



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-153

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Modelo espacio-temporal de regeneración del pino silvestre en la Sierra de Guadarrama

MORENO-FERNÁNDEZ, D.^{1,2}, AUGUSTIN, N.H.³, MONTES, F.^{1,4}, CAÑELLAS, I.^{1,4}, BACHILLER, A.¹, VISCASILLAS, E.¹ y SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, M.^{1,4}

¹ INIA-CIFOR. Ctra. La Coruña, km 7.5, 28040 Madrid, España.

² ETSI de Montes, Forestal y del Medio Natural. Universidad Politécnica de Madrid, 28040 Madrid, España.

³ Departamento de Matemáticas, Universidad de Bath, Bath BA2 7AY. Reino Unido.

⁴ Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible, UVA-INIA.

Resumen

La fase más importante en la gestión de los sistemas forestales es la regeneración. Por lo tanto, con el fin de optimizar la intensidad de las cortas de regeneración es necesario tener un conocimiento exhaustivo de la relación espacial y temporal entre los árboles padre y el regenerado. El objetivo de este trabajo es determinar la interacción entre los árboles padres y pies menores. Para ello se utilizó información de parcelas permanentes en masas de *Pinus sylvestris* L. localizadas en Valsaín (Segovia) donde, en 2001, se midieron y posicionaron todos los pies mayores (diámetro normal ≥ 10 cm). Además, se contaron los pies menores (diámetro normal < 10 cm y altura $> 1,30$ m) dentro de una malla de 2x2 m que cubría toda la parcela. Estas mediciones se repitieron en 2006, 2010 y 2014. Con estos datos se ajustó un modelo espacio-temporal utilizando un modelo generalizado aditivo para determinar el efecto de la competencia entre los pies menores y los pies mayores teniendo en cuenta la distancia y la densidad de los rodales. Los resultados muestran fenómenos de competencia entre los pies mayores y los pies menores a distancias inferiores a 7 m. Esta información permite mejorar la planificación de las cortas de regeneración en métodos selvícolas de aclareo sucesivo uniforme y por bosquetes.

Palabras clave

Aclareo sucesivo, modelo aditivo, gestión forestal sostenible, competencia intraespecífica, efecto borde.

1. Introducción

La regeneración de los sistemas forestales está condicionada principalmente por la cantidad de luz que llega a las plántulas y por la capacidad de estas por conseguir agua y nutrientes del suelo (KOZLOWSKI, 2002). Las características intrínsecas de los ambientes mediterráneos, con periodos de sequía estival prolongados, la presencia de matorral, denso tepe de herbáceas, o grueso horizonte orgánico, ocasionan importantes tasas de mortalidad en el regenerado (FACELLI & PICKETT, 1991; CASTRO et al., 2004). La presencia de matorral y herbáceas puede ser corregido mediante tratamientos culturales como desbroces, gradas, alzados o subsolados, mientras que el efecto de la sequía estival puede ser modificado parcialmente reduciendo la temperatura del aire o la disponibilidad hídrica mediante el control de la densidad del arbolado adulto (CACCIA & BALLARÉ, 1998; PARDOS et al., 2007).

No todas las especies presentan la misma tolerancia a la sombra. Además, el temperamento no solo varía entre especies, sino que las plantas de una misma especie presentan variaciones según las condiciones del medio y el grado de desarrollo (KOBÉ & COATES, 1997; GÓMEZ-APARICIO et al., 2006; VALLADARES & NIINEMETS, 2008). Por lo tanto, es necesario conocer la relación espacial y temporal entre los árboles padre y el regenerado para determinar la densidad óptima remanente durante las cortas de regeneración.

Diferentes estudios han planteado la relación de los árboles padre y el regenerado utilizando una amplia variedad de metodologías, a través de funciones espaciales, como la función K de Ripley (MONTES & CAÑELLAS, 2007), incorporando índices de influencia e indicadores de la cantidad de luz disponible en modelos tanto paramétricos como no paramétricos (PARDOS et al., 2007) o mediante simuladores forestales como el SILVA o el SORTIE-ND (HANEWINKEL & PRETZSCH, 2000; AMEZTEGUI et al., 2015). Los modelos aditivos (HASTIE & TIBSHIRANI, 1989) permiten describir interacciones complejas entre las variables independientes y dependientes, por lo que son especialmente útiles en estudios ecológicos y, sobre todo, para conocer la dinámica de las especies forestales.

En España, las cortas de regeneración del pino silvestre (*Pinus silvestris* L.) se ejecutan principalmente mediante el aclareo sucesivo en sus distintas variantes, especialmente mediante el aclareo sucesivo uniforme y por bosquetes (DONÉS PASTOR et al., 1997; MASON & ALÍA, 2000). A diferencia de las zonas más septentrionales, el pino silvestre en la Península Ibérica se comporta como una especie de media luz. En las primeras fases de su desarrollo, las plántulas prefieren condiciones moderadas de luz (PARDOS et al., 2007), mientras que, a medida que avanzan en sus fases de su desarrollo, los nuevos pies crecen distanciados de los árboles padre (MONTES & CAÑELLAS, 2007). La mayoría de los estudios científicos se han centrado en evaluar las densidades de los árboles padre y en las condiciones lumínicas en las que se desarrollan las plántulas de pino silvestre en los primeros estadios de su desarrollo (GONZÁLEZ-MARTÍNEZ & BRAVO, 2001; PARDOS et al., 2007; BARBEITO et al., 2011). Sin embargo, el conocimiento científico de la relación de los árboles padre y el regenerado incipiente o ya instalado es bastante reducido.

2. Objetivos

El objetivo de este trabajo es determinar el efecto que tiene la distancia entre los pies menores y el arbolado adulto en masas de pino silvestre en la Sierra de Guadarrama. Para ello se ajustó un modelo espacio temporal usando un modelo generalizado aditivo (HASTIE & TIBSHIRANI, 1989) incluyendo un predictor funcional (del inglés, “*functional predictor*”, WOOD, 2011). Así es posible determinar, por un lado, el tamaño óptimo de bosquete cuando se aplican las cortas por aclareo sucesivo por bosquetes como método regeneración y, por otro, el espaciamiento óptimo entre árboles padre cuando se usa el aclareo sucesivo uniforme. Los resultados de este trabajo servirán como herramienta de apoyo en la gestión forestal de los montes de pino silvestre.

3. Metodología

El estudio se llevó a cabo en una masa monoespecífica de pino silvestre situada en la cara norte de la Sierra de Guadarrama, en el pinar de Valsaín (Monte Número 2 del CUP de Segovia) a unos 1500 metros sobre el nivel del mar. La precipitación total anual se sitúa en torno a los 1000 mm, mientras que la temperatura media anual es de 9,8 °C.

El monte está ordenado mediante el Tramo Móvil y el periodo de rotación es de 120-140 años. La regeneración del pinar se lleva a cabo usando el aclareo sucesivo por bosquetes durante un periodo de regeneración de 40 años. Estas cortas abren la masa creando pequeños bosquetes (0,1-0,2 ha) donde se instala la regeneración. Una vez instalada la regeneración, el bosquete incrementa su tamaño en las sucesivas cortas. Este tipo de cortas da lugar a estructuras semi-regulares.

En 2001 se instaló una parcela de 0,5 ha (100 x 50 m) en un rodal en el que se estaban realizando las cortas de regeneración. En el momento de instalación, se midieron los diámetros a la altura del pecho (Dn) de los pies mayores ($Dn \geq 10$ cm), se numeraron y se posicionaron. Por otro lado, se instaló una malla de 2 x 2 m en la que se contaron todos los pies menores (altura igual o mayor de 1,30 m y $Dn < 10$ cm). Todas estas mediciones se repitieron en los tres inventarios siguientes: 2006, 2010 y 2014. Finalmente, se diferenciaron dos cohortes de pies mayores de acuerdo a la clase natural de edad a la que pertenecían: pies delgados que corresponden a latizal alto ($10 \leq Dn < 20$ cm) y

pies gruesos que corresponden con fustal ($D_n \geq 20$ cm). En la Tabla 1 se puede ver un resumen de los atributos de las distintas cohortes, mientras que en Figura 1 se muestra la distribución espacial de los pies menores y de los pies mayores por clases de edad.

Tabla 1. Resumen de las características de la parcela durante los cuatro inventarios. Pies menores ($D_n < 10$ cm y altura > 1.30 m), pies gruesos ($D_n \geq 20$ cm) y pies delgados ($10 \leq D_n < 20$ cm). Entre paréntesis se presenta la desviación estándar.

Atributo	2001	2006	2010	2014
Número de pies menores	1 861	1 625	1 498	1 347
Diámetro de los pies menores (cm)	3,68 (2,31)	4,42 (2,29)	4,61 (2,38)	4,77 (2,36)
Altura media de los pies menores (m)	4,20 (1,78)	4,86 (2,03)	5,38 (2,21)	5,76 (2,36)
Número de pies gruesos	80	62	75	102
Número de pies delgados	152	250	351	399
Número total de pies mayores	232	312	426	501
Diámetro medio de los pies mayores (cm)	23,07 (14,75)	17,89 (11,30)	16,68 (8,89)	16,96 (8,72)
Altura media de los pies mayores (m)	15,00 (6,90)	12,46 (5,32)	12,31 (4,23)	13,26 (4,16)

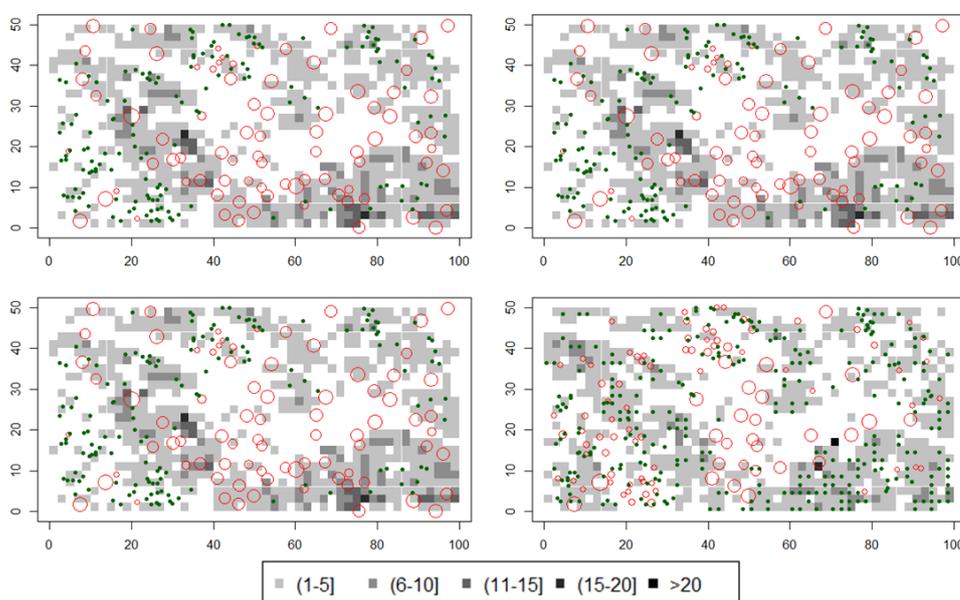


Figura 1. Posición de pies gruesos ($D_n \geq 20$ cm; círculos rojos) y pies delgados ($10 \leq D_n < 20$ cm; puntos verdes) y número de pies menores ($D_n < 10$ cm y altura > 1.30 m, cuadrados negros y grises). El tamaño de los círculos rojos es proporcional al diámetro normal.

Se utilizó el número de pies menores (N_{pm}) localizados en cada cuadrante de 2×2 m como variable dependiente. Se parte de la hipótesis de que el número de pies menores está altamente

condicionado por la distancia y tamaño de los pies mayores que les rodean. Como variables independientes se consideran el Dn de los pies gruesos, la distancia de estos a cada cuadrante de 2×2 m ($Dist$) hasta un máximo de 30 m y el número de pies delgados en un radio de 10 m alrededor de cada cuadrante ($NDelgados$). Se espera un efecto no lineal entre los pies gruesos y Npm . Además el análisis a realizar debe tener en cuenta que el coeficiente del diámetro de los pies gruesos variará según la distancia entre los pies mayores y pies menores. Todos estos requerimientos quedaron satisfechos al incluir en el modelo aditivo generalizado un predictor funcional.

Sin embargo, los cuadrantes próximos al borde de la parcela están sujetos al efecto borde, lo que puede dar lugar a estimaciones sesgadas (GOREAUD & PÉLISSIER, 1999). Para corregir el efecto borde en $NDelgados$, en primer lugar se calculó para cada cuadrante el área del círculo de 10 m que queda inscrito dentro de la parcela ($AreaDentro10$ en m^2) y a continuación se convirtió el $NDelgados$ en valores por hectárea: $DenDelgados = NDelgados \cdot 10000 / AreaDentro10$. El efecto borde en el diámetro de los pies gruesos se consideró dividiendo Dn entre la densidad de pies gruesos ($DenGruesos$). Esta última densidad se calculó de la misma forma que $DenDelgados$ pero para un círculo de 30 m. Una vez corregido el efecto borde se procedió a ajustar el modelo de regeneración.

El número esperado de pies menores $E(Npm_{ij}) = \mu_{ij}$ en el cuadrante i en el inventario j ($j=1, \dots, 4$) fue modelizado usando el siguiente modelo aditivo generalizado, ya que Npm_{ij} sigue una distribución negativa binomial:

$$\log(\mu_{ij}) = \alpha + \beta DenDelgados_{ij} + \sum_{k=1}^N \left(f_1(Dist_{ik}) \cdot Dn_{jk} / DenGruesos_{ij} \right) + f_2(X_i, Y_i) + Tiempo_j$$

donde α es el término independiente del modelo y β el parámetro de $DenDelgados$. $Dist_{ik}$ es la matriz de distancias de los pies gruesos ($k=1, \dots, N$) al i -ésimo cuadrante, mientras que Dn_{jk} es la matriz de los diámetros de los pies gruesos. $f_1(Dist_{ik})$ es una función de suavizado de la distancia y $f_2(X_i, Y_i)$ es una función de suavizado que tiene en cuenta la correlación espacial, siendo X_i e Y_i las coordenadas del cuadrante i . $Tiempo_j$ es un factor temporal referido al inventario j . Esta estructura espacio-temporal [$f_2(X_i, Y_i) + Tiempo_j$] es aditiva, indicando que la distribución espacial de los pies menores apenas varía durante el periodo de estudio. Esta asunción tiene sentido en la medida en que se ha muestreado menos de la mitad del periodo de regeneración y, además, el análisis visual de los datos así lo confirma (Figura 1). f_1 y f_2 fueron calculadas usando como base para la regresión "thin plate splines" (WOOD, 2003). La selección de las variables se realizó mediante un proceso "hacia atrás" (*backward stepwise*) de acuerdo al Criterio de Información de Akaike (CIA). Los análisis estadísticos se llevaron a cabo en R (R CORE TEAM, 2016) usando la función *gam* del paquete *mgcv* (WOOD, 2011).

Finalmente, se estima el tamaño del bosque considerando este como un círculo de diámetro dos veces la distancia a la que se minimiza la competencia entre los pies gruesos y los pies menores. La densidad de pies mayores dejados en pie en las cortas de regeneración del aclareo sucesivo uniforme fue estimada mediante la distribución al tresbolillo.

4. Resultados

Los resultados muestran que a medida que se completaron las cortas de regeneración el número de pies menores disminuyó, mientras que aumentó el tamaño medio de los mismos (Tabla 1). Los pies menores se distribuyeron a lo largo de la parcela excepto en el centro y en la esquina inferior izquierda (Figura 1). De hecho, en la esquina inferior izquierda puede observarse cómo aumentó con el tiempo el número de pies menores, el de pies delgados y el de pies gruesos. Sin embargo, el tamaño medio de los pies mayores disminuyó debido a la extracción de los pies más gruesos en las cortas de regeneración y a la incorporación de nuevos pies de cohortes de menor tamaño.

El modelo explicó el 40,6 % de la devianza. En la Figura 2 se muestran las isóneas de la función de suavizado espacial f_2 . Los valores altos y positivos de las isóneas indican que la presencia de pies menores es elevada mientras, que valores negativos señalan zonas en las que no aparecen pies menores. Esta función permitió eliminar la correlación espacial de los residuos (datos no mostrados).

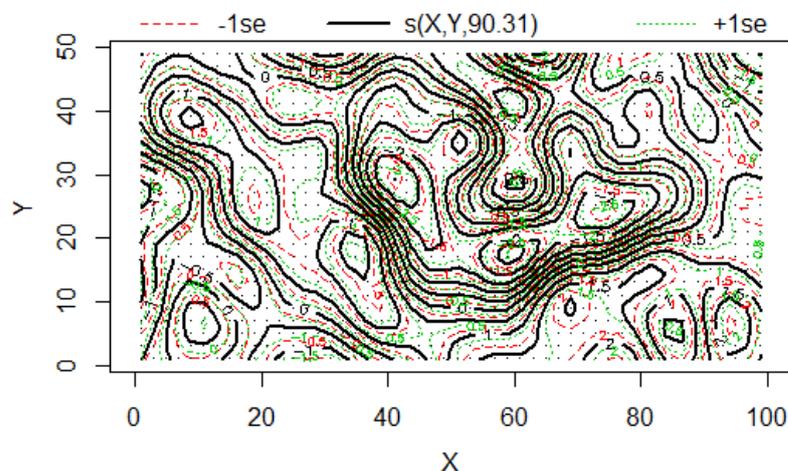


Figura 2. Isóneas creadas a partir de la función espacial f_2 (líneas continuas negras) y los errores estándar (líneas discontinuas verdes y rojas).

Según los valores del CIA, el proceso de selección de las variables reveló una influencia significativa y negativa de los pies delgados en los pies menores. Esto parece indicar un fenómeno de competencia entre los pies delgados y los pies menores. En la Figura 3 se puede ver cómo varió con la distancia ($Dist$) el valor del coeficiente del diámetro de los pies gruesos (f_1). Dicha variación no es lineal y varió de forma suave a lo largo de la distancia de la siguiente forma: de 0 a 7 m f_1 tomó valores significativamente negativos; de 12 m a prácticamente 30 m la función es positiva, pero no es significativamente distinta de 0. Esto sugiere la aparición de competencia entre los pies gruesos y los pies menores a distancias cortas (hasta 7 m), mientras que esa competencia desaparece a partir de 7 m. El número de pies menores se maximiza cuando el producto de la función suave f_1 y Dn es máximo, es decir, el modelo predice el mayor número de pies menores cuando los pies más gruesos se hayan situados a la distancia a la que f_1 toma su valor más alto, y dicha distancia es 20 m.

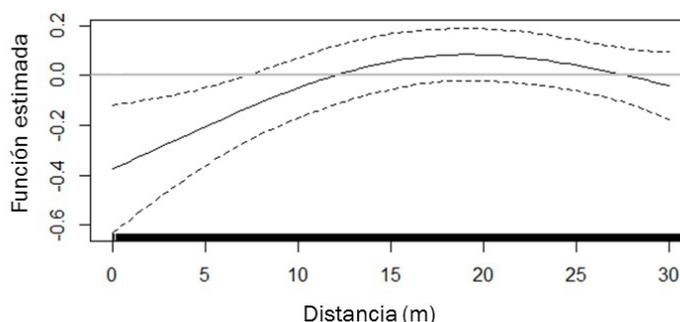


Figura 3. Función de suavizado estimada f_1 de los distintos valores que toma el coeficiente de Dn según varía la distancia entre los pies gruesos y los pies menores (línea continua) y los intervalos de confianza al 95% (líneas discontinuas).

Crear bosquetes de 7 m de radio en las cortas del aclareo sucesivo por bosquetes supone que el tamaño total del bosquete sería de 0,02, ha mientras que si se considera un radio de 20 m el

tamaño del bosque sería de 0,13 ha. Si se extrapolan estas distancias a las cortas por aclareo sucesivo uniforme, fijar 7 m entre los árboles padre y los pies menores se traduce en densidades alrededor de 59 pies/ha, mientras que 20 m entre árboles padre y pies menores significaría dejar 7 pies/ha como masa remanente.

5. Discusión

El proceso subyacente que se ha estudiado en este trabajo es la competencia entre el arbolado adulto y los pies menores. Se estima que los pies menores no van a presentar ningún tipo de competencia sobre los pies gruesos, mientras que la competencia entre los pies menores y los pies delgados podría ser asimétrica debido a que ambas cohortes presentan tamaños similares (THOMAS & WEINER, 1989; PRETZSCH & BIBER, 2010).

La densidad al comienzo de las cortas de regeneración del aclareo sucesivo uniforme en masas de pino silvestre en zonas mediterráneas se sitúa en torno a los 200-300 pies/ha (DONÉS PASTOR et al., 1997; BARBEITO et al., 2011) para permitir que las nuevas plántulas se instalen en condiciones de iluminación moderada (PARDOS et al., 2007). Los resultados indican que una vez superada la germinación y las primeras fases del desarrollo de los nuevos pies la masa debe ser abierta para permitir que estos puedan desarrollarse en condiciones de máxima radiación. La competencia entre pies gruesos y los pies menores desaparece cuando la densidad de pies adultos es de 59 pies/ha. Por lo tanto, el número de árboles dejados en pie tras las cortas diseminatorias nunca debería superar esta densidad. MONTES & CAÑELLAS (2007) también señalaron que una vez que los nuevos pies alcanzan el 1,30 m de altura es necesario extraer los árboles padre para permitir el correcto desarrollo del rodal. Por otro lado, los resultados indican que si el aclareo sucesivo por bosquetes es el método por el que se regenera el rodal, el número máximo de pies menores aparece cuando el tamaño del bosque es de 0,13 ha. Este valor está dentro del rango (0,1 - 0,2 ha) de tamaño de bosquetes abiertos en las cortas del aclareo sucesivo por bosquetes en el monte de estudio (BARBEITO et al., 2011).

A diferencia de este monte, en la mayoría de montes en zonas mediterráneas el aclareo sucesivo uniforme con un periodo de regeneración de 20 años es el método más empleado para conseguir el éxito en la regeneración (MASON & ALÍA, 2000). Así, las cortas de regeneración son más intensas y la densidad se reduce más rápidamente, originando masas más regulares. Por el contrario, las cortas del aclareo sucesivo por bosquetes son menos intensas y el periodo de regeneración es de 40 años, dando lugar de esta forma a formas principales de masa semi-regulares. ISHII et al. (2004) revisaron la relación entre las distintas estructuras forestales y la biodiversidad, concluyendo que estructuras complejas suponen un incremento en la biodiversidad. Por otro lado, las nuevas prácticas de gestión forestal sostenible recomiendan dejar en el monte 5-10 pies/ha después de las cortas de regeneración como reservorio de la biodiversidad (HAZELL & GUSTAFSSON, 1999; FEDROWITZ et al., 2014). Sin embargo, algunos autores (PENTTILÄ et al., 2004; HYVÄRINEN et al., 2005) sugieren que esas densidades son insuficientes y que deberían ser aumentadas. Los resultados indican que el número de pies dejados como reservorio de la biodiversidad puede ser aumentando hasta 59 pies/ha, al menos mientras los nuevos pies no alcancen la clase artificial de latizal alto (diámetro normal = 10 cm).

A la hora de planificar las cortas de regeneración se deben tener en cuenta también variables ambientales tales como la cobertura de matorral, herbáceas y las características del suelo, que pueden condicionar el éxito de la regeneración. La toma de estos datos en una parcela de las dimensiones como la empleada en este trabajo (0,5 ha) supondría un esfuerzo humano y económico importante. Además, la influencia a pequeña escala de los distintos factores bióticos y abióticos sobre las plántulas de pino silvestre está ampliamente documentada (GONZÁLEZ-MARTÍNEZ & BRAVO, 2001; PARDOS et al., 2007; BARBEITO et al., 2011).

6. Conclusiones

Una vez que los nuevos pies de pino silvestre han superado las primeras fases de desarrollo bajo condiciones de luz moderadas tras las primeras cortas de regeneración, es necesario abrir la masa para permitir su crecimiento. Así se pone de manifiesto que la relativa tolerancia a la sombra de esta especie se reduce rápidamente con la edad. Los resultados muestran fenómenos de competencia entre los pies mayores y los pies menores a distancias inferiores a 7 m. Esta información nos permite mejorar la planificación de las cortas de regeneración en métodos selvícolas de aclareo sucesivo uniforme y por bosquetes.

7. Agradecimientos

Los autores agradecen a todo el personal que ha trabajado en la instalación, mantenimiento y toma de datos de este trabajo así como al personal del monte de Valsaín, en especial a Javier Donés. Daniel Moreno Fernández disfruta de un contrato predoctoral de Formación del Profesorado Universitario del Ministerio de Educación, Cultura y Deporte. El análisis de los datos se realizó en el Departamento de Matemáticas de la Universidad de Bath gracias a una estancia de tres meses financiada por el programa de Estancias Breves para la Formación del Profesorado Universitario. Por último, el trabajo ha sido financiado por los siguientes proyectos: AGL2013-46028-R and BOSSANOVA-CM (S2013/MAE-2760).

8. Bibliografía

AMEZTEGUI, A.; COLL, L.; MESSIER, C.; 2015. Modelling the effect of climate-induced changes in recruitment and juvenile growth on mixed-forest dynamics: The case of montane-subalpine Pyrenean ecotones. *Ecol Modell* 313:84–93

BARBEITO, I.; LEMAY, V.; CALAMA, R.; CAÑELLAS, I.; 2011. Regeneration of Mediterranean *Pinus sylvestris* under two alternative shelterwood systems within a multiscale framework. *Can J For Res* 41:341–351

CACCIA, F.D.; BALLARÉ, C.L.; 1998 Effects of tree cover, understory vegetation, and litter on regeneration of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in southwestern Argentina. *Can J For Res* 28:683–692

CASTRO, J.; ZAMORA, R.; HODAR, J.A.; GOMEZ, J.M.; 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *J Ecol* 92:266–277

DONÉS PASTOR, J.; RUÍZ VERDÚ, S.; CABRERA BONET, M.; GONZÁLEZ DE LA CAMPA, M.; 1997. Densidad y área basimétrica óptima para el inicio de la regeneración en el monte Pinar de Valsaín. Congreso Forestal Español.

FACELLI, J.M.; PICKETT, S.T.A.; 1991. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *Bot Rev* 57:1–32

FEDROWITZ, K.; KORICHEVA, J.; BAKER, S.C.; et al; 2014. Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *J Appl Ecol* 51:1669–1679

GÓMEZ-APARICIO, L.; VALLADARES, F.; ZAMORA, R.; 2006. Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiol* 26:947–58.

- GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C.; BRAVO, F.; 2001. Density and population structure of the natural regeneration of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the High Ebro Basin (Northern Spain). *Ann For Sci* 58:277–288.
- GOREAUD, F.; PÉLISSIER, R.; 1999. On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K - function. *J Veg Sci* 10:433–438
- HANEWINKEL, M.; PRETZSCH, H.; 2000. Modelling the conversion from even-aged to uneven-aged stands of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) with a distance-dependent growth simulator. *For Ecol Manage* 134:55–70
- HASTIE, T.; TIBSHIRANI, R.; 1989. Generalized additive models. *Stat Sci* 10:297–318
- HAZELL, P.; GUSTAFSSON, L.; 1999; Retention of trees at final harvest - Evaluation of a conservation technique using epiphytic bryophyte and lichen transplants. *Biol Conserv* 90:133–142
- HYVÄRINEN, E.; KOUKI, J.; MARTIKAINEN, P.; LAPPALAINEN, H.; 2005. Short-term effects of controlled burning and green-tree retention on beetle (*Coleoptera*) assemblages in managed boreal forests. *For Ecol Manage* 212:315–332
- ISHII, H.T.; TANABE, S.; HIURA, T.; 2004. Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *For Sci* 3:342–355
- KOBE, R.K.; COATES, K.D.; 1997. Models of sapling mortality as a function of growth to characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern British Columbia. *Can J For Res* 27:227–236
- KOZLOWSKI, T.T.; 2002. Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *For Ecol Manage* 158:195–221.
- MASON, W.; ALÍA, R.; 2000. Current and future status of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests in Europe. *Investig Agrar Sist y Recur For Fuera de serie*:317–335
- MONTES, F.; CAÑELLAS, I.; 2007. The spatial relationship between post-crop remaining trees and the establishment of saplings in *Pinus sylvestris* stands in Spain. *Appl Veg Sci* 10:151
- PARDOS, M.; MONTES, F.; ARANDA, I.; CAÑELLAS, I.; 2007. Influence of environmental conditions on germinant survival and diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in central Spain. *Eur J For Res* 126:37–47
- PENTTILÄ, R.; SIITONEN, J.; KUUSINEN, M.; 2004. Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. *Biol Conserv* 117:271–283
- PRETZSCH, H.; BIBER, P.; 2010. Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Can J For Res* 40:370–384.
- R CORE TEAM; 2016. R: A language and environment for statistical computing.
- THOMAS, S.C.; WEINER, J.; 1989. Including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. *Oecologia* 80:349–355

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü.; 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39:237–257

WOOD, S.N.; 2003. Thin-plate regression splines. *J R Stat Soc* 65:95–114

WOOD, S.N.; 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *J R Stat Soc Ser B Stat Methodol* 73:3–36