

CAPÍTULO 3

Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración

**Teodoro Marañón, Jesús Julio Camarero, Jorge Castro, Mario Díaz,
Josep María Espelta, Arndt Hampe, Pedro Jordano, Fernando Valladares,
Miguel Verdú y Regino Zamora**

Resumen. *Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración.* Se revisan los principales factores que limitan la regeneración de las especies leñosas mediterráneas (que serían las dimensiones de sus nichos de regeneración), en un escenario espacialmente heterogéneo y en proceso de cambios temporales a medio y largo plazo. Se resumen los principales resultados obtenidos en una selección representativa de estudios, de seis especies de árboles y arbustos (*Pinus uncinata*, *P. sylvestris*, *Quercus ilex*, *Pistacia lentiscus*, *Prunus mahaleb* y *Frangula alnus*) en un marco geográfico amplio, la Península Ibérica. Por último, se discuten las implicaciones de estos procesos para la conservación y gestión sustentable del bosque mediterráneo.

Summary. *Environmental heterogeneity and regeneration niche.* The main ecological factors limiting regeneration of Mediterranean woody plant species (which comprise the dimensions of their regeneration niches) are revised. The study is carried out within a scenario of spatial heterogeneity and with temporal changes. Main results obtained for a series of case-studies, and involving six woody species - *Pinus uncinata*, *P. sylvestris*, *Quercus ilex*, *Pistacia lentiscus*, *Prunus mahaleb* and *Frangula alnus* -, within the Iberian Peninsula are summarised. Lastly, the implications of these regeneration processes for the conservation and sustainable management of Mediterranean forests are discussed.

1. Introducción

En un mundo cambiante cobra especial relieve la capacidad de regeneración de las poblaciones de plantas leñosas que conforman el bosque mediterráneo. El ciclo natural de regeneración de las poblaciones de cualquier planta es una serie concatenada de procesos demográficos (p. ej., producción de semillas, dispersión, germinación y establecimiento de plántulas), cada uno de los cuales influye decisivamente sobre el resultado final que es la obtención de nuevos individuos reproductores que completen el ciclo (Harper 1977, Schemske et al. 1994). De esta forma, cuando una cualquiera de esas etapas demográficas tenga una probabilidad de éxito muy baja, la regeneración natural de la especie en cuestión estará seriamente limitada o

incluso colapsada (Keeley 1992, Herrera et al. 1994, Houle 1995, Jordano y Herrera 1995, Schupp 1995, Schupp y Fuentes 1995, Jordano et al. 2002).

Los procesos demográficos que condicionan la regeneración, como la cantidad de semillas producidas y dispersadas, la disponibilidad de micrositios adecuados para el establecimiento, la actividad de los animales dispersantes y depredadores de semillas y plántulas, además tienen lugar de forma dependiente del microhábitat (Schupp 1995, Schupp y Fuentes 1995, Hulme 1997). En consecuencia, la distribución espacial de las semillas, plántulas y juveniles entre los diferentes micrositios del bosque influirá decisivamente sobre sus probabilidades de supervivencia (Callaway 1992, Herrera et al. 1994, Rey y Alcántara 2000, Gómez et al. 2003, Castro et al. 2004a). Es necesario, por tanto, conocer estos patrones espaciales de reclutamiento y analizar los factores abióticos y bióticos que limitan la regeneración poblacional, para así poder predecir la dinámica del bosque en un escenario cambiante (Jordano y Herrera 1995, Schupp y Fuentes 1995, Pacala et al. 1996, Nathan y Muller-Landau 2000, Rey y Alcántara 2000). En este contexto, la ordenación espacial explícita de los factores que limitan la regeneración, junto con la caracterización multivariante de los nichos de regeneración de las diferentes especies, investigadas en diferentes rodales del paisaje, y a lo largo de gradientes ambientales, serán las herramientas para implementar un modelo mecanicista de dinámica del bosque mediterráneo (Marañón et al. 2004).

El concepto de nicho de regeneración fue acuñado por Peter Grubb (1977) para explicar la aparente paradoja de las plantas que coexisten sin diferir en el uso de recursos básicos de luz, agua y nutrientes, pero que sin embargo pueden tener diferentes requerimientos de regeneración. El conocimiento del nicho de regeneración de las diferentes especies que componen la comunidad puede ser utilizado en la restauración de poblaciones de plantas y hábitats amenazados (Wunderle 1997). El reto, por tanto, consiste en establecer las claves ecológicas, con énfasis en los aspectos demográficos, para la gestión, conservación y restauración (en su caso) de los bosques y matorrales mediterráneos (Jordano et al. 2002).

La trama biológica de la regeneración se representa en un escenario heterogéneo espacial y temporalmente. Esta heterogeneidad ambiental ha sido reconocida desde antiguo, pero hasta recientemente no se ha incorporado en la teoría ecológica. De hecho, la mayoría de los avances teóricos en los años 60 estuvieron basados en supuestos de homogeneidad y equilibrio para los sistemas naturales, tan poco realistas y por tanto con escaso poder predictivo (Wiens 2000). En la actualidad, no sólo está totalmente asumido, sino como Wiens (2000) comenta con ironía el término heterogeneidad es como un mantra para los ecólogos modernos. Se pueden consultar algunas revisiones sobre el papel fundamental de la heterogeneidad en ecología, en los libros de Kolasa y Pickett (1991), Caldwell y Percy (1994), Tilman y Kareiva (1997) y Hutchins, John y Stewart (2000). Siguiendo esta línea, algunos estudios empíricos recientes han propuesto que la heterogeneidad ambiental forme parte de las investigaciones de los procesos que estructuran la comunidad vegetal (Beckage y Clark 2003, Jurena y Archer, 2003).

A pesar de esta importancia ampliamente reconocida, no existe un consenso sobre la forma más adecuada de cuantificar la heterogeneidad ambiental (p. ej. Dutilleul y Legendre 1993, Wiens 2000, Turner et al. 2001). Algunos autores (Li y Reynolds 1995) proponen una distinción entre heterogeneidad estructural y funcional. La heterogeneidad estructural sería la complejidad o variabilidad de la propiedad del sistema que se ha medido, sin referencia a sus efectos funcionales. Mientras que la heterogeneidad funcional sería la complejidad o variabilidad de la propiedad del sistema, en relación directa con los procesos ecológicos. Es difícil separar estos dos aspectos de la heterogeneidad, a pesar de que tienen diferentes implicacio-

nes ecológicas y evolutivas. De hecho, las diferentes formas de heterogeneidad tienen diferentes propiedades, se miden de formas diferentes y pueden tener diferentes consecuencias ecológicas (Wiens 2000).

En el presente capítulo se revisan los principales factores que limitan la regeneración de las especies leñosas mediterráneas (que serían las dimensiones de sus nichos de regeneración), en un escenario espacialmente heterogéneo y en proceso de cambios temporales a medio y largo plazo. Se resumen los principales resultados obtenidos en una selección representativa de estudios, de seis especies de árboles y arbustos (pino negro, pino silvestre, encina, lentisco, cerecino y avellanillo) en un marco geográfico amplio, la Península Ibérica. Por último, se discuten las implicaciones de estos procesos para la conservación y gestión sustentable del bosque mediterráneo.

2. Casos de estudio

En los últimos años se han realizado diversos trabajos, tanto observacionales como experimentales, sobre la regeneración de especies leñosas mediterráneas en distintos bosques de la Península Ibérica. A continuación, se describen algunos casos de estudio representativos; cuatro de ellos se refieren a especies de frutos secos: el pino negro (*P. uncinata*) en el Sistema Ibérico, el pino silvestre (*P. sylvestris*) en Sierra Nevada, la encina (*Quercus ilex*) en los bosques del nordeste (Cataluña) y también la encina en los bosques y dehesas del centro y oeste de la Península Ibérica. Los otros tres casos se refieren a especies con fruto carnoso: el cerecino (*Prunus mahaleb*) en las Sierras de Cazorla y aledaños, el lentisco (*Pistacia lentiscus*) en los bosques costeros de Levante y el avellanillo (*Frangula alnus*) en la Sierra del Aljibe (Cádiz).

2.1. *Pinus uncinata* en el Sistema Ibérico

El cambio climático y los cambios de uso del suelo están promoviendo el desplazamiento de los límites de distribución de las especies arbóreas (Brubaker 1986). Un ejemplo claro es la ascensión altitudinal del límite superior del bosque, o su desplazamiento latitudinal, que se han venido detectando durante el pasado siglo veinte, igual que sucedió anteriormente en periodos cálidos y climáticos estables (Kullman 1979, Payette y Filion 1985). Sin embargo, apenas se ha cuantificado el grado de “invasibilidad” de las comunidades herbáceas y arbustivas que son colonizadas por las especies de árboles (Camarero y Gutiérrez 1999a, 2002). El concepto de nicho de regeneración (Grubb 1977) es una herramienta útil para determinar esta susceptibilidad a la invasión ya que, en muchos casos, el establecimiento de las plántulas de árboles en la comunidad invadida depende sobre todo de la disponibilidad de sitios adecuados para la regeneración (Hättenschwiler y Smith 1999, Germino et al. 2002).

El estudio del pino negro se ha centrado en la descripción, a una escala fina, del microhábitat de las plántulas (tipo de sustrato y características del sotobosque) y de sus patrones, espaciales y temporales, de reclutamiento. Mediante esta caracterización detallada se pueden inferir los procesos que condujeron al patrón observado. Por otro lado, la heterogeneidad temporal inducida por la variabilidad ambiental, principalmente climática, en los límites de distribución de una especie, explica en gran medida la aparición en el tiempo de episodios de reclutamiento que originan diferentes cohortes de plántulas y brinzales. Bajo periodos climáticamente adversos, el reclutamiento puede estar bloqueado aunque existan nichos de regeneración adecuados para la especie de árbol estudiada.

El pino negro (*Pinus uncinata* Ram.) tiene su límite meridional de distribución en la Península Ibérica, donde habita en los Pirineos y en el Sistema Ibérico (poblaciones relictas de Vinuesa en Soria y de Gúdar en Teruel). Las condiciones climáticas adversas, en estas áreas elevadas y continentales, deben ser limitantes para su regeneración. El pino negro es una conífera subalpina muy longeva (puede vivir hasta 700 años), pionera, heliófila e indiferente al tipo de suelo (Ceballos y Ruiz de la Torre 1979, Cantegrel 1983). Sus plántulas son bastante resistentes a las heladas y a la desecación invernal, incluso con una escasa cobertura de nieve (Frey 1983). La dispersión de sus ligeras semillas se realiza sobre todo por el viento; su periodo juvenil o pre-reproductivo es corto (15-20 años), y cuando alcanza la fase de árbol adulto produce cosechas abundantes de piñas en intervalos cortos de tiempo. Sus características biológicas le permiten tolerar un cierto grado de estrés climático, por frío y sequía (Tranquillini 1979), y le confieren una buena capacidad invasora (Rejmánek y Richardson 1996). En la actualidad se está produciendo una ascensión altitudinal del límite del pinar pirenaico e incluso una expansión de la población de Vinuesa (considerada como relictas), posiblemente asociadas al calentamiento global y a la reducción brusca del pastoreo (Camarero 1999, Camarero y Gutiérrez 2004). A continuación se describen brevemente las características del nicho de regeneración del pino negro en estas dos situaciones de “límite del bosque”: un límite altitudinal en el ecotono entre el bosque subalpino y los pastos alpinos, a elevaciones de 2.100-2.400 m, y un límite latitudinal (límite suroccidental de la especie) en la población relictas de Vinuesa, a elevaciones de 2.035-2.045 m.

En el límite altitudinal del bosque, las plántulas de pino negro se establecen sobre todo en las áreas sin cobertura densa de árboles; sin embargo se suelen encontrar en la proximidad de formas arbustivas de la misma especie (denominadas “krumholz”) o de matas de otras especies (por ejemplo de *Rhododendron ferrugineum* L.), o también en zonas con abundancia de plantas herbáceas pero sin formar tapices densos; algunas de estas hierbas (como *Dryas octopetala* L.) además enriquecen el suelo a través de la fijación simbiótica de nitrógeno y posiblemente favorecen el crecimiento y establecimiento de las plántulas de pino (Camarero y Gutiérrez 1999a, Camarero et al. 2000).

En la población relictas de Vinuesa, que se trata de un bosque de iniciación, el nicho de regeneración corresponde a zonas aclaradas sin cobertura arbórea, próximas a matas de brecina (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) y sobre sustratos sueltos (Camarero y Gutiérrez 1999b). El patrón espacial asociado a las matas arbustivas sugiere un efecto nodriza; la arquitectura y el follaje de la mata amortiguarían los efectos negativos causados por el viento, el frío y la radiación excesiva, protegiendo las plántulas de pino. Por el contrario, la sombra intensa (radiación muy baja) que se origina bajo un dosel denso de árboles o arbustos inhibe la germinación de las semillas e impide el crecimiento de las plántulas; como resultado se producen patrones espaciales agregados, de radio igual a 2-6 m, que muestran repulsión respecto a los pinos adultos (Fig. 3. 1). Por otra parte, en poblaciones de los Pirineos orientales, se ha descrito que la cobertura vegetal baja o moderada y los suelos no compactados ni secos favorecen la regeneración del pino negro (Puig 1982).

En cuanto al clima, las primaveras cálidas y los veranos húmedos favorecen la regeneración en estos límites del bosque; es decir, las plántulas de pino requieren una cierta humedad en el suelo durante el verano (ya sea derivada de la nieve invernal y primaveral o bien de las lluvias estivales) para poder sobrevivir.

En resumen, la respuesta de las poblaciones de pino negro (en sus límites altitudinales y latitudinales) a los cambios climáticos y de usos del suelo es previsiblemente compleja y podría mostrar procesos no-lineales debidos a mecanismos como la facilitación. De hecho, se ha observado cómo la densidad arbórea dentro del ecotono entre el bosque subalpino y los pastos alpinos aumenta, formando agregados espaciales (Camarero y Gutiérrez 2004).

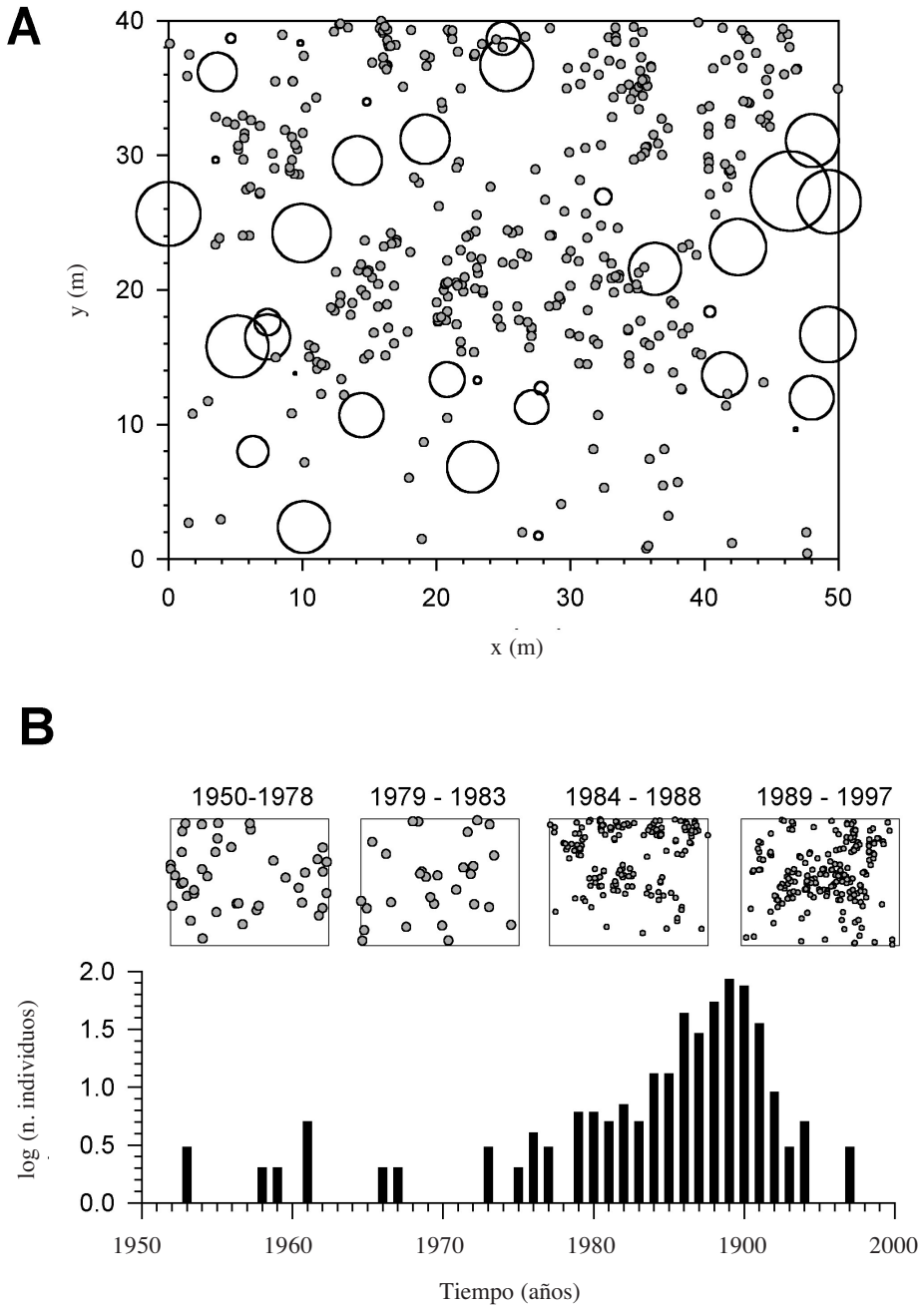


Figura 3.1. Patrones espaciales (A) y temporales (B) de reclutamiento de pino negro (*Pinus uncinata*) en una parcela (de 50 × 40 m) situada en la población relicta de Vinuesa, en el Sistema Ibérico. En la figura superior (A), se muestran las plántulas de pino (con altura < 0,5 m) como círculos grises y los individuos adultos reproductores como círculos blancos (el tamaño del círculo es proporcional al radio medio de la copa del árbol). La figura inferior (B) muestra episodios de reclutamiento durante la segunda mitad del siglo veinte (periodos 1950-1978, 1979-1983, 1984-1988, y 1989-1997), y los patrones espaciales de estos episodios. Nótese la escala logarítmica para la densidad de individuos. Modificado a partir de Camarero y Gutiérrez (1999b).

2.2. *Pinus sylvestris* en Sierra Nevada

El nicho de regeneración está determinado por múltiples factores que pueden tener efectos contrapuestos sobre el reclutamiento de las plantas. Por ejemplo, un determinado microhábitat puede ofrecer las mejores condiciones para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas, pero al mismo tiempo las peores para el crecimiento, de modo que el balance global resulta negativo. Por otra parte, dado que el reclutamiento depende del conjunto de factores bióticos y abióticos con los que interacciona la planta, el nicho de regeneración de una determinada especie puede diferir entre años, o entre localidades con distintas condiciones ambientales. El caso de estudio del pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) en Sierra Nevada es un buen ejemplo de la multitud de factores que determinan el nicho de regeneración en la montaña mediterránea.

El pino silvestre tiene una amplia área de distribución en Europa y Asia. Es uno de los pinos más tolerantes al frío, al tiempo que requiere niveles de precipitación relativamente altos; en consecuencia, su principal área de distribución abarca el centro y norte del continente. Hacia el sur se hace paulatinamente más escaso, y en la Cuenca Mediterránea, donde se encuentra su límite sur de distribución, su presencia se restringe a núcleos aislados en la alta montaña.

La dispersión de las semillas se lleva a cabo por el viento. Estas semillas quedan distribuidas por los microhábitats disponibles en el suelo del bosque, que son básicamente bajo la copa de pinos adultos, bajo la copa de matorrales, y los claros con escasa o nula vegetación (Castro et al. 1999). La germinación de las semillas dispersadas en los claros es muy alta (95%), dado que coinciden condiciones favorables de luz, humedad y temperatura durante los meses de abril y mayo (cuando la germinación tiene lugar). Las semillas dispersadas bajo la copa de los pinos muestran una menor velocidad y tasa de germinación (70%), posiblemente inducida por la falta de luz (menor radiación) y las temperaturas más bajas. Por último, las semillas que están bajo la copa de los matorrales tienen unas condiciones intermedias de temperatura y de radiación, así que los porcentajes de germinación se acercan a los obtenidos en áreas de suelo sin vegetación.

Por otra parte, el suelo descubierto tiende a compactarse (más que en los otros dos tipos de microhábitats) y produce la muerte de un elevado porcentaje de las semillas germinadas antes de que la plántula consiga emerger (aproximadamente un 65% de pérdidas). En cambio, el suelo bajo la copa de los matorrales es particularmente poroso y permite que la mayor parte de las semillas germinadas consigan emerger, de modo que bajo los matorrales hay mayor probabilidad de que una semilla origine una plántula de pino.

La supervivencia y el crecimiento de las plántulas también difieren netamente entre los tres tipos de microhábitats y desacoplan definitivamente el patrón de reclutamiento iniciado con la germinación. En las áreas de suelo descubierto la supervivencia de las plántulas es muy baja (menos del 0,5% después de 3-4 años tras la emergencia), debido fundamentalmente a la muerte por desecación durante la sequía estival, dificultando así el reclutamiento en este microhábitat; sin embargo, las pocas plántulas que logran sobrevivir tienen las mayores tasas de crecimiento. Bajo la copa de los pinos adultos, tanto la supervivencia como el crecimiento de las plántulas son muy bajos, debido principalmente a la escasa radiación que llega al suelo del bosque. Finalmente, bajo la copa de los matorrales, donde se alcanzan valores intermedios de radiación, se produce la máxima supervivencia sin que se llegue a impedir el crecimiento de las plántulas (Castro et al. 2004a). De este modo, el nicho de regeneración del pino silvestre en la montaña mediterránea está determinado por un conflicto entre supervivencia y crecimiento, que lo constriñe casi únicamente a micrositios bajo la copa de matorrales (Fig. 3. 2); resulta globalmente en una interacción de facilitación, en la que los matorrales actúan como plantas nodriza (véase capítulo 13).

Este panorama podría variar eventualmente si las condiciones ambientales cambiaran. Así por ejemplo, en un verano especialmente lluvioso (suele ocurrir cada 20-60 años), la supervivencia de las plántulas en suelo descubierto aumenta hasta valores similares a los encontrados bajo los matorrales. El crecimiento aumenta considerablemente en los claros sin vegetación debido a que confluyen condiciones favorables de radiación y humedad, presenta un incremento moderado bajo matorrales, pero apenas cambia bajo la copa de los pinos, ya que la luz es el factor limitante en este microhábitat. En definitiva, en el caso poco frecuente de un verano lluvioso bajo clima mediterráneo, el nicho de regeneración del pino silvestre se encontraría tanto bajo la copa de los matorrales como en las áreas de suelo sin vegetación (Fig. 3. 2). Por el contrario, en los años considerados como “normales”, con un período de sequía estival, el nicho de regeneración del pino silvestre en estas montañas mediterráneas queda restringido a las áreas bajo los matorrales. Las previsiones actuales de cambio global contemplan una mayor sequía en la Región Mediterránea, y por tanto los eventos de veranos húmedos serán aún más esporádicos; en consecuencia, la regeneración de pino silvestre estará aún más restringida a los micrositios bajo la copa de matorrales.

El nicho de regeneración del pino silvestre en el centro y norte de su área de distribución, en Europa y Asia, difiere netamente de los patrones y procesos que se han descrito para las montañas mediterráneas, en su límite sur de distribución. Mientras que la sequía estival es el principal factor limitante para el reclutamiento en estas condiciones mediterráneas, en las

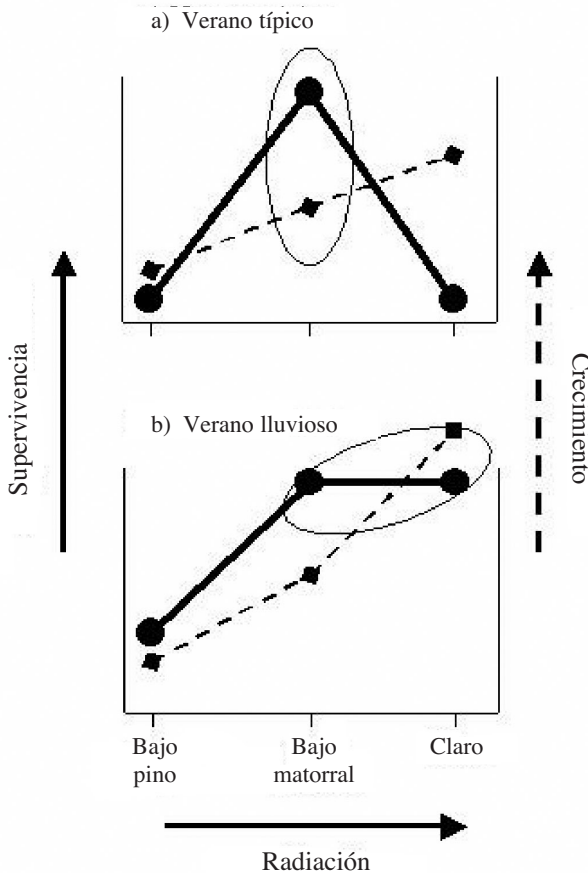


Figura 3.2. Nicho de regeneración del pino silvestre en la montaña mediterránea para (a) un año con características climáticas usuales, por tanto con veranos secos, y (b) un año lluvioso con verano inusualmente húmedo, lo que genera una situación parecida a la del centro y norte de Europa. Se indican los valores de supervivencia (círculos y línea continua) y de crecimiento (rombos y línea discontinua), en los tres tipos de micrositios (bajo pino, bajo matorral y en claro) según un gradiente de radiación.

localidades septentrionales las condiciones bióticas y abióticas son muy diferentes. Allí, el agua no es limitante, la radiación incidente tiene menor intensidad, y la cobertura de vegetación es muy alta; todo ello induce a que los mecanismos de competencia sean predominantes en las interacciones planta-planta (véase capítulo 13). En esas condiciones, la asociación con un matorral no presenta ventajas para una planta heliófila como el pino silvestre. Por tanto, el reclutamiento se restringe básicamente a las áreas de suelo sin vegetación, en los claros del bosque, a diferencia de lo que se ha observado en la montaña mediterránea.

2.3. *Quercus ilex* en el nordeste de la Península Ibérica

Los bosques de encina (*Quercus ilex* ssp. *ilex*) dominan el paisaje forestal del nordeste de la Península Ibérica (Terradas 1999). Como otras especies del género *Quercus*, la encina presenta una gran variabilidad interanual en la producción de bellotas; es típico un patrón más o menos regular y sincrónico (cada 2-5 años) de elevada producción de semillas (*masting* o *vecería*). A estas oscilaciones en la producción de bellotas se deben añadir las variaciones interanuales en las tasas elevadas de depredación de las semillas, tanto antes como después de la dispersión.

En los estudios realizados en el encinar de Prades (Tarragona) se han estimado producciones de bellotas con una drástica variación temporal: entre 10 y 400 bellotas m^{-2} $año^{-1}$. Hasta un 50 % de estas semillas pueden ser depredadas antes de dispersarse, principalmente por las larvas del coleóptero *Curculio glandium*. Una vez dispersadas, las bellotas mantienen su viabilidad sólo durante 1 ó 2 meses, sufriendo importantes pérdidas (entre el 37 y el 90 %, según diferentes estimas), principalmente por la acción depredadora de arrendajos, ratones de campo, ardillas y jabalís (Siscart et al. 1999, Cortés 2003). Esta depredación de semillas en la fase de post-dispersión resulta más intensa en los encinares con menor recubrimiento arbóreo pero mayor abundancia de matorral (Siscart et al. 1999, Cortés 2003).

Los patrones de establecimiento de las plántulas de encina muestran una gran heterogeneidad a diferentes escalas espaciales y temporales. Así, a nivel de paisaje, en los encinares del Montseny (Barcelona), se han observado importantes variaciones en los patrones de reclutamiento en función de los gradientes topográficos, de precipitación y de disponibilidad hídrica; en general, la densidad de plántulas aumenta con la altitud y es mayor en las laderas con orientación norte (Espelta 1996). A una escala espacial menor, por ejemplo de rodal, se ha constatado la dependencia del establecimiento de las plántulas respecto a la disponibilidad de microhábitats favorables. La supervivencia de las plántulas es mayor en los microhábitats con acumulación de hojarasca, respecto a las zonas de suelo desnudo o pedregoso (Fig. 3. 3), mientras que el crecimiento es superior para las plántulas localizadas en las microdepresiones del terreno (Retana et al. 1999). Por lo que respecta a la escala temporal, se observan importantes diferencias según el grado de desarrollo de la cubierta arbórea. La densidad de plántulas de corta edad (menos de cinco 5 años) aumenta con la madurez del bosque; por otro lado, la abundancia de las cohortes de plántulas de mayor edad y de brinzales (*saplings*) es prácticamente nula en los encinares recientemente perturbados, alcanza un máximo en los bosques donde no se ha producido todavía el cierre completo del dosel, y disminuye de nuevo en los encinares más maduros, en los que el recubrimiento arbóreo alcanza el 100 % (Fig. 3. 4; Espelta et al. 1995). En el sotobosque de estos encinares densos, las plántulas de encina muestran repetidos procesos de muerte apical (*dye-back*) y rebrote, con un crecimiento vertical prácticamente nulo (Gracia et al. 2001).

Según los resultados expuestos se puede inferir que la disponibilidad hídrica y la intensidad de luz son los principales factores abióticos determinantes de la amplitud del nicho de regeneración de la encina en el nordeste de la Península Ibérica. También sugieren la existen-

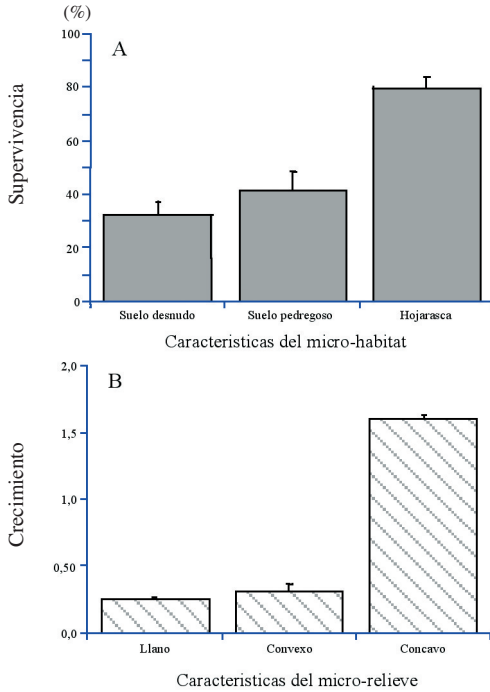


Figura 3.3. Supervivencia (A) y crecimiento (B) de las plántulas de encina, según las características del microhábitat y del microrrelieve respectivamente. Se indica la media y la barra del error estándar. Modificado de Espelta (1996).

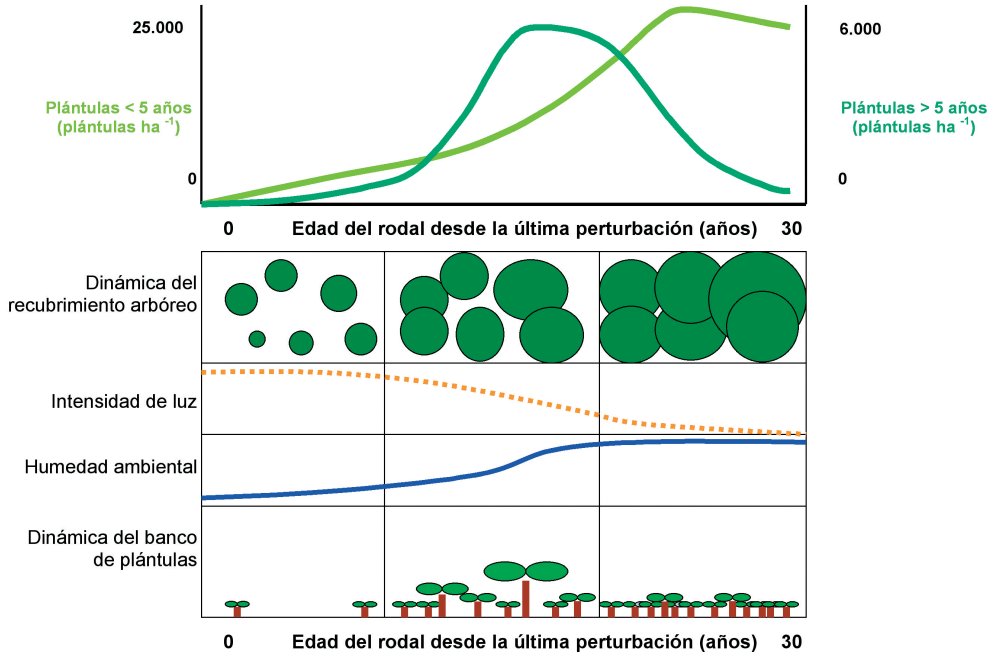


Figura 3.4. Cambios en la densidad de plántulas jóvenes (menores de cinco años) y brinzales (mayores de cinco años) según la edad del rodal desde la última perturbación (gráfica superior). Representación de la dinámica del recubrimiento arbóreo, la intensidad de luz, la humedad ambiental y la dinámica del banco de plántulas, según la edad del rodal desde la última perturbación (gráficas inferiores). Según Espelta et al. (1995) y Retana et al. (1999).

cia de un conflicto entre las condiciones más aptas para el establecimiento de las plántulas (elevada disponibilidad hídrica y sombreado parcial) frente a las más favorables para su crecimiento y desarrollo posterior (intensidad de luz intermedia) (Zavala et al. 2000).

Se ha comprobado experimentalmente la importancia de la luz y del agua como factores abióticos que determinan el éxito de la regeneración de la encina. La supervivencia y el crecimiento de las plántulas aumentaron con la disponibilidad hídrica, en un gradiente de precipitación entre 400 y 850 l m⁻² año⁻¹. Por otro lado, el patrón de respuesta a la intensidad de luz fue diferente: la supervivencia fue mayor a la sombra densa (8 % de radiación fotosintéticamente activa, denominada PAR por las siglas del inglés); sin embargo el crecimiento era muy bajo en sombra densa, aumentaba hasta intensidades de radiación intermedia (36 % de PAR), para disminuir de nuevo a intensidades de luz elevadas (80 % de PAR) en las zonas abiertas (Retana et al. 1999). Esta reducción de las tasas de crecimiento de las plántulas de encina al aumentar la intensidad de luz es un efecto contrario del que cabría esperar para una mayor abundancia de recursos (véase capítulo 7 sobre crecimiento); se puede explicar como un ajuste de la planta inducido por el estrés hídrico (mayor en las zonas abiertas), que conlleva la asignación preferente de recursos al sistema radicular, en detrimento de una menor inversión en hojas (Broncano et al. 1998).

Tradicionalmente, la gestión y regeneración de los encinares en Cataluña se ha basado en la vigorosa capacidad de rebrotar de esta especie (Espelta et al. 2003), atribuyéndose una importancia secundaria a la regeneración por bellota; sin embargo, la reproducción sexual es el único mecanismo efectivo de reclutamiento de nuevos individuos, del mantenimiento de la variabilidad genética y la persistencia de las poblaciones. La situación actual de los encinares es resultado de una larga interacción entre la intensa explotación por parte del hombre, la reiteración de otras perturbaciones (por ejemplo, del fuego) y el vigoroso rebrote vegetativo. En general, los encinares catalanes presentan una estructura de monte bajo, con una alta densidad de cepas de las que brotan múltiples tallos, con un lento desarrollo vertical y una escasa producción (Terradas 1999). En estos encinares, la rápida recuperación de la cubierta arbórea favorece las condiciones de acumulación de hojarasca, sombreado y elevada humedad ambiental que posibilitan el establecimiento de un banco de plántulas, más o menos permanente, aunque estancado en su crecimiento. En este sentido, se ha sugerido que para el desarrollo de las plántulas y su incorporación efectiva como árboles adultos al vuelo del bosque sería necesario un cambio en la gestión del encinar y en el régimen actual de perturbaciones. Se deberían favorecer niveles intermedios en la fragmentación del dosel del bosque (apertura de claros), que resultarían bien de la mortalidad de individuos genéticos (*genets*) por competencia intra-específica, o bien mediante perturbaciones a pequeña escala (Espelta et al. 1995).

2.4. *Quercus ilex* en los bosques, fragmentos forestales y dehesas de España central y occidental

Los bosques de las zonas templadas y mediterráneas se caracterizan por poseer una baja diversidad de especies arbóreas, estando frecuentemente dominados por una especie única (véase Blanco et al. 1997 para la Península Ibérica). Los árboles actúan como organismos ingenieros autógenos de ecosistemas (Jones et al. 1994), condicionando en gran medida los procesos esenciales de los sistemas de los que forman parte (véanse Díaz 2002, Pulido y Díaz 2002 para una revisión). Por tanto, el conocimiento de la dinámica de regeneración de las especies arbóreas es crucial, no sólo para determinar su dinámica poblacional, sino también para comprender el funcionamiento de todo el sistema.

(Vázquez 1998). Tras la maduración, casi la totalidad de las bellotas caídas (y no dispersadas por animales) son consumidas por diversas especies de aves y mamíferos, que prácticamente colapsan el ciclo de regeneración (revisión en Pulido y Díaz 2002). Sin embargo, las probabilidades de supervivencia de las bellotas que han sido dispersadas aumentan notablemente. El ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*) y el arrendajo (*Garrulus glandarius*) son los principales diseminadores, acumulando bellotas en otoño para su posterior consumo (Pulido 2002, Gómez 2003, Pulido y Díaz 2004). También otras especies de roedores y córvidos, y muy ocasionalmente las ardillas rojas (*Sciurus vulgaris*), podrían actuar como diseminadores de bellotas (A. Muñoz, R. Bonal, M. Díaz, C. Puerta, E. Schupp y J.M. Gómez, datos inéditos). El papel de estos vertebrados es dual, pues actúan como depredadores y como dispersores. El balance neto de su actividad para la regeneración de la encina dependerá de su capacidad, probablemente variable entre especies y poblaciones, de relocalizar las bellotas guardadas.

Tras la germinación y emergencia de las plántulas, una gran mayoría de ellas muere, bien porque no han sido dispersadas a micrositios adecuados donde soportar la intensa sequía estival, o bien porque son dañadas por animales que buscan las bellotas o que ramonean sus hojas. Sin embargo, las probabilidades de supervivencia de estas plántulas aumentan de manera notable cuando se encuentran ubicadas al amparo de algunas especies de matorral que actúan como “nodriza”, protegiéndolas de la sequía y del ataque de los herbívoros y facilitando así la regeneración de las encinas (Gómez 2003, Pulido y Díaz 2004, Gómez 2004b).

Los organismos claves para la regeneración natural de la encina no actúan de forma independiente, sino que pueden interactuar entre sí, de manera que los efectos de cada uno de ellos pueden compensarse, atenuarse o amplificarse dependiendo de la magnitud y signo de la interacción con otros elementos. Estas interacciones y su efecto neto sobre el proceso de regeneración parecen depender críticamente de la configuración espacial de las poblaciones de árboles y de estos organismos claves, así como de las diferentes escalas a las que actúan. En general, la encina forma bosques que presentan gran heterogeneidad espacial, desde bosques extensos y más o menos continuos a bosques isla o bosquetes aislados, pasando por bosques adhesionados o bosques mixtos con otras especies arbóreas formando un mosaico de rodales. En este tipo de ambientes, la heterogeneidad espacial afecta a la propia probabilidad de reclutamiento de la encina, bien directamente o mediante el concurso de los organismos clave. Así, la producción anual de bellotas es mayor, tanto en número como en tamaño, en los árboles aislados de las dehesas (Pulido y Díaz 2004 y referencias allí dadas). Este aislamiento debe afectar también a la dinámica de las poblaciones de los insectos perforadores de bellotas, que tienen una capacidad dispersiva limitada. Los retazos extensos de bosque poco manejado no presentan problemas de regeneración dentro de las manchas, a pesar de que dicha regeneración está limitada por la baja producción final de semillas. Por el contrario, en las dehesas la regeneración es nula, debido a causas como la presión elevada de herbívoros, la escasez de animales diseminadores y la falta de matorrales facilitadores (Pulido et al. 2001, Pulido y Díaz 2004).

En los fragmentos forestales pequeños la regeneración de la encina también suele ser escasa. La baja producción de bellotas se agrava con la concentración invernal de roedores, que consumen la práctica totalidad de la cosecha anual. En este caso el papel de los roedores cambia desde su efecto positivo como diseminador de semillas al efecto negativo de depredador postdispersivo de alta eficacia (Tellería et al. 1991, Santos y Tellería 1997, Díaz et al. 1999, Díaz y Alonso 2003). En los bosques mixtos (por ejemplo de pinares y encinares) existen posibilidades de regeneración dentro de rodal, pero también una posibilidad de dispersión hacia rodales dominados por otras especies debido al comportamiento de animales como el arrendajo (Gómez 2003). Sin embargo no se conoce la probabilidad efectiva de que esta colo-

nización incipiente se traduzca en un establecimiento real y en una sustitución de la vegetación dominante en dichos rodales.

La distribución espacial de los elementos del paisaje, a varias escalas, puede condicionar el éxito de la regeneración del arbolado, ya que los organismos que interactúan con la encina difieren en la escala a la que perciben el paisaje por presentar marcadas diferencias en tamaño, morfología y ciclos vitales. Por tanto, la estructura espacial a diferentes escalas debe afectar de forma diferente a la interacción que mantiene la encina con cada uno de estos organismos. De esta forma se introduce un componente espacialmente explícito en el concepto de nicho de regeneración. Es decir, los mismos elementos clave que constituyen este nicho (los árboles productores de semillas, los animales dispersores y granívoros y los matorrales facilitadores) dan lugar a diferentes resultados finales del proceso según su configuración espacial sea en forma de manchas continuas y extensas, de fragmentos, de dehesas o de bosques mixtos.

2.5. *Prunus mahaleb* en las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas (Jaén)

Muchas especies leñosas mediterráneas muestran adaptaciones para la dispersión de sus semillas por animales frugívoros, generalmente vertebrados. Se pueden encontrar localidades concretas en las que hasta un 58% de la flora leñosa produce frutos carnosos, que sirven de alimento a una fauna variada de aves paseriformes, mamíferos y reptiles. La intervención de los frugívoros es clave en la regeneración natural de estas especies, no sólo porque la diseminación depende de ellos, sino también porque la actividad de los animales tiene consecuencias aplazadas sobre las posibilidades de establecimiento exitoso de plántulas y brinzales (Schupp 1993, Jordano y Schupp 2000).

Se ha estudiado la biología de la dispersión del cerecino (*Prunus mahaleb*) en las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas (Jaén). El objetivo fue conectar las etapas sucesivas del ciclo biológico: remoción de frutos, lluvia de semillas mediada por animales, depredación post-dispersiva de semillas, germinación, emergencia de plántulas y por último establecimiento de brinzales y pies reproductivos. Se han considerado los aspectos de un ambiente heterogéneo y cómo influye esta variabilidad espacial, de forma simultánea, sobre la actividad de los dispersores y a la vez creando un patrón variable de condiciones para el reclutamiento. El proceso de llegada de semillas a este ambiente heterogéneo es la "plantilla" inicial para el reclutamiento poblacional, de tal modo que las características ambientales de cada rodal del bosque determinarán en qué puntos del hábitat será exitosa la regeneración. Bajo esta perspectiva integradora, la dispersión de semillas por animales es un aspecto central del nicho de regeneración de una especie debido a su influencia determinante en los aspectos de llegada y establecimiento de los propágulos (Jordano y Schupp 2000).

El cerecino (*Prunus mahaleb*, familia Rosaceae) es un árbol pequeño que produce frutos carnosos drupáceos de color negro en la madurez (8 ± 4 mm de diámetro). La fructificación tiene lugar en el sur de España entre finales de julio y primeros de septiembre, aunque es variable entre años, en función de la producción de frutos y de la altitud (Jordano y Godoy 2000). Las flores son hermafroditas aunque se presentan en las poblaciones pies femeninos (androestériles) y pies verdaderamente hermafroditas, una situación de ginodioecia funcional. Las flores son polinizadas por pequeños insectos entre los que predominan las abejas solitarias (*Andrena* spp., *Halictus* spp.), los abejorros (*Bombus* spp. y *Psithyrus* spp.) y las moscas (Syrphidae, Tachinidae). Las semillas son dispersadas por numerosas especies de pájaros, mamíferos carnívoros (especialmente zorro, tejón y garduña) y reptiles (lagarto ocelado) (Jordano 1993).

La lluvia de semillas de *P. mahaleb* es muy heterogénea en el espacio y determina una sombra de semillas fuertemente agregada que es típica de especies zoócoras (Debussche e Isenmann

1994, Kollmann 1995, Kollmann y Pirl 1995, Verdú y García-Fayos 1996b, Clark et al. 1999, Jordano y Schupp 2000, Muller-Landau et al. 2002). En la principal área de estudio se ha muestreado la lluvia de semillas mediante 1230 trampas de semillas en 615 puntos de muestreo pasivo (Kollmann y Goetze 1997) distribuidas en un área de 450 x 1500 m (García-Castaño 2001). Se puede apreciar una distribución fuertemente contagiosa de la sombra (densidad) de semillas, resultante de la dispersión primaria (Fig. 3. 6). La mayor parte de las semillas recogidas (70% en 1997, 78% en 1998 y 59% en 1999) se concentraron en sólo 30 puntos de muestreo de los 615 operativos. Tanto la distribución de semillas como la distribución de plántulas resultante son fuertemente agregadas; de modo que en muy pocos puntos se concentra la mayor parte del reclutamiento exitoso tras la dispersión (Fig. 3. 7). Es decir, una gran parte de la superficie del suelo del bosque permanece sin semillas debido a que éstas no llegan transportadas por los frugívoros; mientras que una pequeña parte (aproximadamente un 5%) de los puntos del bosque concentra hasta el 78 % de la lluvia de semillas, en un año determinado. En todos los casos, se observó una concordancia altamente significativa de la lluvia de semillas en cada punto entre años sucesivos ($r_s > 0,257$, $P < 0,0001$), así como entre la lluvia de semillas de un año determinado y la nascencia de plántulas en la siguiente primavera ($r_s > 0,327$, $P < 0,0001$). Se produce, por tanto, una concordancia espacial alta entre los patrones de llegada de semillas por una parte, y el reclutamiento temprano de plántulas resultante por otra.

La fuerte agregación de la sombra de semillas es típica de las especies zoócoras. El patrón de actividad y uso del hábitat de los frugívoros determina que los patrones espaciales

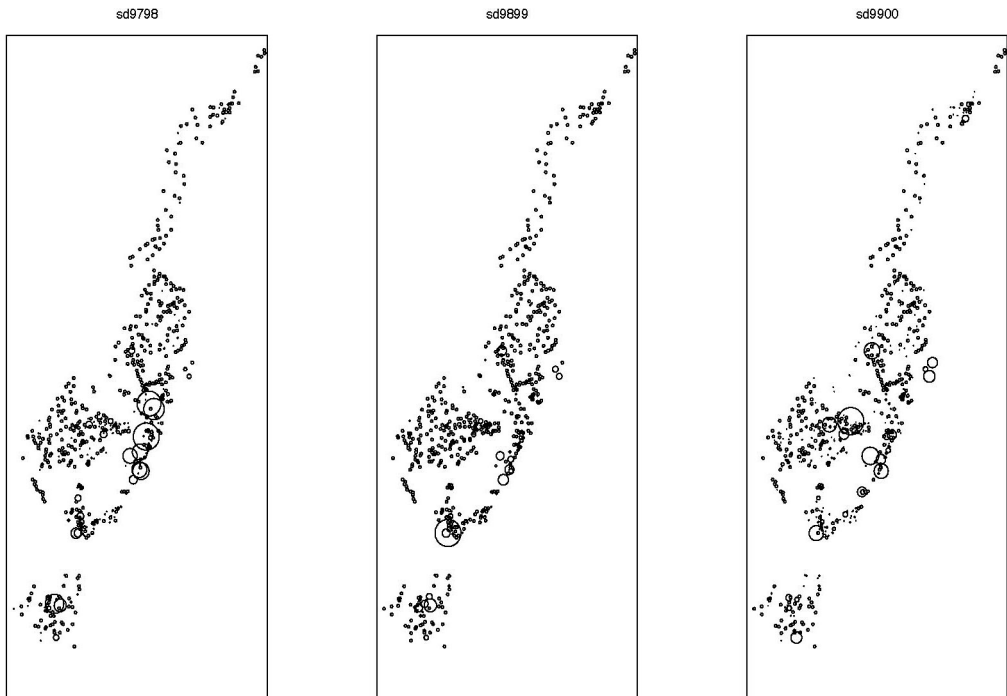


Figura 3.6. Patrones espaciales de la lluvia de semillas de *Prunus mahaleb* en una parcela de 450 x 1.500 m en el Parque Natural de Las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas, a 1615 m de altitud. Los tres paneles ilustran los resultados para los años (de izquierda a derecha): 1997, 1998 y 1999. Los puntos representan las localizaciones de 615 pares de trampas de semillas y su tamaño es proporcional a la estima de lluvia de semillas (densidad de semillas /m²); en los puntos de menor tamaño no se recogieron semillas y sólo indican la localización del lugar de muestreo. Modificado de García-Castaño (2001) y Jordano et al. (2002).

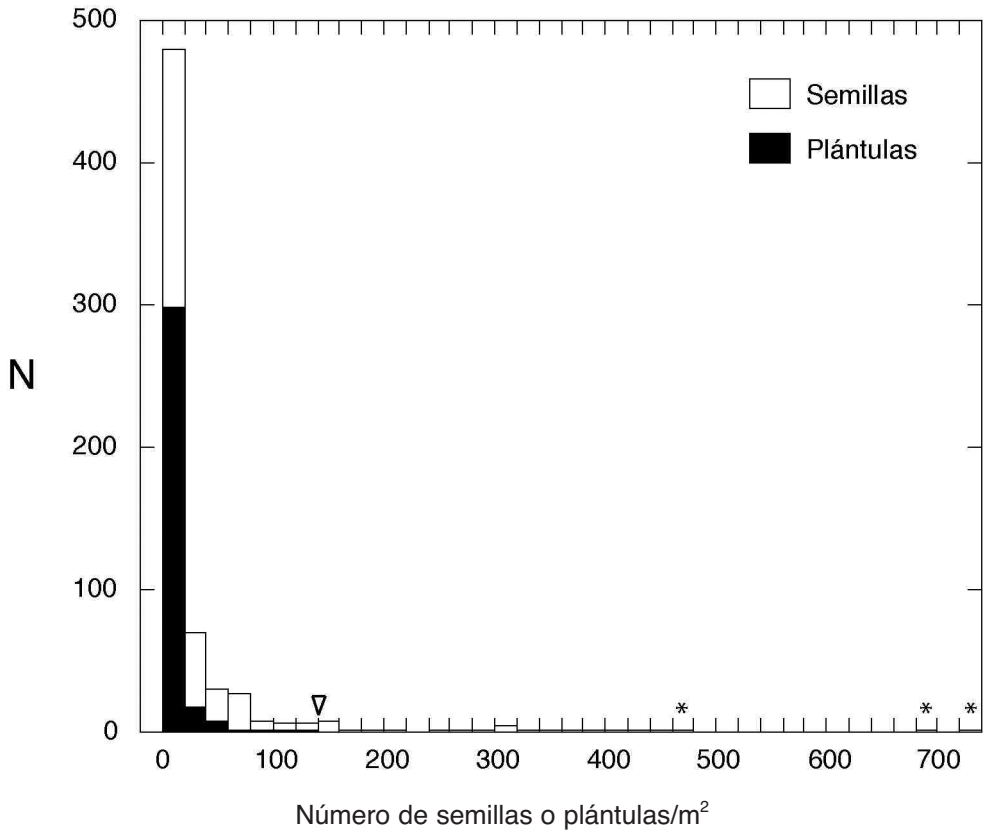


Figura 3.7. Distribución de frecuencias de la densidad de semillas dispersadas y de las plántulas emergidas de *Prunus mahaleb*, registradas en los puntos de muestreo del área principal de estudio, en las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas. Como promedio y para tres años de estudio, una dispersión media de $4,9 \pm 0,6$ semillas / m^2 resulta en una emergencia media de $0,6 \pm 0,1$ plántulas / m^2 , aunque la distribución de esta regeneración es fuertemente heterogénea entre microhábitats. Los asteriscos señalan los puntos de alta densidad de lluvia de semillas, generalmente bajo la copa de árboles de *P. mahaleb* que han fructificado. La flecha indica el mayor valor observado de emergencia de plántulas. La mayor parte de los puntos del suelo del bosque recibe menos de 20 semillas / m^2 ; el 79 % de los puntos no recluta ninguna plántula y sólo el 9,6 % recluta entre 1 y 5 plántulas / m^2 . Modificado de Jordano y Schupp (2000).

de diseminación estén fuertemente agregados (Clark et al. 1999, Jordano y Schupp 2000). En el caso de *P. mahaleb* en las Sierras de Cazorla, la mayor parte de las semillas son dispersadas a microhábitats con cobertura de otras especies leñosas; por ejemplo bajo arbustos altos (como el majuelo y la madreSelva), o de pequeño porte (como el enebro), o bajo pinos; por el contrario, los microhábitats abiertos reciben la menor densidad de semillas. Además de esta preferencia de hábitats, los vuelos de salida de los dispersores suelen terminar a corta distancia del árbol donde se alimentan (el 77,5% se desplazan a posaderos localizados en un radio menor de 30 m), contribuyendo así al patrón de agregación de la lluvia de semillas. Sólo un 40,3% de los vuelos de salida se realizan a posaderos situados fuera de un radio de 15 m del árbol donde consumió el fruto, y sólo el 18,5% de esos vuelos terminó en posaderos situados a más de 15 m de otros árboles de la misma especie (*P. mahaleb*).

El marcado patrón de dispersión de semillas mediado por animales tiene por tanto efectos aplazados en el nicho de regeneración de las especies endozoócoras, como el cercino

(*P. mahaleb*), ya que limita de forma considerable la fracción de lugares posibles en el suelo del bosque, a los que llegan efectivamente las semillas, y altera, simultáneamente, la distribución de éstas en el espacio.

2.6. *Pistacia lentiscus* en bosques costeros de Valencia

El lentisco (*Pistacia lentiscus*) es un arbusto muy común de la familia del pistacho (Anacardiáceas), que se presenta en toda la Cuenca Mediterránea. Es una planta dioica, es decir, con sexos separados, que florece entre marzo y abril. La polinización se realiza a través del viento, y entonces se inicia la formación de un fruto carnoso que no madurará hasta el otoño. Con la maduración, la pulpa cambia de color del blanco inicial al negro final, pasando por un rojo intermedio. El color es un buen indicador de la viabilidad de la semilla, siendo los frutos negros los que contienen la mayoría de las semillas viables, mientras que los rojos y blancos tienen las semillas vanas. El cuajado de frutos se incrementa con la densidad de las poblaciones, lo cual sugiere una limitación por polen a bajas densidades. Dicha limitación desaparece a densidades superiores a los 100 individuos/ha. Por otra parte, la viabilidad de las semillas no está relacionada con la densidad de la población, en cambio, parece depender de la disponibilidad de los recursos hídricos. Véanse más detalles sobre la biología reproductiva del lentisco en Jordano (1988, 1989), y Verdú y García-Fayos (1998, 2002).

Las pérdidas de semillas debidas a la acción de los depredadores predispersivos son variables; las avispas (Calcidoideas) son responsables de que se pierda entre el 0,4 y el 2,9% de la cosecha total, mientras que las aves (en particular los paseriformes) consumen entre el 3 y el 31%. La dispersión de las semillas por las aves frugívoras representa entre el 42 y el 91% de la cosecha total durante el otoño-invierno; variando el destino demográfico de esos propágulos en función del hábitat donde son depositados; existe una abundante literatura sobre la dispersión del lentisco, por ejemplo véanse Herrera (1984), Jordano (1989), y Verdú y García-Fayos (1994, 1995, 1996a, 1998, 2002).

El principal destino de las semillas es caer bajo árboles o arbustos que funcionan como perchas; éstas atraen a los dispersantes (aunque no a los depredadores postdispersivos), resultando así una lluvia de semillas agregada bajo dichas perchas (Debusche et al. 1985, Izhaki et al. 1991). Además, las perchas generan un microclima favorable para el establecimiento de la plántula, que consiste principalmente en una amortiguación de las condiciones térmicas, una mayor disponibilidad hídrica y una menor compactación del suelo (Verdú y García-Fayos, 1996b). Sin embargo, este efecto beneficioso de la percha sobre las plántulas no siempre es suficiente para compensar la mortalidad tan alta causada por la sequía estival (García-Fayos y Verdú 1998).

Durante tres años (1991 a 1994) se ha realizado un seguimiento de la emergencia y supervivencia de plántulas, en un lentiscar del Saler (Valencia). Se detectaron 651 plántulas (90,5% del total) en zonas cubiertas de vegetación, bajo los arbustos percha, mientras que en las zonas abiertas se encontró un número menor, 68 plántulas (9,5%). Después de cinco meses tras la emergencia, la proporción de plántulas supervivientes fue muy baja en los dos hábitats, el 7% bajo los arbustos y el 2% en las zonas abiertas. Aunque la tasa de supervivencia no fue significativamente diferente entre los dos hábitats, el resultado combinado de emergencia por supervivencia, sí que fue notablemente diferente: sólo un dos por mil ($0,095 \times 0,02$) de las plántulas emergidas en el lentiscar estudiado fueron reclutadas en las zonas abiertas, mientras que el 6% ($0,905 \times 0,07$) fueron reclutadas bajo los arbustos (García-Fayos y Verdú, 1998).

Sin embargo, las escasas plántulas que sobreviven bajo los arbustos, apenas crecen por las limitaciones de luz; quedan así en estado casi latente, hasta que se produzca una perturba-

ción o se abra un claro en el matorral. Desde el punto de vista demográfico, forman un banco o reserva de plántulas, dispuesto para una regeneración rápida al cambiar las condiciones ambientales.

Cambiando de escala, en el paisaje fragmentado, típico de los ecosistemas mediterráneos, la supervivencia de semillas es mayor cuando la dispersión las aleja a los campos de cultivo o pastizales colindantes. La fragmentación de estos matorrales conlleva además un valor elevado en la relación perímetro/superficie, lo cual favorece la entrada de depredadores generalistas, típicos de los ecotonos, y aumenta la pérdida de semillas (Verdú y García-Fayos 1996a). Por tanto, la regeneración de las áreas de matorral (lentiscares) está limitada por la alta depredación derivada de su fragmentación, mientras que la colonización de nuevas áreas adyacentes (suelen ser cultivos abandonados) está favorecida por la menor depredación de semillas; aunque la lluvia de semillas será menor mientras mayor sea la distancia al matorral fuente.

Las semillas de lentisco tienen unos requerimientos mínimos para germinar; solamente es necesario eliminar la pulpa y aportar agua. La germinación es rápida y la emergencia de plántulas se completa entre los 23 y 100 días (García-Fayos y Verdú 1998). No se forman bancos de semillas persistentes en el suelo; las semillas que no germinan mueren debido a su escasa longevidad (Troumbis 1991, García-Fayos y Verdú 1998). Los requerimientos hídricos para disparar la germinación y permitir el establecimiento de plántulas en campo suponen lluvias de más de 100 litros distribuidas a lo largo de 7 días; eventos que se dan en el clima mediterráneo español durante 3 de cada 4 años. En consecuencia, el régimen de reclutamiento del lentisco es bastante continuado en el tiempo (Pérez-Cueva 1994, García-Fayos y Verdú 1998).

Las plantas adultas de lentisco tienen una capacidad alta de rebrotar después de un incendio, lo cual representa otra importante ventana de regeneración. Si bien las semillas mueren con el fuego (Salvador y Lloret 1995, Verdú 2000), los adultos rebrotan rápidamente a partir de sus órganos subterráneos (López-Soria y Castell 1992, Verdú 2000).

2.7. *Frangula alnus* en la Sierra del Aljibe (Cádiz)

El avellanillo o arraclán (*Frangula alnus*) es un arbusto o pequeño árbol que se encuentra distribuido por grandes zonas de Europa y del oeste de Asia (Hampe et al. 2003). La subespecie típica (*F. alnus* subsp. *alnus*) ocupa la gran mayoría del área de distribución, mientras que *F. alnus* subsp. *baetica* (Rev. y Willk.) Rivas Goday crece en el sur de la Península Ibérica y el norte de Marruecos, siendo endémica del Mediterráneo Occidental (existe una tercera subespecie, *F. alnus* subsp. *pontica* en el centro y este de Anatolia). Este avellanillo ibero-mauritano (*F. alnus baetica*) es mucho más grande y longevo que su pariente euroasiático; por ejemplo alcanza hasta 15 m de altura (frente a 5-6 m), su tronco puede tener hasta 50 cm de diámetro (frente a 20 cm) y vive hasta 60 años (frente a 35 años; Hampe y Bairlein 2000). Las poblaciones mediterráneas suelen ser pequeñas, escasas y aisladas; estando la subespecie *F. alnus baetica* clasificada como vulnerable, según categorías de la UICN (VVAA 2000).

F. alnus baetica está restringida a lugares que garantizan una permanente disponibilidad de agua; crece principalmente cerca de cursos de agua o humedales, en zonas de montaña (Hampe y Arroyo 2002). Las poblaciones son relictas y su variación genética está distribuida sobre todo entre poblaciones; en otras palabras, la diversidad genética dentro de cada población es relativamente baja, pero poblaciones diferentes presentan composiciones genéticas muy divergentes y alcanzan por tanto un alto nivel de singularidad. Este patrón indica que las poblaciones disjuntas (por ejemplo de Marruecos, Cádiz y Cazorla) han experimentado un flujo génico prácticamente nulo entre ellas durante los últimos milenios (Hampe et al. 2003).

El avellanillo no tiene capacidad de reproducción vegetativa y por tanto su regeneración depende exclusivamente de la producción de semillas. La floración tiene lugar entre mediados de abril y mediados de junio, estando limitada por la sequía veraniega. Las flores (autoincompatibles) son polinizadas por abejas, sírfidos y dípteros; existe una limitación de polen debida al nivel alto de geitonogamia. La variabilidad entre árboles en la atracción de los polinizadores es muy grande; unos pocos árboles muy grandes son los padres de la gran mayoría de las semillas producidas. Véanse detalles de la biología reproductiva en Medán (1994), Hampe y Bairlein (2000), Hampe y Arroyo (2002) y Hampe (2004).

El periodo de fecundación exitosa es breve, de finales de mayo a principios de junio, y las condiciones meteorológicas adversas en esta época pueden reducir bastante el éxito reproductor. Posiblemente, la producción de semillas ha disminuido durante las últimas décadas, debido al cambio climático; en particular por las lluvias primaverales cada vez menos intensas y las temperaturas más altas (García Barrón 2000).

La fructificación tiene lugar entre finales de junio y mediados de agosto; excepcionalmente hasta mediados de septiembre (Hampe y Bairlein 2000, Hampe 2004). Los frutos contienen dos o tres semillas y son consumidos (entre el 27 y 80% de la cosecha, dependiendo del lugar y año) por una variedad de aves nidificantes en el área; aunque sólo tres especies: el petirrojo (*Erithacus rubecula*), la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) y el mirlo (*Turdus merula*), son responsables de la mayor parte (más del 90%) de la dispersión de las semillas (Hampe 2001). Los petirrojos jóvenes, sin territorios y muy móviles, son los dispersores más eficientes. A pesar de este fuerte consumo de frutos, globalmente, la dispersión ornitócora es poco eficiente; las distancias alcanzadas por las semillas desde el árbol fructificante más cercano siguen una distribución exponencial negativa; es decir, la gran mayoría de las semillas son depositadas bajo el árbol madre o bajo otro árbol de la misma especie (Hampe 2004).

La dispersión secundaria de las semillas por el agua es muy importante en estos bosques riparios de la Sierra del Aljibe (Hampe y Arroyo 2002, Hampe 2004). Las avenidas ocasionadas cuando las lluvias invernales son fuertes, arrastran y redistribuyen completamente la dispersión primaria de semillas (generada por los pájaros); muchas de las semillas son transportadas aguas abajo a cientos de metros de los árboles madre (Hampe 2004). Por otra parte, estas avenidas son un agente directo de mortalidad de las semillas (por arrastre y fricción con los sedimentos del cauce), e indirecto al depositarlas en bancos de arena, con poca capacidad de retención de agua en verano, donde las plántulas sufren una mortalidad elevada (Hampe y Arroyo 2002).

Los agentes más importantes que causan la mortalidad de la mayor parte de las plántulas de *F. alnus baetica* son: la desecación durante la sequía del verano, la herbivoría tanto por vertebrados como por invertebrados, y la escorrentía durante las avenidas invernales que arrastran muchas de las plántulas que habían logrado sobrevivir durante el verano anterior (precisamente gracias a su posición próxima al curso de agua). En consecuencia, la supervivencia de las plántulas de avellanillo suele ser extremadamente baja; por ejemplo, ninguna de las 1044 plántulas marcadas en un experimento sobrevivió hasta el segundo año (Hampe y Arroyo 2002). Sin embargo, una vez superado el primer año, la tasa de supervivencia de las plántulas aumenta considerablemente (Hampe, datos inéditos).

Los patrones temporales de reclutamiento son muy variables; la abundancia de las plántulas en un micrositio determinado puede variar 10-20 veces entre años, en respuesta a la fuerte variabilidad en las lluvias y las escorrentías de agua. Sin embargo, los patrones espaciales en la distribución de plántulas son bastante estables. Posiblemente las características del

micrositio influyan más sobre la dispersión diferencial de las semillas por el agua, que la variabilidad en la escorrentía. Los patrones espaciales entre micrositos son, por tanto, bastante predecibles, mientras que los patrones temporales de abundancia de plántulas son muy poco predecibles (Hampe 2004).

La depredación postdispersiva de semillas por roedores es muy alta y destruye más del 90% de las semillas viables, una vez que han llegado al suelo (Hampe y Arroyo 2002, Hampe 2004). Las semillas que sobreviven, germinan en su mayoría y no queda un banco persistente de semillas enterradas en el suelo (Hampe 2004).

Las poblaciones de *F. alnus baetica* del sur de España crecen en el límite de su tolerancia climática; la estacionalidad y relativa baja intensidad de las precipitaciones limitan su regeneración y afectan a la estructura de edades. En un análisis dendrocronológico de cinco poblaciones, se ha encontrado una correlación significativa entre la abundancia de árboles (con edades igual o mayor de 20 años) y la precipitación durante esos años (Hampe y Arroyo 2002). Además de las limitaciones climáticas, la presión herbívora del ganado y de los animales de caza (ciervos y corzos), es un factor cada vez más limitante para la regeneración del avellanillo. El análisis demográfico de cinco poblaciones grandes de *F. alnus baetica* en la Sierra del Aljibe (Cádiz), ha detectado una alarmante escasez de plantas jóvenes (la curva de edades sigue una distribución de Poisson, con el pico en una edad de más de 20 años), lo cual alerta sobre un declive importante y difícilmente evitable de estas poblaciones en los próximos años (Hampe y Arroyo 2002).

3. Principales componentes del nicho de regeneración

En el paisaje mediterráneo, heterogéneo en el espacio y el tiempo, las diferencias en el nicho de regeneración de las especies leñosas favorecen su coexistencia y mantienen la diversidad del bosque. ¿Cuáles son las principales dimensiones de ese nicho de regeneración?

A partir de los siete casos de estudio revisados se pueden inferir los principales factores abióticos y bióticos que limitan la regeneración en ambientes mediterráneos (véase también la revisión general en Kitajima y Fenner, 2000). Los patrones de variabilidad espacial y temporal de estos factores, combinados con las respuestas diferenciales de las diferentes especies leñosas (en su fase regenerativa) a los mismos factores, resultarán en su separación (o solapamiento) según esos factores (dimensiones) del nicho de regeneración.

3.1. Respuesta al déficit hídrico

En un contexto histórico, los cambios climáticos antiguos y en particular la persistencia de la sequía estacional (típica del clima mediterráneo) que comenzó hace unos tres millones de años, supusieron la extinción de la flora terciaria de tipo tropical. Mientras que otra flora xerófila empezó a diversificarse y expandirse desde los refugios xéricos en los que había permanecido relictas hasta entonces (Axelrod 1975, Herrera 1992, Marañón 1999; véase capítulo 2). La sequía estival también ha debido ser una fuerte presión selectiva para las nuevas formas de arbustos y herbáceas diversificadas en época más reciente (durante la etapa de clima mediterráneo). En los bosques y matorrales actuales, los patrones de humedad del suelo, en el espacio y el tiempo, determinan en gran parte la distribución y abundancia de las especies leñosas (véase capítulo 2). A pequeña escala, la heterogeneidad en esta disponibilidad de agua, combinada con la respuesta diferencial de las semillas y plántulas de las diferentes especies, permite una separación en sus patrones de regeneración.

En todos los casos revisados en la sección dos, se ha detectado el intenso déficit hídrico que ocurre durante la prolongada sequía estival del clima mediterráneo como la principal causa de mortalidad de las plántulas del primer año, y, por tanto, como uno de los principales filtros ecológicos en el reclutamiento de las poblaciones de árboles y arbustos. Por tanto, la respuesta diferencial al déficit hídrico sería la principal componente del nicho de regeneración. Existe toda una variedad de rasgos de morfología funcional y ecofisiología de las plántulas mediterráneas que les permiten exhibir una gama amplia de respuestas al déficit hídrico; por ejemplo, longitud y grosor de las raíces, capacidad de almacenar agua en ellas, longevidad y fenología de las hojas, área foliar específica, conductancia estomática y transpiración cuticular y capacidad de resistencia a la cavitación (véanse detalles en capítulo 6).

La disponibilidad del agua en el suelo tiene complejos patrones espaciales y temporales, a diferentes escalas, que dependen del régimen de lluvias, la topografía, el espesor, textura y estructura del suelo, etc. A escala de rodal, es de gran interés la heterogeneidad en la humedad del suelo asociada a árboles y arbustos, que puede generar efectos de facilitación sobre el reclutamiento (efecto de plantas nodrizas); este efecto beneficioso parece ser más acusado en condiciones más adversas de aridez. Desde un punto de vista aplicado, se han utilizado con éxito los “arbustos nodriza” para mejorar la supervivencia y crecimiento de los brinzales en programas de reforestación (Castro et al. 2002a, 2004b, Gómez-Aparicio et al. 2004; véase capítulo 13). Por el contrario, se han encontrado patrones espaciales de plántulas que muestran una “repulsión” a estar bajo árboles adultos (caso del pino negro; Fig. 3. 1), que parecen estar relacionados con la respuesta a la falta de luz.

3.2. Respuesta al déficit lumínico

La luz, tanto en intensidad como en la cualidad del espectro, es un agente regulador de la germinación de las semillas. En general, la luz solar estimula y aumenta la velocidad de germinación de las semillas. Esta respuesta positiva a la luz parece estar favorecida por al menos dos presiones selectivas, por un lado germinar en la superficie del suelo confiere más probabilidades de éxito que hacerlo enterrada en profundidad; por otro lado, germinar en un claro abierto e iluminado del bosque también aumenta la probabilidad de éxito respecto a una zona densa y oscura. Pero además, algunas semillas son capaces de discriminar la cualidad espectral de la luz. Si se iluminan con una luz enriquecida en la zona de rojo-lejano del espectro (como la que resulta de filtrar la luz solar a través de las copas de los árboles) se induce el letargo de las semillas. Si posteriormente se iluminan con luz blanca, señal de que se ha abierto un claro en el bosque o matorral, se estimula la germinación. La capacidad de las semillas de formar bancos persistentes en el suelo y de percibir el ambiente lumínico, para detectar la apertura de claros en la vegetación, permite ampliar la dimensión temporal del nicho de regeneración (Marañón 2001, Díaz-Villa et al. 2002, 2003).

Una vez emergida la plántula, y tras agotar las reservas de la semilla, requiere una cantidad mínima de luz para mantener un balance positivo de carbono. En el otro extremo del gradiente lumínico, las plántulas pueden sufrir efectos negativos de fotoinhibición por exceso de luz. Existe una variedad de rasgos morfológicos y ecofisiológicos de las plántulas de diferentes especies, asociados tanto a la tolerancia a la sombra como a la resistencia a la fotoinhibición (véase capítulo 12). En casos de bosques maduros con sombra densa, es frecuente encontrar bancos de plántulas de diversas edades que persisten apenas sin crecer, hasta que cambian las condiciones lumínicas (generalmente por la caída de un árbol viejo) y pueden completar la regeneración.

El ambiente lumínico en el suelo del bosque, tal como lo perciben las semillas y plántulas, es muy heterogéneo en el espacio y extraordinariamente dinámico en el tiempo; esta gran

heterogeneidad afecta al nicho de regeneración tanto de plantas como de animales (Nicotra et al. 1999, Valladares 2004). La gestión del bosque influye sobre los patrones lumínicos; por ejemplo, el abandono del uso tradicional del bosque mediterráneo conduce a una gradual recuperación del dosel arbóreo, y con frecuencia a una disminución de la heterogeneidad espacial y temporal de la luz (Fig. 3. 8; Valladares y Guzmán-Asenjo 2004).

Las variadas respuestas a la luz de las semillas y plántulas de las diferentes especies leñosas, combinadas a la heterogeneidad espacio-temporal del ambiente lumínico del bosque, permiten una gran diversificación del nicho de regeneración, en su componente relacionada con la luz. Por otra parte, es frecuente que existan respuestas contradictorias al mismo factor en diferentes fases de la regeneración (Schupp 1995, Battaglia et al. 2000, Marañón et al. 2004); por ejemplo, en el caso del pino silvestre (véase sección 2. 2) se comprobó que los micrositios expuestos son favorables para la germinación de las semillas, pero letales por la mortalidad elevada de las plántulas. El éxito del reclutamiento en cada tipo de micrositio será el producto de las probabilidades de éxito en las diferentes fases del ciclo de regeneración.

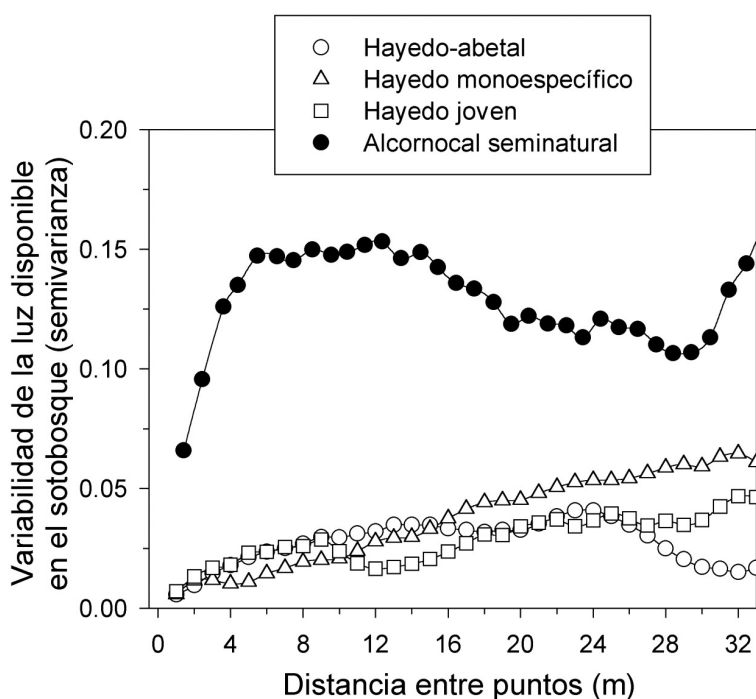


Figura 3.8. Heterogeneidad espacial de la luz directa que llega al sotobosque en tres tipos de hayedos pirenaicos, y en un alcornocal seminatural (abandonado) en el Parque Natural de los Alcornocales (Cádiz). La heterogeneidad se expresa como variabilidad en la radiación directa (semivarianza) en función de la distancia entre puntos. La radiación se estimó mediante fotografías hemisféricas tomadas cada metro y está expresada en porcentaje de la radiación máxima disponible en los claros. Cada punto es el valor medio de un mínimo de 50 medidas. La heterogeneidad lumínica del sotobosque fue mayor en el alcornocal que en cualquiera de los hayedos, como revela la mayor variabilidad en la luz disponible entre puntos tanto próximos (2-5 m) como distantes entre sí (más de 25 m). ¿Podría esta diferente heterogeneidad espacial de la luz explicar la mayor diversidad del sotobosque del alcornocal? Elaborado a partir de datos inéditos de F. Valladares, T. Marañón y M. A. Zavala.

Aunque para facilitar la exposición se han tratado por separado los dos factores principales del medio abiótico que limitan la regeneración - el déficit hídrico y el lumínico -, en realidad interactúan de una forma compleja y es difícil considerar sus efectos de forma aislada (véase capítulo 12; Sack et al. 2003, Marañón et al. 2004).

3.3. *Respuestas a otros factores abióticos*

Otros factores del medio físico (además de la sequía y la sombra) también pueden ser importantes como limitadores de la regeneración en ambientes mediterráneos y sus efectos sobre las diferentes especies leñosas pueden representar variaciones en el nicho de regeneración. Las bajas temperaturas (nevadas y heladas ocasionales) causan una elevada mortalidad sobre las plántulas, impidiendo la expansión de las especies más sensibles al frío hacia las zonas más elevadas en las montañas o hacia el interior de la Península, con clima continental. Las tendencias actuales de calentamiento global están permitiendo la migración paulatina de algunas especies hacia cotas de mayor altitud; por ejemplo el pino negro en los Pirineos (véase sección 2. 1 y capítulos 14 y 15). Las temperaturas altas también pueden ser una limitación para la regeneración. Algunas plántulas más sensibles cuando están en microsítios descubiertos y expuestos al sol durante el verano pueden sufrir un calentamiento excesivo y morir; mientras que otras tienen características de protección y recuperación de los daños que les permite sobrevivir y reclutar en sitios abiertos. Los patrones contrastados de reclutamiento en zonas abiertas frente al interior del bosque, responden a efectos combinados de respuesta a sombra y sequía (como vimos anteriormente), pero también a tolerancia a las altas temperaturas (véase capítulo 12).

La escasez de agua es un limitante esencial en ambientes mediterráneos, pero también, aunque parezca paradójico, el exceso de agua puede limitar la regeneración en determinados microsítios. El encharcamiento estacional en las márgenes de ríos y arroyos, en zonas de manantiales o acumulación de aguas de escorrentía, puede inhibir la germinación de semillas y producir la mortalidad de las plántulas, impidiendo el establecimiento de numerosas especies en determinados microhábitats (proclives al encharcamiento), donde sólo se instalan aquéllas tolerantes a la anoxia radicular. En realidad el factor ecológico limitante en estos casos es la disponibilidad de oxígeno, en un suelo aireado, para las raíces y existe una variabilidad entre las especies leñosas en cuanto a su tolerancia a esta escasez de oxígeno (anoxia).

La heterogeneidad en la composición química del suelo, que básicamente depende del material originario del que procede, también tiene un conocido efecto diferencial sobre el reclutamiento de las especies. Es conocida la distribución preferente de las especies de plantas en determinados tipos de suelos; por ejemplo las calcícolas en suelos calizos de pH básico, las silícícolas en suelos silíceos de pH ácido, y las halófilas en suelos salinos (véase capítulo 2). En el caso de los suelos ácidos, la disponibilidad elevada del aluminio y sus efectos tóxicos, parece ser el principal limitante para la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas, de las especies más sensibles.

A escala de rodal, existe una interesante fuente de heterogeneidad química debida a la composición de la hojarasca. Los árboles actúan como organismos ingenieros que bombean elementos minerales del suelo profundo y los depositan en superficie en forma de hojarasca (véase capítulo 17). Las diferentes especies de árboles y arbustos absorben y acumulan de forma diferente los elementos disponibles del suelo, y por tanto originan patrones químicos en la hojarasca y el suelo superficial, que deben influir sobre la germinación y establecimiento de las plántulas. Además, en las hojas de muchas especies de plantas se acumulan compuestos orgánicos, que son tóxicos para los herbívoros; al descomponerse la hojarasca son liberados y pueden inhibir la germinación de las semillas (fenómeno conocido como alelopatía).

3.4. Efectos diferenciales de los depredadores de semillas y plántulas

La depredación de semillas y plántulas se puede considerar, después de la sequía, como la principal limitación a la regeneración de las plantas leñosas en ambiente mediterráneos (véanse los capítulos 8 y 13). Como consecuencia de la actividad de los depredadores, sólo una mínima parte de las semillas sobrevive para poder germinar. Muchas especies leñosas mediterráneas presentan una regeneración muy limitada debido a estas tasas de depredación de semillas tan elevadas (Castro et al. 1999, 2002b). Por otra parte, la acción selectiva de los depredadores entre especies y entre microhábitats, y su variabilidad en el tiempo, puede originar una diversificación en el nicho de regeneración.

Las semillas difieren en su capacidad de disuadir a los depredadores (por ejemplo, mediante protecciones físicas o químicas), o al menos de evitarlos (por ejemplo, con un tamaño pequeño poco rentable desde el punto de vista nutritivo; véase Díaz (1996) para una revisión). Se ha comprobado una relación inversa entre el tamaño de las semillas de encina y el porcentaje de depredación por ratones: de un conjunto de bellotas dispersadas artificialmente, las más pequeñas tuvieron mayor tasa de supervivencia (Gómez 2004a). En otro experimento, se sembraron bellotas de dos especies (*Quercus suber* y *Q. canariensis*); se encontró una depredación diferencial por ratones entre especies (mayor para el alcornoque) y entre micrositios (mayor bajo los matorrales) (Pérez-Ramos et al. 2004). Sin embargo, en estos experimentos habría que distinguir entre el efecto de los roedores como depredadores y como dispersantes secundarios (“roban” las semillas pero una parte de ellas no son depredadas).

La plántula recién emergida ya no tiene la capacidad de resistencia de la semilla, pero tampoco tiene la robustez física de los árboles adultos. Durante este período vulnerable, la joven planta debe crecer rápidamente y al mismo tiempo defenderse de los depredadores; estas dos funciones requieren inversiones energéticas sobre características morfológicas contrapuestas (véase capítulo 7). La supervivencia de la plántula frente a los depredadores estará favorecida por toda una gama de protecciones físicas y químicas (por ejemplo, espinas, cutícula gruesa, compuestos tóxicos, etc.) o simplemente por su menor palatabilidad (escaso valor nutritivo). La variabilidad morfológica y química de las plántulas y brinzales de las diferentes especies leñosas, en conjunción con la diversidad de herbívoros vertebrados e invertebrados (selectivos y generalistas) y a su comportamiento variable en el espacio y el tiempo, suponen una compleja red de interacciones planta-animal en el bosque, que a su vez diversifican el nicho de regeneración (véase también capítulo 13). Mediante un consumo selectivo de los brinzales, los herbívoros pueden alterar el curso de la sucesión ecológica y la composición específica de la comunidad forestal. De hecho, la fuerte presión ganadera sufrida por los sistemas forestales mediterráneos ha provocado la casi desaparición de especies caducas o semicaducas a favor de las perennifolias, como las coníferas y encinas, mucho menos palatables (Cuartas y García-González 1992). Algunas especies arbóreas, como el arce, el quejigo o el serbal, son actualmente raras en nuestros bosques fundamentalmente porque han sido y son muy consumidas por los herbívoros ungulados (véase capítulo 13).

3.5. Efectos de otros agentes bióticos

La primera condición para que comience el ciclo de regeneración de una especie leñosa en un micrositio determinado es que existan semillas disponibles. La probabilidad de que ocurra ese evento dependerá de los patrones espacio-temporales de la producción y dispersión de semillas, que son muy variables entre especies (véase capítulo 8). Se ha estudiado con detalle el papel de las aves frugívoras en la diseminación espacial de las semillas de plantas con frutos, y en sus consecuencias para el reclutamiento (véanse ejemplos del *Prunus mahaleb*, *Pis-*

tacia lentiscus y *Frangula alnus* en la sección 2); un caso especial de dispersante primario sería el arrendajo que disemina y entierra bellotas, que no siempre consume (véase sección 2. 4). También son importantes los dispersores secundarios (p. ej., los ratones) de las semillas que se dispersan por gravedad (como las de encina), porque suponen una diseminación en el espacio y un aumento en sus tasas de supervivencia al ser enterradas (véase sección 2. 4). La distribución espacial de las semillas en el suelo (punto inicial de la regeneración) será función de la distribución de los árboles madres, de su producción neta de semillas (restando las que sufren depredación pre-dispersiva) y la dispersión de esas semillas (bien por el viento, por gravedad o por animales). Las preferencias alimenticias y el comportamiento de los animales dispersores tienen así un efecto importante sobre el nicho de regeneración de las diferentes especies leñosas.

Los efectos de las plantas adultas (árboles y arbustos) sobre las semillas y plántulas que están bajo ellas son múltiples, tanto directos como indirectos (véase capítulo 13). Los árboles, como organismos ingenieros, cambian las condiciones del medio físico y químico a su alrededor. Un efecto adverso muy importante es la intercepción de la luz, que afecta a la germinación de las semillas y reduce el crecimiento de las plántulas (véase sección 3. 2). Pero al mismo tiempo puede tener un efecto beneficioso, reduciendo las pérdidas de agua del suelo y limitando el calentamiento excesivo; si el balance neto es positivo se pueden producir fenómenos de facilitación, cuando la supervivencia y el crecimiento de las plántulas son mayores bajo arbustos y árboles. El efecto de las plantas nodriza sobre el nicho de regeneración es complejo; incluye cambios en el microclima (luz, temperatura y humedad), en la fertilidad, humedad y estructura del suelo, y en algunos casos (como los matorrales espinosos), suponen una protección contra los herbívoros. Estos fenómenos de facilitación de la regeneración por plantas adultas son muy frecuentes en los ambientes mediterráneos; por ejemplo el caso de estudio del pino silvestre en Sierra Nevada (sección 2. 2; véase también capítulo 13).

La acumulación de la hojarasca de los árboles también produce un efecto indirecto sobre el reclutamiento. En los microsítios donde se concentra un espesor considerable de hojarasca, las semillas, especialmente las de tamaño pequeño, que germinan en superficie se encuentran con gran dificultad para que sus raicillas accedan al suelo mineral, y corren gran riesgo de morir desecadas. Sin embargo, las semillas de tamaño grande, como las de encina, pueden estar favorecidas precisamente en los microhábitats con mayor espesor de hojarasca (por ejemplo en el estudio en las Sierras Catalanas, sección 2. 3). El espesor de la hojarasca, asociado al diferente tamaño de las semillas, supone también una diversificación del nicho de regeneración.

La composición química de la hojarasca, por ejemplo el contenido en metales pesados y en sustancias alelopáticas, origina un patrón de heterogeneidad química en el suelo del bosque que condiciona la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas, de forma diferente según la especie. Esta compleja interacción planta-planta ha sido poco estudiada en bosques mediterráneos.

Los organismos patógenos que habitan el suelo, en particular bacterias y hongos, pueden causar una elevada mortalidad de plántulas, que suele depender de la densidad (mayor cuando las plántulas están aglomeradas). La heterogeneidad ambiental influye sobre las poblaciones de los patógenos y también sobre el vigor y capacidad de resistencia de las plántulas; por ejemplo, ambos factores pueden contribuir a que la mortalidad debida a patógenos sea mayor en microsítios sombreados. La susceptibilidad a los diferentes patógenos en la fase de plántula también debe diferir entre las especies leñosas, aunque se conoce poco, y contribuir a la separación en el nicho de regeneración.

Las micorrizas facilitan la absorción de nutrientes minerales, en particular de fósforo, por parte de las plántulas de la mayor parte de las especies leñosas ibéricas. Existen diferentes tipos de hongos micorrícicos (por ejemplo, arbusculares, ectomicorrizas, ericáceos, etc.); su grado de infección y la eficiencia en la simbiosis difiere con la especie de planta hospedadora. La efectividad de las micorrizas, mejorando el estado nutritivo de la plántula y su supervivencia, será mayor en las condiciones de escasez de nutrientes y suelos ácidos. La heterogeneidad espacial en la fertilidad del suelo, combinada a las complejas interacciones hongo - plántula, suponen otra fuente de diversificación del nicho de regeneración. Además, pueden existir conexiones entre las raíces de las plántulas y de los árboles, a través de las hifas de los hongos, que complican el entendimiento de la dinámica de las comunidades de plántulas en condiciones naturales.

3.6. Efectos de las perturbaciones

En los ecosistemas mediterráneos, el fuego es una de las perturbaciones recurrentes que han conformado la composición y estructura del bosque actual. Las altas temperaturas de los incendios matan a la mayor parte de las semillas que están en la superficie del suelo, al mismo tiempo que eliminan las plántulas y brinzales (véase capítulo 4). Las semillas que persisten largo tiempo, enterradas en el suelo (por ejemplo de cistáceas, labiadas y leguminosas), pueden ver estimulada su germinación con las altas temperaturas del fuego, emerger y beneficiarse de la abundancia de radiación (al ser eliminada la cubierta vegetal) y de nutrientes minerales (en las cenizas) del suelo (Marañón 2001). El cambio global y las tendencias futuras en la intensidad y recurrencia de los incendios, puede variar la composición de especies de los bosques y matorrales, favoreciendo las especies con síndromes de regeneración (por ejemplo, formación de bancos de semilla en el suelo) que les permita resistir este tipo de perturbaciones. Significativamente, de las seis especies de árboles y arbustos cuya regeneración ha sido revisada en la sección 2, ninguna forma bancos de semillas persistentes en el suelo, y sólo dos (la encina y el lentisco) tienen capacidad de rebrote de cepa.

Las avenidas y arroyadas producidas durante las tormentas, arrastran parte del suelo incluyendo los bancos de semillas, y las plántulas y brinzales (véase capítulo 11 sobre los efectos de la erosión). Por ejemplo, en los bancos de arena de las orillas de los arroyos de la Sierra del Aljibe (Cádiz), emerge una gran densidad de plántulas de *Frangula alnus*, pero que tienen poca probabilidad de éxito, ya que son eliminadas prácticamente todas durante las avenidas invernales (véase sección 2. 7). Sin embargo, las corrientes de agua también pueden actuar como un agente dispersor secundario que disemina las semillas aguas abajo.

3.7. Un nicho multidimensional

En conclusión, las componentes del nicho de regeneración son múltiples. Las semillas y plántulas de las diferentes especies leñosas ibéricas difieren en sus respuestas a la sequía estacional, a la sombra intensa, al frío y al calor extremos, al encharcamiento y a la acidez del suelo. Difieren en la susceptibilidad a ser depredadas por insectos, aves y mamíferos, y a ser infectadas por patógenos del suelo. Difieren en el tipo de hongo con el que forman micorrizas y en su grado de infección y efectividad. Difieren en la resistencia a las perturbaciones, como incendio, erosión y avenidas. Difieren en los patrones de dispersión de sus semillas, tanto primaria como secundaria. Las interacciones con las plantas adultas pueden ser positivas (facilitación) o negativas (competencia, alelopatía, atracción de depredadores) y difieren según la especie. En consecuencia, las diferencias entre las especies en su fase de regeneración, en este nicho multidimensional, combinada a la heterogeneidad espacial y temporal del medio, favorecen su coexistencia y el mantenimiento de la diversidad de los bosques y matorrales, a dis-

tintas escalas espaciales y temporales. En este contexto, no todas las especies coinciden geográficamente, e incluso dentro de la misma región geográfica, no todas ocupan el mismo hábitat (por ejemplo el alcornoque y la encina en la provincia de Cádiz). Por otra parte, debido a la escasa producción de semillas de muchas especies leñosas y a la limitación de la dispersión, sólo una fracción de los microhábitats adecuados potenciales está realmente ocupado en condiciones naturales, lo cual limita considerablemente las dimensiones del nicho real.

Aunque las diferentes especies leñosas muestran respuestas especie-específicas a la heterogeneidad espacial, se puede inferir que la limitación de luz, y sobre todo de agua, son los principales ejes abióticos que condicionan la regeneración de la mayoría de las especies leñosas. Por otro lado, la depredación de semillas y la herbivoría constituyen factores bióticos fundamentales que también limitan la regeneración en los ecosistemas mediterráneos.

El concepto de nicho de regeneración es una herramienta útil para explicar la dinámica de las comunidades, pero no implica la existencia de unas condiciones homogéneas y estables del sistema (cómo eran asumidas en la ecología teórica de los 60s). Tampoco supone la existencia de un bosque “clímax” en equilibrio con el clima y la geología. Las comunidades están sometidas a constantes cambios, con frecuentes perturbaciones (por ejemplo, caída de árboles y formación de claros), que mantienen un mosaico de parches en distinto estado de regeneración. Además de las diferencias en el nicho de regeneración, los procesos estocásticos pueden permitir que aquellas especies menos competitivas sean capaces de capturar algunos de los microsítios disponibles (Beckage y Clark 2003).

Los estudios coordinados, como los de la red GLOBIMED que ha permitido realizar esta síntesis, pueden impulsar un conocimiento multi-disciplinar de la regeneración de las especies leñosas ibéricas y cubrir las lagunas más evidentes.

4. Implicaciones para la gestión

La conservación de un bosque supone mantener las condiciones para que se regeneren sus poblaciones de árboles y arbustos. Cada vez es más frecuente la existencia de bosques envejecidos, con una estructura de edades donde faltan las clases más jóvenes. La identificación de los cuellos de botella que impiden la regeneración es esencial para procurar subsanarlos o en su caso para planificar programas de restauración o regeneración asistida.

El conocimiento del nicho de regeneración para las diferentes especies leñosas ayudará en la restauración y reforestación de áreas quemadas o cultivos abandonados. Por ejemplo, el estudio de los efectos de facilitación por los arbustos sobre las plántulas de pino silvestre en Sierra Nevada ha contribuido al diseño de técnicas alternativas de reforestación utilizando plantas nodrizas (Castro et al. 2002a, 2004b, Gómez-Aparicio et al. 2004). Por otra parte, la respuesta de las plántulas de las diferentes especies a las condiciones de agua, luz, tipo de suelo y sus interacciones con las micorrizas, ayudará a mejorar las técnicas de reforestación; en muchas de las reforestaciones actuales se utilizan especies autóctonas de árboles y arbustos, de las que se conoce poco sobre sus requerimientos de regeneración.

En una etapa intermedia, después de cortas frecuentes y posterior abandono, se pueden encontrar encinares rebrotados de cepa, con gran densidad de ramas y bancos de plántulas, estancados en su crecimiento. Se ha sugerido un manejo de apertura de claros y fragmentación del dosel, que permita completar el reclutamiento (Espelta et al. 1995). Un problema similar ocurre en muchos alcornoques, donde también se ha recomendado el aclareo del dosel para promover la regeneración (Torres 2003). Por el contrario, en las dehesas la excesiva pre-

sión ganadera y la escasez de dispersantes y matorrales nodriza impide la regeneración; se ha sugerido la inclusión de manchas de matorral en un paisaje en mosaico, establecidos mediante exclusión temporal del ganado y otros grandes herbívoros, que sirvan de protección a los brinzales y de refugio a los animales dispersantes secundarios (Pulido y Díaz 2002).

Los estudios de los requerimientos para la regeneración de las diferentes especies, combinados con la información disponible sobre la heterogeneidad espacial y temporal del medio, permiten desarrollar modelos mecanicistas de la dinámica del bosque y simular escenarios de cambio global, que pueden ser utilizados por los gestores (véase capítulo 9 sobre los modelos forestales).

Agradecimientos

Los autores de este capítulo colectivo agradecen la ayuda prestada por las diversas instituciones y personas que han posibilitado la realización con éxito de los casos de estudio reseñados y que por limitaciones de espacio no se pueden detallar. En particular, T. M., J. C. y R. Z. han sido financiados por el proyecto HETEROMED (REN2002-04041-C02) y M.D. por los proyectos REN2003-07048/GLO (MCYT) y 096/2002 (MMA), durante la realización de esta revisión. Las redes temáticas GLOBIMED (MCYT) y REDBOME (PAI, Junta de Andalucía) han facilitado las interacciones y la puesta en común de las experiencias para gestar este capítulo.

Bibliografía

- Axelrod, D. I. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Annals of Missouri Botanical Garden* 62: 280-334.
- Battaglia, L. L., S. A. Foré y R. R. Sharitz. 2000. Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *Journal of Ecology* 88: 1041-1050.
- Beckage, B. y J. S. Clark. 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84: 1849-1861.
- Blanco, E., M. A. Casado, M. Costa, R. Escribano, M. García, M. Génova, A. Gómez, F. Gómez, J. C. Moreno, C. Morla, P. Regato, y H. Sáinz. 1997. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. Planeta, Madrid.
- Broncano M. J., M. Riba y J. Retana. 1998. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. *Plant Ecology* 138: 17-26
- Brubaker, L. B. 1986. Responses of tree populations to climatic change. *Vegetatio* 67: 119-130.
- Caldwell, M. M. y R. W. Pearcy (editores). 1994. Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above- and below-ground. Academic Press, San Diego, EEUU.
- Callaway, R. M. 1992. Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Q. lobata* in California. *Ecology* 73: 2118-2128.
- Camarero, J. J. 1999. Growth and regeneration patterns and processes in *Pinus uncinata* Ram. treeline ecotones in the Pyrenees and in an isolated population in the Western distribution limit in Spain. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona.
- Camarero, J. J. y E. Gutiérrez. 1999a. Structure and recent recruitment at alpine forest-pasture ecotones in the Spanish central Pyrenees. *Écoscience* 6: 451-464.
- Camarero, J. J. y E. Gutiérrez. 1999b. Estructura, patrón espacial y regeneración de una población de *Pinus uncinata* Ram. en su límite occidental de distribución (Castillo de Vinuesa, Soria-La Rioja). *Zubia* 17: 99-153.
- Camarero, J. J. y E. Gutiérrez. 2002. Plant species distribution across two contrasting treeline ecotones in the Spanish Pyrenees. *Plant Ecology* 162: 247-257.
- Camarero, J. J. y E. Gutiérrez. 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change* 63: 181-200.
- Camarero, J. J., E. Gutiérrez y M. J. Fortin. 2000. Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 134: 1-16.
- Cantegrel, R. 1983. Le Pin à crochets pyrénéen: biologie, biochimie, sylviculture. *Acta Biologica Montana* 2-3: 87-330.
- Castro, J., J. M. Gómez, D. García, R. Zamora y J. A. Hódar. 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests from south Spain. *Plant Ecology* 145: 115-123.

- Castro, J., R. Zamora, J. A. Hódar J.A. y J. M. Gómez. 2002a. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10: 297-305.
- Castro, J., R. Zamora y J. A. Hódar. 2002b. Mechanisms blocking *Pinus sylvestris* colonisation of Mediterranean mountain meadows. *Journal of Vegetation Science* 13: 725-731.
- Castro, J., R. Zamora, J. A. Hódar y J. M. Gómez. 2004a. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* 92: 266-277.
- Castro, J., R. Zamora, J. A. Hódar, J. M. Gómez y L. Gómez-Aparicio. 2004b. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 12: 352-358.
- Ceballos y Fernández de Córdoba, L. y J. Ruiz de la Torre. 1979. Árboles y arbustos de la España Peninsular. ETSIM, Madrid.
- Clark, J. S., M. Silman, R. Kern, E. Macklin y J. Hilleris-Lambers. 1999. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80: 1475-1494.
- Cortés, P. 2003. Distribución y dinámica de un *Quercus* caducifolio (*Q. cerrioides* Willk. & Costa) y uno perennifolio (*Q. ilex* L.) en Catalunya. Análisis de la ecología de la reproducción, la respuesta de las plántulas a factores ambientales y la respuesta a las perturbaciones. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.
- Cuartas, P. y R. García-González. 1992. *Quercus ilex* browse utilization by caprini in Sierra de Cazorla and Segura (Spain). *Vegetatio* 100: 317-330.
- Debussche, M. y P. Isenmann. 1994. Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. *Oikos* 69: 414-426.
- Debussche, M., J. Lepart y J. Molina. 1985. La dissémination des plantes à fruits charnus par les oiseaux: rôle de la structure de la végétation et impact sur la succession en région méditerranéenne. *Acta Oecologica* 6: 65-80.
- Díaz, M. 1996. Food choices by seed-eating birds in relation to seed chemistry. *Comparative Biochemistry and Physiology* 113A: 239-246.
- Díaz, M. 2002. Elementos y procesos clave para el funcionamiento de los sistemas naturales: las medidas con significado funcional como alternativa a los indicadores clásicos. Páginas 229-264 En: L. Ramírez, coordinador. Indicadores ambientales. Situación actual y perspectivas. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Díaz, M. y C. L. Alonso. 2003. Wood mouse *Apodemus sylvaticus* winter food supply: density, condition, breeding, and parasites. *Ecology* 84: 2680-2691.
- Díaz, M., A. P. Møller y F. J. Pulido. 2003. Fruit abortion, developmental selection and developmental stability in *Quercus ilex*. *Oecologia* 135: 378-385.
- Díaz, M., F. J. Pulido y A. P. Møller. 2004. Herbivore effects on developmental instability and fecundity of holm oaks. *Oecologia* 139: 224-234.
- Díaz, M., T. Santos y J. L. Tellería. 1999. Effects of forest fragmentation on the winter body condition and population parameters of an habitat generalist, the wood mouse *Apodemus sylvaticus*: a test of hypotheses. *Acta Oecologica* 20: 39-49.
- Díaz-Villa, M. D., T. Marañón y J. Arroyo. 2002. Regeneración del bosque mediterráneo: bancos de semillas en el suelo y emergencia de plántulas. *Almoraima* 27: 207-212.
- Díaz-Villa, M. D., T. Marañón, J. Arroyo y B. Garrido. 2003. Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain. *Journal of Vegetation Science* 14: 701-709.
- Dutilleul, P. y P. Legendre. 1993. Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept. *Oikos* 66: 152-171.
- Espelta J M^a. 1996. La regeneración de bosques de encina (*Quercus ilex* L.) y pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.): Estudio experimental de la respuesta de las plántulas a la intensidad de luz y a la disponibilidad de agua. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona
- Espelta J. M^a, J. Retana y A. Habrouk. 2003. Resprouting patterns after fire and response to stool cleaning of two coexisting Mediterranean oaks with contrasting leaf habits on two different sites. *Forest, Ecology and Management* 179: 401-414.
- Espelta J. M^a, M. Riba y J. Retana. 1995. Patterns of seedling recruitment in West Mediterranean coppiced holm-oak (*Quercus ilex* L.) forests as influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science* 6: 645-672
- Frey, W. 1983. The influence of snow on growth and survival of planted trees. *Arctic and Alpine Research* 15: 241-251.
- García Barrón, L. 2000. Análisis de series termopluviométricas para la elaboración de modelos climáticos en el suroeste de España. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- García-Castaño, J. L. 2001. Consecuencias demográficas de la dispersión de semillas por aves y mamíferos frugívoros en la vegetación Mediterránea de montaña. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- García-Fayos, P. y M. Verdú. 1998. Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica* 19: 357-366.

- Germino, M. J., W. K. Smith y A. C. Resor. 2002. Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology* 162: 157-168.
- Gómez, J. M. 2003. Long-distance directed dispersal of *Quercus ilex* by European jay in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26: 573-584.
- Gómez, J. M. 2004a. Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution* 58: 71-80.
- Gómez, J. M. 2004b. Importance of microhabitat and acorn burial on *Quercus ilex* early recruitment: non-additive effects on multiple demographic processes. *Plant Ecology* 172: 287-297.
- Gómez J.M., D. García y R. Zamora. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management* 180: 125-134.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. M. Gómez, J. A. Hódar, J. Castro y E. Baraza. 2004. Applying plant positive interactions to reforestation in Mediterranean mountains: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- Gracia M, J. Retana y X. Picó. 2001. Seedling bank dynamics in managed holm oak (*Quercus ilex*) forests. *Annals of Forest Science* 58: 843-851
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Hampe, A. 2001. The role of fruit diet within a temperate breeding bird community in Southern Spain. *Bird Study* 48: 116-123.
- Hampe A. 2004. Cómo ser un relicto en el Mediterráneo: ecología de la reproducción y la regeneración de *Frangula alnus* subsp. *baetica*. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- Hampe, A. y J. Arroyo. 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation* 107: 263-271.
- Hampe, A., J. Arroyo, P. Jordano y R. J. Petit. 2003. Rangelike phylogeography of a bird-dispersed Eurasian shrub: contrasting Mediterranean and temperate glacial refugia. *Molecular Ecology* 12: 3415-3426.
- Hampe, A. y F. Bairlein. 2000. Modified dispersal-related traits in disjunct populations of *Frangula alnus* (Rhamnaceae): a result of its Quaternary distribution shifts? *Ecography* 23: 603-613.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Hättenschwiler, S. y W. K. Smith. 1999. Seedling occurrence in alpine treeline conifers: A case study from the central Rocky Mountains, USA. *Acta Oecologica* 20: 219-224.
- Herrera, C. M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54: 1-23.
- Herrera, C. M. 1992. Historical effects and sorting processes and explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *The American Naturalist*, 140: 421-446.
- Herrera, C. M., P. Jordano, L. López-Soria y J. A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- Houle, G. 1995. Seed dispersal and seedling recruitment: the missing link(s). *Écoscience* 2: 238-244.
- Hulme, P. E. 1997. Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia* 111: 91-98.
- Hutchings, M. J., E. A. John y A. J. A. Stewart (editores). 2000. The ecological consequences of environmental heterogeneity. Blackwell, Oxford, Inglaterra.
- Izhaki, I., P. B. Walton y N. Safriel. 1991. Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern mediterranean scrub. *Journal of Ecology* 79: 575-590.
- Jones, C.G., J. H. Lawton y M. Schachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Jordano, P. 1988. Polinización y variabilidad de la producción de semillas en *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). *Anales Jardín Botánico de Madrid* 45: 213-231.
- Jordano, P. 1989. Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos* 55: 375-386.
- Jordano, P. 1993. Pollination biology of *Prunus mahaleb* L.: deferred consequences of gender variation for fecundity and seed size. *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 65-84.
- Jordano, P. y J. A. Godoy. 2000. RAPD variation and population genetic structure in *Prunus mahaleb* (Rosaceae), an animal-dispersed tree. *Molecular Ecology* 9: 1293-1305.
- Jordano, P. y C. M. Herrera. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience* 2: 230-237.
- Jordano, P. y E. W. Schupp. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70: 591-615.
- Jordano, P., R. Zamora, T. Marañón y J. Arroyo. 2002. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. *Ecosistemas* 11.
- Jurena, P. N. y S. Archer. 2003. Woody plant establishment and spatial heterogeneity in grasslands. *Ecology* 84: 907-919.

- Keeley, J. E. 1992. Recruitment of seedlings and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology* 73: 1194-1208.
- Kitajima, K. y M. Fenner. 2000. Ecology of seedling regeneration. Páginas 331-359. En: M. Fenner, edit. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2ª edición. CAB International, Wallingford, Inglaterra.
- Kolasa, J. y S. T. A. Pickett (editores). 1991. *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlag, Nueva York, EEUU.
- Kollmann, J. 1995. Regeneration window for fleshy-fruited plants during scrub development on abandoned grassland. *Écoscience* 2: 213-222.
- Kollmann, J. y D. Goetze. 1997. Notes on seed traps in terrestrial plant communities. *Flora* 192: 1-10.
- Kollmann, J. y M. Pirl. 1995. Spatial pattern of seed rain of fleshy-fruited plants in a scrubland grassland transition. *Acta Oecologica* 16: 313-329.
- Kullman, L. 1979. Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the southern Swedish Scandes 1915-1975. *Acta Phytogeographica Suecica* 65: 1-121.
- Li, H. y J.F. Reynolds. 1995. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos* 73: 280-284.
- López-Soria, L. y C. Castell. 1992. Comparative genet survival after fire in woody Mediterranean species. *Oecologia* 53: 493-499.
- Marañón, T. 1999. El bosque mediterráneo. Páginas 16-50. En: V. Jurado, coordinador, *Naturaleza en Andalucía*, vol 7, El medio forestal. Ediciones Giralda, Sevilla.
- Marañón, T. 2001. Ecología del banco de semillas y dinámica de comunidades mediterráneas. Páginas 153-181. En: R. Zamora y F. I. Pugnaire, editores. *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. CSIC, AEET, Madrid.
- Marañón, T., R. Zamora, R. Villar, M. A. Zavala, J. L. Quero, I. Pérez-Ramos, I. Mendoza y J. Castro. 2004. Regeneration of tree species and restoration under contrasted Mediterranean habitats: field and glasshouse experiments. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* (en prensa).
- Medán, D. 1994. Reproductive biology of *Frangula alnus* (Rhamnaceae) in southern Spain. *Plant Systematics and Evolution*, 193: 173-186.
- Muller-Landau, H. C., S. J. Wright, O. Calderón, S. P. Hubbell y R. B. Foster. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. Páginas 35-53. En: D. J. Levey, W. R. Silva y M. Galetti, edit. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International, Wallingford, Inglaterra.
- Nathan, R. y H. C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 278-285.
- Nicotra, A.B., R. L. Chazdon y S. V. B. Iriarte. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Pacala, S. W., C. D. Canham, J. Saponara, J. A. Silander, R. K. Kobe y E. Ribbens. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66: 1-43.
- Payette, S. y L. Fillion. 1985. White spruce expansion at the tree line and recent climatic change. *Canadian Journal of Forest Research* 15: 241-251.
- Pérez-Cueva, A. J. 1994. *Atlas Climàtic de la Comunitat Valenciana*. Conselleria d'Obres Públiques, Urbanisme i Transports, Valencia.
- Pérez-Ramos, I. M., M. T. Domínguez y T. Marañón. 2004. Depredación de semillas de alcornoque (*Quercus suber*) y quejigo (*Q. canariensis*): una aproximación experimental. *Boletín de la Sociedad Gaditana de Historia Natural* 4: 177-182.
- Puig J. N. 1982. Recherches sur la dynamique des peuplements forestiers en milieu de montagne: contribution a l'étude de la régénération en forêt d'Osséja. Tesis Doctoral, Universidad Paul Sabatier, Toulouse, Francia.
- Pulido, F. J. 2002. Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de los bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 5-15.
- Pulido, F. J. y M. Díaz. 2002. Dinámica de la regeneración natural del arbolado de encina y alcornoque. Páginas 39-62. En: F. J. Pulido, P. Campos y G. Montero, coordinadores. *La gestión forestal de las dehesas*. IPROCOR, Mérida.
- Pulido, F. J. y M. Díaz. 2004. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Écoscience* (en prensa).
- Pulido, F.J., M. Díaz y S. J. Hidalgo. 2001. Size-structure and regeneration of holm oak (*Quercus ilex*) forests and dehesas: effects of agroforestry use on their long-term sustainability. *Forest Ecology and Management* 146: 1-13.
- Rejmánek, M. y D. M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.
- Retana J., J. M. Espelta, M. Gracia y M. Riba. 1999. Seedling recruitment in holm-oak forests. Páginas 89-103. En: F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot, editores. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Rey, P. J. y J. M. Alcántara. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- Rodà, F., J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editors). 1999. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, Berlín, Alemania.

- Sack, L., P. J. Grubb y T. Marañón. 2003. The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in southern Spain. *Plant Ecology* 168: 139-163.
- Salvador, R. y F. Lloret. 1995. Germinación en el laboratorio de varias especies arbustivas mediterráneas: efecto de la temperatura. *Orsis* 10: 25-34.
- Santos, T. y J. L. Tellería. 1997. Vertebrate predation on Holm oak, *Quercus ilex*, acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management* 98: 181-187.
- Schemske, D.W., B. C. Husband, M. H. Ruckelshaus, C. Goodwillie, I. M. Parker y J. G. Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality, and the effectiveness of seed dispersal by animals. Páginas 15-29. En: T. H. Fleming y A. Estrada, editores. *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Schupp, E. W. y M. Fuentes. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience* 2: 267-275.
- Siscart, D., V. Diego y F. Lloret. 1999. Acorn ecology. Páginas 75-86. En: F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot, editores. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Tellería, J. L., T. Santos y M. Alcántara. 1991. Abundance and food searching intensity of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) in fragmented forests. *Journal of Mammalogy* 72: 183-187.
- Terradas J. 1999. Holm oak and holm oak forests: An introduction. Páginas 3-13. En: F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot, editores. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Tilman, D. y P. Kareiva (editores). 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, EEUU.
- Torres, E. 2003. Experiencias sobre regeneración natural de alcornoque (*Quercus suber* L.). *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 15: 37-47.
- Tranquillini, W. 1979. Physiological ecology of the alpine timberline: tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps. Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Troumbis, A. Y. 1991. Zoochory and seed bank persistence in mediterranean type shrublands. Páginas 287-293. *Proceedings of the Sixth International Conference on Mediterranean Climate Ecosystems*, Maléme (Creta), Grecia.
- Turner, M. G., R. H. Gardner y R. V. O'Neill. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer-Verlag, Nueva York, EEUU.
- Valladares, F. 2004. El ambiente lumínico de los sotobosques ibéricos. *Quercus* 215: 28-34.
- Valladares, F. y B. Guzmán-Asenjo. 2004. Canopy structure and spatial heterogeneity of light in two understory layers of an abandoned holm oak forest. *Plant Ecology* (en prensa)
- Vázquez, F. M. 1998. Semillas de *Quercus*. *Biología, ecología y manejo*. Consejería de Agricultura y Comercio. Badajoz.
- Verdú, M. 2000. Ecological and evolutionary differences between Mediterranean seeders and resprouters. *Journal of Vegetation Science* 11: 265-268.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1994. Correlations between the abundances of fruits and frugivorous birds: the effect of temporal autocorrelation. *Acta Oecologica* 15: 791-796.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1995. Dispersión y predación predispersiva de semillas en *Pistacia lentiscus*. *Studia Oecologica* 12: 169-178.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1996a. Postdispersal seed predation in a Mediterranean patchy landscape. *Acta Oecologica* 17: 379-391.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1996b. Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology* 10: 275-280.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1998. Ecological causes, function, and evolution of abortion and parthenocarpy in *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae). *Canadian Journal of Botany* 76: 134-141.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 2002. Ecología reproductiva de *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae): un acronismo evolutivo en el matorral mediterráneo. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 57-65
- VVAA, 2000. Lista Roja de la Flora Vasculare Española (valoración según categorías UICN). *Conservación Vegetal*, 6 (extra): 11-38.
- Wiens, J. A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. Páginas 9-31. En: M. J. Hutchings, E. A. John y A. J. A. Stewart, editores. *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell, Oxford, Inglaterra.
- Wunderle, J. M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 223-235.
- Zavala M. A., J. M^o. Espelta y J. Retana. 2000. Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of holm oak - Aleppo pine forests. *The Botanical Review* 66: 119-149.

