos bosques el modelo simplificado con parámetros constantes en el tiempo frente al complejo en el que variaron anualmente los parámetros fecundidad y forma del “kernel”, como consecuencia de la sobreparametrización de este último (**Tabla 3**). Tanto en Gamueta como en Las Eras, el modelo con peor ajuste fue aquel que permitió la variación de la fecundidad entre años pero manteniendo la forma del “kernel” constante (ver Anexo 1). Los otros dos modelos presentaron un valor del coeficiente r superior a 0,50 en los dos casos.

El modelo ajustado para los datos de Gamueta predijo una distancia media de dispersión (d) mayor que la predicción del modelo de Las Eras (**Tabla 3**). La curva de dispersión difirió entre las dos zonas de estudio, ya que valores mayores de los parámetros S y L determinaron que en Gamueta la probabilidad de densidad alta de semillas a mayores distancias (importancia de la cola de la distribución) fuese superior que en Las Eras (**Tabla 3, Fig. 6**). El factor alométrico () positivo encontrado en las dos parcelas indicó una mayor importancia relativa de los individuos más grandes en la producción total de semillas de cada bosque, siendo este menor en Gamueta.

Tabla 3. Parámetros estimados para las funciones de dispersión ajustadas las densidades de semillas de abeto para cada sitio de estudio durante los periodos 2001-2011 (Gamueta) y 2005-2011 (Las Eras).

Parámetros	Gamueta	Las Eras
	4,76 (-3,66; 9,27)	2,12 (0,92; 5,77)
	0,17 (0,13; 0,21)	0,11 (0,09; 0,14)
	1,30 (0,12; 3,32)	2,15 (1,01; 2,52)
L	12,95 (7,32; 26,20)	8,58 (6,38; 12,58)
S	1,0163 (0,5886; 1,2888)	0,5174 (0,3487; 0,7433)
r	0,53 (0,47; 0,58)	0,53 (0,42; 0,60)
D_{mean}	205,2	263,1
$D(mean)$	208	256,8
p_D	-2,8	6,3
DIC	202,4	269,5
d (m)	21,55 (8,94; 58,17)	9,89 (7,97; 16,98)

Para cada parámetro se presenta el valor medio junto con los intervalos de confianza del 90% (entre paréntesis): es el parámetro de fecundidad, es la varianza de las variaciones individuales del nivel de fecundidad, es el exponente alométrico de fecundidad. S y L son los parámetros de la forma y la escala de las funciones “kernel”. r es el coeficiente de Pearson obtenido de la correlación entre los valores de densidad de semilla observados y predichos. La devianza media (D_{mean}), la devianza de la media de los parámetros ($D(mean)$), el número efectivo de parámetros (p_D), y el criterio de información de devianza (DIC) se emplearon en el proceso de selección de modelos. d indica el desplazamiento o dispersión media estimada de las semillas. Únicamente se muestra el mejor modelo para cada parcela.

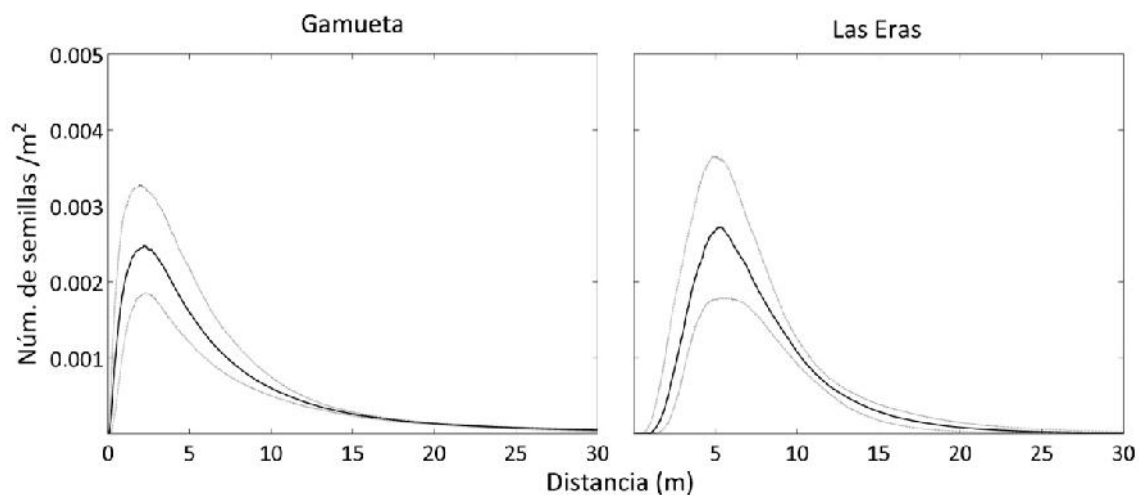


Figura 6. Curvas de dispersión (número de semillas por m^2) de *A. alba* estimadas (en negro) correspondientes al mejor modelo para cada parcela de estudio. Estas curvas fueron ajustadas a la sombras de semillas acumuladas para los periodos 2001-2011 en Gamueta (izquierda) y 2005-2011 en Las Eras (derecha). La incertidumbre de los parámetros de la función “kernel” estimados se ha proyectado para determinar los intervalos de confianza (líneas grises).

Nicho de regeneración

No se han encontrado correlaciones significativas entre los datos de densidad de semillas y los de plántulas del año posterior en ninguno de los dos bosques estudiados (**Tabla 4**). No obstante, en Gamueta las plántulas más jóvenes del año 2005 muestran una correlación marginalmente significativa ($P' < 0,1$) con las semillas de la temporada de dispersión previa (2004-2005). Este periodo se trata de un año de producción de semillas relativamente baja y precipitaciones de invierno por encima de la media del periodo de estudio (**Figs. 5 y 7**).

Las tasas de mortalidad halladas fueron mayores en Gamueta, con valores de 58,33% (2003-2004) y 68,18% (2004-2005), que en Las Eras, que presentó tasas de 45,03% (2005-2006) y 34,37% (2011-2012). El recuento de plántulas de tres años en 2012 en el abetal de Las Eras permitió además el cálculo de la mortalidad de plántulas de dos años en el período 2011-2012, que resultó en un valor medio de 31,11%. Las tasas de mortalidad calculada considerando sólo el periodo estival siguen el mismo patrón que en el caso anterior siendo mayores en Gamueta (92,01% y 51,38% para plántulas de uno y dos años, respectivamente) que en Las Eras (62,97% y 31,94% para plántulas de uno y dos años, respectivamente).

Tabla 4. Estadísticos referidos a la densidad de plántulas observadas en torno a las trampas de semillas para las clases de edad de uno y dos años. Se muestra el coeficiente de correlación de Spearman comparando la densidad de plántulas respecto a la de semillas de ese año (plántulas de un año) o del año previo (plántulas de dos años). El valor de significación del coeficiente (P') ha sido corregido por la presencia de autocorrelación espacial.

Plántulas de 1 año						
Año	Gamqueta			Las Eras		
	Media \pm SE (plántulas m ⁻²)	CV (%)	Correlación semillas- plántulas (P')	Media \pm SE (plántulas m ⁻²)	CV (%)	Coeficiente de semillas- plántulas (P')
2001	0,14 ¹	–	–	–	–	–
2002	0,44 \pm 0,01	58,47	0,02 (0,63)	–	–	–
2003	3,11 \pm 0,17	134,36	-0,08 (0,35)	–	–	–
2004	4,22 \pm 0,24	139,50	-0,05 (0,57)	–	–	–
2005	1,00 \pm 0,10	241,42	0,26 (0,06)	50,89 \pm 1,80	84,74	–
2006	–	–	–	–	–	–
2008	1,33 \pm 0,10	175,66	0,04 (0,14)	1,33 \pm 0,10	177,37	0,16 (0,27)
2011	0,67 \pm 0,06	226,78	0,21 (0,757)	4,56 \pm 0,23	123,23	0,04 (0,31)
2012	0,11 \pm 0,03	600,00	0,53 (0,59)	3,78 \pm 0,21	134,63	-0,27 (0,11)

Plántulas de 2 años						
Año	Media \pm SE (plántulas m ⁻²)	CV (%)	Correlación semillas- plántulas (P')	Media \pm SE (plántulas m ⁻²)	CV (%)	Coeficiente de semillas- plántulas (P')
2001	–	–	–	–	–	–
2002	–	–	–	–	–	–
2003	3,33 \pm 0,19	139,06	-0,17 (0,21)	–	–	–
2004	4,56 \pm 0,21	111,37	0,02 (0,74)	–	–	–
2005	1,00 \pm 0,10	241,42	-0,02 (0,55)	5,22 \pm 0,27	124,30	–
2006	–	–	–	50,89 \pm 1,80	84,74	–
2008	1,78 \pm 0,14	189,74	0,17 (0,57)	2,11 \pm 0,15	174,21	-0,12 (0,67)
2011	0,44 \pm 0,07	358,57	0,06 (0,54)	5,11 \pm 0,35	164,13	-0,13 (0,17)
2012	0,22 \pm 0,04	418,16	0,18 (0,80)	3,00 \pm 0,18	144,93	-0,11 (0,57)

¹Los muestreos de plántulas se realizaron a lo largo de toda la parcela, por tanto, la densidad no está referida a las trampas sino que es la suma de todos los individuos detectados referidos a 0,25m².

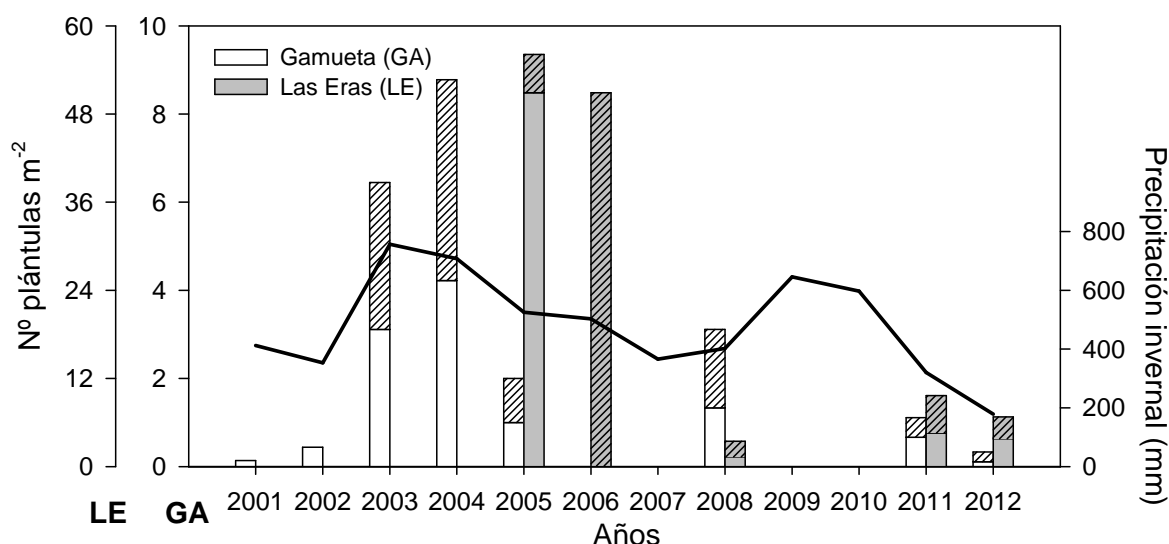


Figura 7. Densidad media de plántulas en Gamqueta (barras blancas) y Las Eras (barras grises). La parte vacía de las barras corresponde con las plántulas de un año de edad y la parte rayada representa las plántulas de dos años. Nótese la diferencia de escala del eje de densidad de plántulas entre Gamqueta (GA) y Las Eras (LE). Se muestran también las precipitaciones totales del invierno del año previo al indicado.

Las diferencias de mortalidad entre los dos bosques coincidieron con las divergencias en el grado de apertura del dosel de los dos bosques (**Tabla 1**), que fue significativamente mayor en Las Eras ($F = 14,39$; $P = 0,0003$), apoyando la hipótesis del efecto negativo de un dosel demasiado cerrado sobre la supervivencia de las plántulas. De hecho, en Gamueta se halló una relación positiva de la radiación sobre el número de plántulas de 1 año establecidas en el otoño del año 2001 así como de la densidad de rebrotes de haya (**Tabla 5**). Estas dos variables se relacionaron negativamente ($r = -0,68$, $P = 0,04$). Además la densidad de rebrote de haya se correlacionó positivamente con la cobertura de hojarasca de esta misma especie ($r = 0,20$, $P < 0,01$), y negativamente con la superficie de suelo pedregoso ($r = -0,09$, $P < 0,01$).

Tabla 5. Efecto de las características del microhábitat en el número de plántulas de *A.alba* germinadas en Gamueta en 2001. Los coeficientes del modelo lineal generalizado se han estimado usando un modelo de regresión de Poisson basado en 900 puntos de muestreo dentro de la parcela. La significación de las variables se obtuvo de un análisis de la devianza (prueba de χ^2). Solo se muestran las variables con $P < 0,05$.

Variable ¹	Coefficiente de regresión	Error estándar	P
Luz	1,712	0,480	0,0006
Densidad de hayas	0,893	0,296	0,0022

¹Variables: Luz: radiación estimada con un densitómetro; N° hayas: número de pies de haya. Las variables están referidas a cuadrículas de 1 m².

Influencia del clima

Los datos de producción de semillas muestran una relación positiva y significativa con la temperatura de marzo ($r = 0,59$, $P = 0,043$) y negativa con la precipitación de agosto ($r = -0,62$, $P = 0,03$). Por otra parte, la cantidad de plántulas pareció responder mejor a variables sintéticas estacionales, hallándose una correlación positiva con la precipitación del otoño ($r = 0,77$, $P = 0,04$) y del invierno ($r = 0,88$, $P = 0,004$) previos a su germinación.

Discusión

Interpretación de los patrones de deposición de semillas

Se muestreó intensivamente el patrón de deposición de semillas para caracterizar la variación espacial y temporal en la producción de semillas de *A. alba* en dos localidades de los Pirineos suroccidentales: una formación mixta con *F. sylvatica* (Gamueta) y en un abetal puro (Las Eras). En las dos localidades la producción de semillas de abeto varió notablemente a lo largo del tiempo, con años de alta y baja producción, sugiriendo un patrón próximo a la vecería (**Fig. 5**). Los resultados demuestran que la reproducción del abeto está limitada por las condiciones climáticas. La relación positiva entre la producción de semillas y la temperatura

de marzo puede deberse a que temperaturas cálidas durante la primavera inducen el desarrollo temprano de las yemas reproductivas, permitiendo un mayor éxito en la polinización, fertilización y/o maduración de las semillas. Por otro lado la relación negativa entre producción de semillas y precipitación de agosto muestra que las condiciones secas en el momento de la maduración de las piñas favorecen la producción de semillas, tal y como se ha hallado para otras especies de abetos norteamericanos (p.ej. Houle, 1999).

La correlación negativa presentada entre la densidad media anual de semillas producidas y su variabilidad espacial (estimada mediante los CVs espaciales) tanto en Gamueta como en Las Eras apunta a una mayor sincronía espacial en la fructificación entre árboles durante los años de mayor producción de semilla. Esta es una de las rasgos definitorios de la vecería (Kelly y Sork, 2002). De manera coherente, se encontró una estructura espacial agregada en la deposición de semillas durante dichos años de elevada producción de semillas (**Tabla 2**). Por tanto, durante años de alta producción de semillas la mayor parte de los árboles generarían un patrón de deposición de semillas menos variable espacialmente (Sork *et al.*, 1993; Houle, 1999). Por el contrario, durante los años de baja producción, sólo unos pocos árboles de la población florecen y/o fructifican, y esto crea una lluvia de semillas que es espacialmente muy heterogénea. Sin embargo, estos resultados deben ser interpretados con cautela debido a las limitaciones impuestas por el muestreo de la lluvia de semillas mediante trampas fijas en lugar de un seguimiento a nivel de individuo (Herrera, 1998) el cual es logísticamente inviable para árboles de más de 30 m de altura. A la escala de estudio considerada la mayor fecundidad de unos pocos individuos puede verse reflejada en un aumento de la colecta de semillas por parte de las trampas cercanas.

El diferente grado de sincronía entre los individuos en años de alta y baja producción de semillas indicaría que existen señales climáticas que inducen vecería (Kelly y Sork, 2002), apuntando a la existencia de fuerzas selectivas que lleven a la adquisición de esta estrategia evolutiva. En el caso del género *Abies*, especies polinizadas por viento en las que buena parte de la inversión en reproducción se produce en el desarrollo de los estróbilos antes de la fecundación, el aumento de la eficacia de la polinización ante mayor esfuerzo reproductivo parece una hipótesis adecuada (Sork *et al.*, 1993; Kelly *et al.*, 2001). Entre las ventajas selectivas propuestas de esta estrategia se cuentan una mayor tasa de fecundación ante producciones superiores de polen, mayor diversidad genética y menores niveles de auto-polinización evitando los problemas asociados en la fecundación y el desarrollo de embriones (Kelly, 1994; Houle, 1999). En este sentido se ha encontrado que en los años de abundante

fructificación (años veceros) el piñón del abeto es de mayor calidad y tiene más potencial germinativo que en años de menor fructificación (Ruiz de la Torre, 2006).

La detección de autocorrelación temporal positiva tras un año de elevada producción de semillas puede ser interpretada como la ausencia de limitaciones fisiológicas y/o morfológicas en la producción de semillas, tales como la reducción de reservas de carbohidratos, nutrientes o yemas reproductoras. El efecto negativo del tamaño de la cosecha de semillas sobre cosechas futuras sería responsable de una periodicidad en la producción de semillas (Houle, 1999). Aunque dicha periodicidad no ha podido ser contrastada dada la longitud de las series de datos usadas (8-12 años), cabría esperar que en caso de presentarse el abeto no respondiese a restricciones en la condición de los individuos por agotamiento de recursos ya que son individuos de gran porte y crecimiento que crecen en ecosistemas de elevada productividad y bajo condiciones méxicas (Blanco *et al.*, 1997; Ruiz de la Torre, 2006).

En el caso de *A. alba*, tanto este como otros estudios han encontrado una considerable variación entre años en el componente de fecundidad de los modelos de dispersión (ver Anexo 1 y Sagnard *et al.*, 2007), aunque los valores de CV temporal se sitúan por debajo del rango de 80-120% presentado por Kelly (1994) para especies veceras. Sin embargo, el estudio de esta variabilidad temporal no es suficiente para identificar a las especies veceras (Houle, 1999). Una alta sensibilidad de la floración y/o fructificación a variables climáticas también ha sido propuesta como una característica de la vecería (Kelly y Sork, 2002). La obtención de conclusiones exactas acerca de la sincronía entre los individuos de la población y la periodicidad de los eventos de alta producción de semillas requiere de estudios al nivel de individuo, si es posible, y de larga duración (posiblemente > 20 años). A pesar de la difícil caracterización de estas variables, no existe un acuerdo común para cuantificar el fenómeno de vecería o sobre la división entre especies veceras y no veceras (Greene y Johnson, 2004).

Dispersión de semillas

Se asumió que el “kernel” de dispersión siguió una distribución log-normal (propuesta por Greene y Johnson, 1989) al estar considerada por diversos autores como la más adecuada para especies cuyos propágulos son dispersados por el viento (Stoyan y Wagner, 2001; Greene y Calogeropoulos, 2002; Greene *et al.*, 2004). Este modelo está basado en la asunción de que la velocidad horizontal del viento durante la época de dispersión sigue una distribución log-normal (Greene y Johnson, 1989). La bondad de la función log-normal para modelar la dispersión anemócora está apoyada por aproximaciones mecanicistas, como los modelos de

dispersión basados en trayectorias aleatorias (Tackenberg, 2003), la aproximación de trayectorias individuales de Nathan *et al.* (2002), o la forma cerrada de la función de difusión-advección de Okubo y Levin (1989). Además, este modelo permite una interpretación mecanicista de los parámetros. El parámetro de escala del “kernel” (L) representa la mediana de las distancias viajadas por una cosecha de semillas desde un árbol (una función simple de la velocidad terminal de las semillas, la mediana de las velocidades horizontal y vertical del viento y la altura de liberación). Mientras que el parámetro S o de forma es la desviación estándar del logaritmo de las distancias viajadas (Greene *et al.*, 2004).

A medida que se reduce el exponente alométrico (α) que relaciona la fecundidad de los árboles de la población con su tamaño (dbh), disminuye la importancia relativa de los árboles más grandes sobre la producción global de semillas. En Gamueta el valor de α es menor que en Las Eras, es decir, la contribución a la lluvia de semillas de los árboles con mayor diámetro (dbh) es proporcionalmente menor que en Las Eras. Esta fertilidad tan dependiente del tamaño en Gamueta puede ser consecuencia de procesos de envejecimiento, dada la importancia de las clases diamétricas superiores que dominan la población en este sitio mientras que en Las Eras casi todos los árboles son de tamaño mediano y similar (**Fig. 4**). En otros hayedos-abetales cercanos y similares al de Gamueta se han descrito procesos similares de senescencia (Gil Pelegrín *et al.*, 1989).

Greene *et al.* (2004) presentaron datos de 15 especies de árboles de Norte y Centro América para las que se habían ajustados modelos de dispersión de semillas log-normales cuyas distancias de dispersión medias (d) variaron entre 13 y 237 m. Este rango abarca las estimas de d de los datos de *A. alba* de este estudio aunque el valor predicho para Las Eras fuera ligeramente inferior. Okubo y Levin (1989) encontraron que la distancia a la que es dispersada una semilla era proporcional a la altura a la que se liberan las semillas. Por lo que la menor distancia de dispersión estimada para Las Eras puede ser relacionada con la menor altura de los árboles de este bosque dado su menor grado de madurez (**Tabla 1**).

Relevancia del nicho de regeneración

Una vez que las semillas han sido dispersadas deben permanecer en un micrositio con condiciones apropiadas durante el tiempo suficiente para que se produzcan diversos procesos metabólicos necesarios para la germinación y la salida del estado de latencia (Wolf, 2009). Por lo tanto, el éxito de la germinación y el establecimiento de nuevas plántulas dependen de que la deposición de las semillas se produzca en un microhábitat adecuado (Johnson y Fryer,

1992). El filtro ecológico que representan las características del nicho de regeneración explica, al menos en parte, las discrepancias observadas entre los patrones espaciales de deposición de semillas y de crecimiento de plántulas (Wadda y Ribbens, 1997; Doviak *et al.*, 2003). Sin embargo, las semillas después de su dispersión pueden ser desplazadas (dispersión secundaria) por el viento u otras fuerzas como el agua de lluvia o los animales impidiendo conseguir las condiciones específicas para que tengan lugar la germinación. La dispersión secundaria no ha sido considerada en este estudio debido a la restricción impuesta por el uso de trampas de semillas (un método alternativo lo constituyen cuadrados abiertos sobre el sustrato, ver Martínez y González-Taboada, 2009). La dispersión secundaria mediada por viento depende de la rugosidad de la superficie del suelo (Johnson y Fryer, 1992). Aunque durante el invierno la nieve puede alisar la superficie del suelo, la mayoría de las semillas en las parcelas de este estudio fueron dispersadas durante el otoño antes de las primeras nevadas fuertes (en promedio, 81,3 % en Gamueta y 71,0 % en Las Eras). Por ende, la incorporación de la dispersión secundaria y, por consiguiente, de las características de microtopografía del terreno de estudio permitirían una mejor comprensión de la relación entre la lluvia de semillas y el patrón espacial de plántulas. Así, la mayor pendiente de Gamueta facilita el arrastre de las semillas por las lluvias otoñales e invernales lo que conduce a su acumulación en micrositios de menor pendiente donde se acumulan ramas y hojarasca. Troncos tumbados en dirección perpendicular a la máxima pendiente a menudo promueven la acumulación de hojarasca y materia orgánica así como de semillas de abeto.

Tras la dispersión existen numerosos factores bióticos y abióticos que influyen en el futuro de las semillas y la supervivencia de las plántulas germinadas. Así, la baja proporción de semillas germinadas, siempre inferior al 5 % de la lluvia de semillas, puede estar relacionada con la depredación (Sagnard *et al.*, 2007), ya que las plántulas de abeto pueden ser una parte importante de la dieta de herbívoros durante el invierno (Diaci 2002; Rozenbergar *et al.*, 2007). Sagnard *et al.* (2007) también propusieron el bajo porcentaje de semillas llenas (resultado de una polinización inadecuada), observado para esta y otras especies del género *Abies*, como posible explicación a las diferencias entre la densidad de semillas y de plántulas (**Tablas 2 y 4; Figs. 3 y 7**).

La menor apertura del dosel encontrada en Gamueta se debe a su mayor madurez, junto con la elevada intercepción lumínica que se produce en el bosque mixto de abetos y hayas como resultado de la estructuración vertical del dosel arbóreo en comparación con Las Eras (Blanco *et al.*, 1997). Diversos autores han encontrado que el abeto evita micrositios con altos niveles

de radiación (Diaci, 2002; Paluch, 2005; Rozenbergar *et al.*, 2007), mostrando una desventaja frente a otras especies para regenerarse en grandes claros del bosque debido a la escasa capacidad de las plántulas y juveniles para explotar condiciones de alta luminosidad, por lo que su reclutamiento queda limitado al sotobosque o pequeños claros (Grassi y Bagnaresi, 2001). Sin embargo, los resultados de mortalidad y el efecto positivo de la luz hallado en la regresión de Poisson apuntan a la existencia de un umbral mínimo de luz por debajo del cual no se produce el establecimiento exitoso de plántulas. Este umbral puede reflejar la necesidad de una radiación mínima para mantener un balance de carbono positivo mediante actividad fotosintética que permita la supervivencia y crecimiento de la plántula, una vez que las reservas de la semilla se han agotado (Kobe *et al.*, 1995; Marañón *et al.*, 2004). Al contrario de lo que apuntaban Aunós *et al.* (2003), la luz parece tener una influencia significativa no sólo sobre el desarrollo de vástagos juveniles de abeto, sino también sobre el establecimiento de plántulas de abeto de uno y dos años de edad cuando las condiciones de umbría son muy marcadas (apertura del dosel menor del 10 %).

Aparentemente resulta contradictoria la relación positiva encontrada en Gamueta entre la densidad de plántulas del año 2001 y la densidad de rebrotes de haya (**Tabla 5**). La disposición horizontal de las hojas en las ramas de las hayas produce que bajo su cubierta se encuentren ambientes muy umbríos (Blanco *et al.*, 1997). No obstante, la luz por sí sola no es capaz de explicar los patrones de regeneración (Rozenbergar *et al.*, 2007). Dobrowolska (1998) encontró en abetales mixtos de zonas bajas de Polonia que la regeneración de abeto estaba favorecida positivamente por la dominancia en la bóveda forestal de árboles adultos de ciertas especies (*P. sylvestris*, *Betula* y *Carpinus* spp.) mientras que otras especies ejercían una influencia negativa (p. ej. especies de *Fraxinus*, *Alnus* y *Quercus* y *Picea abies*). Los ambientes en donde se ha predicho un mayor número de plántulas presentan algunas desventajas para la germinación, como la barrera física que constituye la hojarasca dificultando que las raicillas accedan al suelo mineral (Marañón *et al.*, 2004), el efecto alelopático de las sustancias fenólicas que se libera en la descomposición de las hojas de haya (Blanco *et al.*, 1997), o la ya mencionada reducción de la luz recibida. Sin embargo, este resultado puede ser interpretado en términos de disponibilidad hídrica en el sustrato, ya que los micrositios pedregosos (relacionados negativamente con la densidad de rebrote de haya) son más secos que aquellos en los que hay hojarasca (relación positiva con la densidad de haya) y otros detritos (Retana *et al.*, 1999). Además, la densa cobertura de haya produce un descenso en la temperatura superficial del suelo lo que supone una reducción de la tasa de

transpiración. El abeto necesita humedad suficiente para sobrevivir durante los primeros años tras la germinación (Tan y Bruckert, 1992), por lo que es probable que el establecimiento de plántulas estuviese favorecido por la mayor disponibilidad hídrica de los micrositios con mayor densidad de rebrote de haya. La alta sensibilidad de la germinación de las plántulas de abeto al estrés hídrico estaría apoyada por la relación encontrada entre la cantidad de plántulas de abeto y las precipitaciones del otoño e invierno, las cuales aportan una reserva hídrica al suelo a largo plazo que pueda favorecer la germinación en primavera.

Por tanto, a la hora de analizar la estructura de la regeneración en las poblaciones de abeto no sólo resulta crucial el patrón espacial de deposición de semillas, sino que la distribución de las características ambientales a nivel de microescala constituyen un factor clave a la hora de entender la distribución de plántulas y juveniles, especialmente las variables que influyen sobre la radiación recibida y la disponibilidad de agua.

La dispersión a escala de paisaje

La conservación de los abetales del suroeste de los Pirineos tiene tanto interés biogeográfico como biológico, al ser comunidades situadas en el límite meridional de distribución de la especie (**Fig. 3**) y refugio de muchas especies vegetales y animales endémicas o que también alcanzan en esta región sus límites de distribución, como el oso pardo o ciertas especies vegetales del sotobosque. Además, entre sus prestaciones ecosistémicas y socio-económicas también se encuentran otras facetas relacionadas con aspectos productivos (extracción de madera), protección, paisaje y recreo (Villar, 1989; Ruiz de la Torre, 2006; Aunós *et al.*, 2007). Pero las amenazas que suponen el cambio climático y el cambio de usos del bosque hacen peligrar la continuidad de muchas de las masas de abeto situadas en nuestro país (Benito Garzón, 2006; Camarero *et al.*, 2011; Felicísimo *et al.*, 2011).

El estudio de la persistencia de los fragmentados abetales y hayedo-abetales de los Pirineos españoles y de la posible migración de esta especie desde su área de ocupación actual hasta las nuevas áreas potenciales futuras (ver predicciones de Benito Garzón, 2006 y Felicísimo *et al.*, 2011) requiere de la comprensión y adecuada predicción de los eventos de dispersión a larga distancia y de sus efectos sobre la regeneración sexual de la especie (Nathan *et al.*, 2002; Takenberg, 2003). La dispersión a larga distancia normalmente es subestimada por los modelos de dispersión clásicos calibrados para distancias pequeñas, como los que se presentan aquí. Las aproximaciones mecanicistas han señalado que la dispersión anemócora de las especies es un proceso que se puede considerar bimodal ya que una mayoría de semillas

son dispersadas a cortas distancias (hasta varios cientos de metros), y una minoría que es desplazada por corrientes atmosféricas ascendentes y alcanza distancias mucho mayores (hasta decenas de kilómetros) (Nathan *et al.*, 2002).

A escala de paisaje, modelar la dispersión a larga distancia es virtualmente imposible mediante la captura de semillas puesto que estas no pueden ser recogidas con una probabilidad razonable a grandes distancias (Sagnard *et al.*, 2007). Una aproximación alternativa lo constituyen los modelos mecanicistas, que relacionan la capacidad dispersiva de un árbol con variables ambientales y biológicas, como la morfología de las semillas, la altura de liberación en el árbol, la velocidad del viento o la topografía local (Greene y Johnson, 1989; Okubo y Levin, 1989; Tackenberg, 2003). Sin embargo, estos métodos están basados en medidas exactas de la velocidad y dirección del viento y de la altura de liberación, que a menudo son difíciles de recoger dentro de un bosque. Este estudio demuestra que los métodos de modelado inverso, si bien generalmente carecen de una interpretación mecanicista, son una herramienta útil para caracterizar los patrones locales de deposición de semillas a partir de información fácilmente medible. De cualquier modo, solamente las aproximaciones que combinen modelos de dispersión de semillas e información de las limitaciones del ambiente sobre la germinación y crecimiento de plántulas son capaces de medir e interpretar completamente el papel de la dispersión a larga distancia en la regeneración, estructura, dinámica y capacidad de persistencia y migración de las poblaciones de árboles (Nathan *et al.*, 2002; Sagnard *et al.*, 2007).

Conclusiones

El carácter vecero del abeto está apoyado por las fluctuaciones temporales en la producción de semillas y la aparente sincronía entre árboles en años de abundante fructificación. Aunque confirmar esta característica de sincronía, así como la periodicidad de los años veceros requiere de estudios de larga duración centrados en los individuos, siempre y cuando sea posible. Entre las fuerzas selectivas que hayan podido llevar a adoptar esta estrategia en el abeto parece razonable considerar el incremento en la eficacia de la polinización, ya que se ha observado una mayor capacidad germinativa de las semillas en años de abundante fructificación.

Los patrones espaciales de semillas y plántulas se mostraron espacialmente desacoplados. Buena parte de las diferencias entre los patrones espaciales de deposición de semillas y

establecimiento de plántulas están relacionadas con la dispersión secundaria de semillas y las limitaciones que ejercen las variables ambientales y biológicas a nivel de microescala en la germinación y supervivencia de plántulas. Las características del nicho de regeneración del abeto que se presentan como más importantes son la radiación recibida y la disponibilidad de agua en el sustrato.

Masas demasiado densas, tanto de hayedos-abetales como de abetales puros, pueden impedir la regeneración exitosa del abeto llevando a la monoestratificación, con la consiguiente desaparición progresiva de los individuos de estratos inferiores por falta de luz. Además los bosques de estas características son menos estables frente a perturbaciones naturales de vendavales y nieve y pueden ver afectada su diversidad biológica como consecuencia del menor desarrollo del sotobosque. Por lo que, para su satisfactoria regeneración y, por tanto, la conservación de sus prestaciones ecosistémicas se hacen recomendables medidas silvícolas de aclareo que produzcan aperturas difusas en el dosel arbóreo.

A pesar de la necesidad de caracterizar los eventos de dispersión a larga distancia, los modelos de dispersión local de semillas presentados, junto con la información referente al nicho de regeneración del abeto, proporcionan una valiosa información para evaluar la capacidad de la especie de colonizar áreas potencialmente favorables en el futuro en los Pirineos españoles. Las medidas de protección que reduzcan la fragmentación de los bosques facilitarían la conectividad de las masas de abetales y hayedos-abetales. Los modelos de dispersión de semillas ajustados a los patrones de deposición de semillas registrados predicen una distancia media de dispersión mayor para el hayedo-abetal frente al abetal puro, en relación a la menor altura de los árboles de esta localidad. Además la menor magnitud del exponente alométrico de fecundidad en Gamueta apunta hacia posibles procesos de senescencia en los árboles más grandes.

Bibliografía

- Ameztegui, A., Coll, Ll., Benavides, R. Valladares, F. y Paquette, A. 2012. Understory light predictions in mixed conifer mountain forests: Role of aspect-induced variation in crown geometry and openness. *Forest Ecology and Management* 276: 52-61.
- Aunós, A., Blanco, R., Canet, M.A. y Sangerman, M., 2003. Pautas de regeneración en las masas monoespecíficas de abeto (*Abies alba*) y haya (*Fagus sylvatica*) del Valle de Arán. Actas de la III Reunión sobre regeneración natural. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias* 15: 7-12.
- Aunós, A., Martínez, E. y Blanco, R. 2007. Tipología selvícola para los abetales españoles de *Abies alba* Mill. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 16: 52-64.
- Benito Garzón, M. 2006. *El efecto del cambio climático sobre las distribuciones de los bosques ibéricos: PASADO, PRESENTE y FUTURO*. Departamento de Biología (Botánica). Memoria de Tesis Doctoral. Madrid.
- Blanco, E., Casado, M.A., Costa, M., Escribano, R., García Antón, M., Génova, M., Gómez Manzaneque, A., Gómez Manzaneque, F., Moreno, J.C., Morla, C., Regato, P., y Sainz Ollero, H. 1997. *Los Bosques Ibéricos*. Editorial Planeta, Barcelona.
- Boivin, F., Paquette, A., Racine, P. y Messier, C. 2011. A fast and reliable method for the delineation of tree crown outlines for the computation of crown openness values and other crown parameters. *Canadian Journal of Forest Research* 41: 1827-1835.
- Callaway, R.M. y Walker, L.R. 1997. Competition and Facilitation: A Synthetic Approach to Interactions in Plant Communities. *Ecology* 78: 1958-1965.
- Camarero, J.J., Bigler, C., Linares, J.C y Gil-Pelegrín, E. 2011. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management* 262: 759-769.
- Canham, C.D., Coates, K.D., Bartemucci, P. y Quaglia, S. 1999. Measurement and modeling of spatially explicit variation in light transmission through interior cedar-hemlock forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1775-1783.
- Canham, C.D. y Uriarte, M. 2006. Analysis of neighborhood dynamics of forest ecosystems using likelihood methods and modeling. *Ecological Applications* 16:62-73.
- Clark, J.S., Macklin, E. y Wood, L. 1998a. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68:213-235.
- Clark, J.S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S.T., Johnson, C., King, G.A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E.W., Webb III, T., y Wyckoff, P. 1998b. Reid's paradox of rapid plant migration. *Bioscience* 48: 13-24.
- Clark, J.S., LaDeau, S. y Ibañez, I. 2004. Fecundity of trees and the colonization-competition hypothesis. *Ecological Monographs* 73: 415-442.
- Diaci, J. 2002. Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management* 161: 27-38.
- Dobrowolska, D. 1998. Structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) natural regeneration in the 'Jata' reserve in Poland. *Forest Ecology and Management* 110: 237-247.
- Dov iak, M., Reich, P.B. y Frelich, L. E. 2003. Seed rain, safe sites, competing vegetation, and soil resources spatially structure white pine regeneration and recruitment. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 1892-1904.

- Dutilleul, P. 1993. Modifying the *t* test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 49: 305-314.
- EUFORGEN, 2009. Distribution map of Silver fir (*Abies alba*). Primera publicación online en 2003, actualizado 25 Noviembre de 2011. Disponible en: www.euforgen.org.
- Felicísimo, A.M., Muñoz, J., Villalba, C.J. y Mateo, R.G. 2011. *Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático de la biodiversidad española. 1. Flora y vegetación*. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, Madrid.
- Felicísimo, A.M., Muñoz, J., Mateo, R.G y Villalba, C.J. 2012. Vulnerabilidad de la flora y vegetación españolas ante el cambio climático. *Ecosistemas* 21: 1-6.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. y Lertzman, K.P. 1999. *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation*. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Gil Pelegrín, E., Villar, L. y López Unzu, F. 1989. Sobre la estructura de un hayedo-abetal virgen en el Pirineo Occidental: La selva de Aztaparreta. *Acta Biológica Montana* 9: 225-236.
- Grassi, G. y Bagnaresi, U. 2001. Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient. *Tree Physiology* 21: 959–967.
- Greene, D.F. y Johnson, E.A. 1989. A micrometeorological model of dispersal of winged or plumed seeds from a point source. *Ecology* 70: 339-347.
- Greene, D.F. y Johnson, E.A. 1994. Estimating the mean annual seed production of trees. *Ecology* 75: 642-647.
- Greene, D.F. y Calogeropoulos, C. 2002. Measuring and modelling seed dispersal of terrestrial plants. In: Bullock J, Kenward R, Hails R (eds) *Dispersal ecology*. Blackwell Press, Oxford, pp 3–23.
- Greene, D.F., Messier, C., Asselin, H. y Fortin M.J. 2002. The effect of light availability and basal area on cone production in *Abies balsamea* and *Picea glauca*. *Canadian Journal of Botany* 80: 370-377.
- Greene, D.F. y Johnson, E.A. 2004. Modelling the temporal variation in the seed production on North American trees. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 65-75.
- Greene, D.F., Canham, C.D., Coates, K.D. y Lepage, P.T. 2004. An evaluation of alternative dispersal function for trees. *Journal of Ecology* 92: 758-766.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Herrera, C.M. 1998. Population-level estimates of interannual variability in seed production: what they actually tell us? *Oikos* 82: 612-616.
- Herrera, C.M., Jordano, P., Guitián, J. y Traveset, A. 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: Reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist* 152: 576-594.

- Holue, G. 1999. Mast seeding in *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in an old growth, cold temperate forest of north-eastern North America. *Journal of Ecology* 87: 413-422.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- Johnson, E.A. y Fryer, G.I. 1992. Physical characterization of seed microsites—movement on the ground. *Journal of Ecology* 80: 832–836.
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution* 9:465-470.
- Kelly D., Hart, D.E. y Allen R.B. 2001. Evaluating the wind-pollination benefits of mast seeding. *Ecology* 82:117–26
- Kelly, D. y Sork, V.L. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 427–447.
- Kobe, R.K., Pacala; S.W., Silander, J.A. y Canham, C.D. 1995. Juvenile Tree Survivorship as a Component of Shade Tolerance. *Ecological Applications* 5: 517-532.
- Koenig, D.K., Sork, V.L., Duncan, R.P., Elkinton, J.S., Peltonen, M.S. y Westfall, R.D. 2003. Dissecting components of population-level variation in seed production and the evolution of masting behavior. *Oikos* 102: 581–591.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd English ed. Elsevier, NL.
- McCullagh, P. y Nelder, J.A. 1989. *Generalized Linear Models*. Chapman & Hall, London, UK.
- Marañón, T., Camarero, J.J., Castro, J., Díaz, M., Espelta, J.M., Hampe, A., Jordano, P., Valladares, F., Verdú, M. y Zamora, R. 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Valladares, F. (Eds.), pp. 69-99. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, Madrid.
- Martínez, I. y González-Taboada, F. 2009. Seed dispersal patterns in a temperate forest during a mast event: performance of alternative dispersal kernels. *Oecologia* 159: 389-400.
- Nathan, R. y Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- Nathan, R., Katul, G., Horn, H.S. & Levin, S.A. 2002. Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature* 418: 409–413.
- Okubo, A. y Levin, S.A. 1989. A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. *Ecology* 70: 329–338.
- Paluch, J. 2005. Spatial distribution of regeneration in West-Carpathian uneven-aged silver fir forests. *European Journal of Forest Research* 124: 47-54.
- Retana J., Espelta, J.M., Gracia, M. y Riba, M. 1999. Seedling recruitment in holm-oak forests. Páginas 89-103. En: Rodà, F., Retana, J., Gracia, C.A. y Bellot., J. (Eds). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Ribbens, E., Silander, J.A. y Pacala, S.W. 1994. Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology* 75: 1794-1806.

- Rozenbergar, D., Mikac, S., Anic, I., y Diaci, J. 2007. Gap regeneration patterns in relationship to light heterogeneity in two old-growth beech–fir forest reserves in South East Europe. *Forestry* 80: 431–443.
- Ruiz de la Torre, J. 2006. Flora Mayor. Ed. Icona-OAPN, Madrid.
- Sagnard, F., Pichot, C., Dreyfus, P., Jordano, P. y Fady, B. 2007. Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: Recolonization dynamics in a plantation forest. *Ecological modeling* 203: 464-474.
- Sheil, D., Burslem, D.F.R.P. y Alder, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83: 331-333.
- Silvertown, J. W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 14:235–250.
- Sork, V.L., Bramble, J. y Sexton, O. 1993. Ecology of mast fruiting in three species of North America deciduous oaks. *Ecology* 74: 528-541.
- Spielgelhalter, D.J., Best, N.G., Carlin, B.P. y van der Linde, A. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B* 64: 583-639.
- Stoyan, D. y Wagner, S. 2001. Estimating the fruit dispersion of anemochorous forest trees. *Ecological Modelling* 145:35–47.
- Stumpf, K. 2008. The GRS Densitometer. Geographic Resource Solutions, Arcata, (disponible en <http://www.grsgis.com/publications/densdocumentation2008.pdf>).
- Tackenberg, O. 2003. Modelling long distance dispersal of plant diaspores by wind. *Ecological Monographs* 73: 173–189.
- Tan, B.S. y Bruckert, S. 1992. Effets des facteurs physiques de l'environnement sur les premiers stades de la régénération naturelle de sapin pectiné (*Abies alba* Mill) dans certaines stations du Jura. *Annals of Forest Science* 49: 337–350.
- Uriarte, M., Canham, C.D., Thompson, J., Zimmerman, J.K. y Brokaw, N. 2005. Seedling recruitment in a hurricane-driven tropical forest: light limitation, density-dependence and the spatial distribution of parent trees. *Journal of Ecology* 93:291–304.
- van Mantgem, P.J., Stephenson, N.L. y Keeley, J.E. 2006. Forest reproduction along a climatic gradient in the Sierra Nevada, California. *Forest Ecology and Management* 225: 391-399.
- Villar, L. 1989. Los abetales navarros. *Navarra Agraria* 40: 77-81.
- Wada, N. y Ribbens, E., 1997. Japanese maple (*Acer palmatum* var. *matsumurae*, Aceraceae) recruitment patterns: seeds, seedlings, and saplings in relation to conspecific adult neighbors. *American Journal of Botany* 84: 1294–1300.
- Wolf, H. 2009. EUFORGEN. *Guía técnica para la conservación genética y utilización del abeto (Abies alba)*. Traducción: R. Alía. Foresta. Madrid, 6 páginas.

Anexos

Anexo 1. Modelos de producción y dispersión de semillas para *Abies alba*. Los parámetros que varían entre años están etiquetados desde $t = 1$ hasta $t = 11$ ($t = 7$ para Las Eras), correspondiente a cada año de muestreo. Los modelos 1, 2 y 3 corresponden con los modelos descritos en la sección de Elaboración de modelos de dispersión de semillas.

Gamueta

Parámetros	Modelo 1	Modelo 2	Modelo 3
1	8,23 (5,57; 9,92)	2,81 (0,89; 3,72)	4,76 (-3,66; 9,27)
2	5,50 (3,21; 7,71)	5,55 (3,93; 6,56)	---
3	3,90 (2,97; 7,03)	3,42 (2,45; 4,19)	---
4	3,98 (1,00; 6,17)	5,03 (4,16; 5,75)	---
5	5,04 (3,01; 6,49)	5,71 (2,74; 7,28)	---
6	4,04 (2,51; 6,43)	5,41 (4,22; 6,77)	---
7	6,08 (4,33; 7,36)	4,51 (2,80; 6,11)	---
8	5,02 (3,64; 7,07)	5,94 (4,61; 6,75)	---
9	5,67 (3,13; 8,39)	3,77 (1,86; 6,89)	---
10	5,73 (3,04; 8,22)	5,81 (4,61; 7,01)	---
11	3,86 (2,48; 5,28)	4,43 (2,74; 5,65)	---
	0,42 (0,37; 0,49)	0,42 (0,35; 0,46)	0,17 (0,13; 0,21)
	1,10 (0,62; 1,68)	1,36 (1,07; 1,64)	1,30 (0,12; 3,32)
L_1	1398,25 (287,31; 1934,92)	806,12 (202,58; 1787,37)	12,95 (7,32; 26,20)
L_2	938,61 (174,64; 1845,10)	---	---
L_3	154,42 (23,26; 887,20)	---	---
L_4	297,28 (64,27; 1461,36)	---	---
L_5	575,05 (91,33; 1599,84)	---	---
L_6	324,71 (78,97; 1393,26)	---	---
L_7	737,34 (398,64; 1683,72)	---	---
L_8	705,69 (205,15; 1660,00)	---	---
L_9	549,90 (188,17; 1594,33)	---	---
L_{10}	883,21 (234,19; 1869,29)	---	---
L_{11}	122,10 (6,53; 1183,48)	---	---
S_1	1,4791 (0,9442; 1,7604)	2,3402 (1,8249; 2,7742)	1,0163 (0,5886; 1,2888)
S_2	1,9785 (1,4322; 2,5663)	---	---
S_3	1,4404 (0,7621; 2,3195)	---	---
S_4	2,1066 (1,1906; 3,0331)	---	---
S_5	1,9984 (1,3575; 2,7772)	---	---
S_6	1,8573 (1,2642; 2,4743)	---	---
S_7	1,5531 (1,2621; 2,2542)	---	---
S_8	1,6799 (1,0389; 2,3780)	---	---
S_9	1,9487 (1,3095; 2,3791)	---	---
S_{10}	2,0167 (1,2362; 2,4727)	---	---
S_{11}	1,9196 (0,8017; 2,9836)	---	---
r	0,41 (0,36; 0,46)	-0,14 (-0,20; 0,03)	0,53 (0,47; 0,58)
D_{mean}	600,6	2044,5	205,2
$D(\text{ mean})$	629,1	1069,8	208
p_D	-28,6	974,6	-2,8
DIC	572	3019,1	202,4

Las Eras

Parámetros	Modelo 1	Modelo 2	Modelo 3
1	2,25 (1,82; 2,49)	1,29 (1,06; 1,43)	2,12 (0,92; 5,77)
2	2,61 (2,10; 2,83)	1,70 (1,40; 1,88)	---
3	2,38 (1,85; 2,69)	1,45 (1,15; 1,60)	---
4	2,54 (1,85; 2,87)	1,24 (0,96; 1,41)	---
5	2,29 (1,74; 2,54)	1,01 (0,78; 1,27)	---
6	2,47 (1,86; 2,72)	1,24 (1,01; 1,41)	---
7	2,16 (1,65; 2,41)	1,48 (1,15; 1,65)	---
	0,17 (0,15; 0,18)	0,17 (0,15; 0,19)	0,11 (0,09; 0,14)
	1,91 (1,83; 2,08)	2,22 (2,18; 2,30)	2,15 (1,01; 2,52)
L_1	1012,65 (209,93; 1872,38)	39,74 (31,19; 51,37)	8,58 (6,38; 12,58)
L_2	194,04 (104,38; 358,55)	---	---
L_3	1272,02 (428,28; 1905,96)	---	---
L_4	1849,28 (1849,28; 1849,28)	---	---
L_5	37,79 (30,68; 49,37)	---	---
L_6	44,15 (35,81; 57,11)	---	---
L_7	23,14 (20,09; 27,17)	---	---
S_1	2,0123 (1,1292; 2,4669)	1,2568 (0,7985; 1,6479)	0,5174 (0,3487; 0,7433)
S_2	2,1919 (1,6360; 2,7687)	---	---
S_3	3,3188 (2,3204; 3,8029)	---	---
S_4	2,3730 (2,3730; 2,3730)	---	---
S_5	1,3593 (0,9908; 1,8670)	---	---
S_6	1,6813 (1,2101; 2,0518)	---	---
S_7	1,0497 (0,7212; 1,3424)	---	---
r	0,78 (0,77; 0,79)	0,07 (-0,01; 0,23)	0,53 (0,42; 0,60)
D_{mean}	831,1	1874,6	263,1
$D(\text{mean})$	826,8	1825,2	256,8
p_D	4,3	49,4	6,3
DIC	835,4	1924	269,5

Para cada parámetro se presenta el valor medio junto con los intervalos de confianza del 90% (paréntesis). μ_t es el parámetro de fecundidad para el año t , σ_t^2 es la varianza de las variaciones individuales del nivel de fecundidad y α es el exponente alométrico. S_t y L_t son los parámetros de la forma y la escala de los “kernels” de dispersión estimados para cada año t . r es el coeficiente de Pearson obtenido de la correlación entre los valores de densidad observados y predichos. La devianza media (D_{mean}), la devianza de la media de los parámetros ($D(\text{mean})$), el número efectivo de parámetros (p_D), y el criterio de información de devianza (DIC) se emplearon en el proceso de selección de modelos.