



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

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

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-183

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

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Estimación de la semilla disponible para regenerar las masas de *Pinus pinaster* de la meseta castellana bajo diferentes condiciones climáticas

RUANO, I.¹, MANSO, R.^{3,2}, FORTIN, M.^{2,3} y BRAVO, F.^{1,4}

¹ Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (iuFOR), Universidad de Valladolid-INIA. Av. Madrid

² AgroParisTech, UMR 1092 LERFoB, 54042 Nancy, France

³ INRA, UMR 1092 LERFoB, 54280 Champenoux, France

⁴ Departamento de Producción Vegetal y Recursos Forestales. Escuela Técnica Superior de ingenierías Agrarias. Campus de Palencia-Universidad de Valladolid.

irene@pvs.uva.es

Resumen

La regeneración natural es uno de los procesos claves para la continuación de las masas forestales, por lo que múltiples estudios se concentran en analizar los factores claves para su éxito. Este es el caso del modelo que se definió para analizar el patrón interanual del sub-proceso de la dispersión de semilla de *Pinus pinaster*. En este modelo se incluyeron diferentes variables climáticas que afectan al proceso de producción de semilla y un índice espacial para analizar la densidad de la masa: la temperatura parece que controla el crecimiento primario del cono y la ausencia de precipitación limita el crecimiento secundario mientras que dificulta la maduración final. En este trabajo se presentan diferentes simulaciones aplicando este modelo bajo diferentes condiciones climáticas, encontrando situaciones donde la dispersión de la semilla puede ser un cuello de botella para la regeneración natural de *Pinus pinaster* en masas con bajas densidades, como se ha observado en las zonas de cortas a hecho y altas densidades de corta, especialmente con escenarios climáticos extremos.

Palabras clave

modelización, precipitación, temperatura, producción de semilla

1. Introducción

La regeneración natural es un proceso complejo que se puede dividir en diferentes sub-procesos: producción de semilla, dispersión de semilla, almacenamiento de semilla, germinación y establecimiento (HARPER, 1977; PRICE et al, 2001). Se puede producir una gran pérdida de potencial reproductivo entre la producción de semilla y el establecimiento del regenerado por lo que la regeneración natural se considera como el momento más crítico de la dinámica de las masas forestales (CLARK et al, 1999) porque su objetivo principal es conseguir la renovación de la masa forestal para perpetuar el bosque.

Durante todo el proceso diferentes factores y las interacciones entre ellos pueden afectar el éxito de la regeneración, poniéndolo en riesgo. La clave es identificar qué factores son determinantes y cómo responden las especies vegetales a ellos para poder diseñar las estrategias selvícolas adecuadas para obtener una regeneración exitosa (PRICE et al, 2001). Dichas estrategias se deben basar en el conocimiento de las respuestas a diferentes tipos, tamaños e intensidades de perturbaciones durante todo proceso (COATES & BURTON, 1997).

La producción de semilla y su dispersión son el inicio del proceso. La dispersión de semillas depende directamente de la cantidad de semillas producidas, la disponibilidad de agentes dispersores (viento y animales principalmente) y la distancia máxima sobre la que es capaz de dispersarse (PRICE et al, 2001). Además el proceso de dispersión juega un rol importante en la futura distribución espacial de las plántulas. Por todo ello la dispersión de semilla se considera uno de los procesos claves para entender la dinámica de los bosques (DOVČIAK et al, 2005; NATHAN & MULLER-LANDAU, 2000).

El estudio de la dispersión de semilla en la cuenca mediterránea se ha centrado básicamente en el estudio de los patrones espaciales de diferentes especies de coníferas: *Pinus halepensis* (NATHAN & NE'EMAN, 2004); *Abies alba* y *Fagus sylvatica* (SAGNARD et al, 2007); *Pinus pinea* (MANSO et al, 2012); *Pinus pinaster* (JUEZ et al, 2014). Pero el efecto del clima en la producción de semilla, el cual puede ser un factor clave para determinar la dinámica temporal de la dispersión de semilla, apenas ha sido analizado. Algunos estudios confirman la importancia del clima en las fases claves de la maduración del cono, limitando o aumentando la producción de semillas (CALAMA et al, 2011; KEYES & MANSO, 2015; MUTKE et al, 2005). Por lo tanto el clima debe ser uno de los factores a analizar en los estudios de regeneración.

2. Objetivos

El objetivo de este trabajo es realizar diferentes simulaciones aplicando el modelo de que se definió para analizar el patrón interanual del sub-proceso de la dispersión de semilla de *Pinus pinaster* (RUANO et al 2015). En este modelo se incluyeron diferentes variables climáticas que afectan al proceso de producción de semilla y un índice espacial para analizar la densidad de la masa: la temperatura parece que controla el crecimiento primario del cono y la ausencia de precipitación limita el crecimiento secundario mientras que dificulta la maduración final.

Con las simulaciones se pretende comprobar la cantidad de semilla disponible bajo distintas intensidades de corta y distintas condiciones climáticas para definir posibles cuellos de botella en la regeneración natural de *Pinus pinaster*.

3. Metodología

El modelo ajustado por RUANO et al (2015) se basa en los datos de lluvia de semilla recogidos en el sitio experimental de Mata de Cuéllar (Segovia) de la Universidad de Valladolid. Este sitio experimental se encuentra en una masa de continua de *Pinus pinaster* donde se instalaron 10 parcelas permanentes, mediante un diseño en split-plot, con distintas intensidades de corta: 0%, 25%, 50% y 100% del área basimétrica. Durante 10 años se recogió la lluvia de semillas en dichas parcelas y con estos datos se ajustó un modelo lineal mixto generalizado para conocer el efecto del clima y la densidad de la masa en el patrón interanual de la dispersión de semillas de *Pinus pinaster*. Se consideraron como posibles variables explicativas las variables climáticas potencialmente significativas a lo largo de los procesos fenológicos de producción y dispersión de la semilla. También se tuvo en cuenta la densidad de la masa calculando un índice que llamamos índice de fuente de semilla. Este índice es un índice espacial calculado como la suma del inverso de las distancias entre la trampa y cada árbol potencialmente fuente de semilla, con un límite de 20 metros.

Finalmente el modelo ajustado fue (Tabla 1):

$$E[\widehat{y}_{ijk}] = \exp^{\widehat{\beta}_0 + \widehat{\beta}_1 \cdot SSI + \widehat{\beta}_2 \cdot \log(SSI+1) + \widehat{\beta}_3 \cdot \frac{Tmin_{Oct}}{10} + \widehat{\beta}_4 \cdot \frac{P_{Apr}}{100} + \widehat{\beta}_5 \cdot \frac{P_{OctNov}}{100} + \widehat{\beta}_6 \cdot \log\left(\frac{P_{OctNov}}{100}\right) + u_i + u_{ij}}$$

Dónde: y_{ijk} : semillas/m² en la trampa j y parcela k; SSI: índice de fuente de semilla; TminOct: temperatura mínima en octubre dos años antes de la dispersión; PApr: precipitación en abril un año antes de la dispersión; POctNov: precipitación en octubre y noviembre un año antes de la dispersión.

Tabla 1. Efectos fijos ajustados: parámetros estimados, error estándar y p-valor

Efecto fijo	Parámetro	Estimación	Error estándar	p-valor
Término independiente	β_0	2,591	0,138	<2·10 ⁻¹⁶
índice de fuente de semilla (SSI)	β_1	-1,612	0,384	2,67·10 ⁻⁵
log (SSI + 1)	β_2	4,305	0,730	3,64·10 ⁻⁹
TminOct /10 (crecimiento primario)	β_3	-0,421	0,070	<2·10 ⁻¹⁶
PApr /100 (crecimiento secundario)	β_4	0,692	0,046	<2·10 ⁻¹⁶
POctNov /100 (maduración del cono)	β_5	-0,833	0,036	2,5·10 ⁻⁹
log (POctNov) /100 (maduración del cono)	β_6	0,405	0,024	<2·10 ⁻¹⁶

Siguiendo este modelo se ajustó una función en el software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2014) que nos permitiera simular la variable respuesta y sus intervalos de confianza en función de cada uno de los efectos fijos del modelo. Se estimó una simulación para cada efecto fijo considerando el rango de datos observado durante los diez años de muestreo. Además se estimó una simulación para cada efecto fijo teniendo en cuenta las parcelas del dispositivo experimental, que tienen distintas intensidades de corta en porcentaje de su área basimétrica. Cada simulación se estimó considerando el resto de efectos fijos constantes, como la media de sus valores observados en dicho periodo de tiempo.

4. Resultados

Para mostrar mejor los datos simulados se ajustó otra función en R para mostrar gráficamente las simulaciones con sus intervalos de confianza. En la Figura 1 se muestran las semillas predichas por m² a lo largo del rango de datos observados de la temperatura mínima en octubre dos años antes de la dispersión, es decir, en el momento de la maduración primaria del cono. Además se ha dibujado con una línea vertical el valor medio de los datos observados de la variable climática con la que se está ajustando la simulación. En este caso se observa cómo la temperatura mínima en octubre controla el crecimiento primario de los conos con un efecto negativo sobre la densidad de semillas predichas, ya que a mayores temperaturas mínimas, menor es la densidad de semillas. En cuanto a la intensidad de corta, la cantidad de semillas predichas es claramente menor en las parcelas donde se cortó toda la masa forestal. En cambio la cantidad de semillas es mayor en las parcelas donde no se cortó nada aunque los valores son muy parecidos a las parcelas donde se cortó el 25%.

En la Figura 2 se muestran las semillas predichas por m² a lo largo del rango de datos observados de la precipitación en abril un año antes de la dispersión, en el momento del crecimiento

secundario del cono. En este caso se observa cómo la precipitación en abril favorece el crecimiento secundario del cono ya que las semillas predichas aumentan al aumentar la cantidad de precipitación. En cuanto a la intensidad de la corta, observamos las mismas tendencias en la figura 1.

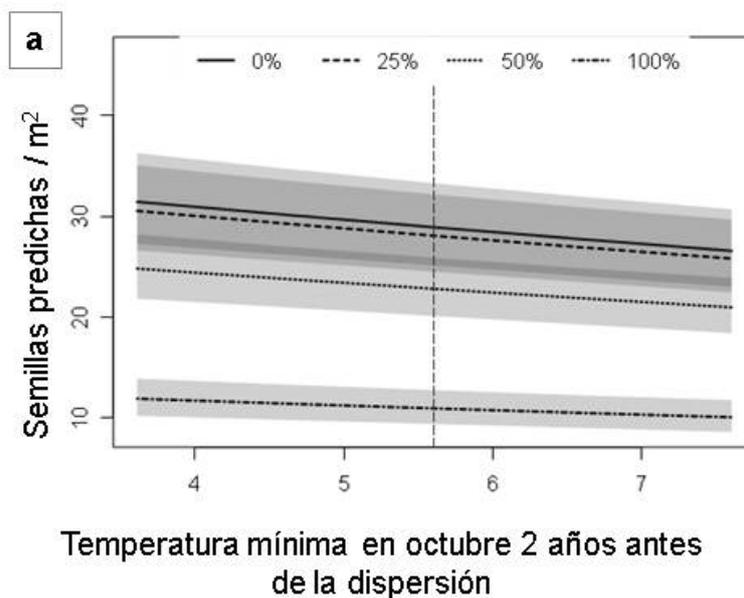


Figura 1. Densidad de semillas predicha y sus intervalos de confianza para cada intensidad de corta a lo largo del rango de datos observados de la temperatura mínima en octubre dos años antes de la dispersión. La línea vertical indica los valores medios observados de la temperatura mínima en octubre 2 años antes de la dispersión.

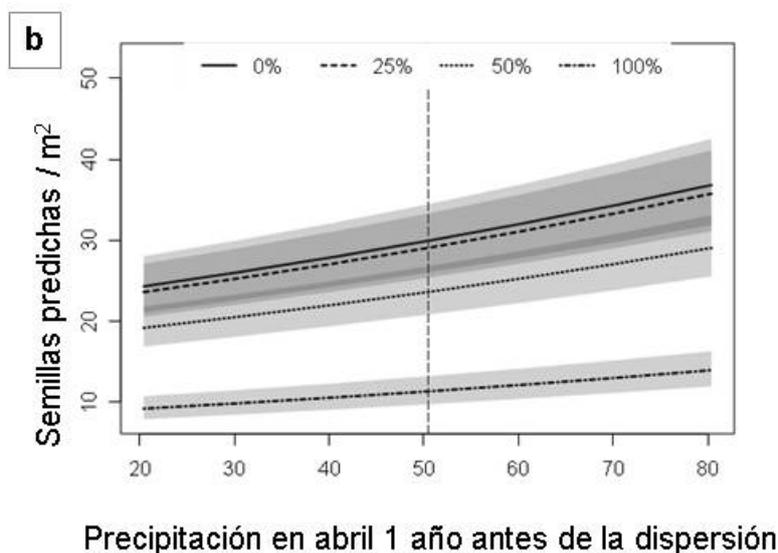


Figura 2. Densidad de semillas predicha y sus intervalos de confianza para cada intensidad de corta a lo largo del rango de datos observados de la precipitación en abril un año antes de la dispersión. La línea vertical indica los valores medios observados de la temperatura mínima en octubre 2 años antes de la dispersión.

En la figura 3 se muestran las semillas predichas por m^2 a lo largo del rango de datos observados de la precipitación en octubre y noviembre un año antes de la dispersión, en el momento

de la maduración secundaria del cono. En este caso se observa que la precipitación en octubre y noviembre puede dificultar la maduración final del cono, obteniéndose un máximo de densidad de semillas predichas con 50 mm aproximadamente y disminuyendo al aumentar o disminuir la precipitación desde ese máximo.

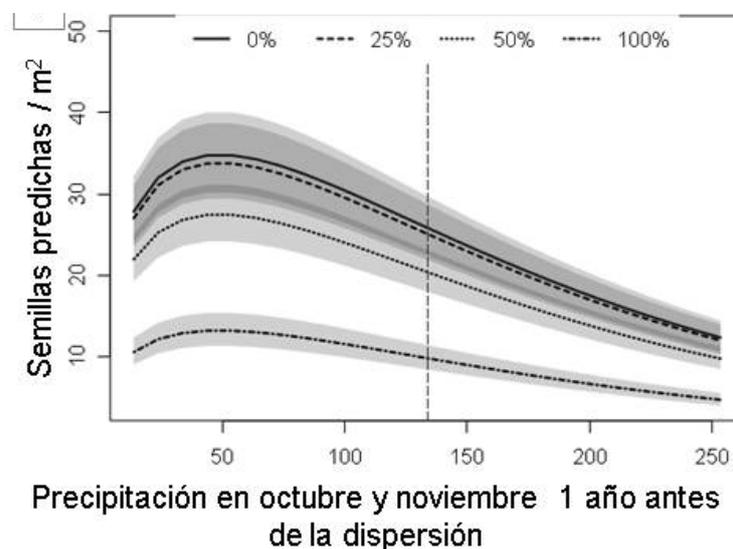


Figura 3. Densidad de semillas predicha y sus intervalos de confianza para cada intensidad de corta a lo largo del rango de datos observados de la precipitación en octubre y noviembre un año antes de la dispersión. La línea vertical indica los valores medios observados de la precipitación en octubre y noviembre 1 año antes de la dispersión.

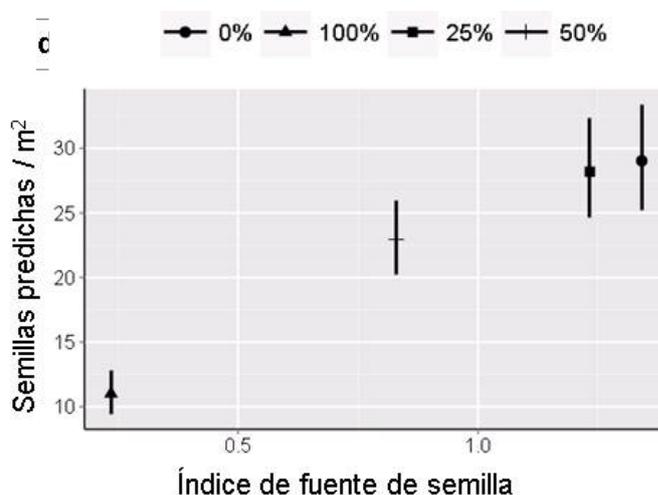


Figura 4. Densidad de semillas predicha y sus intervalos de confianza para cada intensidad de corta considerando el índice de fuente de semilla medio de cada intensidad de corta.

En la Figura 4 se muestran las semillas predichas por m^2 y sus intervalos de confianza para los valores medios observados del índice de fuente de semilla de cada intensidad de corta. De nuevo la cantidad de semillas es aproximadamente de 10 semillas/ m^2 en las parcelas donde se cortó toda la masa forestal. En cambio la densidad aumenta hasta casi 30 semillas/ m^2 en las parcelas donde no

se cortó nada o donde se cortó el 25% del área basimétrica. Por último la densidad de semillas es de casi 25 semillas/m² en las parcelas donde se cortó el 50%. En esta simulación se puede ver gráficamente uno de los dilemas que tiene este sitio experimental ya que, la densidad final de las parcelas donde se cortó el 25% es muy similar a la densidad de la parcela control, donde no se cortó nada. Esto se debe a la alta heterogeneidad que caracteriza a estos montes.

5. Discusión

Muy pocos estudios han analizado el efecto de diferentes variables climáticas en el patrón interanual de la producción y dispersión de semilla, centrándose la mayoría en la identificación de patrones espaciales de dispersión de semilla, ya sea como resultado de un proceso fisiológico (BARBEITO et al, 2008; CLARK et al, 1999; MANSO et al, 2012), un proceso mediado por el viento (BULLOCK Y CLARKE, 2000; DOVČIAK et al, 2005; GREENE & JOHNSON, 1989), o por los animales dispersores de semillas (WESTCOTT et al, 2005). El principal limitante para analizar el efecto del clima en la producción y dispersión de semillas es la falta de series de datos a largo plazo que represente la respuesta de la planta a las condiciones climáticas. Algunos estudios han analizado el efecto del clima, aunque varía el período de años analizado (CALAMA et al, 2011; HAMANN, 2004; KEYES Y MANSO, 2015; MUTKE et al, 2005) La serie de datos de lluvia de semillas de *Pinus pinaster* que se presenta en esta tesis cubre 10 años, una serie de tiempo que representa la mitad del típico periodo de regeneración que se considera en la gestión de esta especie.

La precipitación durante el periodo del crecimiento secundario del cono resultó significativa, lo que nos indica que el estrés hídrico es un factor limitante para la producción de semilla. Estos resultados coinciden con los resultados de MUTKE et al (2005) y CALAMA et al (2011) para *Pinus pinea* en la misma zona de estudio de esta tesis. Por otro lado, CALAMA et al (2011) observaron un efecto negativo del número de días con heladas fuertes durante el primer invierno de crecimiento del cono mientras que los resultados de esta tesis muestran que a mayores temperaturas mínimas en el mes de octubre del crecimiento primario del cono, menor es la lluvia de semillas predichas.

Los efectos fijos del modelo ajustado nos indica que el patrón interanual de dispersión de semilla está influenciado por el clima ya que varias variables climáticas resultaron significativas. Sería interesante analizar cómo va afectar el cambio climático a estas variables durante los períodos significativos. BRUNET et al (2009) generaron diferentes escenarios regionalizados de cambio climático para España. Todos ellos confirman un aumento de las temperaturas medias, mínimas y máximas en todo el país. Respecto a las precipitaciones se espera una ligera disminución en la mitad oeste de la Península y un ligero aumento en la mitad este, aunque estas predicciones para las precipitaciones no son tan consistentes como las de la temperatura. Si tenemos en cuenta estas tendencias en nuestras variables climáticas significativas, la temperatura media en otoño puede aumentar entre 2 °C y 6 °C, la precipitación puede disminuir entre 20 y 50 mm en primavera y unos 40 mm en otoño. Por lo tanto la lluvia de semillas se puede ver seriamente reducida por la variación en la temperatura de otoño y la precipitación de primavera pero esta reducción se puede ver compensada por el efecto de la precipitación en otoño. A la luz de estas aproximaciones es necesario analizar de manera más exhaustiva el efecto del cambio climático en la producción y dispersión de semilla.

A mayores densidades se puede obtener mayor número de semillas dispersadas, como observaron LUCAS-BORJA et al. (2012) en bosques de *Pinus nigra* en el centro de España. Pero densidades muy altas pueden producir un descenso de semillas por la competencia entre copas. Este es el caso de las masas de *Pinus pinea* en la Meseta Castellana (CALAMA et al, 2011; MANSO et al, 2014). Nuestros resultados confirman esta tendencia de aumento de semilla dispersada a medida que aumenta la densidad de la masa. Esto confirma la idea de que densidad de la masa tiene un efecto positivo en la cantidad de semillas dispersadas, aunque la relación logarítmica definida en el modelo nos indica que hay un momento en el que la semilla dispersada disminuirá con la densidad. Sería necesario comprobar esta tendencia con densidades mayores de las analizadas.

Se ha observado que cantidad de semilla dispersada puede que no sea suficiente para obtener una regeneración natural exitosa en las parcelas con bajas densidades. Como también existe una relación entre la semilla dispersada y el clima, las condiciones benignas de las variables climáticas significativas pueden compensar el efecto negativo de las cortas intensas, pero en este caso las cortas del 50 o del 100% del área basimétrica producen inevitablemente una cantidad de lluvia de semilla insuficiente. Por lo tanto en términos de gestión forestal hay que tener en cuenta la intensidad de las cortas para asegurar la regeneración natural.

La principal limitación de estas simulaciones es el rango de datos con el que se pueden calcular, ya que este modelo solo es aplicable dentro del rango de datos que se ha usado para su ajuste. Además otro aspecto a tener en cuenta es que el ajuste de este modelo se ha basado en conocimientos fenológicos de la especie analizada. Se conocen los momentos de floración y polinización, crecimiento y maduración de los conos de *Pinus pinaster* pero ya se han observado cambios en la distribución de las especies (THUILLER et al, 2008) debido al cambio climático. Aunque no hay estudios que analicen cambios en la fenología, las condiciones climáticas que se esperan podrían cambiar el comportamiento de las especies, adelantando o retrasando los procesos analizados.

6. Conclusiones

Las condiciones climáticas, tanto las precipitaciones como las temperaturas, pueden comprometer la producción de semilla de *Pinus pinaster*. La temperatura durante el crecimiento primario de los conos y las precipitaciones durante el crecimiento secundario y maduración final de los conos resultaron clave para la cantidad de semilla dispersada. Además la densidad de la masa también influye en la cantidad de semilla dispersada, demostrando que la dispersión de semilla es insuficiente en masas con cortas a hecho o puede serlo en masas con cortas intensas si las condiciones climáticas son extremas.

Una toma de decisiones de gestión adecuada puede compensar las condiciones climáticas que comprometen la producción de semilla. Así en los pinares de *Pinus pinaster* en la meseta castellana no se deben aplicar cortas a hecho o con reserva de árboles semilleros bajo condiciones climáticas extremas ya que altas intensidades de corta pueden reducir drásticamente la lluvia de semillas.

7. Agradecimientos

Este trabajo está financiado por el proyecto AGL2011-29701-C02-02 del Ministerio de Economía y Competitividad. I. Ruano agradece al programa de becas FPU del Ministerio de Educación su financiación. LERFoB UMR 1092 está financiado por una ayuda de la Agencia de Investigación Nacional Francesa (ANR) como parte del programa “Investissements d’Avenir” (ANR-11-LABX-0002-01, lab of excellence ARBRE).

8. Bibliografía

BARBEITO, I., PARDOS, M., CALAMA, R., CANELLAS, I., 2008. Effect of stand structure on Stone pine (*Pinus pinea* L.) regeneration dynamics. *Forestry* 81, 617–629. doi:10.1093/forestry/cpn037

BRUNET, M., CASADO, M.J., CASTRO, M. DE, GALÁN, P., LÓPEZ, J.A., MARTIN, J.M., PASTOR, A., PETISCO, E., RAMOS, P., RIBALAYGUA, J., RODRIGUEZ, E., SANZ, I., TORRES, L., 2009. Generación de escenarios regionalizados de cambio climático para España.

BULLOCK, J.M., CLARKE, R.T., 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecología* 124, 506–521. doi:10.1007/PL00008876

CALAMA, R., MUTKE, S., TOMÉ, J., GORDO, J., MONTERO, G., TOMÉ, M., 2011. Modelling spatial and temporal variability in a zero-inflated variable: The case of stone pine (*Pinus pinea* L.) cone production. *Ecol. Modell.* 222, 606–618. doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.09.020

CLARK, J.S., SILMAN, M., KERN, R., MACKLIN, E., HILLERISLAMBERS, J., 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forest. *Ecology* 80, 1475–1494. doi:10.1890/0012-9658(1999)080[1475:SDNAFP]2.0.CO;2

COATES, K.D., BURTON, P. J., 1997. A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *For. Ecol. Manage.* 99(3), 337-354

DOVČIAK, M., FRELICH, L.E., REICH, P.B., 2005. Pathways in old-field succession to white pine: seed rain, shade, and climate effects. *Ecol. Monogr.* 75, 363–378. doi:10.1890/03-0802

GREENE, D.F., JOHNSON, E.A., 1989. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology* 70 (2), 339–347.

HAMANN, A., 2004. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *J. Ecol.* 92, 24–31. doi:10.1111/j.1365-2745.2004.00845.x

HARPER, J. L., 1977. Population biology of plants. Academic, London, United Kingdom.

JUEZ, L., GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C., NANOS, N., DE-LUCAS, A.I., ORDÓÑEZ, C., DEL PESO, C., BRAVO, F., 2014. Can seed production and restricted dispersal limit recruitment in *Pinus pinaster* Aiton from the Spanish Northern Plateau? *For. Ecol. Manage.* 313, 329–339. doi:10.1016/j.foreco.2013.10.033

KEYES, C.R., MANSO, R., 2015. Climate-influenced ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) seed masting trends in western Montana, USA. *For. Syst.* doi:10.5424/fs/2015241-05606

LUCAS-BORJA, M.E., FONSECA, T.F., LOUSADA, J.L., SILVA-SANTOS, P., GARCIA, E.M., ABELLÁN, M.A., 2012. Natural regeneration of Spanish black pine [*Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco] at contrasting altitudes in a Mediterranean mountain area. *Ecol. Res.* 27, 913–921. doi:10.1007/s11284-012-0969-x

MANSO, R., PARDOS, M., KEYES, C.R., CALAMA, R., 2012. Modelling the spatio-temporal pattern of primary dispersal in stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in the Northern Plateau (Spain). *Ecol. Modell.* 226, 11–21. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.11.028

MANSO, R., PUKKALA, T., PARDOS, M., MIINA, J., CALAMA, R., 2014b. Modelling *Pinus pinea* forest management to attain natural regeneration under present and future climatic scenarios. *Can. J. For. Res.* 44, 250–262. doi:10.1139/cjfr-2013-0179

MUTKE, S., GORDO, J., GIL, L., 2005. Variability of Mediterranean Stone pine cone production: Yield loss as response to climate change. *Agric. For. Meteorol.* 132, 263–272. doi:10.1016/j.agrformet.2005.08.002

NATHAN, R., MULLER-LANDAU, H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 15, 278–285. doi:10.1016/S0169-5347(00)01874-7

NATHAN, R., NE'EMAN, G., 2004. Spatiotemporal dynamics of recruitment in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Miller). *Plant Ecol. (formerly Veg.)* 171, 123–137. doi:10.1023/B:VEGE.0000029379.32705.0f

PRICE, D.T., ZIMMERMANN, N.E., MEER, P.J. VAN DER, LEXER, M.J., LEADLEY, P., JORRITSMA, I.T.M., SCHABER, J., CLARK, D.F., LASCH, P., MCNULTY, S., WU, J., SMITH, B., 2001. Regeneration in Gap Models: Priority Issues for Studying Forest Responses to Climate Change. *Clim. Change* 51, 475–508. doi:10.1023/A:1012579107129

R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org>

RUANO, I., MANSO, R., FORTIN, M., BRAVO, F. 2015b. Extreme climate conditions limit seed availability to successfully attain natural regeneration of *Pinus pinaster* in sandy areas of Central Spain. *Can. J. Forest Res.* 45(12) 1795-1802

SAGNARD, F., PICHOT, C., DREYFUS, P., JORDANO, P., FADY, B., 2007. Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: Recolonization dynamics in a plantation forest. *Ecol. Modell.* 203, 464–474. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.12.008

THUILLER, W., ALBERT, C., ARAÚJO, M.B., BERRY, P.M., CABEZA, M., GUISAN, A., HICKLER, T., MIDGLEY, G.F., PATERSON, J., SCHURR, F.M., SYKES, M.T., ZIMMERMANN, N.E., 2008.

Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 9, 137–152. doi:10.1016/j.ppees.2007.09.004

WESTCOTT, D.A., BENTRUPPERBÄUMER, J., BRADFORD, M.G., MCKEOWN, A., 2005. Incorporating patterns of disperser behaviour into models of seed dispersal and its effects on estimated dispersal curves. *Oecologia* 146, 57–67. doi:10.1007/s00442-005-0178-1