

**Factores que condicionan la regeneración natural
de especies leñosas en un bosque mediterráneo
del sur de la Península Ibérica**



**Ignacio M. Pérez Ramos
Sevilla, 2006**

AGRADECIMIENTOS

Como dicen que es de bien nacido ser agradecido y mi madre me parió muy bien (en plena “Feria de Abril” y con casi cuatro kilos de peso), no tengo más remedio que dedicar gran parte de esta Tesis a todas esas personas que han hecho posible que este sueño sea hoy una realidad. Y aunque nunca podré olvidar todo lo que han hecho por mí cada una de ellas, qué mejor manera de mostrar mi eterno agradecimiento que de forma escrita, para que así pueda durar siempre.

En primer lugar, mi más sincera gratitud y admiración a Teodoro Marañón, mi único director de Tesis, por haber confiado en mí desde el principio y haberme enseñado tanto sobre el mundo de la investigación. Su admirable paciencia, su gran sentido práctico y su carácter crítico y riguroso han sido fundamentales para poder llevar a cabo esta Tesis.

Otras muchas personas relacionadas con la ciencia también han aportado su pequeño (pero importante) “granito de arena”, ayudándome de diversas formas. Miguel Ángel Zavala hizo de perfecto anfitrión en la Universidad de Alcalá de Henares, me aconsejó en innumerables ocasiones sobre cuestiones relacionadas con la Estadística y supo acercarme la modelización como herramienta útil para el análisis de datos. Rafael Villar me ofreció su inestimable ayuda desde el principio, tratando de resolver mis múltiples dudas y asesorándome sobre diferentes aspectos del crecimiento de plántulas, tanto en el campo como en el análisis de datos. Fernando Valladares fue esencial en la caracterización de la luz y en el análisis de fotografías hemisféricas, contagiándome además de energía y positivismo durante los interminables muestreos. Con Jorge Lobo y J. Ramón Verdú pude adentrarme en el fascinante mundo de los coleópteros coprófagos; gracias a su colaboración y entusiasmo en los trabajos de campo, así como a su importante aportación en las diferentes publicaciones, pudimos profundizar sobre esta novedosa interacción que tuve la suerte de “descubrir” en mis queridos Alcornocales. Juan Arroyo ejerció de tutor inmejorable durante mis cursos de doctorado, ofreciéndome su atención y generosidad cada vez que lo necesité. Pedro Jordano me aconsejó sobre el diseño experimental realizado para estimar la tasa de depredación de bellotas. Regino Zamora fue una pieza clave en la colaboración de los diferentes proyectos de investigación, así como en la coordinación de las muchas reuniones de grupo. Luis Ventura, Antonio Jordán y Lorena Martínez-Zavala hicieron posible la toma de muestras de suelo para su posterior análisis físico-químico. Juan

Cara me ayudó a elaborar los mapas topográficos y las fotografías aéreas de las parcelas de estudio. Malole Díaz-Villa me ayudó en la identificación de muchas especies herbáceas y me prestó parte de sus datos de cobertura y diversidad. J. Antonio Hódar y Jorge Castro me invitaron a participar durante dos años consecutivos en un curso sobre Restauración de bosques y de esta forma permitieron acercarme un poco más al plano de la docencia, aunque esta vez desde el otro lado. Abelardo Aparicio me tendió la mano siempre que lo necesité y supo llevar majestuosamente todas las labores de gestión del grupo EVOCA. Jonathan Silvertown y Miguel Franco me acogieron amistosamente en las Universidades de Milton Keynes y Plymouth, respectivamente, a la vez que me aportaron numerosas ideas para mi trabajo.

Una parte importante de este trabajo se la debo a mis compañeros “precarios”, futuras promesas de la investigación y mejores personas, con los que compartí momentos irrepetibles. A Maite le debo mucho más de lo que ella pueda imaginarse; su enorme capacidad de trabajo durante su etapa de “iniciación a la explotación”, su inigualable paciencia conmigo, su lealtad y su incondicional ayuda y aporte de ideas han hecho de ella a la perfecta compañera. Itziar, mi compañera en la distancia, me hizo sentir como en casa durante mis estancias en Madrid e incluso me ofreció la suya en Alcalá de los Gazules; su ayuda en diferentes muestreos de campo, su constante apoyo y derroche de alegría y su total aportación en los análisis de modelización fueron vitales para el desarrollo de mi Tesis. Paco, mi compañero de aventuras y desventuras en “el Picacho”, tuvo que aguantar como el que más mis quejas y lamentos sobre el duro trabajo de campo e hizo mucho más fácil y ameno todo el tiempo que pasé en Los Alcornocales; nuestras interminables charlas sobre ciencia (y sobre quién nos mandarían a meternos en esto) y su generosidad tanto a la hora de facilitarme los datos climatológicos como en el préstamo de un sinfín de materiales (incluida su casa de alquiler) no podré olvidarlos nunca. Con el resto de compañeros de EVOCA y REDBOME viví momentos muy buenos, tanto dentro como fuera de las aulas. En especial, J. Luis Quero siempre me ofreció su ayuda en el manejo de los aparatos y participó en algunos muestreos de campo al inicio de mi Tesis. Con Rita y Chechu tuve la oportunidad de compartir momentos muy divertidos en algún que otro viaje, a la vez que supieron escucharme y aconsejarme. Sara y Rorro, dos amigas con mayúsculas, me hicieron mucho más agradables las comidas en Reina Mercedes, con las que tuve la suerte de compartir numerosas charlas sobre el trabajo y la vida en general.

Aunque es cierto que el dinero no da la felicidad, hay que reconocer que todo ha sido mucho más fácil gracias a una beca de Formación de Profesorado Universitario, concedida por el Ministerio de Educación y Ciencia, a través de la cual también he podido disfrutar de algunas estancias breves en otras Universidades de España y del extranjero. Además, los gastos necesarios para el completo desarrollo de la Tesis han sido cubiertos por los proyectos HETEROMED (REN2002-04041-C02-02) y DINAMED (CGL2005-05830-C03-01).

También debo agradecer a la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, así como a Felipe Oliveros (director del Parque Natural Los Alcornocales durante el período de estudio) y al resto del personal técnico del Parque (especialmente a Begoña Garrido) por las facilidades ofrecidas durante el trabajo de campo.

El extenso trabajo de campo y laboratorio que ha acarreado este estudio de investigación no hubiera sido posible sin la ayuda de: Lola, Adolfo, Fen, Coral, Migue, Edu y Ana, además de otros muchos amigos no vinculados estrechamente a este mundo que, de manera desinteresada, se atrevieron a acompañarme al campo durante uno o varios días (incluso alguno repitió) y yo abusé “cariñosamente” de su confianza. Gracias a: Javi, Raúl, Patri, Nina, Raquel, Zoila, Chema, Boli, Ale, Regina, Mar, etc. y en especial a mis primos: Miriam, Luz M^a y, sobre todo, Marco Antonio (porque fue el que más se mojó - literalmente hablando - y además sé que le hace especial ilusión que aparezca su nombre en esta Tesis). Tampoco puedo olvidarme de la ayuda aportada por mi *Nissan Terrano* (más conocido como “Bellotín”), que supo sacarme de más de un apuro y meterme en otros, y por mi amigo más fiel – mi perro Barny – que me hizo una compañía inmejorable y se vio obligado a echar un sinfín de horas extra en el campo. En este apartado me gustaría resaltar mi gratitud a Carmen Navarro, mi eterna compañera y amiga, que me ofreció su ayuda de manera incondicional, me aportó serenidad y alegría y se implicó como la que más en el trabajo de campo y laboratorio durante todo mi primer año de Tesis. Por otro lado, mi “medio primo” Manuel Langa fue el creador del diseño y los dibujos de la portada de esta Tesis, a la vez que me aportó sabios consejos sobre el formato general de la misma. A todos ellos, así como al resto de mis amigos de toda la vida, a mis familiares y hermanos y a mis compañeros de facultad, les agradezco en el alma su constante cariño y apoyo durante estos cuatro años y pico, sin el cual hubiera sido mucho más difícil superar este reto.

También me gustaría agradecerles a mis tíos Pepi y Antonio el haberme abierto las puertas de su casa durante mis estancias en Madrid y haberme hecho sentir como uno más en la familia.

Sin lugar a dudas, la labor de mis padres - Ignacio y M^a Carmen - ha sido imprescindible para poder llegar hasta aquí, no sólo por haberme dado la vida sino también por saber regalarme las suyas cada día de manera incondicional. Lo dejaron todo de lado para atenderme cada vez que necesité su ayuda, pasando por la compra de comida y otros materiales, la construcción de artilugios experimentales (como jaulas o trampas) e, incluso, las arduas labores de campo. La verdad es que, por más que lo intente, siempre me quedaré corto a la hora de agradecerles su infinito cariño y apoyo durante todos estos años. Por último, no tengo palabras suficientes para agradecerle a Rocío todo lo que ha hecho por mí desde que comencé esta aventura; su inestimable ayuda tanto en la fase de recogida de datos en el campo como en la de escritura, su inacabable apoyo en los momentos de flaqueza, su capacidad para escucharme y saber estar ahí siempre que lo necesité, su inmenso cariño y su manera de hacerme sentir tan feliz son mucho más de lo que nunca pude imaginar. A ellos tres, como símbolo de mi más sincera gratitud, va dedicada esta Tesis.

Nacho
(Noviembre 2006)

A mis padres

A Rocío

*La ciencia es respecto del alma
lo que es la luz respecto de los ojos,
y si las raíces son amargas,
los frutos son muy dulces.*

(Aristóteles)

ÍNDICE

Página

CAPÍTULO 1. Introducción general. Descripción del área y las especies de estudio ... **1**

MARCO CONCEPTUAL GENERAL: PATRONES DE REGENERACIÓN NATURAL EN AMBIENTES HETEROGÉNEOS . 3

OBJETIVOS GENERALES Y ESTRUCTURA DE LA TESIS 5

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA GENERAL DE ESTUDIO 10

Localización geográfica ... 10

Medio Físico . 10

Vegetación 12

Aprovechamientos de los recursos .. 15

DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS EXPERIMENTALES DE BOSQUE .. 16

Localización geográfica .. 16

Descripción geomorfoedáfica y ambiental .. 19

Vegetación 20

DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES LEÑOSAS DE ESTUDIO 23

Quercíneas .. 23

Lianas o trepadoras 27

Otras especies arbustivas o arborescentes 28

BIBLIOGRAFÍA .. 37

CAPÍTULO 2. Patrones de emergencia y supervivencia de plántulas a nivel de comunidad . **43**

INTRODUCCIÓN . 45

Objetivos . 47

MATERIAL Y MÉTODOS	...	48
Diseño experimental y métodos de muestreo	..	48
Medidas ambientales	..	50
Análisis de datos	.	52
RESULTADOS	..	55
Abundancia y composición de especies en el banco de plántulas	.	55
Variabilidad interanual en la densidad de plántulas	..	57
Factores que condicionan la abundancia de plántulas emergidas	.	59
Curvas de emergencia y supervivencia de plántulas		61
Factores que afectan a la supervivencia de plántulas	..	63
DISCUSIÓN		69
Evaluación de la capacidad regenerativa de especies leñosas	..	69
Variabilidad interanual en la densidad de plántulas	..	73
Factores que condicionan la emergencia y supervivencia de plántulas		74
BIBLIOGRAFÍA	..	79

CAPÍTULO 3. Efectos ecológicos de la práctica de rozas y aclareos de matorral

. 85

INTRODUCCIÓN	.	87
Objetivos	.	90
MATERIAL Y MÉTODOS	...	91
Diseño experimental y muestreo	..	91
Análisis de datos	...	91
RESULTADOS	...	95
Efecto sobre las variables del medio físico	.	95
Efecto sobre la comunidad de leñosas		97
Efecto sobre la comunidad de herbáceas	...	103
DISCUSIÓN		111
Efecto de rozas y aclareos sobre la comunidad de leñosas		111

Efecto de rozas y aclareos sobre la comunidad de herbáceas	..	115
Propuestas para el manejo		119
BIBLIOGRAFÍA	..	121

CAPÍTULO 4. Producción y depredación pre-dispersiva de bellotas **127**

INTRODUCCIÓN	..	129
Objetivos	..	133
MATERIAL Y MÉTODOS	.	134
Diseño experimental y muestreo	..	134
Análisis de datos	..	138
RESULTADOS	...	140
Producción de bellotas		140
Proporción de abortos y pérdidas por depredación pre-dispersiva	.	145
Efecto de la infestación por larvas sobre la germinación de bellotas	.	147
DISCUSIÓN		149
Producción de bellotas	...	149
Proporción de abortos y pérdidas por depredación pre-dispersiva	.	153
Efecto de la infestación por larvas sobre la germinación de bellotas	.	155
BIBLIOGRAFÍA	..	157

CAPÍTULO 5. Patrones de depredación post-dispersiva de bellotas **161**

INTRODUCCIÓN	..	163
Objetivos	..	165
MATERIAL Y MÉTODOS	.	166
Diseño experimental y muestreo	..	166
Análisis de datos	..	170

RESULTADOS	...	173
Efecto del enterramiento	.	173
Efecto de la disponibilidad natural de bellotas		173
Efecto del tipo de micrositio	...	177
Modelos de depredación post-dispersiva		177
Principales agentes depredadores. Establecimiento de plántulas	..	185

DISCUSIÓN		186
-----------	--	-----

BIBLIOGRAFÍA	..	193
--------------	----	-----

CAPÍTULO 6. Coleópteros coprófagos consumidores de bellotas **197**

INTRODUCCIÓN	..	199
Objetivos	..	201

MATERIAL Y MÉTODOS	.	202
Descripción de la especie de coleóptero	.	202
Diseño experimental y métodos de muestreo	..	203
Análisis de datos	..	207

RESULTADOS	...	208
Experimentos de campo	.	208
Experimentos de laboratorio	..	217

DISCUSIÓN		220
<i>Thorectes lusitanicus</i> como depredador de semillas	.	220
<i>Thorectes lusitanicus</i> como dispersor de semillas	.	225

BIBLIOGRAFÍA	..	227
--------------	----	-----

CAPÍTULO 7. Ecología comparada de plántulas **.. 231**

INTRODUCCIÓN	..	233
Objetivos	..	235

MATERIAL Y MÉTODOS	. 236
Diseño experimental	.. 236
Análisis de datos	.. 240
RESULTADOS	... 244
Diferencias entre micrositios	.. 245
Factores que condicionan el reclutamiento durante el estadio de semilla-plántula	.. 248
Efecto del encharcamiento sobre la germinación de bellotas	.. 255
DISCUSIÓN	257
Factores que condicionan el reclutamiento durante el estadio de semilla-plántula	.. 257
Variación de las especies en la ecología de regeneración	262
BIBLIOGRAFÍA	.. 264

CAPÍTULO 8. Crecimiento de plántulas . 271

INTRODUCCIÓN	.. 273
Objetivos	.. 275
MATERIAL Y MÉTODOS	. 276
Diseño experimental y muestreo	.. 276
Análisis del crecimiento	.. 277
Análisis de datos	.. 278
RESULTADOS	... 280
Diferencias entre micrositios	.. 280
Diferencias entre especies	. 284
Factores que condicionan el crecimiento de plántulas	.. 285
DISCUSIÓN	288
Factores que condicionan el crecimiento de plántulas	.. 288
Diferencias entre especies	. 292
BIBLIOGRAFÍA	.. 294
ANEXO DE TABLAS	. 299

CAPÍTULO 9. Síntesis y análisis comparado del proceso de reclutamiento en las dos especies de *Quercus* . . . 303

INTRODUCCIÓN	..	305
Objetivos	..	306
MATERIAL Y MÉTODOS	.	306
Cálculo de probabilidades de transición 306
Distribución de brinzales entre micrositios	..	308
RESULTADOS	...	309
Fases críticas en el proceso de reclutamiento. Diferencias entre especies	..	309
Patrones espaciales de reclutamiento	.	310
Distribución de brinzales entre micrositios	..	314
DISCUSIÓN		288
Fases críticas en el proceso de reclutamiento	..	316
Diferencias entre especies en la ecología de regeneración	.	317
Patrones espaciales de reclutamiento	.	318
BIBLIOGRAFÍA	..	322

DISCUSIÓN GENERAL 327

Factores que condicionan la regeneración en especies leñosas	...	329
Factores bióticos	...	329
Factores abióticos	.	330
Factores intrínsecos	.	332
Factores antrópicos	...	334
BIBLIOGRAFÍA	..	336

CONCLUSIONES 341



CAPÍTULO 1



Introducción general

Descripción del área y las especies de estudio

MARCO CONCEPTUAL GENERAL: PATRONES DE REGENERACIÓN NATURAL EN AMBIENTES HETEROGÉNEOS

La gran confluencia de especies vegetales que aparentemente comparten los mismos recursos ecológicos, puede llegar a poner en entredicho la teoría de segregación de las especies y los modelos teóricos que predicen la coexistencia de las mismas en ambientes heterogéneos (Tilman & Pacala, 1993). Esto ha conllevado que algunos trabajos más recientes hayan reducido la escala espacial en el estudio de la partición de recursos entre las especies, y se hayan centrado en otras fases anteriores de sus ciclos de vida (Baraloto & Goldberg, 2004). Precisamente, el concepto de nicho de regeneración (Grubb, 1977) nació para explicar esta aparente paradoja de plantas que coexisten sin diferir en el uso de recursos básicos, pero sin embargo pueden tener diferentes requerimientos durante las fases iniciales de sus ciclos de vida. De hecho, los cambios más drásticos de las poblaciones de árboles ocurren durante las fases de semilla y plántula (Harper, 1977; Harcombe, 1987), repercutiendo en la dinámica poblacional y en la distribución de los adultos de la especie en cuestión (Grubb, 1977; Ricklefs, 1977).

La regeneración de cualquier especie debe ser considerada como una serie concatenada de procesos, cada uno de los cuales puede influir decisivamente en el resultado final (Harper, 1977; Schemske et al., 1994). El éxito de la regeneración depende del cumplimiento conjunto y sucesivo de las diferentes etapas que constituyen el ciclo, de modo que el fallo en un solo eslabón de la cadena puede significar el fracaso de la regeneración (Houle, 1995; Jordano & Herrera, 1995). Así, el reclutamiento exitoso de nuevos individuos en la población puede estar condicionado por la cantidad de semillas producidas y dispersadas, por la disponibilidad de micrositios adecuados para la germinación y el establecimiento de las plántulas, así como por la actividad de los animales depredadores de semillas y de los herbívoros que consumen plántulas y juveniles (Schupp, 1995; Schupp & Fuentes, 1995; Hulme, 1997; Jordano et al., 2002). Dado que la mayoría de los factores anteriores varían dependiendo del tipo de microhábitat, la distribución espacial de propágulos y plántulas puede alterar sus probabilidades de supervivencia (Callaway, 1992; Ribbens et al., 1994; Crawley & Long, 1995; Rey & Alcántara, 2000b; Rousset & Lepart, 2000). En este sentido, a lo largo de todo el gradiente de heterogeneidad que ofrecen los ecosistemas mediterráneos, aparecerán parches o micrositios de alta calidad para la regeneración y otros menos aptos para el reclutamiento de una determinada especie

en cuestión. Por tanto, se hace imprescindible considerar los patrones espaciales para obtener una información precisa sobre los factores abióticos y bióticos que limitan la regeneración poblacional, y la propia dinámica sucesional de la vegetación (Jordano & Herrera, 1995; Schupp & Fuentes, 1995; Pacala et al., 1996; Nathan & Muller-Landau, 2000; Rey & Alcántara, 2000a).

La heterogeneidad ambiental que presentan los sistemas mediterráneos puede estar generada tanto por factores abióticos como bióticos. A gran escala, la heterogeneidad viene determinada fundamentalmente por la topografía del terreno y las características climáticas (Turner et al., 2001), mientras que a una escala menor puede ser el resultado de la variabilidad en las propiedades físico-químicas del suelo, la microtopografía o las condiciones microclimáticas. Por otro lado, los propios organismos integrantes de estos ecosistemas (tanto plantas como animales) son unos de los principales generadores de heterogeneidad (Pickett & Rogers, 1997), pudiendo modificar las condiciones microambientales del sitio en el que viven. En este sentido, existen organismos clave considerados como “ingenieros del ecosistema” (Jones et al., 1994; Lawton & Jones, 1995), que pueden afectar de manera relevante al funcionamiento de toda la comunidad mediante la modificación de los recursos disponibles para el resto de sus integrantes. Finalmente, las perturbaciones (tanto naturales como de origen antrópico) constituyen también importantes eventos generadores de heterogeneidad. De hecho, el ser humano se ha convertido en el principal modificador de los ecosistemas, generando nuevos paisajes que pueden afectar a la persistencia de muchas especies, especialmente cuando la escala de fragmentación es superior a la que los individuos son capaces de responder (Stewart et al., 2000).

La gran heterogeneidad ambiental que ofrecen estos bosques (Hutchings et al., 2000; Valladares, 2004) y el efecto diferencial que ejercen las condiciones microambientales sobre la regeneración de las distintas especies (Harper, 1977), confieren un carácter multidimensional al concepto de nicho de regeneración, que hace enormemente compleja su caracterización en comunidades tan diversas.

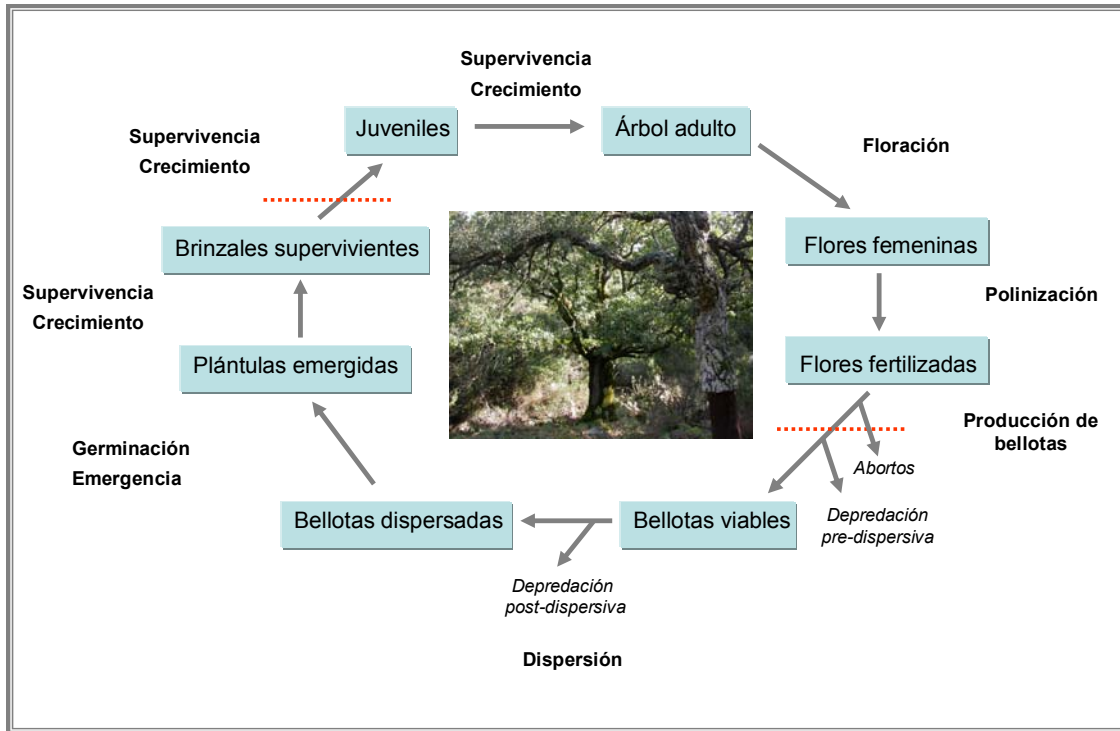
OBJETIVOS GENERALES Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

El objetivo general de este trabajo ha sido el estudio del proceso de regeneración natural de las principales especies leñosas que dominan el dosel de un bosque típicamente mediterráneo (dentro del Parque Natural Los Alcornocales), tratando de discernir los principales factores que están condicionando el éxito durante las primeras fases de sus ciclos regenerativos.

En un primer bloque (**capítulos 2 y 3**) se discuten los resultados obtenidos en un estudio a nivel de comunidad, donde se ha evaluado comparativamente la respuesta a diversos factores (bióticos, ambientales y antrópicos) en las principales especies leñosas que predominan en el área de estudio, durante el estadio inicial de plántula. En un segundo bloque (**capítulos del 4 al 9**), se ha profundizado en el estudio a nivel de población de las dos especies de *Quercus* que dominan estos bosques (*Q. suber* y *Q. canariensis*), debido a su baja eficiencia en el proceso de reclutamiento registrada en el experimento anterior. Para ello, se han analizado secuencialmente las fases iniciales de sus ciclos regenerativos, desde la producción de semillas hasta el establecimiento exitoso de plántulas y brinzales, tratando de identificar dónde se producen los “cuellos de botella” y cuáles son los principales factores (abióticos y bióticos) que están limitando en cada caso el éxito de transición a la siguiente fase (**Figura 1.1**).

El análisis del proceso de reclutamiento temprano de las dos especies de *Quercus* ha sido abordado mediante una aproximación espacialmente implícita, con dos niveles jerárquicos de estudio. Por un lado, se ha trabajado dentro de un contexto espacial a gran escala, de modo que la mayor parte de los experimentos han sido llevados a cabo en diferentes sitios de bosque (dentro de los límites del Parque Natural), sometidos a distintos grados de manejo y conservación. Y, por otro lado, se ha considerado un nivel de heterogeneidad a pequeña escala, haciéndose distinción entre los principales tipos de micrositios que constituyen el mosaico ambiental que ofrecen estos bosques.

Figura 1.1 Fases y procesos del ciclo de regeneración en las dos especies de *Quercus*. Entre líneas discontinuas se ha delimitado el período de fases en el que se encuentra enmarcado el estudio.



Además de este primer capítulo introductorio, donde también se llevará a cabo un análisis descriptivo del área y las especies de estudio, la presente memoria de Tesis ha sido estructurada en los siguientes capítulos descritos a continuación:

Capítulo 2. Patrones de emergencia y supervivencia de plántulas a nivel de comunidad

Mediante una aproximación observacional, en este capítulo se ha tratado de evaluar la capacidad regenerativa de toda la comunidad de especies leñosas que dominan el dosel de tres sitios de bosque localizados en el Parque Natural Los Alcornocales, durante un período de tiempo de cuatro años. Para ello, se ha determinado la composición, abundancia y variabilidad interanual en el banco de plántulas, en comparación con la abundancia relativa de cada especie en el dosel arbóreo-arbustivo. Además, se ha caracterizado detalladamente la heterogeneidad de estos bosques, a muy pequeña escala espacial, con el fin de determinar cuáles son los

principales factores (tanto abióticos como bióticos) que condicionaron el éxito en las fases de emergencia y supervivencia de plántulas de cada una de ellas.

Capítulo 3. Efectos ecológicos de la práctica de rozas y aclareos de matorral

En este capítulo se han evaluado los efectos de una de las prácticas silvícolas más comunes en los bosques de alcornocal (cuyo principal fin es la facilitación de las labores de extracción de corcho) sobre diferentes aspectos de la estructura del bosque, diversidad de especies herbáceas y regeneración natural de las principales especies leñosas que constituyen la comunidad. En base a estos resultados, se proponen al final una serie de recomendaciones prácticas para ser incorporadas en los planes de manejo, con el fin de conseguir una productividad sostenible dentro de un marco de preservación de la biodiversidad y la regeneración natural de estos bosques.

Capítulo 4. Producción y depredación pre-dispersiva de bellotas

La producción de bellotas en las dos especies de *Quercus* (*Quercus canariensis* y *Quercus suber*) ha sido estimada, durante tres años consecutivos, en un total de 50 árboles repartidos en tres sitios de bosque. Una vez en el laboratorio, se ha cuantificado la proporción de pérdidas por desarrollo incompleto del embrión (abortos) así como por depredación pre-dispersiva, tanto por larvas de insectos como por la acción de vertebrados (aves y pequeños mamíferos). Posteriormente, se ha estudiado experimentalmente el efecto del ataque de larvas sobre el proceso de germinación de las bellotas, con el fin de determinar la proporción real de pérdida de propágulos durante estas primeras fases del ciclo de regeneración natural de ambas especies.

Capítulo 5. Patrones de depredación post-dispersiva de bellotas

El objetivo principal de este capítulo ha sido evaluar, de manera comparativa, el papel de la depredación post-dispersiva de semillas en las dos especies de *Quercus*, haciendo énfasis tanto en su importancia en términos cuantitativos para la regeneración, como en su variabilidad espacio-temporal a distintas escalas. Para ello, se han empleado tanto aproximaciones categóricas como continuas, construyéndose en este último caso modelos de depredación de semillas en función de diferentes variables, tales como la luz, la cubierta vegetal o el peso de la bellota. Además, se ha evaluado el impacto de las exclusiones temporales de grandes herbívoros (cercados cinegéticos), al tratarse de una medida cada vez más habitual en los programas de

manejo y conservación del Parque, llevados a cabo con el fin de promover la restauración de la cubierta vegetal en aquellas zonas afectadas por la pérdida de regeneración natural de estas especies, especialmente de las masas de alcornoque (Anónimo, 2005).

Capítulo 6. Coleópteros coprófagos consumidores de bellotas

En este capítulo se ha documentado un novedoso y sorprendente caso de interacción entre un coleóptero coprófago (*Thorectes lusitanicus*) y las semillas de las dos quercíneas de estudio, que revela la importancia de esta especie de escarabajo como depredador y dispersor secundario de bellotas. Mediante experimentos de campo, se ha estimado tanto la abundancia de *T. lusitanicus* como su tasa de manipulación de bellotas para las dos especies de *Quercus*, en diferentes tipos de hábitats así como en sitios de bosque con cargas ganadera y cinegética altamente contrastadas. Mediante experimentos de laboratorio, se ha verificado su capacidad depredadora y se ha comprobado si presentaba algún tipo de predilección por una u otra especie de *Quercus*.

Capítulo 7. Ecología comparada de plántulas

Mediante siembras experimentales en el campo, se ha estudiado el efecto de los principales factores que condicionaron el éxito durante las diferentes fases del estadio de plántula (germinación, emergencia y supervivencia), en las dos especies de *Quercus* que coexisten en el Parque. De manera complementaria, mediante experimentos de laboratorio, se ha evaluado el impacto del encharcamiento sobre las primeras fases de sus ciclos regenerativos. Para conseguir estos objetivos, se han calibrado modelos de germinación, emergencia y supervivencia de plántulas a lo largo de un gradiente de luz y disponibilidad de agua, y se han empleado herramientas de estadística clásica para comparar el éxito de cada fase en los diferentes micrositios.

Capítulo 8. Crecimiento de plántulas

En este capítulo han sido estudiados, en condiciones naturales, diferentes parámetros del crecimiento de plántulas en las dos especies de estudio, tratando de identificar los principales factores que regulan estos parámetros durante el primer y segundo año de vida de la plántula. El aumento en biomasa aérea de las plántulas se ha cuantificado a lo largo de un gradiente de luminosidad y, a través de un mecanismo de irrigación

durante el verano, se ha evaluado el efecto retardado de la adición de agua, tratando de simular episodios esporádicos de veranos lluviosos.

Capítulo 9. Síntesis y análisis comparado del proceso de reclutamiento

En este capítulo se han integrado todas las fases del reclutamiento temprano analizadas en los capítulos 4, 5, 6, 7 y 8, con el fin de obtener una visión global del ciclo de regeneración de ambas especies de *Quercus*, identificar las fases y procesos más limitantes para el reclutamiento, y determinar si existen conflictos demográficos entre las diferentes fases del ciclo. Además, se ha estudiado la influencia del tipo de micrositio sobre las diferentes probabilidades de transición, con el fin de caracterizar las condiciones del medio donde regenera de manera más eficiente cada especie. Finalmente, mediante una aproximación observacional, se ha comprobado si la distribución de plántulas de más de un año (brinzales) es azarosa o bien es consecuencia de un conjunto de procesos microhábitat-dependientes.

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA GENERAL DE ESTUDIO

Localización geográfica

El estudio se encuentra enmarcado en las unidades geográfico-paisajísticas del Macizo del Aljibe y Sierras del Campo de Gibraltar, localizadas en el extremo occidental de la Cordillera Penibética, al suroeste de la provincia de Cádiz y al oeste de la de Málaga. Estos enclaves montañosos pertenecen al Parque Natural Los Alcornocales, que fue declarado espacio protegido de la Comunidad Autónoma Andaluza por la Ley 2/89 (BOJA 27/07/89). En la actualidad, ocupa una superficie de 167.767 ha, repartidas en 17 municipios (16 pertenecientes a la provincia de Cádiz y uno a la de Málaga).

Medio físico

El relieve es accidentado y con fuertes pendientes, con alturas que no superan en general los 900 m (exceptuando el Pico del Aljibe, también conocido como Pilita de la Reina, con 1092 m de altitud sobre el nivel del mar), aportándole al conjunto un fuerte aire agreste que destaca de las suaves lomas y llanuras circundantes así como del propio nivel del mar (Blanco et al., 1991).

La geología dominante está formada por areniscas oligo-miocénicas (Unidad del Aljibe), con alternancia de margas y arcillas en las zonas más bajas y presencia de afloramientos calizos dispersos (Gavala, 1929; Fontboté, 1983, 1986). Esta variabilidad geológica, junto a las variaciones geomorfológicas y microclimáticas que posee el Parque (temperatura, humedad e insolación) originan una considerable variabilidad de suelos (Bellinfante et al., 1997; Jordán et al., 1997). Entre los suelos más representativos del Parque Natural Los Alcornocales destacan las “tierras pardas forestales” (clasificados por la Soil Taxonomy como *Palixeralfs*), formados sobre las areniscas del Aljibe, y los “vertisoles” (*Typic chromoxerts*), popularmente conocidos como “bujeos”, desarrollados sobre afloramientos predominantemente arcillosos o margosos.

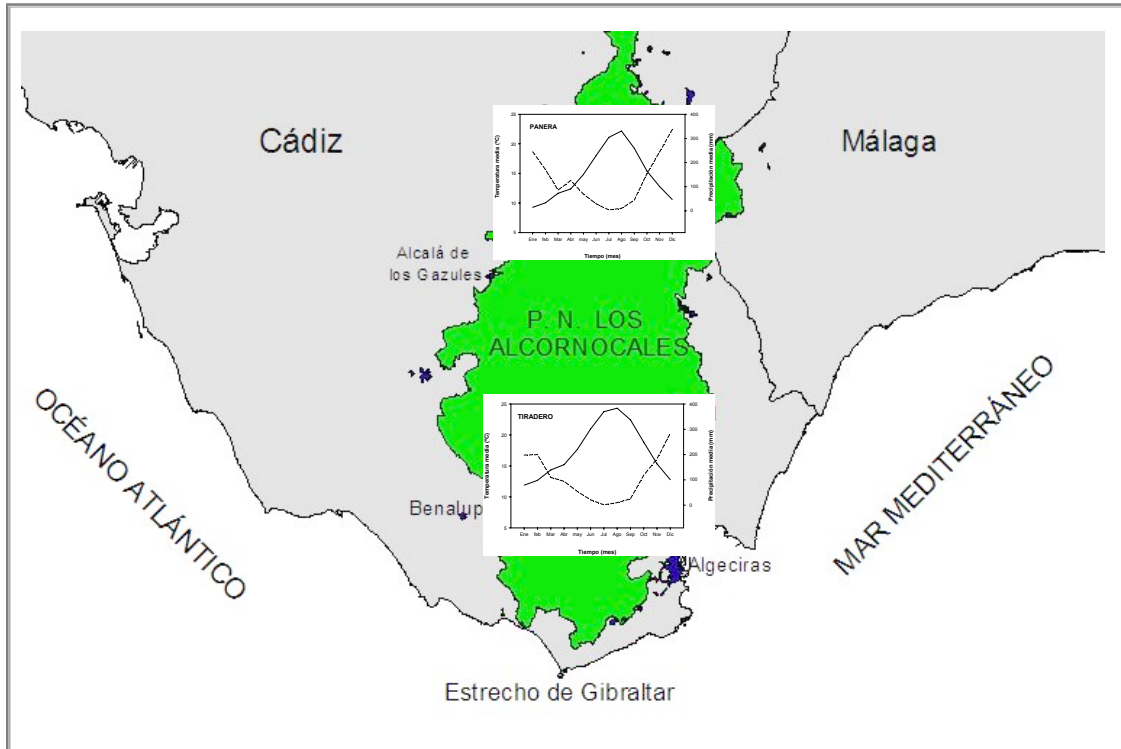
El área de estudio participa de dos grandes cuencas hidrográficas: la Mediterránea, donde vierten sus aguas los ríos Guadiaro, Guadarranque y Palmones; y la Atlántica, donde dirigen su caudal los ríos Barbate, Guadalete y Jara. Respecto a la hidrología subterránea, la aportación total supone tan sólo el 13% del caudal

superficial. En realidad, más que acuíferos propiamente dichos, aparecen venas estacionales con superficies piezométricas variables según la pluviometría anual (Blanco et al., 1991), donde el agua discurre a través de la porosidad de las capas de areniscas hasta llegar a las capas inferiores de arcillas impermeables.

El clima del Parque Natural Los Alcornocales es de tipo mediterráneo, aunque con importantes connotaciones, debido a su peculiar situación geográfica (a la entrada del Estrecho de Gibraltar) y a la disposición general de sus sistemas montañosos, frecuentemente alineados en dirección Norte-Sur. Estas sierras ejercen un importante efecto de barrera al ser el primer obstáculo que se encuentran las masas de aire frío procedentes del Atlántico, que se ven obligadas a elevarse en altura, enfriándose entonces por expansión adiabática y dando lugar a lluvias persistentes en toda la zona. Este fenómeno hace que la pluviometría sea muy elevada, con precipitaciones medias anuales que oscilan entre 763 y 1180 mm, según la cercanía al mar y la influencia del relieve montañoso (Torres, 1995). Al igual que ocurre en otras zonas con influencia de clima mediterráneo, aparece un período de déficit hídrico que puede comenzar a vislumbrarse en el suelo desde mediados de mayo y generalmente se prolonga hasta mediados de septiembre-octubre. Las temperaturas son relativamente suaves y regulares, debido a la influencia oceánica (Blanco et al., 1991; Ibarra Benlloch, 1993). La temperatura media anual se encuentra en torno a 17-18° C en las costas y zonas más occidentales, y oscila entre 13 y 16° C en las áreas topográficas más elevadas. Las heladas son prácticamente inexistentes. En la **Figura 1.2** se han representado, a modo de ejemplo, los diagramas ombroclimáticos de dos zonas del Parque muy alejadas entre sí, donde puede apreciarse el efecto de la influencia oceánica, que suaviza los valores de precipitación y temperatura mínima en aquellos puntos más cercanos a la costa.

Con respecto a los vientos, predominan los cálidos y secos del Este (conocidos como “levantes”), seguidos de los vientos frescos y húmedos del Oeste (“ponientes”), responsables de la mayor parte de las precipitaciones. Los vientos de *levante* vienen ligeramente cargados de humedad, tras su paso por el Mediterráneo, provocando nubes de estancamiento en las cumbres que determinan la presencia de nieblas espesas y persistentes (localmente conocidas como “Barbas del Levante”), al entrar en contacto con el continente y verse obligados a ascender a través de las sierras. Este fenómeno es de vital importancia para las plantas, pues supone una importante compensación hídrica que contribuye a suavizar los estragos de la sequía estival.

Figura 1.2 Representación gráfica de los diagramas ombroclimáticos en dos puntos del Parque muy alejados entre sí: *Panera* (norte) y *Tiradero* (sur). Las líneas continuas representan los valores medios de T^a , mientras que las líneas discontinuas representan los valores medios de precipitación (desde 1985 a 1997 para *Panera*; y desde 1972 a 1998 para *Tiradero*).



Vegetación

El interés botánico del área de estudio se desprende de sus peculiares condiciones orográficas, climáticas y edáficas, así como del buen estado de conservación en el que se encuentra su cubierta vegetal. El Parque Natural Los Alcornocales está localizado dentro de la zona biogeográfica Bético-Rifeña, que ha sido considerada como uno de los "puntos calientes" (*hot spots*) de biodiversidad de la Cuenca Mediterránea (Médail & Quézel, 1997). De la enorme riqueza y diversidad florística que ofrece la zona destacan: la existencia de un gran número de especies endémicas o de singularidad taxonómica, la alta frecuencia de especies criptógamas y epífitas, y la presencia de algunos relictos paleotropicales e iberoatlánticos, así como otros restos de la vegetación del Terciario o Plio-Pleistoceno (Blanco, 1989; Mejías et al., 2006).

La comunidad vegetal más ampliamente representada en el Parque la constituye el alcornoque, que son formaciones boscosas esclerófilas donde la especie dominante es el alcornoque (*Quercus suber*). Las masas más extensas se localizan sobre los sustratos ácidos de las areniscas del Aljibe, en altitudes comprendidas entre los 100 y los 700 m sobre el nivel del mar. El sotobosque del alcornoque es enormemente heterogéneo. En las solanas y sitios más secos es frecuente encontrar: *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus*, *Cistus salvifolius*, *Myrtus communis*, etc., y algunas leguminosas, tales como: *Genista linifolia*, *Ulex borgiae* o *Stauracanthus boivinii*, que generalmente son buenos indicadores de un bajo nivel de degradación. En terrenos más abiertos y perturbados pueden aparecer otras especies más heliófilas, como *Calycotome villosa*, *Cistus ladanifer*, *Phlomis purpurea* o *Lavandula stoechas*. En las zonas más frescas y umbrías son frecuentes los densos sotobosques de *Pteridium aquilinum*, *Erica arborea*, *Erica scoparia*, *Arbutus unedo*, *Viburnum tinus*, etc.

En los fondos de valle y en laderas más frescas y umbrías, el alcornoque frecuentemente se entremezcla con el quejigo moruno o quejigo africano (*Quercus canariensis*), apareciendo masas mixtas de alcornoque o, en algunos casos, manchas puras de quejigar (Ojeda et al., 2000). De hecho, en el Parque Natural Los Alcornocales se encuentran los más genuinos y mejor conservados bosques puros de *Quercus canariensis* (Sáenz de Rivas, 1970), que son bosques muy umbrosos con carácter marcescente. El sotobosque del quejigar se caracteriza por presentar un alto grado de estructuración vertical, siendo rico en epífitos y especies de hoja lauroide, tales como: *Ruscus hypophyllum*, *Viburnum tinus*, *Vinca difformis*, *Aristolochia paucinervis*, *Rubus ulmifolius*, *Crataegus monogyna*, etc., destacando además la abundancia de especies lianas o trepadoras como es el caso de *Smilax aspera*, *Hedera helix*, *Lonicera periclymenum* y *Tamus communis*.

Localizados principalmente sobre los fértiles “vertisoles”, se desarrollan comunidades de acebuchal, que se ven favorecidas por las características edafológicas de alcalinidad, texturas finas, alta pedregosidad y escasa profundidad que ofrecen este tipo de suelos, muy poco aptos para el alcornoque. Estas formaciones están dominadas en su componente arbóreo por *Olea europaea* var. *sylvestris*, generalmente acompañado de un sotobosque denso de *Pistacia lentiscus*, *Myrtus communis*, *Phillyrea latifolia*, *Rhamnus alaternus* y algunas especies de lianas, como: *Smilax aspera*, *Lonicera implexa* o *Clematis cirrhosa*.

En las zonas más altas o en laderas fuertemente azotadas por los vientos, aparecen suelos muy ácidos, lavados y pobres en nutrientes, donde frecuentemente se desarrollan matorrales de talla baja denominados localmente “herrizas”. Estas formaciones vegetales están compuestas fundamentalmente por *Erica australis*, *Calluna vulgaris*, *Cistus populifolius*, *Halimium allysoides*, etc. y la quercínea rastrera *Quercus lusitanica*.

También merecen la pena destacar las formaciones de matorral de brezal y jaral, representantes de etapas sucesionales de sustitución del alcornocal, sin olvidarnos de las zonas de pastizal, localizadas especialmente sobre suelos margosos y arcillosos de carácter vértico (“bujeos”).

Por último, merece especial atención un tipo de bosque de ribera muy característico del Parque, constituido por una vegetación de tipo lauroide, que recuerda a las verdaderas laurisilvas: los “canutos”. Este tipo de formación, caracterizado por poseer una elevada humedad ambiental permanente, suaves temperaturas y una pobreza de nutrientes en el estrato edáfico, originan un biotopo muy exclusivo donde conviven un gran número de plantas de diversas procedencias. Una parte muy importante tiene sus orígenes en la flora de laurisilva, que ocupaba el Mediterráneo durante el Terciario, cuando el clima era más cálido y húmedo. Entre éstas se encuentran el laurel (*Laurus nobilis*), el ojaranzo (*Rhododendrom ponticum*), así como un elevado número de helechos con áreas de distribución tropicales o subtropicales (Mejías et al., 2006). Otra parte la constituyen especies de climas más nortefños que, tras la retirada de los hielos de la última glaciación, sobrevivieron en estas áreas de elevada humedad ambiental, como es el caso del acebo (*Ilex aquifolium*), el aliso (*Alnus glutinosa*) o el avellanillo (*Frangula alnus*).

Para la taxonomía de las especies vegetales citadas en esta Tesis se ha seguido la Flora Vasculare de Andalucía Occidental (Valdés et al., 1987).

Aprovechamientos de los recursos

Aunque la presencia humana en el Parque Natural Los Alcornocales se remonta al Paleolítico (Blanco et al., 1991), tal y como demuestran los yacimientos de la Laguna de la Janda o la presencia del “hombre de Gibraltar” de raza Neandertal, no es hasta el III-IV milenio A. C., en el Neolítico, cuando se generalizan las manifestaciones culturales sobre la práctica totalidad del Parque (dólmenes, necrópolis, etc.), resultado de un proceso de colonización general, donde las poblaciones humanas se abastecían de la agricultura y la ganadería, alternando con la recolección y la caza (Uwe & Topper, 1988). Desde entonces, el área de estudio ha estado sometida a un sinfín de actividades, fruto de la intervención del hombre, que han dado como resultado la imagen paisajística actual que presenta el Parque. Hoy día, los principales aprovechamientos forestales del Parque Natural Los Alcornocales son: la caza, la ganadería y la extracción del corcho de los alcornoques.

En la actualidad, el aprovechamiento cinegético es uno de los recursos más importantes del área de estudio. Es tal la relevancia que ha llegado a adquirir que se ha convertido en el aprovechamiento principal de muchas fincas, dejando en segundo plano a otros, como el ganadero. Así, los espacios declarados como “cotos de caza” ocupan hoy día más del 85% de la superficie total del Parque; de éstos, alrededor del 70% han sido cercados con malla cinegética (Anónimo, 2005). El ciervo (*Cervus elaphus*), el gamo (*Dama dama*) y el muflón (*Ovis orientalis*) son los animales más demandados para la caza mayor, mientras que para la caza menor se aprovechan perdices, conejos y, sobre todo, especies de aves migratorias (fundamentalmente zorzales).

La explotación ganadera más generalizada es la vacuna (especialmente de la raza *Retinta*), quedando los ganados caprino y porcino relegados a pequeñas áreas concretas, debido al retroceso generalizado que sufrieron por el inicio del aprovechamiento de la caza mayor y los daños ocasionados por la peste porcina, respectivamente (Coca, 1999).

Pero, sin lugar a dudas, el aprovechamiento con mayor interés del Parque es la obtención del corcho de los alcornoques, con una producción media anual de 16 toneladas, que supone el 31% de la producción española y el 8% de la mundial aproximadamente (Anónimo, 2005). Esta actividad, que viene llevándose a cabo desde mediados del siglo XIX, tiene como principal objetivo la producción del tapón de

corcho. Sin embargo, la mayoría de las industrias de la zona tan sólo realizan las primeras fases de la cadena (industrias preparadoras), siendo efectuadas las fases posteriores en las grandes industrias transformadoras de Cataluña y Portugal. La saca de corcho se lleva a cabo con una periodicidad aproximada de nueve años, que puede variar en un rango de ocho a once años, de acuerdo con la climatología. Este aprovechamiento forestal lleva asociado una serie de prácticas silvícolas de limpias, entresacas, podas y rozas, con el fin de mantener el alcornocal en unas condiciones óptimas para la extracción del corcho. Estas prácticas forestales conllevan una serie de costes ecológicos que pueden afectar a la regeneración natural de las comunidades vegetales así como a la preservación de la biodiversidad de estos bosques (Pérez-Ramos & Marañón, 2003).

Otros aprovechamientos minoritarios que también son llevados a cabo dentro del Parque son: obtención de madera y leña de algunas especies de árboles, apicultura, extracción de cepas de *Erica arborea* para la fabricación de pipas y cachimbas, corta de ramas (*tarama*) de *Erica scoparia* para la fabricación de bardos y sombrajos, y recolección de setas, piñas, espárragos o tagarninas, entre otros.

DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS EXPERIMENTALES DE BOSQUE

Localización geográfica

Los diferentes estudios sobre regeneración de especies leñosas se han llevado a cabo en tres sitios experimentales de bosque, localizados en las fincas de *Tiradero*, *Buenas Noches* y *Panera*, dentro de los límites del Parque Natural Los Alcornocales (**Figura 1.3**).

En cada uno de estos sitios de bosque se delimitó una parcela experimental de 1 hectárea aproximadamente, que fue cercada con malla cinegética a finales de 1999 – principios del 2000, para evitar la interferencia del ganado y los ungulados silvestres.

La parcela experimental de *Tiradero*, localizada en la mitad sur del Parque (36° 9' 46" N, 5° 35' 39"W), se encuentra ubicada en la ladera este del cerro de "Los Gándalos", próxima a un cauce de agua transitorio que desemboca en el arroyo del "Tiradero", afluente del Palmones (**Figura 1.4a**).

El sitio de bosque de *Panera* se encuentra situado al norte del Parque (36° 31' 54"N, 5° 34' 29"W), en la ladera noroeste de una serie de picos que forman parte de “La Loma del puerto del Lentisco”, próxima a un cauce de agua transitorio que desemboca en “La Garganta de La Saucedá” y, posteriormente, en el río Hozgarganta (afluente del Guadiaro) (**Figura 1.4b**).

Por último, *Buenas Noches* se localiza en la ladera este de la “Loma del Padrón”, presentando una posición más intermedia entre las otras dos parcelas (36° 22' 56''N 5° 34'57''W). Aparecen dos cauces de agua transitorios, uno a cada lado del cercado experimental que, al igual que en el caso anterior, desembocan en “La Garganta de La Saucedá”, dentro de la cuenca del río Hozgarganta (**Figura 1.4c**).

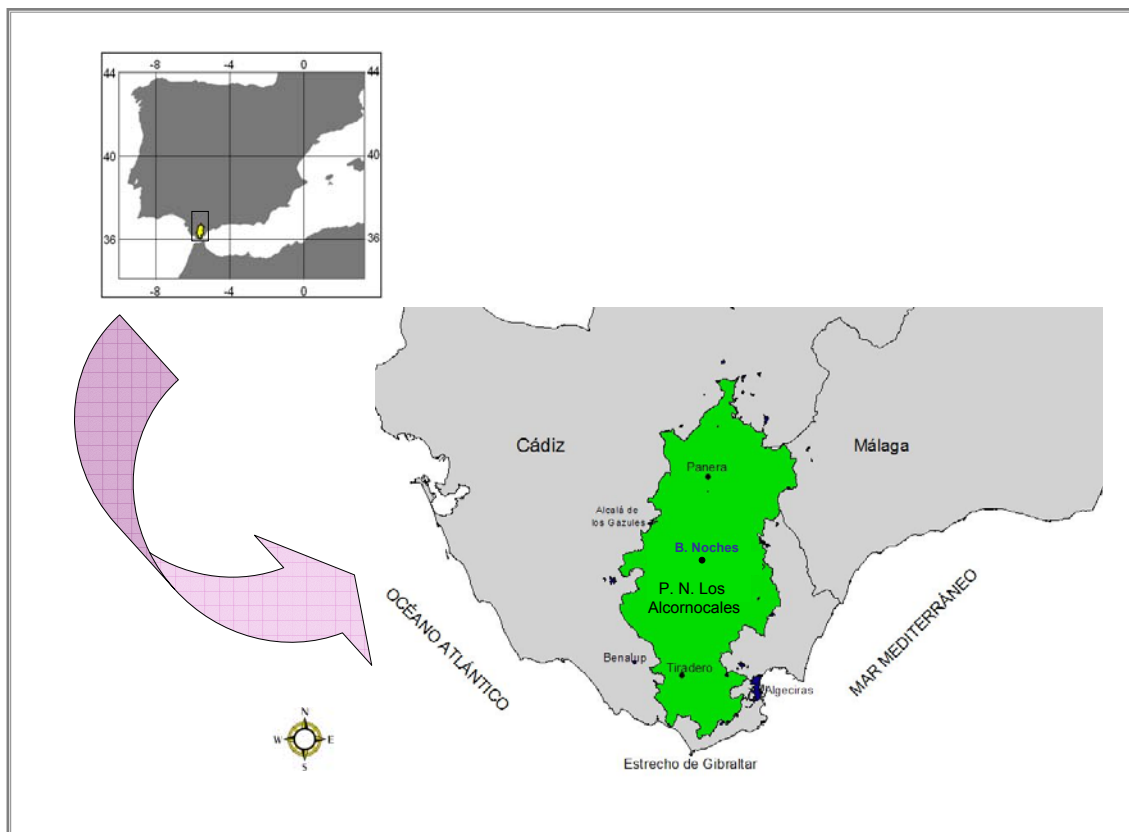
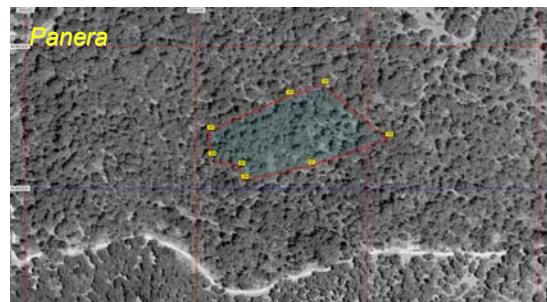
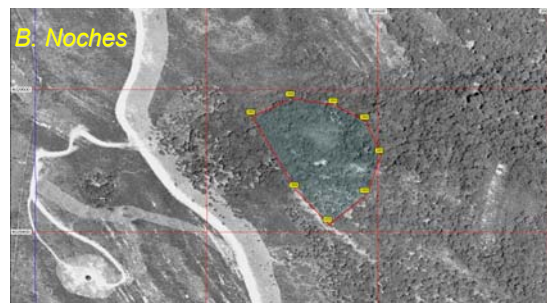
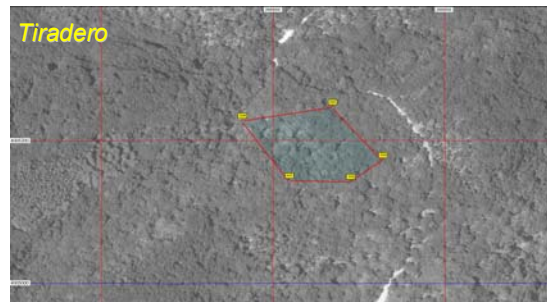
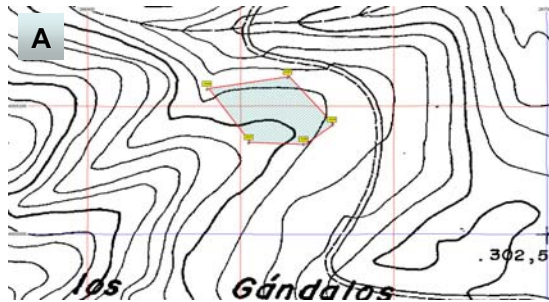


Figura 1.3 Mapa de localización geográfica del área de estudio.

Figura 1.4 Mapas topográficos y ortofotos aéreas de los tres sitios experimentales de bosque: A) *Tiradero*; B) *Buenas Noches* y C) *Panera*. Con línea roja y entramado verde se ha delimitado en cada caso el cercado experimental de 1 ha.



Descripción geomorfoedáfica y ambiental

Los tres sitios de bosque estudiados presentan una posición diferencial en la ladera, con unos valores de altitud y pendiente muy variables. *Tiradero* es la que se encuentra en una posición más baja (a unos 240 m de la cima), con orientación noreste y unos valores de altitud comprendidos entre 335 y 360 m sobre el nivel del mar (snm). El nivel de pendiente es muy heterogéneo, oscilando entre el 15 y el 20%. La parcela de *Buenas Noches*, en cambio, se encuentra situada en la parte alta de la ladera (a unos 40 m de la cima), con una orientación noreste y un rango de altitud de 410 a 450 m snm. Debido a su ubicación cercana a la cima, la parte más alta de la parcela presenta una pendiente moderada (15%), la zona central cuenta con una pendiente muy fuerte (30%), mientras que en la parte más baja se encuentra en torno al 22%. El sitio de bosque de *Panera* es el que se localiza a mayor altitud (530 – 560 m snm), ocupando una posición intermedia dentro de la ladera (a unos 100 m de la cima), con orientación noroeste. La pendiente es mayoritariamente fuerte, con valores que oscilan entre el 20 y el 25%.

La localización geográfica, así como la altitud y su posición en la ladera, determinan las características climatológicas de cada uno de los sitios de bosque estudiados (**Tabla 1.1**). Por un lado, tanto la temperatura media anual como la del mes más frío, fueron más bajas en *Panera* (más de 1° C de diferencia) y más altas en *Tiradero*, quedando *Buenas Noches* con valores intermedios. Esto refleja un gradiente de altitud y continentalidad. De este modo, en *Panera* se recogen las temperaturas más bajas por encontrarse a mayor altura y estar localizada en un punto más interior del Parque. En cambio, en *Tiradero* las temperaturas son más suaves, fruto de su menor altitud y su mayor proximidad al mar. Por otro lado, probablemente como consecuencia de estas mismas características diferenciales, el nivel de precipitaciones fue más elevado, durante las cuatro estaciones del año, en el sitio de bosque de *Panera*, seguido de *Buenas Noches* y finalmente *Tiradero* (**Tabla 1.1**).

Respecto a la litología, los materiales geológicos que aparecen en los tres sitios de bosque son básicamente areniscas del Aljibe, del período Oligoceno-Mioceno. En *Tiradero* pueden reconocerse también algunos materiales de deslizamiento de areniscas del Cuaternario, mientras que en *Panera* son frecuentes algunas manchas con afloramientos de arcillas del Holoceno (Jordán, 2000; Noejovich & Marañón, 2002).

Tabla 1.1 Datos climatológicos de precipitación y temperatura en los tres sitios experimentales de bosque. Los datos fueron proporcionados por el Instituto Nacional de Meteorología (INM, datos no publicados), como una interpolación de la información registrada en las diferentes estaciones meteorológicas, desde el año 1971 hasta el 2000. El grado de resolución espacial fue de 1 km (Urbietá, datos inéditos).

	TIRADERO	B. NOCHES	PANERA
Precipitación (mm)			
<i>Primavera</i>	216.80	227.44	258.90
<i>Verano</i>	21.06	24.15	27.96
<i>Otoño</i>	262.28	299.16	319.18
<i>Invierno</i>	472.18	485.66	526.40
<i>Media anual</i>	964.50	1027.47	1117.59
Temperatura (°C)			
<i>Mes más cálido</i>	23.39	24.01	23.56
<i>Mes más frío</i>	10.86	10.46	9.06
<i>Media anual</i>	16.58	16.52	15.48

Vegetación

El dosel arbóreo de los tres rodales de bosque estudiados está dominado mayoritariamente por *Quercus suber* (alcornoque) que es precisamente la especie arbórea que da nombre al espacio natural protegido - Parque Natural Los Alcornocales - (Tabla 1.2).

Tiradero es el rodal de bosque más maduro, presentando un elevado número de árboles de gran porte. Se trata de un bosque mixto con alto grado de conservación, dominado por extensas masas de alcornoque de gran tamaño entremezclados con individuos de quejigo moruno (*Quercus canariensis*), generalmente de menor porte. Entre los arbustos arborescentes, dominan el agracejo (*Phillyrea latifolia*) y el durillo (*Viburnum tinus*) (Tabla 1.2). En el suelo del sotobosque y, generalmente trepando en torno al tronco de muchos alcornoques y quejigos, son muy frecuentes algunas especies de lianas típicas de zonas más umbrías, como es el caso de la zarza (*Rubus ulmifolius*), la hiedra (*Hedera helix*) o la zarzaparrilla (*Smilax aspera*).

Buenas Noches presentó la mayor densidad de árboles, aunque con un área basimétrica total más baja en comparación con *Tiradero*. En este caso no aparece el quejigo moruno, quedando el dosel arbóreo dominado por madroños (*Arbutus unedo*) y alcornoques de pequeño porte. En el estrato arbustivo abundan el brezo de escobas (*Erica scoparia*) y el agracejo, apareciendo en menor proporción algunos individuos aislados de *Rhamnus alaternus*, *Erica arborea* y *Phillyrea angustifolia* (**Tabla 1.2**). En la composición del sotobosque, merece la pena destacar la presencia de algunas especies típicas del matorral de herrizas, como es el caso de *Calluna vulgaris*, *Halimium alysoides* o *Quercus lusitanica*.

Panera es un rodal representativo de bosques abiertos y algo adhesados, presentando una menor densidad de árboles, aunque de elevado porte. El dosel arbóreo está codominado por las dos especies de quercíneas, aunque es mayoritario el alcornoque. Entre las especies arbustivas, destacan: *Phillyrea latifolia*, *Genista linifolia*, *Pistacia lentiscus* y *Erica arborea*. En la vegetación del sotobosque es muy frecuente encontrar a la zarzaparrilla, protegida bajo algún árbol o trepando a través de las ramas de otras especies de matorral. En las zonas más aclaradas son abundantes otras leñosas más heliófilas, como *Phlomis purpurea* o *Cistus salvifolius*, generalmente acompañadas de una alta densidad de herbáceas típicas de pastizal.

Tabla 1.2 Estructura del dosel arbóreo-arbustivo de los tres sitios de bosque estudiados. Se expresan la densidad media de árboles y arbustos arborescentes (DS, en nº de pies/ha), así como el valor medio del área basimétrica total (AB, en m²/ha), calculados a partir de un muestreo de 24 cuadros (8 por sitio) de 200 m² (20 x 10 m) de superficie.

Especie	TIRADERO		B. NOCHES		PANERA	
	DS	AB	DS	AB	DS	AB
	Nº pies/ha	m ² /ha	Nº pies/ha	m ² /ha	Nº pies/ha	m ² /ha
<i>Arbutus unedo</i>	6.25	0.34	731.25	9.9	-	-
<i>Cistus ladanifer</i>	-	-	6.25	0.01	-	-
<i>Crataegus monogyna</i>	18.75	0.12	-	-	6.25	-
<i>Erica arborea</i>	37.5	0.18	25	0.24	87.5	0.11
<i>Erica scoparia</i>	-	-	243.75	1.16	-	-
<i>Frangula alnus</i>	-	-	6.25	0.01	-	-
<i>Genista linifolia</i>	-	-	-	-	125	0.19
<i>Laurus nobilis</i>	6.25	0.06	-	-	-	-
<i>Myrtus communis</i>	12.5	0.03	-	-	-	-
<i>Olea europaea</i>	6.25	0.02	-	-	18.75	0.4
<i>Phillyrea angustifolia</i>	-	-	37.5	0.3	-	-
<i>Phillyrea latifolia</i>	75	0.27	68.75	0.51	137.5	0.9
<i>Pistacia lentiscus</i>	-	-	12.5	0.04	62.5	0.31
<i>Quercus canariensis</i>	387.5	10.38	-	-	87.5	8.84
<i>Quercus suber</i>	381.25	36.57	400	15.26	131.25	13.22
<i>Rhamnus alaternus</i>	31.25	0.1	25	0.15	6.25	0.02
<i>Teucrium fruticans</i>	-	-	-	-	6.25	0.02
<i>Viburnum tinus</i>	62.5	0.28	-	-	-	-
Total	1025	48.34	1556.25	27.57	668.75	24

DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES LEÑOSAS DE ESTUDIO

A continuación se detalla una descripción botánico-ecológica de las principales especies leñosas en el área de estudio, las cuales han sido clasificadas en tres grandes grupos: A) Quercíneas o Fagáceas (*Quercus suber* y *Quercus canariensis*); B) lianas o trepadoras (*Hedera helix* y *Smilax aspera*); y C) otras especies arbustivas o arborescentes (*Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Erica scoparia*, *Genista linifolia*, *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* y *Viburnum tinus*). Para la descripción botánica de las diferentes especies, se ha utilizado la información recogida en: Valdés et al. (1987), Romo (1997) y Coca (2001).

A) QUERCÍNEAS

- ***Quercus suber* L.**

Se trata de la especie clave en el área de estudio, ocupando aproximadamente el 48% de la superficie total del Parque Natural Los Alcornocales (Torres, 1995; Anónimo, 2005). Esta especie se ha visto favorecida tanto por las particulares condiciones ambientales que presenta la zona como por la intervención del hombre, consecuencia de su enorme importancia económica en la industria del corcho.

Quercus suber L. (1753) es un endemismo de la región mediterránea occidental, favorecido por la influencia del Atlántico, que suaviza las grandes oscilaciones térmicas y la elevada aridez estival características del clima mediterráneo. En la Península Ibérica presenta una distribución muy importante, con una extensión que asciende a algo más 2.500.000 ha (sobre todo en la mitad suroccidental de Portugal, Andalucía y Extremadura), que supone aproximadamente casi la mitad de su distribución mundial.

Esta especie, perteneciente a la familia de las Fagáceas, es un árbol de porte medio, generalmente con una altura de entre 15 y 20 metros, que rara vez supera los 25 metros. La corteza, lisa en las ramas más jóvenes, se va agrietando profundamente con la edad dando lugar a una cubierta espesa de corcho gris, producida por la capa de felógeno, con profundas grietas longitudinales. Cuando el corcho se separa, la corteza presenta un tono rojo violáceo. El considerable espesor que puede alcanzar la corteza suberosa y la facultad para regenerar esta capa generadora de corcho, cuando estos órganos se despojan del revestimiento protector, son precisamente las

principales características que distinguen al alcornoque de las demás especies de *Quercus* (Vieira Natividade, 1950). Tanto el tallo de los individuos de un año como los brotes jóvenes presentan un espeso tomento que reviste la epidermis y que generalmente no desaparece hasta el tercer año.

El sistema radical es vigoroso y profundo, proporcionándole al árbol un sistema de anclaje seguro frente a los fuertes vientos y los suelos ligeros en los que suele crecer. La raíz está compuesta por un eje central pivotante y una amplia red de raíces secundarias muy robustas, capaces de alcanzar una gran expansión horizontal, característica de los xerófitos. Las raíces del alcornoque frecuentemente se encuentran asociadas con una alta diversidad de micorrizas, pertenecientes principalmente a los géneros: *Boletus*, *Russula*, *Armillaria* y *Lactarius* (Torres Juan, 1975), que aumentan el poder de absorción de la raíz y favorecen la solubilidad de algunos compuestos de fósforo y potasio.

Las hojas, de 3-6 x 1,5-3 cm y pecíolos de 10-14 mm, son alternas, coriáceas y altamente heteromórficas, generalmente ovado-lanceoladas u oblongas, de base asimétrica, obtusas y ligeramente denticuladas. En el envés aparecen revestidas de un denso tomento blanquecino, mientras que en el haz son glabras o con algunos pelos dispersos y estrellados, más densos cerca de la base del nervio principal. Las hojas generalmente persisten de uno a tres años y, a pesar de su hábito perennifolio, el árbol suele desprenderse de gran parte de ellas cuando llega el verano, como mecanismo fisiológico de tolerancia frente a la sequía estival (Navarro et al., 2004).

Se trata de una especie monoica, cuyo período de floración se produce en primavera, generalmente entre los meses de marzo y mayo. Las flores masculinas, con periantio de cinco a siete lóbulos de color verde o rosado, son voluminosas, pubescentes y de epidermis muy cutinizada. Se disponen en largos amentos delgados, que generalmente cuelgan de las axilas de las hojas o de escamas estipulares. Los estambres presentan anteras muy pilosas. Las flores femeninas, en cambio, aparecen solitarias o dispuestas en cortas espigas de 2-5 flores, generalmente en las axilas de las hojas. El periantio está constituido por 4-6 lóbulos pelosos, protegido por una cúpula escamosa. El ovario es trilocado, con dos óvulos en cada lóculo, aunque tras la fecundación se vuelve uniloculado y uniovulado, dando lugar a un fruto normalmente monospermico tipo aquenio (bellota). La polinización, al igual que ocurre en todas las especies de su género, es anemófila. El proceso de auto-polinización está limitado debido a un fenómeno de protandria, de modo que las flores masculinas liberan el

polen antes de que los estigmas de las flores femeninas del mismo árbol sean receptivos (Keator, 1998; Sork et al., 2002).

Debido al prolongado período de floración que la especie presenta, los frutos del alcornoque no maduran simultáneamente. A finales de septiembre y durante el mes de octubre madura la primera generación de bellotas (“primerizas”); durante los meses de noviembre y diciembre aparece la segunda generación de frutos (“segunderas”), más abundante y valiosa; y finalmente, procedentes de flores fecundadas a finales del período normal (julio-agosto), puede aparecer una última generación de frutos pequeños, que no siempre llegan a madurar por completo (“tardías”) (Vieira Natividade, 1950). La morfología y dimensiones del fruto son enormemente variables, a veces incluso dentro de un mismo árbol (Montoya, 1980). En los bosques de estudio, es una de las especies con frutos de mayor tamaño y elevado valor nutritivo, con un peso medio de 6.2 g, que puede oscilar entre 2.6 y 12.4 g (Pérez-Ramos, datos inéditos). Las bellotas están protegidas por una cúpula muy resistente, también muy variable tanto en su dimensión y morfología como en el tamaño y disposición de sus escamas (Vieira Natividade, 1950). En líneas generales, suelen ser campanuladas, de base atenuada (cubriendo hasta la mitad de la bellota) y presentan escamas triangulares, las superiores algo patentes.

La dispersión de semillas es fundamentalmente abiótica, por efecto de la gravedad, aunque algunos autores han descrito algunos mecanismos de dispersión zoócora por mediación de ratones (Jensen & Nielsen, 1986; Pulido & Díaz, 2005) y por algunas aves, como es el caso del arrendajo (*Garrulus glandarius*) (Darley-Hill & Johnson, 1981; Gómez, 2003). Las semillas no forman bancos persistentes en el suelo, ya que las bellotas no pueden sobrevivir más de un año (Olson, 1974). Con respecto a la producción de frutos, existe una enorme variabilidad interanual, fenómeno conocido como “vecería” (ver más detalles en **capítulo 4**).

- ***Quercus canariensis* Willd.**

El quejigo moruno o quejigo africano (*Quercus canariensis* Willd.) es una especie endémica del Magreb y la Península Ibérica. En esta última presenta un área muy fragmentada, apareciendo en la cordillera litoral catalana, Sierra Morena, Montes de Toledo y sur de Portugal, aunque sin lugar a dudas las poblaciones más importantes se encuentran en las serranías gaditanas y malagueñas. Esta especie de Fagácea es localmente abundante en las zonas más húmedas y umbrías del Parque Natural Los

Alcornocales, donde frecuentemente se entremezcla con el alcornoque formando bosques mixtos de alcornocal – quejigar (Torres, 1995; Coca, 1999; Ojeda et al., 2000; Díaz-Villa et al., 2003; Urbietta et al., 2004).

Se trata de un árbol de mediano porte, aunque excepcionalmente puede alcanzar los 30 metros de altura, con una copa amplia y densa, de forma generalmente ovada o redondeada. El tronco es recio y robusto, con una corteza rugosa de color pardo grisáceo o gris ceniza, resquebrajada longitudinal y transversalmente. Los tallos jóvenes son muy tomentosos, ofreciendo una ramificación amplia y extendida.

Las hojas, de 6-18 x 3-5 cm y pecíolo de 10-17 mm, son alternas y algo coriáceas, aunque en menor medida que en el caso del alcornoque. Su forma es generalmente lanceolada, elíptica u oblonga, más o menos profundamente lobulada (con lóbulos cortos, dentados o subagudos), o con borde sinuado. Las hojas son aterciopeladas por ambas caras al nacer, aunque pronto se vuelven glabras y brillantes por el haz, quedando tan sólo tomentosas y glaucas por el envés, con pelos flocosos limitados a los nervios. Esta especie tiene además la particularidad de poseer hojas con hábito marcescente, que es un tipo de estrategia parecida a la caducifolia, pero en este caso las hojas se mantienen secas en el árbol durante un cierto período de tiempo antes de desprenderse. Por ello, aparecen dos picos importantes en la caída de hojas al suelo: uno en otoño, debido a su carácter semicaducifolio, y otro en verano, siguiendo el mismo tipo de estrategia foliar frente a la sequía que presenta el alcornoque (Navarro et al., 2004).

El período de floración va de febrero a mayo. Se trata de una planta monoica, es decir, con flores unisexuales masculinas y femeninas reunidas en la misma planta. Las masculinas son flores pequeñas amarillo-verdosas con un periantio constituido por 6 lóbulos lanceolados, que aparecen dispuestas en inflorescencias laxas y péndulas tipo amento. Las flores femeninas, formadas por un periantio de 6 lóbulos cortos, aparecen solitarias.

El período de fructificación es más temprano que en el caso del alcornoque, prolongándose desde principios de septiembre hasta finales del mes de diciembre. En este caso, las bellotas también son morfológicamente muy variables y, generalmente, de tamaño menor en comparación con *Q. suber* (con un peso medio de 2.6 g, que puede variar en un rango de 1.4 a 6.9 g) (Pérez-Ramos, datos inéditos). Los frutos

también están protegidos por una cúpula hemisférica de pedúnculo corto, que generalmente cubre la mitad de la bellota. En este caso, las escamas son lanceoladas, obtusas y aplicadas.

Los procesos de polinización y dispersión de semillas son idénticos al caso del alcornoque. La reproducción del quejigo presenta también una fuerte variación interanual, con años de gran producción de frutos y otros años de baja o nula producción (ver más detalles en **capítulo 4**).

B) TREPADORAS O LIANAS

- ***Hedera helix* L.**

La hiedra, perteneciente a la familia de las Araliáceas, se distribuye ampliamente por las regiones templadas de Europa y Asia, con un hábitat preferente por los sotobosques más sombríos. En el Parque Natural Los Alcornocales abunda en canutos, quejigares y alcornocales umbríos (Coca, 1999).

Se trata de un arbusto trepador, que es capaz de adherirse a los más variados soportes gracias a la posesión de pequeñas raíces adventicias localizadas en los tallos y ramas estériles. Los tallos fértiles (aquellos que producen flores), en cambio, son erectos y carecen de este tipo de raíces, por lo que no participan en la sujeción de la planta.

Las hojas son alternas, coriáceas, perennes, glabras y largamente pecioladas. Las de las ramas fértiles presentan una morfología romboidal (3-16 x 1,2-7,7 cm), mientras que las de las ramas estériles adoptan una forma palmeada (4-11 x 2,8-10 cm), con tres o cinco lóbulos, y una venación frecuentemente blanquecina.

El período de floración es en otoño, desde septiembre a diciembre. Las flores son hermafroditas, pequeñas y pentámeras, normalmente reunidas en inflorescencias de tipo umbela. Los sépalos son diminutos y los pétalos, de color verdoso, en principio son patentes pero después se vuelven reflejos. La polinización es a través de insectos.

Los frutos son bayas globosas de 6 a 12 mm que adoptan un tono negruzco en la madurez, que tiene lugar en la primavera siguiente. Los frutos son consumidos y dispersados fundamentalmente por aves (Herrera, 1998).

- ***Smilax aspera* L.**

Conocida vulgarmente como zarzaparrilla, esta especie de liana perteneciente a la familia de las Esmilacáceas, presenta una distribución general por toda la región Mediterránea, oeste de Asia (hasta la India) y Macaronesia (excepto cabo Verde). Es muy frecuente en todo el área de estudio, preferentemente en el borde de los arroyos, en el sotobosque de alcornoques y quejigares, así como formando parte del matorral colonizador de suelos arcillosos y margosos (Coca, 1999).

Se trata de un arbusto trepador rizomatoso, con tallos volubles y espinosos de hasta 10 m.

Las hojas son alternas, coriáceas, perennes y pecioladas. Su forma es generalmente acorazonada, gruesamente mucronada, hastada o sagitada en la base y a veces provista de espinas en los márgenes y en el nervio medio del envés. En la base de los pecíolos nacen uno o dos zarcillos estipulares, de los cuales la planta se ayuda para trepar.

Se trata de una especie dioica, con flores pequeñas y pediceladas reunidas en umbelas dispuestas a lo largo de ejes simpódicos axilares. Las flores masculinas cuentan con seis tépalos libres de 3,5-5 x 0,5-1 mm, estrechamente oblongos o lineares y de color pardo. El androceo consta de seis estambres libres con anteras introrsas. Las flores femeninas presentan tépalos de menor tamaño y un gineceo compuesto por un ovario súpero tricarpelar y trilocular, con un solo estilo. La floración tiene lugar durante el otoño, en los meses de septiembre a noviembre. La polinización es entomófila.

Los frutos son bayas esféricas de 5 a 7 mm, de color negro o rojizo. El período de fructificación coincide con el de floración. La dispersión está principalmente mediada por aves frugívoras (Herrera, 1998).

C) OTRAS ESPECIES ARBUSTIVAS O ARBORESCENTES

- ***Arbutus unedo* L.**

Conocido vulgarmente como madroño (perteneciente a la familia de las Ericáceas), ha sido considerada una de las especies clave en el matorral mediterráneo (“maquis”) (Sealy, 1949). Se distribuye en los países de la cuenca mediterránea y en Europa occidental hasta el noroeste de Irlanda. En la península Ibérica es frecuente en toda la tierra baja mediterránea, especialmente en el sur y este peninsular, preferentemente en zonas con cierta humedad ambiental o edáfica. Así, es más fácil encontrarlos en bordes de arroyos de curso medio, en zonas con una capa freática cercana a la superficie y en laderas de umbría, formando parte tanto del sotobosque de alcornocal como del matorral.

Son arbustos o arbolillos que pueden alcanzar hasta 10 metros de altura, aunque generalmente no superan los 7 m. El tronco presenta una corteza escamosa de color pardo rojizo o pardo grisáceo, que se desprende en tiras longitudinales. Los brotes jóvenes son rojizos, ásperos y pubescentes.

Las hojas, de 3,5-9 x 1,3-4 cm, son simples, enteras, perennes, algo coriáceas, de disposición alterna y cortamente pedunculadas. Su morfología es oblongo-lanceolada, generalmente serrada, de color verde intenso brillante por el haz y algo más pálidas por el envés.

El período de floración va desde octubre hasta febrero. Las flores son hermafroditas y pentámeras, y aparecen dispuestas en panículas terminales colgantes compuestas por numerosas flores. El cáliz está formado por cinco lóbulos pequeños suborbiculares (1-1,5 mm) que aparecen soldados en la base. La corola, de color blanco o blanco-rosado, es caduca y urceolada (7-10 mm), y está constituida por cinco lóbulos cortos y revolutos, interiormente pilosos. El androceo consta de diez estambres insertos en un disco situado bajo el ovario, con filamentos ensanchados y pilosos en la base y con anteras coronadas por dos apéndices subulados y reflejos, de color rojizo. El ovario es glabro. La polinización es entomófila, fundamentalmente por himenópteros.

Su fruto se presenta en forma de baya globosa (20-30 mm), de color anaranjado o rojizo, y fuertemente verrugoso. La maduración de los frutos tiene lugar

justo un año después de la floración, lo cual hace posible encontrar ejemplares con flor y fruto en la misma época del año (Sealy, 1949). El mecanismo principal de dispersión, en ecosistemas mediterráneos, es por mediación de aves frugívoras (Herrera et al., 1994).

- ***Erica arborea* L.**

La subfamilia *Ericoideae* (familia *Ericaceae*), a la cual pertenecen las dos especies de *Erica* estudiadas en el presente trabajo, está representada en todo el hemisferio norte, principalmente restringida a Europa y norte de África (Ojeda et al., 1998). En el Parque Natural Los Alcornocales, *Erica arborea* aparece con más frecuencia en hábitats con densa cobertura vegetal, formando parte tanto del matorral colonizador de laderas de umbría, como del sotobosque de alcornocal y quejigar resguardado de la solana (Ojeda et al., 2000).

Son arbustos que pueden llegar a alcanzar hasta 6 m de altura, con ramas blanquecinas y densamente pubescentes, cubiertas de pelos patentes y escabros.

Las hojas, de 3-5,5 mm, son generalmente tetraverticiladas, lineares, persistentes, revolutas (con el margen doblado hacia el envés) y glabras.

La floración ocurre durante la primavera, generalmente desde febrero hasta abril. Las flores son hermafroditas, pequeñas y tetrámeras. El cáliz está constituido por 4 sépalos libres de 1-1,5 mm, ovados y glabros. Los pétalos aparecen soldados formando una corola campanulada (2,5-4 mm) de color blanquecino. Las flores se encuentran agrupadas en inflorescencias paniculadas, formadas por racimos paucifloros. Presentan largos pedicelos acompañados de dos o tres pequeñas bracteolas insertas en la mitad inferior. El androceo está compuesto de 8 estambres con anteras incluidas, cortamente apendiculadas. El gineceo presenta un estilo ancho, ligeramente exerto, con estigma bien marcado y ovario glabro plurilocular con numerosos primordios seminales de placentación axial. La polinización es entomófila.

El período de fructificación coincide con el de floración. El fruto es de tipo cápsula, las semillas son muy pequeñas y generalmente son dispersadas por el viento, formando abundantes bancos de semillas persistentes en el suelo (Díaz-Villa et al., 2003).

- ***Erica scoparia* L.**

El brezo de escobas (*Erica scoparia*), de la familia Ericáceas, aparece con mayor frecuencia en sotobosques de alcornocal de moderada cobertura arbórea y suelos medianamente ácidos, con baja concentración de aluminio (Ojeda et al., 2000).

Se trata de arbustos de hasta 3 m de altura, con ramas glabras brillantes, aunque las jóvenes son ligeramente pubescentes.

Las hojas, de 4-6 mm, son persistentes, lineares, revolutas, glabras y dispuestas en verticilos de tres o cuatro. El envés se caracteriza por presentar dos líneas blancas.

Las flores son muy parecidas a las de la *Erica arborea*, pero con sépalos y pétalos generalmente de menor tamaño, y corola de color verde amarillento. En este caso, las flores se encuentran dispuestas en racimos terminales frecuentemente discontinuos. El androceo está constituido por ocho estambres incluidos dentro de la corola, con anteras no apendiculadas. El gineceo se compone de un ovario glabro y un estilo curvado, ligeramente exerto y con estigma capitado. Tanto la floración como la fructificación ocurren durante la primavera, generalmente durante los meses de abril y mayo.

Tanto el tipo de fruto como los procesos de polinización y dispersión son idénticos a la especie anterior.

- ***Genista linifolia* L.**

Pertenece a la familia de las Fabáceas, esta especie, también llamada *Teline linifolia*, se distribuye de manera general por la zona oeste de las regiones Mediterránea y Macaronésica (Canarias). En los bosques de estudio, aparece con relativa frecuencia sobre areniscas, formando parte del matorral y de sotobosques más degradados de alcornocal (Coca, 1999).

Son arbustos inermes de hasta 2 metros de altura, con ramas angulosas (las jóvenes velutinas).

Las hojas, de 15 a 22 mm, son trifoliadas, con disposición alterna y sin pecíolos. Los folíolos son lineares, revolutos, obtusos o agudos, con el envés blanquecino y densamente piloso.

Las flores son hermafroditas, pediceladas y generalmente reunidas en inflorescencias racemosas terminales compuestas de 5 a 15 flores. El cáliz, de 6 a 10 mm, es bilabiado, velutino y presenta un tubo más corto que los labios, con dos bracteolas en su base. El labio superior tiene dientes lanceolados, mientras que el inferior es algo más largo y cuenta con dientes cortos de morfología linear-lanceolada. La corola es de color amarilla, con un estandarte de 10-15 mm, ovado-oblongo y densamente seríceo. El androceo generalmente consta de diez estambres con filamentos soldados. El ovario es unicarpelar y unilocular, conteniendo de dos a numerosos primordios seminales. El proceso de polinización está mediado por insectos.

El fruto es una legumbre recta, comprimida lateralmente, que mide de 15 a 30 mm y aparece totalmente cubierta por pelos. Cada legumbre consta de dos a ocho semillas, provistas de estrofiolo. Tanto el período de floración como el de fructificación tienen lugar durante la primavera, entre los meses de marzo y mayo. La dispersión de semillas es fundamentalmente por gravedad, aunque como mucha leguminosas arbustivas, forman bancos persistentes de semillas en el suelo que permiten su dispersión en el tiempo (Marañón, 2001; Díaz-Villa et al., 2003).

- ***Phillyrea latifolia* L.**

También conocida como agracejo o labiérnago prieto, se trata de una especie perteneciente a la familia de las Oleáceas ampliamente distribuida por el sur de Europa, noroeste de África y suroeste de Asia. En la Península Ibérica es más propia de la región mediterránea, aunque también puede aparecer en zonas relativamente conservadas de la cornisa cantábrica (País Vasco y Asturias). En el área de estudio es relativamente frecuente, apareciendo tanto sobre areniscas como en suelos más arcillosos o margosos (Coca, 1999).

Se trata de un arbusto o arbolillo que puede llegar a alcanzar los 8 m de altura, con una corteza de color gris y lisa al principio, que se va agrietando ligeramente con la edad. Las ramas jóvenes y las yemas presentan un tomento pulverulento.

Las hojas, de 4-7 x 1-3 cm, son simples, opuestas, persistentes, algo coriáceas y con una morfología muy variable: de ovadas a lanceoladas, con el margen crenado o serrado y dientes más o menos distanciados. El color es verde intenso por el haz y verde claro por el envés.

El período de floración va de febrero a abril. Se trata de una especie funcionalmente androdioica (Herrera et al. 1994). Los individuos machos presentan flores completas pero con pistilos no funcionales, mientras que los individuos hermafroditas poseen flores con los dos verticilos sexuales funcionales, siendo los únicos capaces de producir frutos. Las flores son pequeñas y aparecen reunidas en racimos axilares cortos. El cáliz es campanulado, amarillento y está constituido por cuatro lóbulos triangulares muy marcados. La corola, de color blanco-verdoso, está compuesta por un tubo corto y cuatro lóbulos más largos que éste. Los estambres son exertos y se encuentran insertos en el tubo de la corola, con filamentos cortos y anteras gruesas. El gineceo consta de un estilo corto y caduco y un estigma alargado con dos lóbulos agudos. El sistema de polinización es a través del viento (Herrera et al., 1994).

El fruto es una drupa de 6-8 mm, globosa, obtusa, no aristada y generalmente provista de una o dos semillas en su interior. Los frutos maduran a finales de verano – principios de otoño y son consumidos y dispersados, exclusivamente, por aves frugívoras de pequeño y mediano tamaño (Herrera, 1984, 1989).

- ***Pistacia lentiscus* L.**

El lentisco, perteneciente a la familia de las Anacardiáceas, se distribuye en toda la cuenca mediterránea a bajas altitudes (Zohary, 1952; Quézel, 1981). En la Península Ibérica es abundante en la mitad sur y en todo el litoral mediterráneo. En el Parque Natural los Alcornocales aparece preferentemente sobre suelos arcillosos o margosos, formando parte de la comunidad del acebuchal, o en zonas de contacto acebuchal-alcornocal (Coca, 1999).

Se trata de una planta generalmente de porte arbustivo que no supera los 2 m, aunque a veces puede aparecer en forma de arbolillo pudiendo llegar a alcanzar hasta 8 m de altura. La copa es densa y muy ramificada. La corteza es lisa y grisácea, aunque con el tiempo se va agrietando y oscureciendo.

Las hojas son alternas, persistentes, algo coriáceas y paripinnadas, compuestas de dos a diez folíolos. Los folíolos, de 4-6,5 x 1,5-2,2 cm, son enteros, ovado-oblongos o ligeramente lanceolados, mucronados, glabros y con base cuneada. El color de las hojas es verde brillante por el haz y verde claro por el envés. El raquis se caracteriza por presentar unas expansiones laminares verdes conocidas como alas.

Se trata de una especie dioica, es decir, con sexos separados en individuos diferentes. La época de floración tiene lugar en primavera, fundamentalmente entre los meses de marzo y abril, solapándose la de ambos sexos (Jordano, 1988; Martínez-Palle & Garonne, 2000). Las flores carecen de corola, quedando el periantio compuesto por cuatro o cinco sépalos soldados en la mitad inferior, de color amarillento o rojizo. Las masculinas poseen de tres a cinco estambres con filamentos cortos. Las femeninas presentan un estilo rematado en tres estigmas y un ovario súpero con uno a cinco carpelos, de los cuales sólo se desarrolla uno (con un único primordio seminal). Las flores se reúnen en inflorescencias paniculadas densas de 2-5 cm, con pedúnculos cortos. La polinización es anemófila (Verdú & García-Fayos, 2002).

El fruto es una drupa glabra, globosa y apiculada, de unos 4 mm, que presenta un color rojizo cuando está inmaduro que se va tornando hasta pardo o negro a medida que va completando su maduración. Los frutos de los tres colores coexisten en el mismo individuo y el cambio de tono se produce desde el mes de agosto hasta el de diciembre (De Lillis & Fontanella, 1992). Ahora bien, no todos los frutos alcanzan la madurez y, por tanto, no todos contienen semillas viables. Así, los frutos negros son los que presentan una mayor proporción de semillas viables, mientras que los rojos y los blancos generalmente son partenocárpicos o presentan semillas abortadas (Jordano, 1988, 1989). El período de fructificación tiene lugar en otoño, generalmente en los meses de septiembre y octubre. La dispersión es endozoócara, mediada por aves frugívoras que muestran una alta preferencia por sus frutos, debido al alto índice de aprovechamiento que presentan (tanto por su diseño como por su composición química, muy rica en lípidos) (Herrera, 1982).

- ***Viburnum tinus* L.**

Conocido vulgarmente como durillo, este arbusto perteneciente a la familia de las Caprifoliáceas se distribuye por toda la región oeste Mediterránea (Dirr, 1998), con cierta predilección por lugares umbríos y húmedos. En el área de estudio aparecen

con relativa frecuencia en los bordes de cursos de agua y “canutos”, así como formando parte del sotobosque de quejigares y alcornocales bien conservados (Coca, 1999).

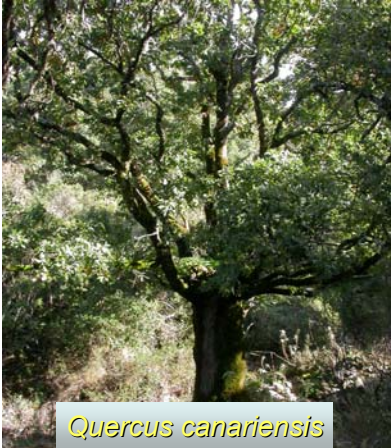
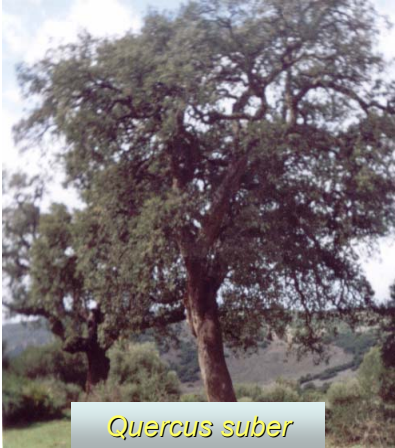
Se trata de un arbusto o pequeño arbolillo que normalmente no supera los 7 m de altura. Los tallos son angulosos, al menos en las ramas más jóvenes, y pubescentes en la parte superior.

Las hojas son opuestas, coriáceas, perennes y con un pecíolo de 12-21 mm. El limbo, de 5,5-12 x 2,6-5,8 cm, es entero, de ovado a ovado-elíptico, frecuentemente ciliado, con haz glabro y envés ligeramente pubescente en las ramificaciones del nervio principal.

El período de floración tiene lugar desde mediados de invierno hasta entrada la primavera, generalmente desde enero hasta abril. Las flores son hermafroditas y pentámeras, agrupadas en inflorescencias tipo umbela. La corola, de 7 a 10 mm, es campanulado-rotácea y de color blanco o rosado durante la antesis. El cáliz es persistente en la fructificación. El androceo está compuesto por cinco estambres opuestos a los sépalos. El gineceo consta de un estigma trilobado y un ovario trilocular, con una sola cavidad fértil. Las flores son polinizadas por insectos.

El fruto es una drupa ovoidea, de 6-10 x 4,5-6,5 mm, con una coloración azul metalizada, que madura a finales de verano – principios de otoño. La dispersión ocurre durante el invierno y es principalmente mediada por aves frugívoras (Thebaud & Debussche, 1992; Herrera, 1998).

Lámina 1.1 Principales especies leñosas en el área de estudio.



BIBLIOGRAFÍA

- Anónimo (2005) PORN / PRUG / PDS Parque Natural Los Alcornocales. Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente, Sevilla, España.
- Baraloto, C. & Goldberg, D.E. (2004) Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest. *Oecologia*, **141**, 701-712.
- Bellinfante, N., Gómez, I.A., Ruiz, M.A., & Paneque, G. (1997) Suelos sobre areniscas silíceas del Parque Natural Los Alcornocales. *Edafología*, **3-2**, 309-314.
- Blanco, E. (1989) Áreas y enclaves de interés botánico en España (Flora silvestre y vegetación). *Ecología*, **3**, 7-21.
- Blanco, R., Clavero, J., Cuello, A., Marañón T., & Seisdedos, J.A. (1991) Sierras del Aljibe y del Campo de Gibraltar. En: *Guías naturalistas de la provincia de Cádiz*, vol 3. Diputación de Cádiz, Cádiz, España.
- Callaway, R. M. (1992) Effects of shrubs on recruitment of *Quercus douglassii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology*, **73**, 2118-2128.
- Coca, M. (2001) *Árboles, Arbustos y Matas del Parque Natural Los Alcornocales (Cádiz-Málaga)*. Orni Tour (ed.). Jerez de la Frontera, Cádiz, España.
- Coca, M. (1999) *Efectos de la intervención humana y de los factores ambientales sobre la vegetación del alcornocal en el "Parque Natural Los Alcornocales" (Cádiz-Málaga)*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- Crawley, M.J. & Long, C.R. (1995) Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology*, **83**, 683-696.
- Darley-Hill, S. & Johnson, W.C. (1981) Acorn dispersal by the blue jay (*Cyanocitta cristata*). *Oecologia*, **50**, 231-232.
- Díaz-Villa, M. D., Marañón, T., Arroyo, J. y Garrido, B. (2003) Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 701-709
- De Lillis, M. & Fontanella, A. (1992) Comparative phenology and growth in different species of the Mediterranean maquis of central Italy. *Vegetatio*, **99-100**, 83-96.
- Dirr, M.A. (1998) *Manual of woody landscape plants*, 5th edn. Stipes Publishing Company.
- Fontboté, J.M. (1983) *Mapa Geológico de España*, E. 1:200000. Hoja nº 87, IGME, Madrid.
- Fontboté, J.M. (1986) *La Cordillera Bética. Las zonas internas y unidades adyacentes*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, España.
- Gavala, J. (1929) La Geología del estrecho de Gibraltar. *Boletín del Instituto Geológico y minero de España*, **51**, 3-35.
- Gómez, J.M. (2003) Spatial patterns in long-distance of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography*, **26**, 573-584.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, **52**, 107-145.

- Harcombe, P.A. (1987) Tree life tables: simple birth, growth, and death data encapsulate life histories and ecological roles. *BioScience*, **37**, 558-568.
- Harper, J.L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Herrera, C.M. (1982) Vertebrate-dispersed plants of the Iberian peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs*, **57**, 305-331.
- 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. (1989) Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos*, **55**, 250-262.
- Herrera, C.M., Jordano, P., López-Soria, L., & Amat, J.A. (1994) Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, **64**, 315-344.
- Herrera, C.M. (1998) Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs*, **68**, 511-538.
- 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., John, E.A., & Stewart, A.J.A. (2000) *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell, Oxford, Inglaterra.
- Jensen, T.S. & Nielsen, O.F. (1986) Rodents as seed dispersers in a heath-oak wood succession. *Oecologia*, **70**, 214-221.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., & Shachak, M. (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69**, 373-386.
- Jordán, A., Ruiz, A., Gómez, I., & Limón, F. (1997) Principales tipos de suelos asociados al bosque de *Quercus* sp. y brezal en el Parque Natural "Los Alcornocales". *Almoraima*, **19**, 231-240.
- Jordán, A. (2000) *El medio físico del Campo de Gibraltar: Unidades Geomorfológicas y Riesgo de Erosión*. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla.
- 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. & Herrera, C.M. (1995) Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience*, **2**, 230-237.
- Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T., & Arroyo, J. (2002) Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. *Ecosistemas*, **11**.
- Keator, G. (1998) *The life of an Oak: An Intimate Portrait*. Berkeley (CA): Heyday Books.

- Lawton, J.H. & Jones, C.G. (1995). Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. En: *Linking Species and Ecosystems*, pp. 141-150. Chapman & Hall, N. Y.
- Marañón, T. (2001) Ecología del banco de semillas y dinámica de comunidades mediterráneas. En: *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*, pp. 153-181, R. Zamora y F. I. Pugnaire (ed.). CSIC-AEET.
- Martínez-Palle, E. & Garonne (2000) Reproductive cycle of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae) in southern Italy. *Plant Biosystems*, **134**, 365-371.
- Médail, F. & Quézel, P. (1997) Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **84**, 112-127.
- Mejías, J.M., Arroyo, J. y Marañón, T. (2006), Ecology and biogeography of plant communities associated with the post Plio-Pleistocene relict *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum* in Southern Spain. *Journal of Biogeography* (en prensa).
- Montoya, J.M. (1980) *Los Alcornocales*. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. Ministerio de Agricultura.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 278-285.
- Navarro, C.M., Pérez-Ramos, I.M., & Marañón, T. (2004) Aporte de hojarasca al suelo en un bosque mediterráneo. *Almoraima*, **31**, 119-127.
- Noejovich, L. y Marañón, T. (2002) Heterogeneidad del medio físico y biodiversidad del bosque de *Quercus* en el Parque Natural Los Alcornocales. *Almoraima*, **27**, 213-224.
- Ojeda, F., Arroyo, J., & Marañón, T. (1998) The phytogeography of European and Mediterranean heath species (Ericoideae, Ericaceae): a quantitative analysis. *Journal of Biogeography*, **25** (1), 165-178.
- Ojeda, F., Marañón, T., & Arroyo, J. (2000) Plant diversity patterns in the Aljibe Mountains (S. Spain): a comprehensive account. *Biodiversity and Conservation*, **9**, 1323-1343.
- Olson, D.F. (1974). *Quercus L. Oak*. En: *Seeds of Woody Plants in the United States*, pp. 692-703. Government Printing Office, Washington (DC): US.
- Pacala, S.W., Canham, C.D., Saponara, J., Silander, J.A., Kobe, R.K., & Ribbens, E. (1996) Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs*, **66**, 1-43.
- Pérez-Ramos, I.M. & Marañón, T. (2003) Patrones de emergencia y supervivencia de plántulas de especies leñosas en un bosque manejado. En: *VII Congreso de la Asociación Española de Ecología Terrestre*, pp. 464-477, Barcelona.
- Pickett, S.T.A. & Rogers, K.H. (1997). Patch dynamics: the transformation of landscape structure and function. En: *Wildlife and Landscape Ecology: Effects of Pattern and Scale*, Springer-Verlag, N. Y.
- Pulido, F.J. & Díaz, M. (2005) Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Écoscience*, **12**, 92-102.

- Quézel, P. (1981) *Floristic composition and phytosociological structure of sclerophyllous matorral around the mediterranean*, Di Castri, F. & H. A. Mooney (ed.). Elsevier, Amsterdam, Holanda.
- Rey, P.J. & Alcántara, J.M. (2000) Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*, **88** (4), 622-633.
- Ribbens, E., Silander, J.A., & Pacala, S.W. (1994) Seedling recruitment in forests - calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology*, **75** (6), 1794-1806.
- Ricklefs, R.E. (1977) Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist*, **111**, 376-381.
- Romo, A. M. (1997) Árboles de la Península Ibérica y Baleares. Planeta (ed.). Barcelona, España.
- Rousset, O. & Lepart, J. (2000) Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology*, **88**, 401-412.
- Sáenz de Rivas, C. (1970) Notas sobre *Q. canariensis* Willd. *Annales del Instituto Botánico Cavanilles*, **26**, 45-52.
- Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I.M., & Bishop, J.G. (1994) Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, **75**, 584-606.
- Schupp, E.W. (1995) Seed seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, **82** (3), 399-409.
- Schupp, E.W. & Fuentes (1995) Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience*, **2**, 267-275.
- Sealy, J. R. (1949) *Arbutus unedo* L. *Journal of Ecology*, **37** (2), 365-368.
- Sork, V.L., Davis, F.W., Smouse, P.E., Apsit, V.J., Dyer, R.J., Fernández, J.F., & Kuhn, B. (2002) Pollen movement in declining of California valley oak, *Quercus lobata*: where have all the fathers gone? *Molecular Ecology*, **11**, 1657-1668.
- Stewart, A.J.A., John, E.A., & Hutchings, M.J. (2000). The world is heterogeneous: ecological consequences of living in patchy environment. En: *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. Blackwell Science.
- Thebaud, C. & Debussche, M. (1992) A field-test of the effects of infructescence size on fruit removal by birds in *Viburnum tinus*. *Oikos*, **65**, 391-394.
- Tilman, D. & Pacala, S. (1993) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, E.E.U.U.
- Torres, E. (1995) *Estudio de los principales problemas silvícolas de los alcornoques del macizo del Aljibe (Cádiz y Málaga)*. Tesis Doctoral, ETSIM, Madrid.
- Torres Juan, J. (1975) *Patología forestal*. E. T. S. I Montes, Madrid, España.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., & O'Neill, R.V. (2001) *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer-Verlag.

- Urbietta, I. R., Zavala, M. A., Marañón, T. (2004) Distribución y abundancia de alcornoque (*Quercus suber* L.) y quejigo (*Quercus canariensis* Willd.) y su relación con factores ambientales en la provincia de Cádiz. *Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural*, **4**, 181-187.
- Uwe & Topper, U. (1988) *Arte rupestre de la provincia de Cádiz*. Diputación de Cádiz, Cádiz.
- Valdés, B., Talavera, S. y Fernández Galiano, E. (1987) Flora Vasculare de Andalucía Occidental, 3 vols. Ketres, 1680 pp. Barcelona, España.
- Valladares, F. (2004) El ambiente lumínico de los sotobosques ibéricos. *Quercus*, **215**, 28-34.
- Verdú, M. & García-Fayos, P. (2002) Ecología reproductiva de *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae): un anacronismo evolutivo en el matorral mediterráneo. *Revista Chilena de Historia Natural*, **75**, 57-65.
- Vieira Natividade, J. (1950) *Subericultura*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid, España.
- Zohary, M. (1952) A monographical study of the genus *Pistacia*. *Palestine Journal of Botany*, **4**, 187-228.



CAPÍTULO 2



Patrones de emergencia y supervivencia
de plántulas a nivel de comunidad

INTRODUCCIÓN

La fase de plántula es crucial en la dinámica de las poblaciones vegetales. Por un lado, la plántula recién emergida ya no cuenta con la capacidad de resistencia de la semilla y, por otro lado, tampoco tiene la robustez física de los árboles adultos (Kitajima & Fenner, 2000).

Son numerosos los factores del medio físico que afectan a la dinámica del banco de plántulas en el sotobosque, destacando los cambios microclimáticos asociados a la cubierta vegetal (Crow, 1992; Titus & Del Moral, 1998; Denslow & Guzmán, 2000), la disponibilidad hídrica del suelo (Harrington, 1991; Ashton et al., 1995) o el espesor de la capa de hojarasca (Clark & Clark, 1889; Molofsky & Augspurger, 1992; Seiwa & Kikuzawa, 1996). También es relevante, en muchos casos, el efecto de determinados factores bióticos, tales como la herbivoría (Wada, 1993; Ida & Nakagoshi, 1996; Seiwa, 1998; Baraza et al., 2004), los ataques de hongos (Sahashi et al., 1994; Forget, 1997), o la competencia entre especies (Nakashizuka, 1988; Callaway, 1992; Silvertown & Bullock, 2003).

La gran heterogeneidad ambiental que ofrecen los bosques (Hutchings et al., 2000; Valladares, 2004) y el efecto diferencial que ejercen estas condiciones microambientales sobre la regeneración de las distintas especies (Harper, 1977), confieren un carácter multidimensional al concepto de nicho de regeneración, que hace enormemente compleja su caracterización en comunidades tan diversas. Además, la escasa producción de semillas y la limitación del proceso de dispersión que presentan muchas especies leñosas complican aún más las dimensiones del nicho realizado, al quedar tan sólo disponible una pequeña fracción de microhábitats potencialmente adecuados para la regeneración (Marañón et al., 2004). Este hecho se hace más patente en aquellas especies cuyos frutos son dispersados por animales (zoócoras), donde es el patrón de actividad y uso del hábitat de los frugívoros el que determina los patrones espaciales de diseminación de las semillas, que generalmente se presentan con alto grado de agregación espacial (Clark et al., 1999; Jordano & Schupp, 2000). Los microhábitats a los que son transportadas las semillas no tienen por qué coincidir con los sitios más adecuados para la supervivencia de semillas y plántulas (Schupp, 1995). De hecho, generalmente las distancias de dispersión son bastante limitadas en extensión (Jordano et al., 2004) y, en muchas ocasiones, las semillas son depositadas de manera contagiosa muy cerca del árbol madre, donde existe un alto riesgo de atracción de los consumidores de semillas y plántulas (Pulido

& Díaz, 2005) y las relaciones de competencia entre las mismas son más acusadas. Por ello, a la hora de examinar cuáles son las condiciones más adecuadas en las que regeneran de forma natural las diferentes especies, se hace imprescindible partir principalmente de aquellos microhábitats que potencialmente sean más susceptibles de recibir una semilla.

Estos problemas en la dispersión no son la única causa de limitación demográfica que pueden sufrir algunas especies de plantas. Son bastante conocidos los factores que limitan la producción de semillas viables en determinadas especies, o aquéllos que impiden el establecimiento exitoso de nuevos individuos, bien por la acción de consumidores de frutos y plántulas, o bien por la combinación de factores que actúan negativamente sobre los procesos de germinación, establecimiento y posterior supervivencia de plántulas (Schupp, 1995; Schupp & Fuentes, 1995; Hulme, 1997; Jordano et al., 2002). El efecto de uno o varios de estos factores puede llegar a causar importantes cuellos de botella demográficos, que podrían poner en peligro el proceso de regeneración natural de las especies afectadas. Cuando estos procesos de limitación demográfica afectan a especies competitivas, puede ocurrir que la composición específica del dosel arbóreo-arbustivo no coincida con la abundancia de las especies de plántulas en el sotobosque. De este modo, si las semillas de una especie determinada no consiguen establecerse como plántulas, a pesar de poseer una abundancia relativamente alta de adultos en el dosel, podrán perder la posesión de esos micrositios favorables, a los que podrán acceder otras especies competitivamente inferiores (concepto de *winning by forfeit*) (Hurtt & Pacala, 1995), con menores problemas de regeneración. Por tanto, los procesos de limitación demográfica pueden ofrecer oportunidades a otras especies menos competitivas para mantenerse en un ambiente determinado (Jordano et al., 2004), pudiendo incluso llegar a reemplazar en un futuro a algunas de las especies que hoy día dominan los estratos verticales del bosque. Todo ello conlleva la necesidad de plantear estudios a muy largo plazo para poder abordar los cambios acontecidos en la estructura y dinámica poblacional (Baraloto & Goldberg, 2004). Además, esta necesidad se intensifica si tenemos presente que para la mayoría de las especies leñosas que constituyen los bosques mediterráneos, los eventos de reclutamiento son muy esporádicos debido a la existencia de una enorme variabilidad interanual en los procesos de fructificación (concepto de “vecería” o *masting*) (Janzen, 1976; Silvertown, 1980; Kelly, 1994). En este sentido, existen muy pocos estudios a largo plazo que hayan enfocado su esfuerzo en analizar el reclutamiento de las especies que componen la comunidad del bosque, especialmente en ambientes mediterráneos.

En este capítulo se ha tratado precisamente de evaluar la capacidad regenerativa, a nivel de comunidad, de las especies leñosas que dominan el dosel de un bosque típicamente mediterráneo, durante un período de tiempo relativamente corto (cuatro años), en comparación con la larga vida media de estas poblaciones de árboles, aunque bastante superior al de otros estudios similares en bosques caducifolios o neotropicales (p. ej., Fernández-Palacios & Arévalo, 1998; Nagamatsu et al., 2002; Pearson et al., 2003; Baraloto & Goldberg, 2004). Además, se ha caracterizado detalladamente la heterogeneidad microambiental de estos bosques, a muy pequeña escala espacial, con el fin de determinar cuáles son los principales factores (tanto abióticos como bióticos) que condicionan el éxito en las fases de emergencia y supervivencia de plántulas de cada una de las especies.

Objetivos

Mediante una aproximación observacional, en este capítulo se han determinado:

1. La composición y abundancia de plántulas en el sotobosque de todas las especies leñosas que componen la comunidad del bosque, en comparación con su abundancia relativa en el dosel arbóreo-arbustivo.
2. La capacidad regenerativa de cada una de estas especies durante la fase inicial de plántula, con el fin de detectar aquéllas que presentan problemas en estas primeras fases del ciclo, tratando de inferir las posibles causas de su limitación.
3. La variabilidad interanual en los bancos de plántulas de cada una de ellas, durante un período de cuatro años.
4. Los factores que condicionan la probabilidad de que una plántula se establezca en un sitio determinado.
5. Los factores que afectan a la posterior supervivencia de estas plántulas, para cada una de las especies leñosas estudiadas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Diseño experimental y métodos de muestreo

El estudio se llevó a cabo en los tres sitios experimentales de bosque descritos con anterioridad (**capítulo 1**), situados en las fincas de *Tiradero*, *Buenas Noches* y *Panera*, dentro de los límites del Parque Natural Los Alcornocales (Cádiz-Málaga). En cada una de estos sitios de bosque se delimitó una parcela (de 1 ha aproximadamente), que fue cercada con malla cinegética a finales de 1999 – principios del 2000, para evitar la interferencia con el ganado y los ungulados silvestres. De este modo, las conclusiones obtenidas en este capítulo acerca de la capacidad de regeneración de las diferentes especies leñosas, no incluyen el efecto de los grandes herbívoros.

En la mitad de cada una de estas parcelas experimentales (hemiparcelas) se llevó a cabo un tratamiento silvícola de rozas del matorral y aclareo de árboles enfermos, siguiendo la práctica comúnmente utilizada en la región en el manejo del alcornocal (Torres & Montero, 2000). La otra mitad, que no había sufrido estas prácticas silvícolas en al menos 20 años, fue considerada como control. El tratamiento se realizó con desbrozadoras mecánicas durante el invierno (diciembre-marzo) de 1999-2000, y los restos de vegetación fueron quemados en el exterior de las parcelas experimentales. Los resultados y conclusiones obtenidas sobre el efecto que ejercen este tipo de prácticas, tanto en la regeneración natural de especies leñosas como en la diversidad de la comunidad de herbáceas, serán discutidos detalladamente en el **capítulo 3**.

En cada una de las parcelas se dispusieron azarosamente ocho transectos de 20 m de longitud (cuatro en la mitad rozada y otros cuatro en la mitad control), que fueron utilizados para medir anualmente la composición y abundancia de las diferentes especies leñosas en los estratos arbóreo y arbustivo del bosque, mediante medidas de la cobertura de cada una de ellas en la línea de 20 m. Con el fin de evaluar los cambios acontecidos sobre la estructura del bosque por efecto del tratamiento de rozas y aclareos, también se tomaron medidas de cobertura en los 24 transectos unos días antes de la ejecución de estas prácticas silvícolas. La densidad y el área basal de las principales especies leñosas que componen el dosel arbóreo fueron estimadas mediante el conteo y la medida del diámetro del tronco a la altura del pecho (dbh, del inglés *diameter at breast height*) de todos los árboles (con perímetro superior a 5 cm) presentes en un total de 24 muestras rectangulares de 20x10 m, repartidas en las tres

parcelas, tomando los transectos anteriores como la línea media de cada una de ellas.

En cada transecto se dispusieron cinco cuadros permanentes de 1 m² (separados entre sí unos 4 m), donde se marcaron todas las plántulas emergidas de especies leñosas. Cada plántula fue identificada individualmente mediante el uso de banderitas de diferente color, de acuerdo con el año en que tuvo lugar su emergencia. Posteriormente, las plántulas fueron revisadas de manera periódica para llevar a cabo un seguimiento de su supervivencia, identificando los posibles factores de mortalidad en los casos en los que procediera. Los seguimientos de emergencia y supervivencia de plántulas en los 120 cuadros se realizaron durante cuatro años consecutivos, desde febrero del 2002 hasta noviembre del 2005. Durante el primer año de muestreo se llevó a cabo un censo más exhaustivo (cada dos meses aproximadamente), con el fin de caracterizar la dinámica temporal de un ciclo natural completo. En los tres años restantes, tan sólo se llevaron a cabo dos censos al año: uno a finales de primavera (mayo-junio), con el fin de recoger la máxima emergencia de plántulas, y otro después del período estival (octubre-noviembre), momento en el cual se detectaron los valores más altos de mortalidad. En los censos de supervivencia, también se continuó con el seguimiento de plántulas que emergieron durante los dos años anteriores al inicio de este estudio (2000 y 2001), las cuales habían sido previamente marcadas durante un proyecto de investigación anterior (Díaz-Villa et al., inédito). Por tanto, al final del estudio se obtuvo una información muy valiosa sobre la fase de supervivencia de plántulas procedentes de seis cohortes diferentes. En total, se monitorizaron 2668 plántulas pertenecientes a 25 especies leñosas diferentes.

Por otro lado, en cada uno de los cuadros permanentes de 1 m², se recogió también la riqueza de especies herbáceas mediante inventarios periódicos de presencia-ausencia. Estos censos de diversidad de herbáceas se llevaron a cabo durante cinco años consecutivos, desde la primavera del 2000 hasta el otoño del 2004. Durante los tres primeros años de muestreo, la periodicidad fue mucho mayor (cada dos meses aproximadamente), tratando de recoger la fenología de un ciclo natural completo. En cambio, durante los dos últimos años, tan sólo se hicieron dos censos al año: uno a mediados de primavera y otro a final de verano. Para la comparación entre años, no se tuvieron en cuenta las especies herbáceas otoñales, cuya proporción respecto del total fue muy baja. Los resultados referentes a la diversidad de herbáceas serán discutidos en el **capítulo 3**.

Caracterización del medio físico

En cada uno de los 120 cuadros permanentes de 1 m², se cuantificaron las siguientes variables descritas a continuación:

1. Luz

La disponibilidad de luz fue cuantificada mediante el análisis de fotografías hemisféricas. Las fotografías fueron tomadas en el centro de cada uno de los cuadros, a 0.5 m aprox. sobre el nivel del suelo, usando una cámara digital (*Coolpix 4500*, Nikon, Tokio, Japón) con objetivo “ojo de pez” (con campo de visión de 180°). Todas las fotografías se tomaron orientando la parte superior de la imagen con el norte magnético, con el fin de poder superponerlas posteriormente en el analizador de imágenes con respecto a la trayectoria solar. Para obtener una iluminación homogénea y conseguir un mayor contraste entre cielo y cobertura vegetal, las fotografías se tomaron justo antes del amanecer, después de la puesta de sol, o en otros momentos del día cuando el cielo estaba nublado. Las fotografías se realizaron durante la primavera, momento en el cual las especies de hoja caduca o marcescente, como el quejigo, aún no se habían desprendido de sus hojas. En total, se tomaron dos fotografías hemisféricas por cada cuadro: una en el 2001 (justo un año después del tratamiento de rozas) y otra en el 2005 (cinco años después del tratamiento), con el fin de detectar los cambios a lo largo del tiempo en la cantidad de luz que llegaba a nivel del sotobosque.

Las imágenes digitalizadas fueron analizadas mediante el software *Hemiview canopy analysis versión 2.1* (Delta-T, Cambridge, UK). Como medida representativa de la disponibilidad de luz se utilizó el GSF (*Global Site Factor*), computado por *Hemiview*, que es una estima de la fracción de luz que llega a un punto concreto con respecto a la radiación total alcanzada por encima del dosel en ese mismo punto. También se estimó el LAI efectivo (*Leaf Area Index*) mediante dicho programa, que es una medida del área foliar total por unidad de superficie (Chen & Black, 1992). En los análisis de emergencia y supervivencia, tanto para el GSF como para el LAI, se utilizó el valor medio de los dos años (2001 y 2005) como medida representativa de la disponibilidad lumínica y del grado de cubierta vegetal al que estuvieron expuestas las plántulas durante todo el período muestreado.

2. *Producción de hojarasca*

Para estimar la cantidad de hojarasca aportada por el dosel en cada uno de los puntos, se utilizaron contenedores circulares de plástico de 29 cm de diámetro, colocados junto a cada uno de los cuadros. Las muestras de hojarasca se recogieron con una periodicidad bimensual desde febrero del 2002 hasta enero del 2003. Una vez recogidas las muestras, se transportaron en bolsas de polietileno al laboratorio y se mantuvieron en cámara fría a unos 4° C de temperatura hasta que fueron procesadas (con el fin de minimizar el proceso de descomposición). De cada muestra se separó la fracción de hojas secas y el resto (ramas, frutos, flores) se descartó. Las hojas se lavaron con agua destilada, se secaron en una estufa a 70° C durante 48 horas aproximadamente, y se pesaron con una precisión de 0,01 g. Durante el lavado, se estimó visualmente la proporción de hojas correspondiente a cada una de las especies leñosas. Para los análisis de emergencia y supervivencia de plántulas, se utilizó el valor de peso seco de la cantidad total de hojarasca recogida en cada contenedor durante todo el año muestreado.

3. *Humedad del suelo*

El contenido en agua del suelo fue medido utilizando un sensor de humedad tipo TDR (*Time Domain Reflectometry*; Campbell Scientific, Inc), con varillas de 12 cm de longitud. Este sistema usa una propiedad física del suelo - la permisividad dieléctrica - para hacer una estimación rápida del contenido volumétrico en agua. Se tomaron cuatro medidas por cada cuadro durante el año 2001 (una en torno a cada vértice), que se repitieron en las cuatro estaciones del año. En los análisis de emergencia, se utilizó el contenido máximo de humedad recogido en cada punto, al tratarse de la principal variable que podría estar limitando este proceso, según nuestras evidencias en otros experimentos. En cambio, para los análisis de supervivencia, se utilizó el valor medio de humedad como medida representativa del contenido en agua del que dispusieron las plántulas durante todo el año.

4. *Análisis físico-químico del suelo*

Durante el verano del 2000, entre cinco y siete meses después del tratamiento de rozas y aclareos de matorral, se tomaron 120 muestras de suelo superficial (0-10 cm), localizadas en las proximidades de cada uno de los cuadros. Una vez en el laboratorio, fueron secadas en la estufa (a 40° C de temperatura durante al menos 48 horas) y

posteriormente se molieron hasta pasar por un tamiz de 2 mm. La distribución de tamaños de partículas (textura) fue cuantificada mediante el uso de un hidrómetro tipo *Boyucos*.

El nivel de pH del suelo fue determinado potencialmente en una suspensión 1:2.5 suelo-agua. El contenido en materia orgánica se midió usando el método modificado de *Walkley and Black*. El contenido en nitrógeno del suelo fue determinado mediante digestión *Kjeldahl* y posterior destilación-valoración del amonio producido. El fósforo disponible fue extraído usando fluoruro de amonio y ácido clorhídrico, y posteriormente medido por espectrofotometría (Bray & Kurtz, 1945).

El contenido en calcio, magnesio, potasio y sodio disponibles fueron extraídos usando acetato de amonio. El potasio fue medido por fotometría de llama, mientras que el calcio y el magnesio fueron determinados mediante espectroscopía de absorción atómica. Los micronutrientes disponibles (Fe, Mn, Cu y Zn) y el aluminio fueron extraídos usando una solución EDTA 0.05 M y posteriormente analizados mediante ICP-OES (ver detalles metodológicos en Page et al. 1982; Quilchano et al., en revisión).

Análisis de datos

Para comprobar si había diferencias entre los sitios de bosque en el número total de plántulas emergidas por metro cuadrado y año, se llevó a cabo el test de análisis de varianzas ANOVA de una vía. Para comprobar "a posteriori" la significación entre cada uno de los sitios, se utilizó el test de Tukey. Previamente, la variable dependiente se ajustó a una distribución Normal con homogeneidad de varianzas mediante transformación *Box-Cox* (1964). La normalidad fue analizada mediante las desviaciones del test de Kolmogorov-Smirnov y el grado de ajuste de los gráficos de probabilidad Normal (*Normal Probability Plots*).

La variabilidad interanual en la densidad de plántulas emergidas fue evaluada mediante el uso de coeficientes de variación entre años ($CV = 100 \times SD / \text{media}$). El CV es un índice adimensional de variabilidad proporcional, independientemente del valor de la media (McArdle & Gaston, 1995). Debido a la imposibilidad de ajustar este tipo de distribución a una variable Normal, las diferencias entre especies y sitios de bosque en los CVs fueron determinadas mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis.

Para evaluar los principales factores que condicionan la densidad de plántulas, se realizó un análisis de Regresión Múltiple, usando el método *Forward Stepwise* (Neter et al., 1985). Como variable dependiente se utilizó el número medio de plántulas emergidas por metro cuadrado y año para cada una de las principales especies leñosas presentes en el banco de plántulas. Como factores independientes se incluyeron aquellas variables citadas por la literatura como las más importantes predictoras de la densidad de plántulas en especies leñosas: luz (GSF), espesor de hojarasca, humedad y textura del suelo (% en arcillas), y distancia al adulto conoespecífico más cercano. En el caso de las especies de dispersión zoócora (*Hedera helix*, *Phillyrea latifolia*, *Smilax aspera* y *Viburnum tinus*) se incluyeron además las distancias a cada una de las especies de fruto carnoso más cercanas. Para satisfacer las asunciones del modelo con respecto a las distribuciones de los residuos, algunas variables (GSF y % humedad máxima) fueron transformadas hasta ajustarse a una distribución Normal, usando su función inversa.

Para los análisis de supervivencia, se calculó el tiempo (en número de días) que la plántula permaneció viva desde el primer censo en el que se recogió la emergencia del tallo y los cotiledones hasta la fecha de muestreo en la cual se registró su mortalidad. Las plántulas que aún permanecieron con vida tras el último censo (noviembre/05) fueron clasificadas dentro de la categoría *right-censored*, que es atribuida a aquellos individuos cuyo tiempo de supervivencia no fue cuantificado por completo, debido al corto período de tiempo que duraron los muestreos, en comparación con la esperanza de vida de las especies estudiadas (Hald, 1949). Dado que la variable “tiempo de supervivencia” no estuvo normalmente distribuida, las diferencias entre especies y entre plántulas de diferente edad (cohorte) fueron evaluadas mediante un test no paramétrico para múltiples muestras, que es una generalización del test de Gehan’s Wilcoxon. Las funciones de supervivencia para cada grupo fueron estimadas mediante el método de Kaplan-Meier (Kaplan & Meier, 1958). Para analizar las diferencias entre las distintas especies, tan sólo se tuvieron en cuenta aquellas que presentaron un tamaño de muestras suficiente ($N > 20$ plántulas).

Para determinar qué factores estaban afectando principalmente a la supervivencia de plántulas de las especies seleccionadas, se llevó a cabo el análisis de regresión no paramétrico de Cox (Cox, 1976). Este modelo de regresión asume que la tasa de riesgo (traducido del concepto de *hazard rate*: tasa de mortalidad para pequeños intervalos de tiempo) es función de una serie de variables independientes. La forma del modelo viene definida por la ecuación:

$$h\{(t) (z_1, z_2, \dots, z_m)\} = h_0(t) \exp(\beta_1 z_1 + \beta_2 z_2 + \dots + \beta_m z_m),$$

donde la variable dependiente es la tasa de riesgo (*hazard*, h) para un tiempo t y unos valores determinados de las distintas variables independientes (z_1, \dots, z_m); $h_0(t)$ es el valor de riesgo cuando los valores de todas las variables independientes son igual a cero; y $(\beta_1, \dots, \beta_m)$ representa los coeficientes de estas m variables independientes. En estos análisis, los datos fueron estratificados por cohorte, lo cual permitió aplicar una tasa de riesgo diferencial para cada grupo de plántulas, en función del año en que emergieron. En todos los análisis, se trató a cada plántula como una observación diferente, al no existir ningún método que permita promediar las diferencias en la supervivencia entre plántulas dentro de un mismo cuadro (Fox, 2001). De cualquier forma, la ausencia de significación del factor “cuadro” en una serie de análisis previos realizados para los tres sitios de bosque, sugirió la no existencia de un problema de pseudo-replicación.

Con el fin de reducir el número de variables que se midieron para caracterizar el medio físico de los 120 cuadros, se llevó a cabo un Análisis de Factores (FA), usando el método de rotación *Varimax Normalizado* para facilitar la interpretación de los resultados. Previamente, las 30 variables medidas fueron estandarizadas (con media 0 y desviación estándar 1) y transformadas mediante función inversa, cuadrática, logarítmica o *Box Cox* (1964) hasta ajustarse a una distribución Normal. La normalidad fue testada mediante el test de Kolmogorov-Smirnov y el grado de ajuste de los gráficos de probabilidad Normal. En total, se seleccionaron cinco factores, que fueron las variables abióticas utilizadas en los análisis de supervivencia de Cox. Además, se tuvieron en cuenta dos factores bióticos adicionales, que pueden considerarse representativos del nivel de competencia al que se vio sometida la plántula: 1) la distancia al adulto conoespecífico más cercano y 2) la densidad media de plántulas por metro cuadrado. Con respecto a esta última variable, a cada plántula i se le asignó el valor de densidad correspondiente al número medio de plántulas presentes en su cuadro determinado durante los años en que vivió esa plántula i en concreto.

Por último, para evaluar el efecto separado de la densidad de plántulas sobre la tasa de supervivencia de todas las especies, se hicieron tres categorías en función del número de plántulas presentes por cada cuadro: <25, 25–100 y >100 plántulas/m². Las diferencias en la supervivencia de plántulas, de acuerdo con el grado de densidad, fueron testadas mediante el análisis de supervivencia de comparación de múltiples

muestras. Posteriormente, las diferencias entre pares de categorías fueron determinadas mediante el test de Gehan's Wilcoxon. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo usando el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft 2001).

RESULTADOS

Abundancia y composición de especies en el banco de plántulas

El número medio de plántulas emergidas al año, para el total de especies leñosas, fue ligeramente distinto en los tres sitios de bosque estudiados ($F=4.6$; g.l.=2; $p=0.012$). En el bosque de *Panera* fue donde se recogieron los valores más altos de densidad (3.06 plántulas/m² x año), seguido de *Tiradero* (2.04 plántulas/m² x año) y finalmente *Buenas Noches* (1.94 plántulas/m² x año). Las diferencias fueron estadísticamente significativas tan sólo entre *Panera* y *Buenas Noches* ($F=0.47$; g.l.=1; $p<0.01$).

Respecto a la composición de especies en el banco de plántulas, también se encontraron algunas diferencias entre los tres sitios de bosques. En *Tiradero*, la especie más abundante en el sotobosque fue *Viburnum tinus* (3.68 plántulas/m² x año); en *Panera* fue *Quercus canariensis* (4.75 plántulas/m² x año); mientras que en *Buenas Noches* la especie dominante fue *Phillyrea latifolia* (5.23 plántulas/m² x año). Esta última se encontró también entre las especies mejor representadas en el banco de plántulas de *Panera* (3.48 plántulas/m² x año). También destaca la trepadora *Smilax aspera*, que apareció con relativa frecuencia en los tres sitios de bosque (con valores en torno a 2 plántulas/m² x año).

Comparando la abundancia de cada especie en el banco de plántulas con su abundancia relativa (como plantas adultas) en el dosel, se encontraron diferencias importantes (**Figura 2.1**). El resultado más relevante es que las especies mejor representadas en el banco de plántulas (*Viburnum tinus*, *Phillyrea latifolia* y *Smilax aspera*) no fueron precisamente las más abundantes en su fase adulta, presentando valores en el dosel inferiores al 20% en los tres sitios de bosque estudiados. En este sentido, también conviene destacar otras especies, tales como *Hedera helix* y *Ruscus hypophyllum* (en *Tiradero*) o *Genista linifolia* (en *Panera*) que, a pesar de ser relativamente poco importantes en los estratos verticales del bosque, contaron con una notable densidad de plántulas en el suelo. Por el contrario, las especies más dominantes en la fase adulta de algunos rodales de bosque, como es el caso de

Quercus suber, *Arbutus unedo*, *Pistacia lentiscus* o las dos especies de *Erica* (*E. arborea* y *E. scoparia*), apenas emergieron y se establecieron como plántulas en el sotobosque. La única excepción la encontramos en el caso del *Quercus canariensis*, que apareció de manera abundante en los dos estadios de adulto y plántula, en el sitio de bosque de *Panera*. En *Tiradero*, por el contrario, estuvo poco representada en el banco de plántulas, a pesar de ser muy abundante en el dosel (**Figura 2.1**).

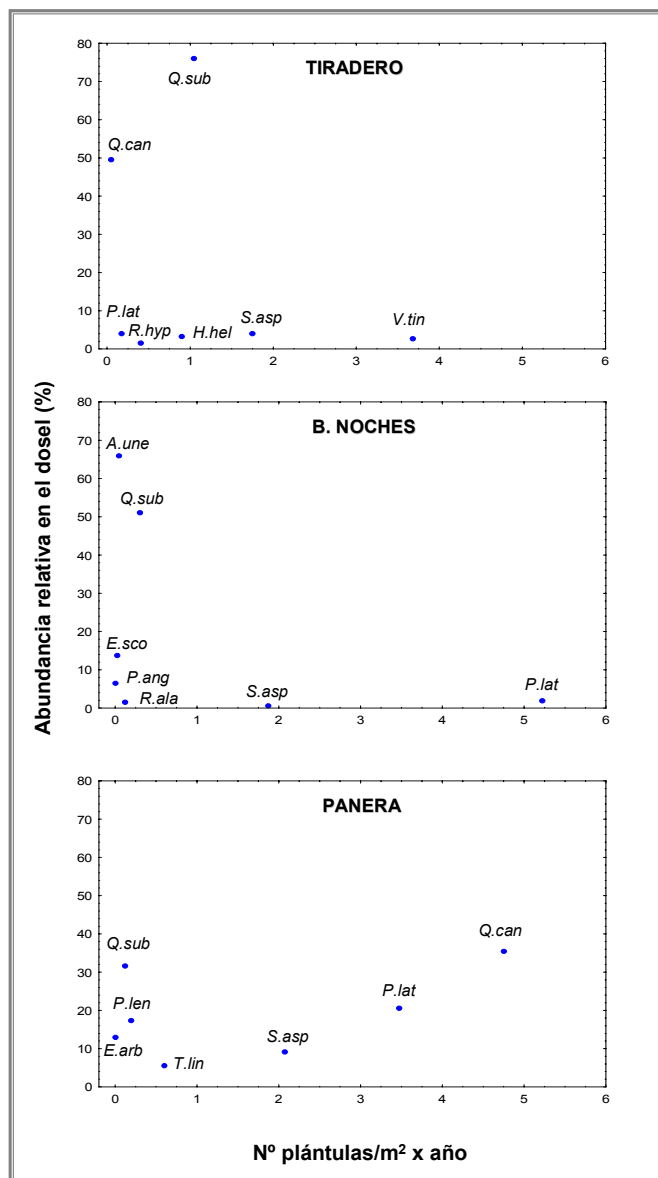


Figura 2.1. Comparación entre abundancia de plántulas en el sotobosque y abundancia relativa en el dosel (como plantas adultas) de las principales especies leñosas, en los tres sitios de bosque estudiados. Los valores de abundancia relativa de adultos son referidos al porcentaje medio ocupado por cada una de las especies seleccionadas en el dosel. Cada punto es el resultado del valor medio de cobertura arbórea o arbustiva (en el caso de *Pistacia lentiscus* y *Ruscus hypophyllum*) de los ocho transectos en los cuatro años de muestreo.

Variabilidad interanual en la densidad de plántulas

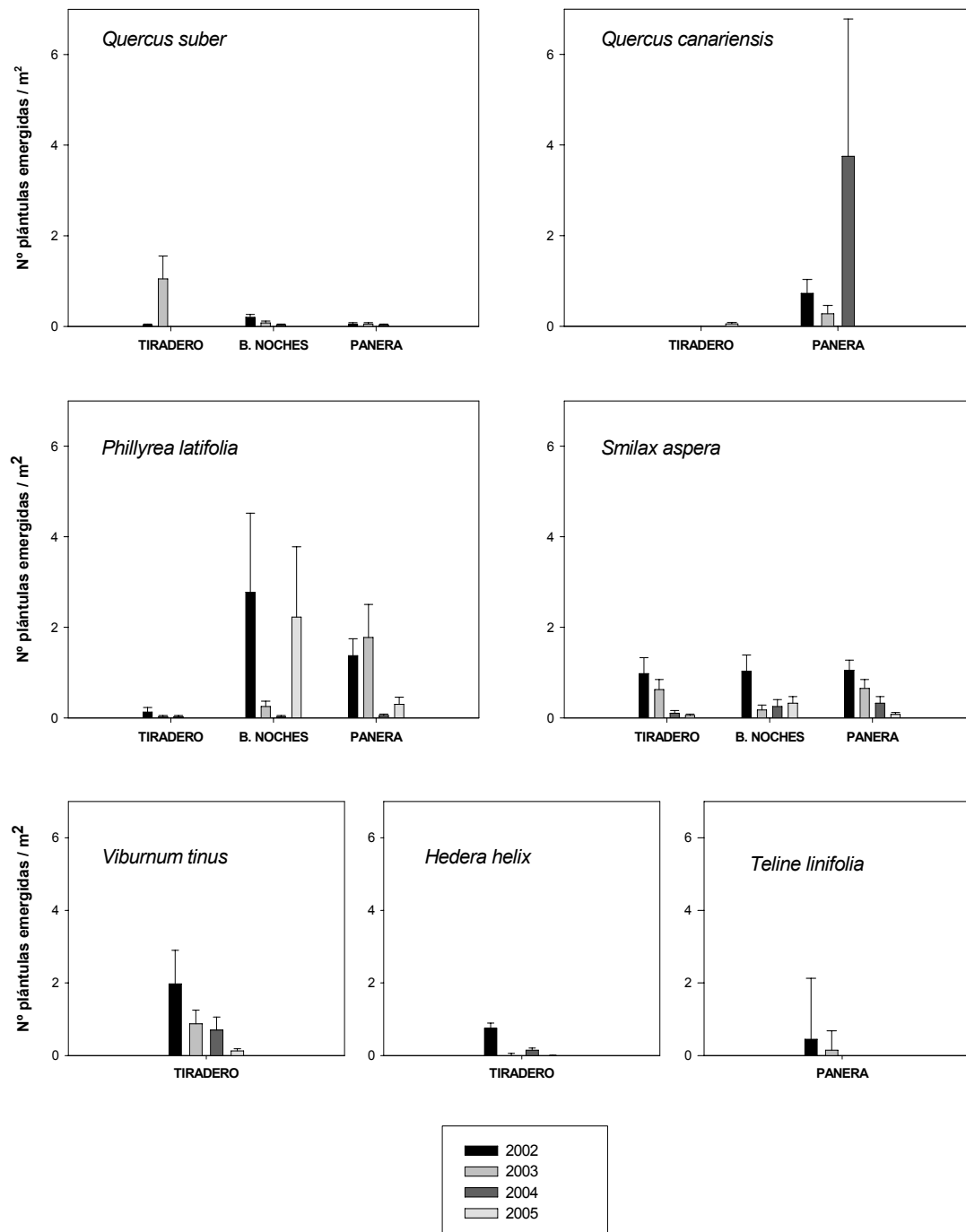
Las especies leñosas más representativas del banco de plántulas mostraron una alta variabilidad entre años en las densidades de plántulas emergidas. El grado de variabilidad interanual (medido por el CV) fue similar para todas las especies así como para los tres sitios de bosque estudiados ($p > 0.05$), encontrándose en todos los casos unos valores medios de C. V. comprendidos entre 145 y 200 (**Tabla 2.1**).

Todas las especies estudiadas contaron con algunos “años buenos” para la regeneración, donde el número de plántulas que se añadieron a la población fue muy alto, mientras que en otros años apenas se establecieron plántulas nuevas en el sotobosque (**Figura 2.2**). Sin embargo, el patrón de “años buenos” y “años malos” varió enormemente dependiendo de la especie así como del sitio de bosque en cuestión. Así, por ejemplo, *Phillyrea latifolia* fue una de las especies mejor representadas en el banco de plántulas de *Buenas Noches* y *Panera*; sin embargo, el 2003 fue un “año malo” para el primero de los sitios de bosque, mientras que para el segundo se trató justamente del período en el que se contabilizó un mayor número de plántulas. Como ejemplo de variación en función de la especie considerada, podemos resaltar el año 2004, que se trató de un período bastante “malo” para todas las especies, exceptuando el caso de *Quercus canariensis*, para el cual fue precisamente el año en el que se recogieron las densidades más altas de plántulas. Además, conviene destacar la enorme variabilidad que aparece entre cuadros dentro de un mismo año, tal y como demuestran las barras de error estándar tan elevadas que presentan casi todas las especies (**Figura 2.2**).

Especie	Tiradero	B. Noches	Panera
<i>Genista linifolia</i>	-	-	188.57
<i>Hedera helix</i>	194.39	-	-
<i>Phillyrea latifolia</i>	183.81	167.73	171.17
<i>Quercus suber</i>	197.29	186.67	178.87
<i>Quercus canariensis</i>	-	-	144.89
<i>Smilax aspera</i>	174.74	173.95	165.45
<i>Viburnum tinus</i>	145.29	-	-

Tabla 2.1 Coeficientes de variación medios de la densidad de plántulas emergidas entre los cuatro años de muestreo. Sólo se muestran los valores de las especies dominantes en el banco de plántulas de los tres sitios de bosque estudiados.

Figura 2.2 Densidad media de plántulas emergidas durante los cuatro años de muestreo. Sólo se han representado las especies leñosas que fueron predominantes en el banco de plántulas de al menos uno de los tres sitios de bosque estudiados. Las líneas verticales representan los valores de error estándar.



Factores que condicionan la abundancia de plántulas emergidas

En la **Tabla 2.2** se muestran los resultados de las regresiones múltiples que relacionaron la densidad de plántulas emergidas de las principales especies leñosas con los distintos factores seleccionados. Como puede comprobarse, la probabilidad de encontrar un banco de plántulas más o menos abundante viene determinada por un conjunto diferente de factores, específico para cada especie. En general, se consiguieron buenos ajustes para casi todas las especies estudiadas. Los modelos mejor ajustados se encontraron para *Smilax aspera* ($R^2=0.36$; $p<0.01$) y *Viburnum tinus* ($R^2=0.34$; $p=0.048$), en el sitio de bosque de *Tiradero*. Para esta última especie, fue la distancia al adulto conoespecífico más cercano, así como las distancias a otras dos especies de frutos carnosos, los parámetros que mejor explicaron su abundancia de plántulas en el sotobosque. Así, se recogió un mayor número de plántulas recién emergidas cuanto mayor fue la cercanía a los adultos de estas especies.

En el caso de *Smilax aspera*, los mejores predictores variaron según el sitio de bosque estudiado. En *Tiradero*, fueron la distancia a la posible planta madre y la producción de hojarasca los únicos factores significativos; en *Buenas Noches*, en cambio, jugaron un papel más importante la distancia a plantas adultas de *Phillyrea latifolia* y el porcentaje de arcillas del suelo, ambos inversamente relacionados con la densidad; y, por último, en *Panera* fue la disponibilidad de luz el único factor marginalmente significativo, recogándose densidades más elevadas de plántulas en micrositios más sombríos. Para *Quercus suber*, fue también el contenido en arcillas el factor más importante, aunque esta vez relacionado positivamente con la abundancia de plántulas. En el caso de *Phillyrea latifolia*, sólo se encontró un modelo significativo en el sitio de bosque de *Panera*, apareciendo unas densidades más altas de plántulas en los micrositios con mayor disponibilidad de agua en el suelo. Para *Genista linifolia*, fue nuevamente la distancia al adulto conoespecífico más cercano el único factor seleccionado. Por último, para la densidad de plántulas de *Quercus canariensis* y *Hedera helix* no se encontraron buenos ajustes.

Tabla 2.2 Efecto de las principales variables bióticas y abióticas que condicionaron la densidad media de plántulas de las especies leñosas seleccionadas, en los sitios de bosque de *Tiradero*, *B. Noches* y *Panera*. Los factores que tuvieron efecto significativo han sido resaltados en “negrita”.

Especie	R ²	F (g.l.)	p	Factores	Beta	Tolerancia	Correlación parcial	t	p
TIRADERO									
<i>H. helix</i>	0.132	1.83 (3.36)	0.1588	1/hum máx	0.33	0.83	0.31	1.94	0.0598
				Distancia <i>P. lat</i>	0.35	0.75	0.31	1.94	0.0609
				Distancia <i>H. hel</i>	0.18	0.77	0.17	1.01	0.3169
<i>Q. suber</i>	0.242	3.83 (3.36)	0.0178	% arcillas	0.34	0.86	0.34	2.15	0.0385
				Distancia <i>Q. sub</i>	-0.18	0.89	-0.19	-1.17	0.2481
				Hojarasca	0.19	0.97	0.21	1.28	0.2077
<i>S. aspera</i>	0.36	3.83 (5.34)	0.0074	1/hum máx	0.21	0.87	0.23	1.41	0.1688
				Distancia <i>H. hel</i>	0.27	0.74	0.28	1.68	0.1028
				Distancia <i>S. asp</i>	0.46	0.88	0.47	3.14	0.0035
				Distancia <i>V. tin</i>	0.22	0.66	0.22	1.33	0.1931
				Hojarasca	-0.55	0.58	-0.47	-3.07	0.0041
<i>V. tinus</i>	0.338	2.33 (7.32)	0.0483	1/GSF	0.34	0.62	0.31	1.85	0.0735
				% arcillas	-0.25	0.83	-0.27	-1.59	0.1209
				Distancia <i>H. hel</i>	-0.41	0.61	-0.37	-2.23	0.0331
				Distancia <i>P. lat</i>	-0.42	0.67	-0.39	-2.39	0.0227
				Distancia <i>S. asp</i>	-0.2	0.84	-0.22	-1.3	0.2045
				Distancia <i>V. tin</i>	-0.54	0.54	-0.44	-2.73	0.0101
				Hojarasca	0.37	0.57	0.33	1.96	0.0588
B. NOCHES									
<i>P. latifolia</i>	0.259	2.37 (5.34)	0.06	1/GSF	0.2	0.9	0.22	1.31	0.1992
				% arcillas	-0.16	0.83	-0.17	-1.01	0.3185
				Distancia <i>A. une</i>	0.25	0.89	0.27	1.6	0.1179
				Distancia <i>P. lat</i>	-0.17	0.83	-0.18	-1.04	0.3044
				Distancia <i>R. ala</i>	0.24	0.71	0.23	1.37	0.179
<i>S. aspera</i>	0.274	3.29 (4.35)	0.0215	% arcillas	-0.37	0.67	-0.34	-2.11	0.0416
				1/hum máx	-0.38	0.48	-0.30	-1.84	0.0744
				Distancia <i>P. lat</i>	-0.49	0.72	-0.43	-2.85	0.0073
				Hojarasca	0.2	0.81	0.21	1.28	0.2091
PANERA									
<i>G. linifolia</i>	0.108	4.58 (1.38)	0.0388	Distancia <i>G. lin</i>	-0.33	1	-0.33	-2.14	0.0388
<i>P. latifolia</i>	0.259	6.46 (2.37)	0.004	% arcillas	-0.25	0.67	-0.23	-1.46	0.154
				1/hum máx	-0.61	0.67	-0.50	-3.52	0.0012
<i>Q. canariensis</i>	0.067	1.33 (2.37)	0.2756	% arcillas	-0.2	0.97	-0.20	-1.21	0.2334
				Distancia <i>Q. can</i>	-0.21	0.97	-0.21	-1.29	0.2044
<i>S. aspera</i>	0.091	3.81 (1.38)	0.0583	1/GSF medio	0.3	1	0.30	1.95	0.0583

Nota: La “tolerancia” es definida como 1 menos el grado de correlación múltiple (R²) de cada factor con respecto al resto de factores incluidos en el modelo, de modo que cuanto mayor es la tolerancia de una variable, mayor es su grado de independencia con respecto a los demás factores. El valor de “correlación parcial” representa el grado de correlación de cada factor con la variable dependiente de densidad de plántulas, controlando el resto de los factores incluidos en el modelo.

Curvas de emergencia y supervivencia de plántulas

En la **Figura 2.3** se han representado las tendencias temporales en la emergencia y supervivencia de plántulas de las principales especies leñosas, durante el año 2002. Como puede comprobarse, casi todas las especies siguieron el mismo patrón general, con el pico máximo de emergencia en primavera y los porcentajes más altos de mortalidad durante la estación seca (en torno al mes de agosto). La mayoría de ellas, como fue el caso de *Phillyrea latifolia*, *Viburnum tinus* o *Hedera helix*, presentaron los mayores porcentajes de emergencia a principios de la primavera (en torno al mes de abril), donde se censaron más del 60% de las plántulas nuevas. Algunos casos particulares los encontramos en *Genista linifolia*, donde la primera emergencia de plántulas no tuvo lugar hasta después del verano, o en *Smilax aspera*, que presentó un patrón más extendido en el tiempo con una notable proporción de plántulas emergidas desde finales de invierno. Por último, las dos especies de quercíneas también mostraron un cierto retraso en esta primera fase, con los porcentajes más altos de emergencia al final de la estación primaveral.

A pesar de las similitudes relativas encontradas en la dinámica temporal, las tasas de supervivencia de plántulas difirieron significativamente entre las distintas especies estudiadas ($\chi^2=544.92$; g.l.=9; $p<0.001$). Así, los valores más bajos de supervivencia los encontramos en *Hedera helix*, *Pistacia lentiscus* y *Quercus canariensis*, donde el número de plántulas supervivientes tras el último censo (noviembre/2005) fue inferior al 10% (**Figura 2.4a**). *Quercus suber*, *Smilax aspera* y *Genista linifolia* también mostraron unos valores muy bajos, con unas tasas de supervivencia de plántulas de 12, 14 y 24%, respectivamente. En cambio, *Phillyrea latifolia* y *Viburnum tinus* contaron con mayor éxito en estas primeras fases, presentando unos porcentajes de supervivencia en torno al 50%. Finalmente, las especies que presentaron los valores más altos fueron *Ruscus hypophyllum* y *Cistus salvifolius*, con unas tasas de supervivencia tras el último censo superiores al 70%.

En el total de las especies estudiadas, la probabilidad de que una plántula sobreviviera y superara con éxito el verano aumentó progresivamente con la edad ($\chi^2=176.05$; g.l.=5; $p<0.001$) (**Figura 2.4b**).

Porcentaje de plántulas

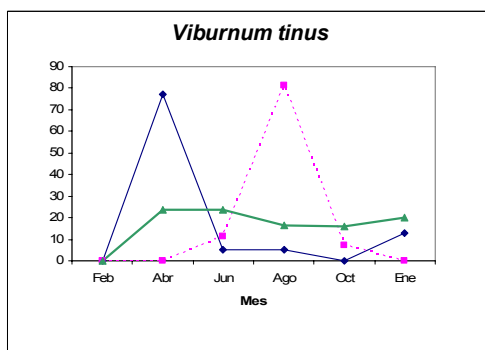
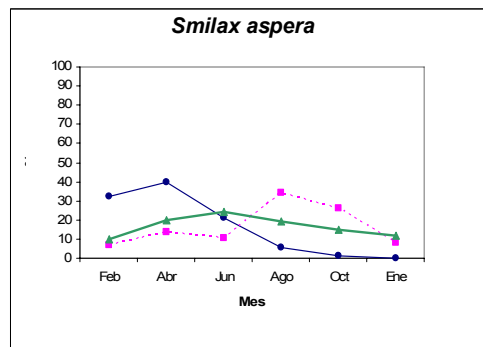
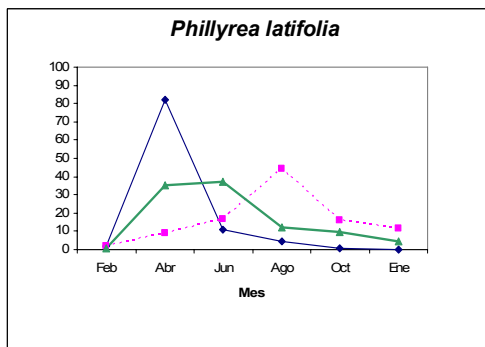
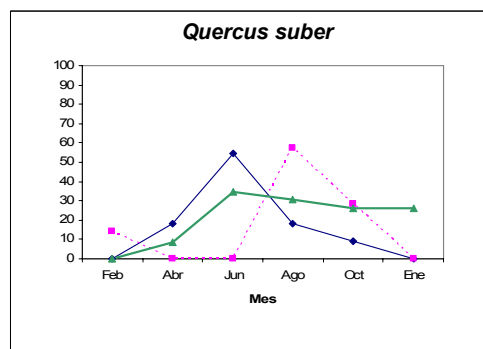
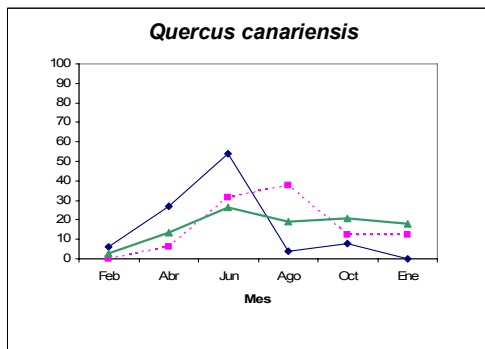
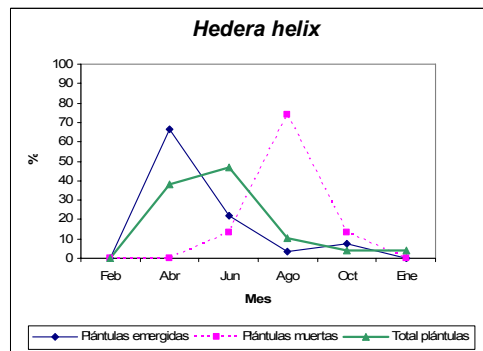
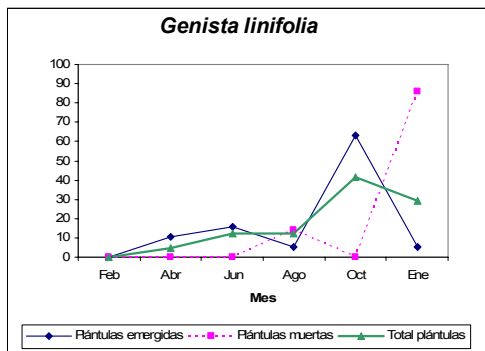
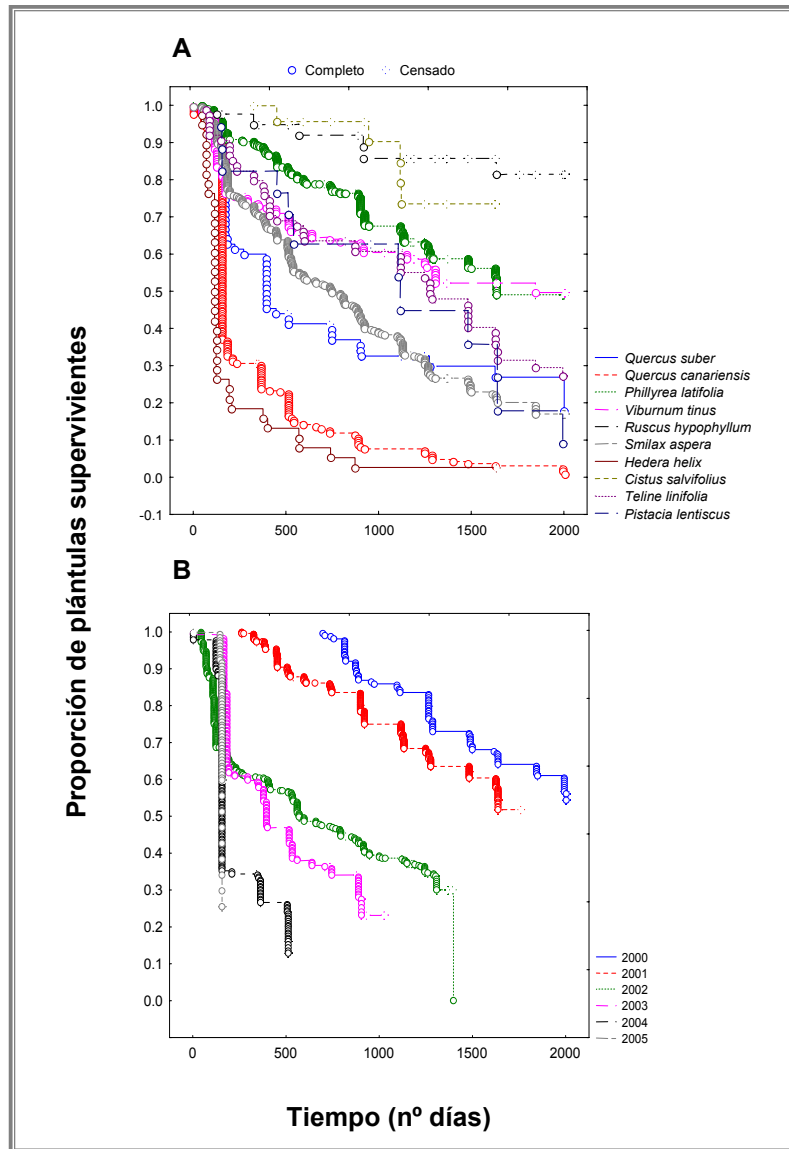


Figura 2.3 Dinámica temporal en la emergencia y supervivencia de plántulas de las principales especies leñosas, durante el año 2002. Los valores representados son referidos al porcentaje de plántulas censadas en cada mes de muestreo.

Figura 2. 4 Proporción de plántulas supervivientes en función de la especie (A) y de la cohorte (B).



Factores que afectan a la supervivencia de plántulas

Las 30 variables que se tomaron para caracterizar el medio físico de los 120 cuadros, fueron reducidas a cinco factores independientes entre sí, cada uno de los cuales contribuyó con una proporción significativa de la variación, y juntos explicaron el 66.7% de la varianza total (**Tabla 2.3**).

Tabla 2.3 Grado de correlación (factor de carga) de los cinco factores seleccionados con las 30 variables medidas para caracterizar el medio físico, en los 120 cuadros de muestreo. Las variables mejor correlacionadas con cada factor han sido resaltadas en “negrita”.

Variable	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5
1/humedad media (%)	-0,420	-0,032	0,343	-0,145	-0,671
1/GSF medio	-0,150	0,080	0,752	0,201	0,014
LAI medio	0,152	-0,043	0,780	0,087	-0,145
pH	0,884	-0,093	-0,021	0,202	-0,001
Mat. Orgánica (%)	-0,017	0,716	-0,099	-0,502	-0,202
N det (%)	0,105	0,818	0,090	-0,008	-0,149
Relación C/N	-0,113	0,200	-0,149	-0,713	-0,125
% Gravas	0,463	0,041	0,006	0,049	0,232
% Arenas gruesas	-0,586	0,064	-0,298	-0,064	-0,579
% Arenas finas	-0,088	0,021	0,233	-0,113	-0,023
% Limos	0,484	0,115	0,452	-0,068	0,238
% Arcillas	0,481	-0,136	-0,001	0,160	0,569
K disponible (mg/kg)	0,399	0,466	0,033	-0,017	0,149
Mg disponible (mg/kg)	0,443	0,673	-0,248	0,045	0,195
P disponible (mg/kg)	-0,117	0,568	-0,283	0,419	0,112
Ca disponible (mg/kg)	0,487	0,582	-0,447	0,072	0,089
Al (mg/kg)	0,050	-0,238	0,387	0,059	0,032
As (mg/kg)	-0,027	0,004	0,232	0,852	0,207
B (mg/kg)	0,439	0,116	-0,005	0,554	-0,186
Fe (mg/kg)	-0,411	0,563	0,207	-0,104	0,349
Cr (mg/kg)	0,122	0,302	0,303	0,230	0,007
Cu (mg/kg)	0,744	0,131	-0,323	0,227	0,254
Co (mg/kg)	0,832	0,058	-0,024	-0,131	0,141
Cd (mg/kg)	0,231	0,064	-0,039	0,828	-0,070
Mn (mg/kg)	0,887	0,117	0,091	0,033	-0,014
Ni (mg/kg)	0,794	0,179	0,011	0,203	0,169
Pb (mg/kg)	-0,296	0,666	0,061	-0,201	0,191
Zn (mg/kg)	0,244	0,793	-0,001	0,197	-0,182
Na (mg/kg)	0,712	-0,182	0,182	0,486	-0,079
Hojarasca (g/m ²)	-0,415	0,172	0,486	0,392	0,034
% Varianza explicada	27,195	15,076	11,359	7,961	5,108
Nombre del factor	Acidez del suelo	Fertilidad del suelo	Cubierta vegetal	Elementos tóxicos	Humedad del suelo

- El primero de los factores estuvo definido principalmente por el nivel de pH del suelo, altamente relacionado con la disponibilidad de algunos elementos traza y micronutrientes, como: Cu, Co, Mn, Ni y Na.
- El segundo de los factores claramente representó un gradiente de fertilidad del suelo, definido principalmente por el contenido en nitrógeno y materia orgánica, así como por la disponibilidad de algunos macronutrientes esenciales para las plantas, como Ca, P y Mg.
- El tercer factor representó el grado de cubierta vegetal de cada micrositio, inversamente relacionado con la cantidad de luz y positivamente con la producción de hojarasca.
- El cuarto factor presentó una alta correlación con el contenido en dos elementos traza (As y Cd) que, por encima de un determinado valor umbral,

pueden considerarse tóxicos para las plantas. Este factor también mostró una relación negativa con la fracción C/N del suelo.

- Por último, el factor 5 representó un gradiente de humedad del suelo, altamente relacionado con la textura del mismo (directamente con el porcentaje en arcillas e inversamente con la proporción de arenas gruesas).

En la **Tabla 2.4** se muestran los resultados obtenidos en los análisis de supervivencia, a través de los cuales se determinaron qué factores (tanto abióticos como bióticos) estuvieron afectando principalmente a la probabilidad de éxito en esta fase, para cada una de las especies leñosas seleccionadas. Hay que tener presente que, dado que la variable dependiente en los modelos es la tasa de riesgo de mortalidad (*hazard*), un coeficiente de regresión negativo indica que el factor ejerce un efecto positivo sobre la supervivencia de plántulas, y viceversa.

Al igual que ocurrió en la fase de emergencia de plántulas, cada especie estuvo afectada por un conjunto de factores único y diferente al resto. Exceptuando el caso de *Quercus suber* y *Genista linifolia*, se encontraron ajustes significativos para todas las especies seleccionadas (**Tabla 2.4**).

La densidad total de plántulas condicionó el éxito en la supervivencia de algunas de las especies estudiadas, como fue el caso de *Phillyrea latifolia* o *Quercus canariensis*, en los sitios de bosque de *Buenas Noches* y *Panera*, respectivamente. Así, agrupando los cuadros en tres niveles de densidad de plántulas, puede comprobarse cómo la tasa de supervivencia del total de especies de este estudio disminuyó notablemente a medida que aumentaba el número de plántulas por metro cuadrado ($\chi^2=181.7$; g.l.=2; $p<0.001$). Ahora bien, este efecto tan sólo se hizo patente para niveles de densidad superiores a 100 plántulas/m². De hecho, las tasas de supervivencia más altas aparecieron en aquellos micrositos que mostraron unos niveles de densidad intermedios, que fueron significativamente superiores en comparación con el nivel inferior ($\chi^2 = 4.46$; g.l.=1; $p<0.001$) (**Figura 2.5**).

La distancia respecto al adulto conespecífico más cercano también jugó un papel importante, afectando positivamente a la probabilidad de supervivencia de plántulas de *P. latifolia* y *Q. canariensis* (**Tabla 2.4**).

Dentro de los abióticos, el factor 3, que puede considerarse representativo del grado de cubierta vegetal y la disponibilidad de luz que llega a nivel del suelo, fue uno

de los factores más condicionantes en la supervivencia de plántulas de algunas especies, como ocurrió en *Phillyrea latifolia* o en *Hedera helix*. En ambos casos, el éxito en esta fase del ciclo fue mayor en los micrositios más aclarados.

Los factores asociados a las características del suelo también jugaron un papel importante en la supervivencia de plántulas. El factor 2, muy relacionado con el grado de fertilidad del suelo, fue uno de los más influyentes en la supervivencia de varias especies, especialmente en el sitio de bosque de *Tiradero*. En algunos casos, como en *Hedera helix* o en *Viburnum tinus*, la relación fue positiva, mientras que en otros fue negativa, como ocurrió con *Quercus canariensis*. Otro de los factores más importantes fue el definido por el nivel de pH del suelo, que estuvo inversamente relacionado con la tasa de supervivencia de plántulas de *Phillyrea latifolia*, en los dos sitios de bosque en los que predomina esta especie. Este factor fue precisamente uno de los que más condicionó la supervivencia de plántulas en el caso de *Smilax aspera*, presentando una relación positiva, aunque marginalmente significativa. Para esta especie, el factor 4 fue el único significativo en el sitio de bosque de *Panera*, encontrándose unas tasas de supervivencia más bajas en micrositios con mayor disponibilidad de As y Cd en el suelo. Por último, el factor 5 fue uno de los factores más importantes para *Phillyrea latifolia* y *Quercus canariensis*, en los sitios de bosque de *Buenas Noches* y *Panera*, respectivamente. Así, un mayor contenido en humedad del suelo repercutió favorablemente en la supervivencia de plántulas de ambas especies. Como puede comprobarse, los factores que afectaron a la supervivencia de plántulas no sólo difirieron entre las distintas especies, sino que también aparecieron diferencias en función del sitio de bosque (**Tabla 2.4**).

Tabla 2.4 Resultados de los análisis de regresión de Cox que relacionaron la supervivencia de plántulas de las principales especies leñosas con los factores bióticos y ambientales, en los sitios de bosque de *Tiradero*, *B. Noches* y *Panera*. Los factores que tuvieron efecto significativo han sido resaltados en “negrita”.

Especie	Nº individuos (censados)	χ^2 (g.l.)	p	Factores	Beta	Est. Wald	p
TIRADERO							
<i>H. helix</i>	38 (1)	16.539 (7)	0.021	Densidad media	0.016	0.331	0.565
				Distancia adulto	-0.121	1.770	0.183
				Factor 1	1.088	1.743	0.187
				Factor 2	-2.005	5.678	0.017
				Factor 3	1.804	5.043	0.025
				Factor 4	-0.269	0.458	0.498
				Factor 5	-0.173	0.065	0.799
<i>Q. suber</i>	51 (8)	7.826 (7)	0.348	Densidad media	0.068	1.461	0.227
				Distancia adulto	-0.615	1.749	0.186
				Factor 1	-3.394	1.456	0.228
				Factor 2	0.553	1.290	0.256
				Factor 3	-0.458	0.442	0.506
				Factor 4	-3.361	1.380	0.240
				Factor 5	-0.092	0.009	0.926
<i>S. aspera</i>	145 (29)	99.69 (7)	0.021	Densidad media	0.014	3.066	0.080
				Distancia adulto	0.290	1.567	0.211
				Factor 1	0.393	0.603	0.438
				Factor 2	-0.562	3.461	0.063
				Factor 3	0.130	0.091	0.763
				Factor 4	0.204	2.246	0.134
				Factor 5	0.206	0.492	0.483
<i>V. tinus</i>	204 (113)	15.968 (7)	0.025	Densidad media	0.006	0.571	0.450
				Distancia adulto	0.022	0.849	0.357
				Factor 1	0.221	0.092	0.762
				Factor 2	-0.669	7.161	0.007
				Factor 3	0.274	0.242	0.623
				Factor 4	0.138	0.352	0.553
				Factor 5	-0.185	0.281	0.596
B. NOCHES							
<i>P. latifolia</i>	546 (274)	170.83 (7)	p<0.001	Densidad media	0.023	69.554	0.000
				Distancia adulto	0.062	7.032	0.008
				Factor 1	2.016	30.166	0.000
				Factor 2	-0.129	0.763	0.382
				Factor 3	1.338	20.674	0.000
				Factor 4	-0.485	4.395	0.036
				Factor 5	-1.143	19.759	0.000
<i>S. aspera</i>	127 (71)	24.504 (7)	p<0.001	Densidad media	0.009	3.425	0.064
				Distancia adulto	-0.301	3.018	0.082
				Factor 1	0.368	0.252	0.615
				Factor 2	0.208	0.389	0.533
				Factor 3	-0.104	0.066	0.798
				Factor 4	0.460	0.917	0.338
				Factor 5	0.038	0.011	0.915

Patrones de emergencia y supervivencia de plántulas a nivel de comunidad

Especie	Nº individuos (censados)	χ^2 (g.l.)	p	Factores	Beta	Est. Wald	p
PANERA							
<i>G. linifolia</i>	74 (24)	9.50 (7)	0.218	Densidad media	0.187	7.085	0.008
				Distancia adulto	0.473	2.245	0.134
				Factor 1	-2.411	5.937	0.015
				Factor 2	0.468	1.250	0.263
				Factor 3	1.102	2.601	0.107
				Factor 4	-0.513	0.244	0.622
<i>P. latifolia</i>	656 (393)	41.694 (7)	p<0.001	Factor 5	1.730	5.721	0.017
				Densidad media	0.007	2.744	0.098
				Distancia adulto	-0.025	2.235	0.135
				Factor 1	0.755	7.289	0.007
				Factor 2	0.039	0.544	0.461
				Factor 3	0.354	5.540	0.019
<i>Q. canariensis</i>	201 (8)	32.471 (7)	p<0.001	Factor 4	0.344	4.340	0.037
				Factor 5	-0.076	1.348	0.246
				Densidad media	0.017	18.542	0.000
				Distancia adulto	-0.204	4.253	0.039
				Factor 1	-0.946	0.699	0.403
				Factor 2	0.764	7.166	0.007
<i>S. aspera</i>	131 (9)	17.111 (7)	0.017	Factor 3	0.856	2.858	0.091
				Factor 4	-0.656	2.738	0.098
				Factor 5	-0.357	5.639	0.018
				Densidad media	0.005	1.028	0.311
				Distancia adulto	-0.160	2.493	0.114
				Factor 1	-0.584	3.679	0.055
Factor 2	0.064	0.225	0.635				
Factor 3	0.125	0.452	0.501				
Factor 4	0.461	6.784	0.009				
Factor 5	0.004	0.001	0.972				

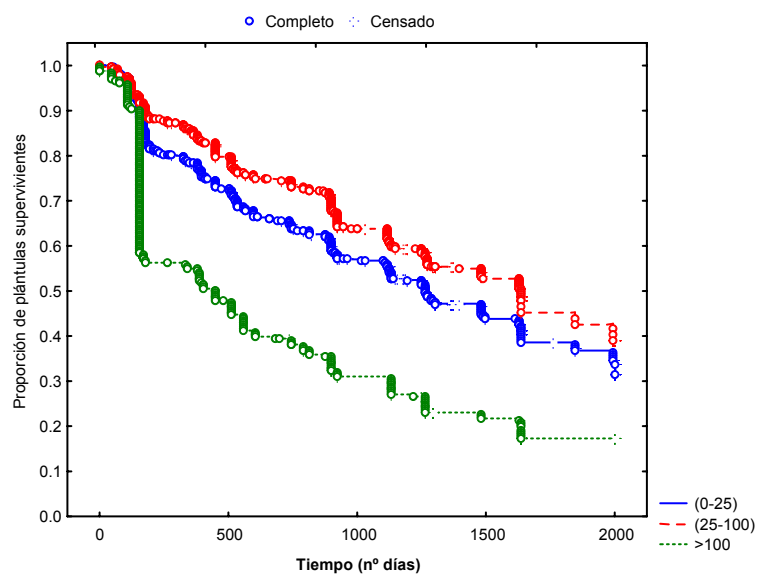


Figura 2.5 Proporción de plántulas supervivientes en función del nivel de densidad.

DISCUSIÓN

Evaluación de la capacidad regenerativa de especies leñosas

Casi todas las especies leñosas estudiadas siguieron el mismo patrón general en la dinámica temporal de plántulas, con el pico máximo de emergencia durante la primavera y los porcentajes más altos de mortalidad durante la estación seca. Este patrón se puede considerar representativo de las especies mediterráneas. En general, las plántulas y brinzales son más susceptibles que los árboles maduros a sufrir estrés por acción de la sequía, típica de ambientes mediterráneos. Por un lado, su área foliar y su capacidad de almacenamiento de carbohidratos son muy inferiores y, por otro lado, las raíces son más pequeñas y les impiden captar el agua en profundidad (Price, 2001). Aunque las tasas de mortalidad de plántulas pueden variar de acuerdo con la severidad del verano de cada año, en general las mayores pérdidas se producen durante el primer año de vida de la planta (p. ej., García-Castaño, 2001). Tal y como cabía esperarse, el conjunto de especies leñosas de este estudio mostraron unas tasas de supervivencia crecientes en función de la edad de la plántula.

Uno de los resultados más relevantes de este trabajo es que la composición y abundancia de especies en el dosel arbóreo-arbustivo del bosque no se reflejó en los valores de densidad en el banco de plántulas. Así, algunas de las especies mejor representadas como plantas adultas en determinados rodales, como fue el caso de *Quercus suber*, *Arbutus unedo*, *Pistacia lentiscus* o las dos especies de *Erica*, apenas emergieron y se establecieron como plántulas en el sotobosque. La escasez de plántulas puede ser el simple resultado de la propia autorregulación de un bosque maduro, donde el reclutamiento de nuevos individuos en la población se ve limitado por el exceso de sombra que los adultos aportan (Silvertown & Lovett-Doust, 1993). Sin embargo, la alta densidad de plántulas encontrada para otras especies menos importantes en el dosel, sugieren la existencia de algún tipo de limitación demográfica en aquellas especies que presentaron una escasa regeneración, a pesar de ser abundantes en su fase adulta. Una escasa densidad de plántulas no tiene por qué ser necesariamente el resultado de una baja disponibilidad de micrositios adecuados para la germinación y el posterior establecimiento. A veces, la escasez de plántulas en el sotobosque es debida a una limitación en la cantidad de semillas viables que son dispersadas hacia esos micrositios favorables, o bien los fenómenos de depredación post-dispersiva a los que se ven sometidas tales semillas son muy elevados (Schupp 1995; Schupp & Fuentes, 1995; Hulme, 1997; Jordano et al., 2002).

En el caso de *Pistacia lentiscus*, otros estudios anteriores en bosques mediterráneos han demostrado que la baja viabilidad de sus semillas (debido a la alta proporción de abortos y frutos partenocárpicos) y los altos requerimientos para su germinación (dependiente de períodos de intensas y prolongadas precipitaciones), pueden ser los principales causantes de su escasa regeneración sexual (García-Fayos & Verdú, 1998).

Para *Arbutus unedo*, la alta producción de frutos observada en el área de estudio (Pérez-Ramos, obs. pers.) y la elevada proporción de semillas que probablemente son dispersadas por algunas de las aves frugívoras más frecuentes en la zona, tal y como ha sido documentado por otro estudio en un bosque mediterráneo de características similares al estudiado (Herrera et al., 1994), sugieren que las causas de esta limitación deben ocurrir en fases posteriores al proceso de diseminación o tal vez sean debidas a una baja viabilidad de sus semillas. Probablemente, una alta tasa de depredación post-dispersiva o una baja disponibilidad de micrositios adecuados para la germinación y establecimiento de plántulas sean los posibles factores causantes de su limitada regeneración natural. Aunque existen algunos trabajos anteriores sobre determinados aspectos de la biología reproductiva de esta especie (Sealy & Webb, 1950; Narbona et al., 2003), se hace necesario un estudio exhaustivo para identificar los principales factores que están limitando su regeneración natural en el área de estudio.

En el caso de *Quercus suber* (y *Q. canariensis*), los principales factores que pueden estar causando auténticos “cuellos de botella” demográficos en las poblaciones del área de estudio serán analizados con detalle en el segundo bloque de capítulos de esta Tesis (**capítulos del 4 al 9**).

Según los resultados obtenidos, estas tres especies de leñosas presentan una regeneración muy limitada en los bosques del sur de España y las principales causas de su limitación parece ser que acontecen en otras fases anteriores al estadio de plántula (**Figura 2.6**).

El caso de los brezos (*Erica arborea* y *Erica scoparia*) es muy particular, al tratarse de especies muy poco representadas en el banco de plántulas, a pesar de su relativa importancia en el dosel arbóreo-arbustivo del bosque y, sobre todo, en el banco de semillas del suelo (Arévalo & Fernández-Palacios, 2000; Díaz-Villa et al.,

2003). En otros bosques, estas especies han sido consideradas “pioneras” (Whitmore, 1989), pues producen una enorme cantidad de semillas de pequeño tamaño que permanecen viables en el suelo durante largos períodos de tiempo, hasta que algún tipo de perturbación genere la apertura de “gaps” en el dosel que activen los procesos de germinación y emergencia de plántulas (Johnson, 1981; Runkle, 1982, 1984) (**Figura 2.6**). Además, cuentan con una alta capacidad de regeneración vegetativa a partir de los lignotubérculos (cepas) que los caracterizan (Ojeda et al., 1996).

En contraposición a las especies anteriores se encuentran otras que, a pesar de estar menos representadas en los estratos verticales del bosque, contaron con un elevado número de plántulas recién emergidas en el suelo. Éste fue el caso de *Phillyrea latifolia*, *Viburnum tinus*, *Smilax aspera*, *Hedera helix* o *Genista linifolia*, que fueron las especies predominantes en el banco de plántulas de los tres sitios de bosque estudiados. También es conveniente destacar el caso de *Quercus canariensis*, cuya abundancia de plántulas en el sotobosque dependió del sitio en cuestión. Las diferencias encontradas entre los sitios de bosque de *Tiradero* y *Panera* probablemente fueron debidas a diferencias en los valores de producción de semillas que mostraron los árboles de ambos sitios (más detalles en **capítulo 4**).

Ahora bien, la emergencia de plántulas es sólo una de las fases en la secuencia demográfica de la regeneración. El éxito en el reclutamiento de nuevos individuos en las poblaciones estudiadas, también dependerá de la capacidad de establecimiento y supervivencia de las plántulas emergidas. Así, algunas de las especies más abundantes en el banco de plántulas, contaron con unas tasas de mortalidad cercanas al 100%. Éste fue el caso de *Quercus canariensis* o *Hedera helix*, que en este sentido también podrían incluirse dentro del grupo de especies con regeneración limitada en el área de estudio. En cambio, las tasas medias de supervivencia para otras especies, tales como *Viburnum tinus* o *Phillyrea latifolia*, fueron bastante más elevadas, presentando valores en torno al 50%. Estas dos especies podrían considerarse más eficientes en las primeras fases del ciclo de regeneración, al contar con elevadas densidades de plántulas en el sotobosque que, además, presentan una alta de probabilidad de supervivencia durante los primeros años (**Figura 2.6**).

La superabundancia de frutos en los años productivos, la gran efectividad de los dispersores y la baja tasa de depredación que sufren las semillas de *Phillyrea latifolia*, tal y como ha sido ampliamente documentado por estudios anteriores en otro

bosque mediterráneo (Herrera et al., 1994), ayudan a explicar la gran abundancia de plántulas de esta especie estimada en nuestro área de estudio. Por otro lado, el predominio de plántulas de *Viburnum tinus* en el sotobosque de uno de los rodales de bosque estudiados coincide con los resultados obtenidos en otros estudios acerca de la regeneración de leñosas en bosques de laurisilva (Fernández-Palacios & Arévalo, 1998).

Finalmente, *Smilax aspera* y *Genista linifolia* podrían encontrarse en una situación más intermedia pues mostraron unos porcentajes de supervivencia relativamente bajos (de 14 y 22%, respectivamente), que pueden ser compensados con la notable emergencia de plántulas que presentaron en el sotobosque (**Figura 2.6**).

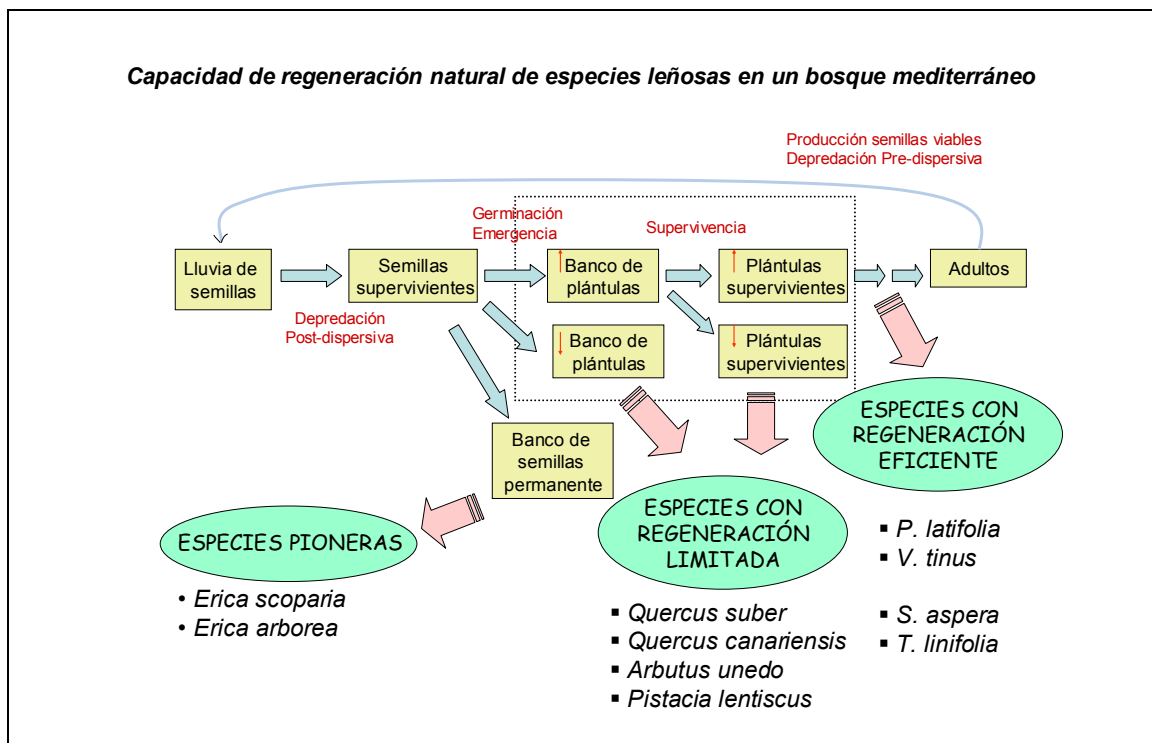


Figura 2.6 Esquema resumen de la capacidad regenerativa de las principales especies leñosas en el área de estudio

Las especies que han sido clasificadas en este estudio como más eficientes en las primeras fases del ciclo de regeneración natural, como es el caso de *Viburnum tinus* o *Phillyrea latifolia*, podrían llegar eventualmente a reemplazar en un futuro a aquéllas que hoy dominan los estratos verticales de estos bosques, pero presentan algún tipo de limitación demográfica. Estos fallos en el reclutamiento de determinadas especies pueden generar huecos u oportunidades de regeneración para otras especies competitivamente inferiores, a través de la ganancia de micrositios por “pérdidas de posesión” de los mejores competidores (Hurtt & Pacala, 1995). En este sentido, se hace imprescindible plantear estudios a más largo plazo para documentar estas tendencias. Por otra parte, mediante modelos predictivos se pueden abordar los cambios acontecidos en la estructura y dinámica poblacional de los bosques (Baraloto & Goldberg, 2004), que en el caso del sur de España están hoy día dominados mayoritariamente por el alcornoque y el quejigo moruno, así como por otras especies de matorral, como *Pistacia lentiscus* o algunas Ericáceas. Estas evidencias podrían adquirir mayor magnitud teniendo en cuenta el escenario de cambio global en el que nos encontramos; por ejemplo, en un encinar de Tarragona se ha comprobado que los adultos de *Phillyrea latifolia* fueron más resistentes a la sequía experimental (reducción de un 15%, similar a las predicciones de cambio climático) que los de *Q. ilex* o *A. unedo*, de modo que esta mortalidad diferencial sugiere un cambio en la composición del bosque a largo plazo (Peñuelas et al., 2004).

Variabilidad interanual en la densidad de plántulas

La gran variabilidad entre años que presentaron las especies seleccionadas en la densidad del banco de plántulas muy probablemente fue consecuencia de la alta variabilidad interanual que poseen casi todas las especies leñosas policárpicas en la producción de semillas (fenómeno conocido como “vecería”, traducido del concepto de *masting*) (Janzen, 1976; Silvertown, 1980; Kelly, 1994). En el caso de estudio, los coeficientes de variación en la densidad de plántulas fueron ligeramente superiores a los estimados para la fase de producción de semillas, en una amplia revisión de especies leñosas (Herrera et al., 1998). Probablemente ésto sea debido al mayor grado de impredecibilidad que puede generarse en este estadio, debido a la suma de procesos que acontecen después de la producción de semillas, que afectan a la probabilidad de que una plántula se establezca o no en un micrositio determinado. Todo ello hace que, además de esta alta variabilidad temporal, también se recogiera una gran variabilidad espacial, tal y como puede desprenderse de los valores tan

elevados de error estándar encontrados, especialmente en los años donde se registraron unas mayores densidades de plántulas.

En la mayoría de las especies estudiadas, los valores anuales de densidad de plántulas no variaron en torno a un valor medio, sino que aparecieron años donde la emergencia de plántulas fue muy alta (“años buenos”), y otros años donde las densidades censadas de plántulas nuevas fueron muy escasas o incluso nulas (“años malos”). Esta tendencia bimodal coincide con el tipo de distribución más frecuente en la producción de semillas de especies leñosas (Herrera et al., 1998). A pesar de que el grado de variabilidad interanual en el banco de plántulas de los bosques estudiados no difirió ni entre especies ni entre sitios, el patrón de “años buenos” y “años malos” fue muy variable en función de estos dos parámetros. Por un lado, estos resultados pueden ser consecuencia de la respuesta diferencial que ofrecen las distintas especies a las condiciones ambientales, en relación a la producción de semillas (p. ej. Gysel, 1956; Olson & Boyce, 1971). Pero por otro lado, aunque las condiciones del medio parecen condicionar en gran medida la producción de semillas, otros factores determinados genéticamente parecen jugar un papel decisivo, de modo que cada especie puede mostrar una tendencia inherente particular a producir grandes cosechas de semillas a intervalos cíclicos, que además pueden variar en función del sitio (Sork et al., 1993) (véase **capítulo 4**).

Factores que condicionan la emergencia y supervivencia de plántulas

Los procesos demográficos que condicionan la regeneración, como la cantidad de semillas producidas y dispersadas, la disponibilidad de micrositios adecuados para el establecimiento o la actividad de los animales dispersantes y depredadores de semillas y plántulas actúan de forma microhábitat-dependiente (Schupp, 1995; Schupp & Fuentes, 1995; Hulme, 1997). En consecuencia, el tipo de micrositio al que llegue una semilla influirá decisivamente en las probabilidades de establecimiento y posterior supervivencia de la posible plántula resultante (Callaway, 1992; Ribbens et al., 1994; Crawley & Long, 1995; Rey & Alcántara, 2000; Rousset & Lepart, 2000). Ahora bien, no todos los micrositios ofrecen la misma probabilidad de recibir una semilla, lo cual reduce enormemente la fracción de microhábitats potencialmente adecuados para la regeneración de las diferentes especies (Marañón et al., 2004).

Los procesos de emergencia y supervivencia de plántulas de las principales especies leñosas del área de estudio estuvieron condicionados por un conjunto de

factores específicos y diferentes para cada una de ellas. En primer lugar, la probabilidad de encontrar un banco de plántulas más o menos abundante dependió, para gran parte de las especies, de la distancia a su adulto conespecífico más cercano. Es bien conocida la relación negativa que predicen algunos modelos de reclutamiento (Janzen, 1970; Connell, 1971; Hubbell, 1980) entre la abundancia de plántulas y la distancia con respecto al árbol madre. Ahora bien, esta relación no es universal, especialmente en plantas cuyas semillas son dispersadas por animales o a través del agua (Houle, 1995). En el caso concreto de especies que son dispersadas por aves frugívoras, la heterogeneidad espacial en la lluvia de semillas es fundamentalmente atribuida a los patrones de actividad de forrajeo de estos animales (Herrera et al., 1984). Esto podría explicar la fuerte dependencia encontrada entre la densidad de plántulas de algunas especies endozoócoras, tales como *Viburnum tinus* o *Smilax aspera*, y la distancia a otras plantas de fruto carnoso. En estos casos, al igual que ha sido documentado por otros muchos estudios en bosques y matorral mediterráneos (Izhaki et al., 1991; Herrera et al., 1994; García-Fayos & Verdú, 1998), los frugívoros presentan una dieta mixta, alimentándose y usando como “perchas” las ramas de varias especies de frutos carnosos. De esta forma, las semillas de las diferentes especies que componen su dieta serán depositadas con mayor probabilidad, a través de sus excrementos, en micrositios cercanos a estas plantas adultas.

Por otro lado, las características ambientales de cada micrositio ejercieron también una importante influencia sobre las densidades de plántulas de algunas especies, encontrándose diferencias en algunos casos en función del sitio de bosque. Por ejemplo, la cantidad de hojarasca fue el principal componente que determinó (negativamente) la abundancia de plántulas en *Smilax aspera*, en el sitio de bosque de *Tiradero*. Los micrositios en los que se acumula un espesor importante de hojarasca, algo bastante frecuente en este sitio, podrían suponer un impedimento físico para la germinación de algunas semillas (especialmente para aquellas de menor tamaño), al ofrecer mayor dificultad a las pequeñas raíces para acceder hasta el suelo mineral (Clark & Clark, 1989; Molofsky & Augspurger, 1992; Seiwa & Kikuzawa, 1996). En cambio, en la parcela de *Buenas Noches*, fue el porcentaje de arcillas (cuya proporción en el suelo fue más importante en este sitio de bosque que en el anterior) el factor abiótico que más condicionó la abundancia de plántulas de esta especie trepadora. Una mayor proporción de arcillas en el suelo puede conllevar un mayor grado de compactación, lo cual se ha visto en otros estudios que afecta desfavorablemente al establecimiento de plántulas de algunas especies, generando un

mayor porcentaje de “germinaciones fatales” (semillas germinadas que no llegan a emerger) (Ferrero, 1991; Castro et al., 2004). Por último, en el sitio de bosque de *Panera*, se encontraron mayores densidades de plántulas de *Smilax aspera* en los micrositios de menor luminosidad, lo cual coincide con otros estudios anteriores que la consideran como una especie típica de ambientes más sombríos (Sack et al., 2003).

La disponibilidad hídrica del suelo fue el principal factor que condicionó la densidad de plántulas de *Phillyrea latifolia* en el sitio de bosque de *Panera*, apareciendo una mayor abundancia en aquellos micrositios que presentaron los valores más altos de humedad. Este efecto positivo de la humedad sobre la regeneración ha sido constatado en otros estudios sobre especies mediterráneas (p. ej. Espelta, 1996; Castro et al., 2004).

De la fracción de micrositios del sotobosque a los que llegan las semillas y posteriormente emergen como plántulas, sólo una porción de ellos son potencialmente favorables para la supervivencia de éstas. Unos de los factores principales que causaron las tasas más altas de mortalidad fueron aquéllos relacionados con el nivel de competencia al que estuvieron sometidas las plántulas de algunas especies. Es bien conocida la alta dependencia de la densidad en los patrones de supervivencia de plántulas de muchas especies vegetales (Brokaw, 1985; Augspurger & Kitajima, 1992; Harms et al., 2000; Silvertown & Bullock, 2003). En este caso, la densidad total de plántulas de leñosas afectó negativamente a la supervivencia de *Phillyrea latifolia* y *Quercus canariensis*. Las limitadas distancias de dispersión generaron, en determinados rodales, unos patrones espaciales de plántulas altamente agregados, aumentando los niveles de competencia establecidos entre ellas y disminuyendo consecuentemente sus probabilidades de supervivencia. Sin embargo, si examinamos el efecto de la densidad para todas las especies de la comunidad, sólo encontramos un efecto negativo por encima de un determinado valor umbral, tal y como ha sido documentado en otros estudios (Houle, 1992). De hecho, las tasas de supervivencia más altas aparecieron en aquellos micrositios que mostraron unos niveles de densidad intermedios. Este tipo de micrositios probablemente coincidió con aquéllos que reunieron unas condiciones más favorables para la supervivencia de plántulas y, a la vez, no contaron con unas densidades tan altas que pudieran causar una mayor competencia por el espacio y los recursos. Este tipo de distribución contagiosa que presentaron las dos especies leñosas comentadas con anterioridad no sólo afectó a la supervivencia de plántulas por las relaciones de competencia establecidas entre ellas, sino al parecer también estuvo influenciada por la corta distancia con la que se

establecieron con respecto al árbol madre. Así, en ambos casos se encontraron unas tasas de supervivencia más bajas cuanto menor fue la distancia al adulto conoespecífico más cercano. Este mecanismo de repulsión al árbol madre, por efecto de competencia directa o por otros mecanismos de alelopatía, ha sido documentado en otras muchas especies de plantas leñosas (p. ej. Herrera et al., 1994; Camarero & Gutiérrez, 1999; García, 2001).

En esta fase de supervivencia de plántulas, las variables del medio físico también jugaron un papel sumamente importante en casi todas las especies estudiadas. En primer lugar, el factor multivariante que mejor definió la humedad del suelo, altamente correlacionado con la textura, fue uno de los que más afectó a la supervivencia de plántulas de *Phillyrea latifolia* y *Quercus canariensis*, recogándose mayores probabilidades de éxito en los microhábitats de mayor humedad. Otro de los factores más condicionantes, en este caso para *Phillyrea latifolia* y *Hedera helix*, fue el representado por la cubierta vegetal, encontrándose unas tasas de supervivencia de plántulas más elevadas en los micrositos más aclarados. La baja disponibilidad hídrica, consecuencia de la intensa y prolongada estación estival (típica de ambientes mediterráneos), y el déficit lumínico en los bosques más cerrados con dosel perennifolio han sido considerados como los principales factores limitantes del reclutamiento de nuevos individuos en las poblaciones de muchas especies leñosas mediterráneas (p. ej., Sack et al., 2003, Marañón et al., 2004; Quero et al., 2006).

Sin embargo, los factores relacionados con la luz y el agua no fueron los únicos que afectaron a la supervivencia de plántulas de las especies estudiadas, tomando además notable importancia otros parámetros del suelo. Por un lado, el factor representativo del grado de fertilidad fue uno de los más influyentes en la supervivencia de plántulas de *Hedera helix* y *Quercus canariensis*, y el único que resultó significativo para el caso de *Viburnum tinus*. Algunos trabajos han demostrado la importancia de la disponibilidad de nutrientes como recurso limitante, observándose un importante aumento en las tasas de supervivencia de plántulas leñosas en respuesta a tratamientos de fertilización del suelo (Beckage & Clark, 2003). Otro de los factores que afectó (pero negativamente) a la supervivencia fue el relacionado con la disponibilidad de As y Cd en el suelo, especialmente para la especie trepadora *Smilax aspera*. Una cierta concentración de estos dos elementos traza en el suelo, aún siendo relativamente baja, puede tener un efecto negativo sobre la regeneración de las especies leñosas (p. ej., Bell & Teramura, 1991; Arduini, 1994; Hüttermann, 1999). Por último, el factor multivariante definido por el nivel de pH del suelo, altamente

relacionado con el contenido de algunos elementos traza, también ejerció un papel importante en la supervivencia de plántulas de varias de las especies estudiadas. Así, estuvo inversamente relacionado con la tasa de supervivencia de plántulas de *Phillyrea latifolia*, y directamente con las de *Genista linifolia* y *Smilax aspera*. En este aspecto, es bien conocida la distribución preferente de las diferentes especies de plantas en función del nivel de pH del suelo (Marañón et al., 2004). En el caso de suelos predominantemente ácidos, como los que se desarrollan sobre las areniscas del Aljibe, la elevada disponibilidad de aluminio y sus efectos tóxicos parece ser uno de los principales factores determinantes de la distribución ecológica de algunas especies leñosas a escala de paisaje (Ojeda et al., 2000). Sin embargo, no se conocen los patrones de respuesta de las diferentes especies de la comunidad, durante su fase de plántula, a este gradiente de acidez del suelo.

Como puede desprenderse de los resultados obtenidos en este capítulo, los factores que condicionaron la probabilidad de ocurrencia de plántulas fueron totalmente distintos de aquéllos que afectaron a su supervivencia. Estos factores fueron específicos y distintivos para cada una de las especies y, en algunas ocasiones, variaron en función del tipo de bosque. La gran diversidad de factores influyentes en estas primeras fases del ciclo de regeneración y la forma diferencial en que afectaron a las distintas especies que componen la comunidad del bosque, ponen de manifiesto distintos requerimientos y sugieren la existencia de nichos de regeneración distintivos para cada una de ellas. Estas diferencias en los nichos de regeneración funcionan como mecanismos de coexistencia de las especies y favorecen el mantenimiento de la alta biodiversidad vegetal del bosque mediterráneo (Tilman & Pacala, 1993; Marañón et al., 2004; Silvertown, 2004).

BIBLIOGRAFÍA

- Arduini, I., Godbold, D. L., & Onnis, A. 1994. Cadmium and copper change root growth and morphology of *Pinus pinea* and *Pinus pinaster* seedlings. *Physiologia Plantarum*, **92**, 675-680.
- Arévalo, J.R. & Fernández-Palacios, J.M. (2000) Seed bank analysis of tree species in two stands of the Tenerife laurel forest (Canary Islands). *Forest Ecology and Management*, **130**, 177-185.
- Ashton, P.M.S., Gunatilleke, C.V.S., & Gunatilleke, I.A.U.N. (1995) Seedling survival and growth of four Shorea species in a Sri Lankan rainforest. *Journal of Tropical Ecology*, **11**, 263-279.
- Augspurger, C.K. & Kitajima, K. (1992) Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology*, **73**, 1270-1284.
- Baraloto, C. & Goldberg, D.E. (2004) Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest. *Oecologia*, **141**, 701-712.
- Baraza, E., J.M. Gómez, J.A. Hódar, and R. Zamora. 2004. Herbivory has a greater impact in shade than in sun: responses of *Quercus pyrenaica* seedlings to multifactorial environmental variation. *Canadian Journal of Botany*, **82**, 357-364.
- Beckage, B. & Clark, J.S. (2003) Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology*, **84**, 1849-1861.
- Bell, R. & Teramura, A. H. (1991) Soil metal effects on the germination and survival of *Quercus alba* L., and *Q. prinus* L. *Environmental and Experimental Botany*, **31**, 141-152.
- Bray, R.H. & Kurtz, L.T. (1945) Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science*, **59 (1)**, 39-45.
- Box, G. E. P. & Cox, D. R. (1964) An analysis of transformations. *Journal Royal Statistics*, **B26**, 211-243.
- Brokaw, N.V.L. (1985) Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, **66**, 682-687.
- Callaway, R.M. (1992) Effects of shrubs on recruitment of *Quercus douglassii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology*, **73**, 2118-2128.
- Camarero, J.J. & Gutiérrez, E. (1999) Structure and recent recruitment at alpine forest-pasture ecotones in the Spanish central Pyrenees. *Ecoscience*, **6**, 451-464.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., & Gómez, J.M. (2004) Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, **92**, 266-277.
- Chen, J.M. & Black, T.A. (1992) Defining leaf-area index for non-flat leaves. *Plant Cell and Environment*, **15 (4)**, 421-429.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. (1989) The role of physical damage in the seedling regime of a neotropical rain forest. *Oikos*, **55**, 225-230.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, E., Macklin, & Hilleris-Lambers (1999) Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, **80**, 1475-1494.

- Connell, J.H. (1971) *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees*. Center for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, Holanda.
- Cox, D.R. (1976) Regression models and life tables. *Journal of the Royal Statistical Society*, **34**, 187-220.
- Crawley, M.J. & Long, C.R. (1995) Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology*, **83** (4), 683-696.
- Crow, T.R. (1992) Population dynamics and growth patterns for a cohort of northern red oak (*Quercus rubra*) seedlings. *Oecologia*, **91**, 191-200.
- Denslow, J.S. & Guzman, G.S. (2000) Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 201-212.
- Díaz-Villa, M.D., Marañón, T., Arroyo, J., & Garrido, B. (2003) Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 701-709.
- Espelta, J.M. (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.
- Fernández-Palacios, J.M. & Arévalo, J.R. (1998) Regeneration strategies of tree species in the laurel forest of Tenerife (The Canary Islands). *Plant Ecology*, **137**, 21-29.
- Ferrero, A. F. (1991) Effect of compaction simulating cattle trampling on soil physical characteristics in woodland. *Sil and Tillage Research*, **19**, 319-329.
- Forget, P.-M. (1997) Effect of microhabitat on seed fate and seedling performance in two rodent-dispersed tree species in rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology*, **85**, 693-703.
- Fox, G.A. (2001). Failure-time analysis: studying times-to-events and rates at which events occur. En: *Design and analysis of ecological experiments*, pp. 253-289. S.M.A.G. Scheiner, J. (ed.). Chapman & Hall.
- 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. & Verdú, M. (1998) Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacea lentiscus* L. *Acta Oecologica*, **19**, 357-366.
- García, D. (2001) Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 839-848.
- Gysel, L.W. (1956) Measurement of acorn crops. *Forest Science*, **2**, 303-313.
- Hald, A. (1949) Maximum likelihood estimation of the parameters of a normal distribution which is truncated at a known point. *Skandinavisk Aktuarietidskrift*, **1949**, 119-134

- Harms, K.E., Wright, J.S., Calderón, O., Hernandez, A., & Herre, E.A. (2000) Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, **404**, 493-495.
- Harper, J.L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Harrington, G.N. (1991) Effects of soil moisture on shrub seedling survival in a semi-arid grassland. *Ecology*, **72**, 1138-1149.
- 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., Jordano, P., Lopez-Soria, L., & Amat, J.A. (1994) Recruitment of a Mast-Fruiting, Bird-Dispersed Tree: Bridging Frugivore Activity and Seedling Establishment. *Ecological Monographs*, **64**, 315-344.
- Herrera, C.M., Jordano, P., Guitián, J. & Traveset, A. (1998) Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *American Naturalist*, **152**, 576-594.
- Houle, G. (1992) Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of northeastern North America. *Journal of Ecology*, **80**, 99-108.
- Houle, G. (1995) Seed dispersal and seedling recruitment: The missing link(s). *Écoscience*, **2**, 238-244.
- Hubbell, S.P. (1980) Seed Predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos*, **35**, 214-229.
- Hulme, P.E. (1997) Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia*, **111**, 91-98.
- Hüttermann, A., Arduini, I, Godbold, D.L. 1999. Metal pollution and Forest Decline. En: *Heavy Metal Stress in Plants. From Molecules to Ecosystems*. Prasad, M.N.V. y Hagemeyer, J., (ed.). Springer, Berlin, Alemania.
- Hurt, G.C. & Pacala, S.W. (1995) The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology*, **176**, 1-12.
- Hutchings, M.J., John, E.A., & Stewart, A.J.A. (2000) *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell, Oxford, Inglaterra.
- Ida, H. & Nakagoshi, N. (1996) Gnawing damage by rodents to the seedlings of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* in a temperate Sasa grassland-deciduous forest series in southwestern Japan. *Ecological Restoration*, **11**, 97-103.
- Izhaki, I., Walton, P.B., & Safriel, U.N. (1991) Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean scrub. *Journal of Ecology*, **79**, 575-590.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of the tree species in tropical forests. *American Naturalist*, **104**, 501-528.
- Janzen, D.H. (1976) Why bamboos wait so long to flower? *Review of Ecology and Systematics*, **7**, 347-391.

- Johnson, E.A. (1981) Vegetation organization and dynamics of lichen woodlands communities in the Northwest Territories, Canadá. *Ecology*, **62**, 200-215.
- Jordano, P. & Schupp, E.W. (2000) Seed disperser effectiveness: The quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs*, **70** (4), 591-615
- Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T., & Arroyo, J. (2002) Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. *Ecosistemas*, **11**.
- Jordano, P., Pulido, F., Arroyo, J., García-Castaño, J.L., & García-Fayos, P. (2004). Procesos de limitación demográfica. En: (F. Valladares ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- Kaplan, E.L. & Meier, P. (1958) Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association*, **53**, 457-481.
- Kitajima, K. & Fenner, M (2000) Ecology of seedling regeneration. En: *Seeds: the ecology regeneration in plants communities*, pp. 331-359, Fenner, M. (ed.). CABI Publishing. Wallingford, Inglaterra.
- Kelly, D. (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution*, **9** (12), 465-470.
- Marañón, T., Camarero, J.J., Castro, J., Díaz, M., Espelta, J.M., Hampe, A., Valladares, F., Verdú, M., & Zamora, R. (2004). Heterogeneidad ambiental y nichos de regeneración. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, F. Valladares (ed.). Ministerio de Medio Ambiente. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- McArdle, B.H. & Gaston, K.J. (1995) The temporal variability of densities - back to basics. *Oikos*, **74** (1), 165-171.
- Molofsky, J. & Augspurger, C.K. (1992) The effects of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology*, **73**, 68-77.
- Nagamatsu, D., Seiwa, K., & Sakai, A. (2002) Seedling establishment of deciduous trees in various topographic positions. *Journal of Vegetation Science*, **13**, 35-44.
- Nakashizuka, T. (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecological Restoration*, **3**, 21-35.
- Narbona, F. E., Arista, M., & Ortiz, P. L. (2003) Germinación de las Semillas del Madroño (*Arbutus Unedo* L., Ericaceae). *Acta Botanica Malacitana*. **28**, 73-78.
- Neter, J., Wasserman, W., & Kutner, M.H. (1985) *Applied linear statistical models: Regression, analysis of variance, and experimental designs*. Homewood, IL: Irwin.
- Ojeda, F., Marañón, T. & Arroyo J. (1996) Postfire regeneration of a mediterranean heathland in southern Spain. *International Journal of Wildland Fire*, **6**, 191-198.
- Olson, D.F.J. & Boyce, S.G. (1971) *Factors affecting acorn production and germination and early growth of seedlings and seedling sprouts*. West Virginia University, Morgantown. U.S. Department of Agriculture Publication, Washington, D.C., USA.

- Page, A.L., Miller, R.H., & Keeney, D.R. (1982) *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties*. 2nd ed. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, E. E. U. U.
- Pearson, T.R.H., Burslen, D.F.R.P., Goeriz, R.E., & Dalling, J.W. (2003) Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia*, **137**, 456-465.
- Peñuelas, J., Sabaté, S., Filella, I & Gracia, C. (2004) Efectos del cambio climático sobre los ecosistemas terrestres: observación, experimentación y simulación. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, pp. 425-460, F. Valladares (ed.). Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Price, D.T. (2001) Regeneration in gap models: priority issues for studying forest responses to climate change. *Climatic change*, **51**, 475-508.
- Pulido, F.J. & Díaz, M. (2005) Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Écoscience*, **12**, 92-102.
- Quero, J. L., Villar, R., Marañón, T. & Zamora, R. (2006) Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist*, **170**, 819-834.
- Quilchano, C., Marañón, T., Pérez-Ramos, I.M., Noejovich, L., Valladares, F. & Zavala, M.A. Patterns and ecological consequences of abiotic heterogeneity in managed cork oak forests of southern Spain. *Ecological Research* (en revisión).
- Rey, P.J. & Alcántara, J.M. (2000) Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*, **88** (4), 622-633.
- Ribbens, E., Silander, J.A., & Pacala, S.W. (1994) Seedling recruitment in forests - calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology*, **75** (6), 1794-1806.
- Rousset, O. & Lepart, J. (2000) Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology*, **88**, 401-412.
- Runkle, J.R. (1982) Patterns of disturbance in some old growth mesic forests in eastern North America. *Ecology*, **63**, 1533-1546.
- Runkle, J.R. (1984) Development of woody vegetation in treefall gaps in a beech-sugar maple forest. *Holarctic Ecology*, **7**, 157-164.
- Sack, L., Grubb, P.J., & Marañón, T. (2003) The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in southern Spain. *Plant Ecology*, **168**, 139-163.
- Sahashi, N., Kubono, T., & Shoji, T. (1994) Temporal occurrence of dead seedlings of Japanese beech and associated fungi. *Journal of Japanese Forestry Society*, **76**, 338-345.
- Schupp, E.W. (1995) Seed seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment *American Journal of Botany*, **82** (3), 399-409.

- Schupp, E.W. & Fuentes (1995) Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience*, **2**, 267-275.
- Sealy, J. R. & Webb, D. A. (1949) *Arbutus unedo* L. *Journal of Ecology*, **38** (1), 223-236.
- Seiwa, K. (1998) Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different overstorey phenologies in deciduous broad-leaved forests. *Journal of Ecology*, **86**, 219-228.
- Seiwa, K. & Kikuzawa, K. (1996) Importance of seed size for establishment of seedlings of five deciduous broadleaved tree species. *Vegetatio*, **123**, 51-64.
- Silvertown, J. (1980) The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society*, **14** (2), 235-250.
- Silvertown, J. (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, **19** (11), 605-611
- Silvertown, J. & Bullock, J.M. (2003) Do seedlings in gaps interact? A field test of assumptions in ESS seed size models. *Oikos*, **101** (3), 499-504.
- Silvertown, J. & Lovett-Doustt, J. (1993) *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell (ed.). Oxford, Inglaterra.
- Sork, V.L., Bramble, J., & Sexton, O. (1993) Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology*, **74**, 528-541.
- Tilman, D. & Pacala, S. (1993) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, E.E.U.U.
- Titus, J.H. & Del Moral, R. (1998) Seedling establishment in different microsites on Mount St. Helens, Washington, USA. *Plant Ecology*, **134**, 13-26.
- Torres E. & Montero G. (2000). *Los alcornoques del Macizo del Aljibe y Sierras del Campo de Gibraltar. Clasificación ecológica y caracterización silvícola y productiva*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid, España.
- Valladares, F. (2004) El ambiente lumínico de los sotobosques ibéricos. *Quercus*, **215**, 28-34.
- Wada, N. (1993) Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. *Oecologia*, **94**, 403-407.
- Whitmore, T.C. (1989) Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, **70**, 536-538.



CAPÍTULO 3



Efectos ecológicos de la práctica de rozas y
aclareos de matorral

INTRODUCCIÓN

El área de estudio - Parque Natural Los Alcornocales - está localizada dentro de la zona biogeográfica Bético-Rifeña, que ha sido considerada como uno de los "puntos calientes" (*Hot Spot*) de biodiversidad de la Cuenca Mediterránea (Médail y Quézel, 1997). Estos bosques y matorrales sobre areniscas presentan una flora muy diversa y rica en elementos endémicos y disjuntos, asociados a suelos pobres en nutrientes y muy ácidos (Ojeda et al., 1995). Es interesante resaltar que gran parte de los elementos endémicos son plantas leñosas de cierto tamaño (arbustos y arbolillos), lo cual aumenta su relevancia para la diversidad de las formaciones de bosque mediterráneo (Arroyo et al., 2004). Por tanto, cualquier tipo de perturbación que suponga la eliminación de este matorral llevará asociada la pérdida intrínseca de este elemento de biodiversidad inherente, a la vez que determinará cambios radicales en la composición y diversidad de sus especies asociadas. Hoy día, la política forestal apuesta cada vez más fuerte por el desarrollo de técnicas de manejo que permitan una productividad sostenible dentro de un marco de preservación de la biodiversidad (Riley, 1995; Brown et al., 2001; Thomas et al., 2006). Para poder incorporar dentro de los sistemas de gestión forestal ese tipo de estrategias que consideran, simultáneamente, productividad y mantenimiento de la biodiversidad, previamente se hace imprescindible conocer muy bien la naturaleza y el régimen de perturbaciones más frecuentes que acontecen en los bosques, así como establecer estudios científicos que analicen los efectos de perturbaciones y prácticas silvícolas sobre la estructura y composición de la vegetación en estos ecosistemas forestales (Franklin, 1993; Roberts & Gilliam, 1995; Pimentel et al., 1997; Decocq et al. 2004; Young et al. 2005).

En los bosques de quercíneas estudiados es muy frecuente la práctica forestal de rozas y aclareo de matorral. Estas prácticas silvícolas, que consisten en la corta del matorral y aclareo de árboles enfermos, son llevadas a cabo con una serie de objetivos: 1) facilitar las labores de extracción del corcho, realizadas cada nueve años, 2) incrementar la producción de corcho, al reducir la competencia con las especies vecinas de matorral y 3) reducir el riesgo de incendios, al disminuir la cantidad de combustible. Tradicionalmente la roza se realizaba sólo alrededor de los alcornocales productivos de corcho ("ruedas"), minimizando la extensión de sotobosque eliminado. En la actualidad, debido a las subvenciones públicas y a la introducción de la maquinaria motorizada, el desbroce se viene haciendo extensivo a toda la superficie del alcornocal que va a ser descorchado, siendo mucho más homogéneo e intenso el patrón de perturbación que sufre el matorral. Esta fuente de perturbación continua e

intensificada puede conllevar, en determinadas zonas, a un proceso de “adehesamiento” del bosque. Mediante las rozas del matorral, el laboreo y cultivo ocasional, así como consecuencia del pastoreo intensivo, se han generado en los últimos siglos extensas superficies de sistemas silvo-pastorales (denominados “dehesas” - en español - o “montados” - en portugués -), que hoy día ocupan en la Península Ibérica más de 31.000 km² (Pulido et al., 2001). En general, los beneficios directos de este tipo de tratamientos silvícolas pueden llevar asociados una serie de costes ecológicos indirectos que podrían afectar a la estructura y diversidad de la comunidad vegetal del bosque, así como al proceso de regeneración natural de muchas especies.

Se pueden mencionar varios tipos de efectos ecológicos: 1) la reducción de la cubierta vegetal puede alterar la adecuación del hábitat para los animales que dispersan las semillas, que generalmente muestran mayor predilección por micrositios de vegetación más densa (Díaz et al., 1993; Kollman & Schill, 1996); 2) al faltar el matorral, se elimina su efecto facilitador sobre las plántulas de algunas especies del bosque, que sufren un menor riesgo de consumo y desecación (Marañón et al., 2004; Gómez-Aparicio et al., 2005); 3) la eliminación extensiva de especies de matorral con frutos carnosos (tan abundantes en el Mediterráneo), limitará la cantidad de recursos disponibles para muchas especies de aves paseriformes que invernan en la zona y se alimentan de ellos; 4) este tipo de prácticas modifica los patrones espaciales de los recursos del medio, en particular luz, agua y nutrientes (Quilchano et al., en revisión); 5) las nuevas condiciones afectan de forma diferente al establecimiento de plántulas de las diferentes especies del sotobosque, pudiendo llegar a cambiar su composición (véase también **capítulo 2**).

Es importante tener presente que la mayoría de las especies leñosas que coexisten en estos bosques sometidos a intensas perturbaciones, tienen capacidad para regenerar no sólo a partir de semillas (regeneración sexual), sino también de manera vegetativa, a partir de las yemas latentes y las reservas acumuladas en determinados órganos subterráneos (Pate et al., 1990; Iwasa & Kubo, 1997; Canadell & López-Soria, 1998). Esta capacidad de rebrote que presentan muchas de las especies leñosas presentes en el área de estudio, puede conferir a estos ecosistemas una gran capacidad de resiliencia, entendiéndose ésta como la capacidad que tiene el sistema de volver a las condiciones iniciales que estaban presentes antes de la perturbación (Westman, 1986). Por tanto, la práctica de rozas y aclareos de matorral puede alterar no sólo el proceso de reclutamiento de algunas especies vegetales, sino

también sus mecanismos y estrategias de regeneración.

La comunidad de especies herbáceas, debido a sus cortos períodos de vida, será la que presente una respuesta más rápida a este tipo de prácticas silvícolas. Aunque la explotación forestal se considera como la principal responsable de la pérdida de diversidad de plantas del bosque (Gilliam & Roberts, 1995), otros estudios (mayoritariamente en bosques templados) han documentado un efecto neutro, o incluso positivo, sobre la riqueza de especies del sotobosque en respuesta a la intervención de diversas prácticas silvícolas (p. ej., North et al., 1996; Gale et al., 1998; Jenkins & Parkers, 1999; Battles et al., 2001). Ahora bien, el número de especies no es más que un componente de diversidad biológica; otros componentes, tales como la riqueza de endemismos o la singularidad taxonómica de estos elementos (Ojeda, 1995), así como la escala espacial (diversidad beta y gamma), deben ser tenidos en cuenta para conseguir estrategias de gestión y conservación más efectivas (Zavala & Oria, 1995). Además, los efectos de las diferentes prácticas silvícolas deben ser evaluados a lo largo de una secuencia temporal con una duración similar al tratamiento de aplicación. Esta perspectiva de estudios a largo plazo es indispensable para el diseño de prácticas de manejo orientadas hacia la conservación y sostenibilidad de estos ecosistemas (Scarascia-Mugnozza et al., 2000; Rees et al., 2001).

En este capítulo se muestran los resultados obtenidos después de la monitorización, durante cinco años consecutivos, del efecto de rozas y aclareos de matorral sobre diferentes aspectos de la estructura del bosque, diversidad de especies herbáceas y regeneración natural de las principales especies leñosas que constituyen la comunidad, en tres sitios de bosque localizados en el Parque Natural Los Alcornocales. En base a estos resultados, se proponen una serie de recomendaciones prácticas para una correcta aplicación de estrategias de uso y conservación de la biodiversidad de estos bosques mediterráneos de alcornocal.

Objetivos

En este capítulo se evalúan los efectos ecológicos de un tratamiento silvícola de rozas y aclareos de matorral sobre diferentes aspectos del bosque. En particular, se han analizado:

1. Los cambios en las principales variables del medio físico, tales como la luz, la humedad del suelo o el espesor de la capa de hojarasca.
2. La recuperación de la estructura del dosel arbustivo, en términos de proporción de suelo ocupado por las diferentes especies de matorral, después de su eliminación por este tipo de prácticas. En este sentido, para evaluar la capacidad de resiliencia de los bosques de estudio, se han analizado con detalle los cambios acontecidos a lo largo del tiempo en rodales recién manejados, en comparación con aquéllos que no fueron perturbados durante al menos los últimos 20 años.
3. Los cambios en la regeneración natural, en las fases de emergencia y supervivencia de plántulas, de las principales especies leñosas que componen la comunidad de estos bosques, al verse modificadas las condiciones del medio.
4. Los cambios en la composición específica y diversidad de la comunidad de herbáceas del sotobosque, desglosando este último concepto en sus diferentes componentes y analizándose el balance entre las tasas de colonización y extinción local de especies.
5. Todo ello ha sido analizado en los tres sitios de bosque de estudio, que tienen diferentes historias de manejo y conservación, de modo que los efectos ecológicos de estas prácticas silvícolas también han sido explorados en función de las características intrínsecas de cada bosque.

MATERIAL Y MÉTODOS

Diseño experimental y muestreo

En el **capítulo 2** se ha descrito con detalle el diseño experimental de los ocho transectos (de 20 m) y 40 cuadros permanentes (de 1 m²), colocados en cada uno de los tres sitios de bosque para el seguimiento de los cambios en la vegetación, así como la metodología empleada para medir la cobertura del dosel arbóreo-arbustivo, la frecuencia de especies herbáceas y la densidad de plántulas de especies leñosas. También se ha explicado detenidamente la metodología empleada para tomar las medidas ambientales (luz, humedad del suelo y espesor de la capa de hojarasca) y las muestras de suelo para su posterior análisis físico-químico.

Análisis de datos

En primer lugar, las variables del medio físico (LAI, GSF, humedad del suelo y espesor de hojarasca) fueron transformadas, mediante función inversa o logarítmica, hasta ser ajustadas a una distribución normal con homogeneidad de varianzas. Para explorar la normalidad, se utilizó el test de Kolmogorov-Smirnov y el grado de ajuste de los gráficos de probabilidad normal (*Normal Probability Plots*). Las diferencias entre tratamientos, sitios de bosque, así como entre los dos años en los que se estimó la luz mediante fotografías hemisféricas (con el fin de cuantificar cambios temporales) fueron determinadas mediante el test de análisis de varianzas (ANOVA factorial). Posteriormente las diferencias entre los tres sitios de bosque fueron evaluadas mediante el test de Tukey.

Los cambios acontecidos en la cobertura arbustiva de las principales especies de matorral fueron analizados mediante un test ANOVA de medidas repetidas. En este caso, los factores categóricos fueron tres: el tratamiento de rozas, el sitio de bosque y el tiempo. La variable dependiente fue el porcentaje de suelo cubierto por cada una de las especies de matorral, tratándose en este caso de una variable con medidas repetidas durante cinco años de seguimiento (desde el 2000 hasta el 2005, exceptuando el año 2001, del cual no hay datos disponibles). Las variables dependientes no necesitaron ser transformadas al presentar, en todos los casos, una distribución normalizada con homogeneidad de varianzas. Posteriormente, para evaluar la capacidad de recuperación de las diferentes especies en respuesta a la práctica de rozas y aclareos, los valores iniciales de cobertura (cuantificados antes del

tratamiento) fueron comparados con los valores finales que presentaron en el año 2005. Para ello, se utilizó el test ANOVA y, posteriormente, el test de comparaciones múltiples de Tukey. En todos los análisis, tan sólo se tuvieron en cuenta las especies más abundantes en el dosel arbustivo de cada uno de los sitios de bosque.

Para evaluar el efecto de rozas y aclareos sobre la densidad de plántulas de las principales especies leñosas, previamente se calculó un índice de “abundancia relativa”, para descartar las posibles diferencias debidas a la distinta frecuencia de árboles productores de semillas entre las mitades rozadas y las mitades control. Este índice de abundancia relativa se calculó dividiendo, para cada una de las especies seleccionadas, el promedio de plántulas (por año) contabilizadas en cada cuadro de 1 m² por el número de árboles productores (relativizado por metro cuadrado) presentes en las inmediaciones del transecto correspondiente. En los casos en los que el número de árboles para un transecto y especie determinada fue cero, se utilizó como denominador el número de árboles estimado para ese rodal. No se incluyeron en los análisis los casos en los que tanto el número de plántulas como el de árboles fueron igual a cero. Así pues, tampoco se analizó el efecto sobre las especies de lianas (*Smilax aspera* y *Hedera helix*), por la dificultad de distinguir individuos diferentes en las estimas de densidad de adultos productores. Debido a la imposibilidad de ajustar este tipo de variable a una distribución Normal, las diferencias entre tratamientos fueron determinadas mediante el test no paramétrico de Mann-Whitney.

Para cuantificar los efectos de estas prácticas silvícolas sobre la supervivencia de plántulas, se utilizó como variable dependiente el tiempo (en número de días) que la plántula permaneció viva desde el primer censo en el que se recogió la emergencia del tallo y los cotiledones hasta la fecha de muestreo en la cual se registró su mortalidad (más detalles en **capítulo 2**). Dado que la variable “tiempo de supervivencia” no se ajustó a una distribución normal, las diferencias por efecto de rozas y aclareos fueron evaluadas mediante el test no paramétrico de Gehan’s Wilcoxon. Las funciones de supervivencia para cada grupo fueron estimadas mediante el método de Kaplan-Meier (Kaplan & Meier, 1958). En este caso, tan sólo se analizaron los efectos sobre aquellas especies que presentaron un tamaño de muestras suficiente en las dos hemiparcelas.

Por otro lado, para evaluar los cambios acontecidos sobre la comunidad de herbáceas del sotobosque, se usaron tres componentes de diversidad – la riqueza local de especies (diversidad α), la curva de acumulación de especies y su valor de

asíntota (diversidad γ) y el grado de heterogeneidad espacial en la composición de especies (diversidad β) –. En primer lugar, la variación temporal en la riqueza local de especies o diversidad α – definida como el número de especies presentes en un área determinada (p. ej., Magurran, 1988; Hellmann & Fowler, 1999) – fue medida para cada cuadro de 1 m², durante los cinco años de muestreo.

La dependencia de la riqueza de especies con el tamaño de la muestra es bien conocida (Palmer, 1990), por lo que se construyeron curvas de acumulación mediante la extrapolación descrita por Colwell & Coddington (1994). El número de especies acumulado para un área determinada fue calculado como una función del esfuerzo estimado para encontrarlas (en este caso, el número de cuadros muestreados) (Battles et al., 2001). Dado que el orden en el cual son añadidos los cuadros afecta a la forma de la curva, se calculó la riqueza media de todas las posibles permutaciones de acuerdo con su orden de entrada. Para evaluar los efectos de la práctica de rozas y aclareos sobre este parámetro de diversidad, se calcularon los intervalos de confianza al 95% para cada área muestreada. Tan sólo en los casos en los que no se produjo solapamiento entre los intervalos de confianza de las dos mitades de bosque, pudo concluirse que las diferencias entre ambos tratamientos fueron significativas. Estas curvas de acumulación de especies fueron ajustadas a funciones conocidas: lineal, exponencial y función de Clench. Esta última función no es más que una aplicación particular de la ecuación de Michaelis-Menten, utilizada para describir empíricamente este tipo de curvas acumulativas de especies (Soberón & Llorente, 1993). La función que proporcionó el mejor ajuste, es decir, aquella que presentó una R² mayor, fue seleccionada en cada caso para calcular el valor de la asíntota, que fue usado como un buen estimador de la riqueza total de especies (diversidad γ) de cada sitio de bosque (Colwell & Coddington, 1994).

En tercer lugar, la diversidad β es esencialmente una medida de cómo de diferentes (o similares) son un rango de muestras, en términos de composición de especies encontradas (p. ej., Magurran, 1988). La forma más fácil de cuantificar este componente de diversidad es mediante el uso de coeficientes de semejanza entre la composición de especies de las muestras comparadas. En este estudio se ha utilizado el índice de Sørensen, considerado el más representativo dentro de los coeficientes de semejanza cualitativos. Este índice muestra valores con un rango comprendido entre cero (cuando los dos pares de muestras son completamente distintos y no presentan ninguna especie en común) y uno (en los casos en los que existe una completa

similitud en la composición de especies). Como consecuencia, cuanto mayor es este coeficiente de semejanza, mayor es su homogeneidad en la composición de especies del rodal y, por tanto, menor es su valor de diversidad β . Para evaluar las diferencias en semejanza entre ambos tratamientos, los datos fueron previamente agrupados en tres categorías espaciales y el índice de Sørensen fue calculado para todas las posibles combinaciones de pares de muestras en cada una de ellas. Una primera categoría a escala de “parche” incluyó todas las posibles combinaciones entre cuadros pertenecientes a un mismo transecto; una segunda categoría a escala de “sitio” incluyó todas las posibles combinaciones de cuadros pertenecientes a diferentes transectos, pero dentro de la misma parcela; y una última categoría “regional”, donde la semejanza fue calculada para todas las posibles combinaciones de cuadros pertenecientes a sitios de bosque diferentes. En todos los casos, se separaron los cuadros localizados en las mitades rozadas de aquéllos situados en las hemiparcelas que fueron usadas como control. Las diferencias entre tratamientos y categorías espaciales fueron determinadas mediante el test de análisis de varianzas (ANOVA de dos vías) y, posteriormente, mediante el test de Tukey.

La identificación de las diferentes especies y su categorización en diferentes grupos funcionales de acuerdo con su tolerancia a la sombra o su capacidad para colonizar nuevos micrositios (nemorales vs. colonizadoras) se llevó a cabo según las descripciones ecológicas expuestas en la Flora Vascular de Andalucía Occidental (Valdés et al., 1987).

Finalmente, para comprender los procesos de cambios de diversidad, se exploró la tasa de recambio de especies para el período comprendido entre el 2000 y el 2001 (que fue cuando se recogieron las mayores diferencias). Para ello, se calcularon las tasas de colonización y extinción locales, representadas por el número medio de especies nuevas o desaparecidas, respectivamente, por metro cuadrado y año. Las diferencias entre tratamientos y sitios de bosque fueron determinadas mediante el test de análisis de varianzas (ANOVA de dos vías) y, posteriormente, mediante el test de Tukey. Previamente, los datos fueron transformados logarítmicamente hasta ajustarse a una distribución Normal con homogeneidad de varianzas. La normalidad fue explorada mediante el test de Kolmogorov-Smirnov y el grado de ajuste de los gráficos de probabilidad normal.

RESULTADOS

Efecto sobre las variables del medio físico

Cambios espaciales

De todas las variables que fueron tomadas en los 120 cuadros durante el año 2001, en la **Tabla 3.1** se han seleccionado tan sólo aquéllas sobre las que la práctica de rozas y aclareos de matorral generó un mayor impacto.

En primer lugar, en lo que se refiere a la luz, se encontraron diferencias significativas ($F=21.16$; g.l.=2; $p<0.001$) entre las hemiparcelas no manejadas de las tres muestras de bosque, siendo *Panera* la que presentó unos valores más elevados de GSF en comparación con *Buenas Noches* y *Tiradero*. Como cabía esperarse, el tratamiento de rozas y aclareos redujo significativamente el índice de área foliar (LAI) en los tres sitios de bosque: *Buenas Noches* (44% menor que la mitad control; $F=98.7$; g.l.=1; $p<0.001$), *Panera* (28% menor; $F=9.96$; g.l.=1; $p=0.003$) y *Tiradero* (18% menor; $F=6.02$; g.l.=1; $p=0.019$). Consecuentemente, la disponibilidad de luz a nivel del suelo incrementó de 0.16 a 0.37 (valores medios) en *Buenas Noches*, de 0.14 a 0.20 en *Tiradero* y de 0.25 a 0.36 en *Panera* (**Tabla 3.1**).

Esta disminución del LAI también se tradujo en una reducción significativa de la cantidad de hojarasca aportada al suelo en dos de los tres sitios de bosque estudiados: *Buenas Noches* (29% menor que en la mitad control; $F=6.01$; g.l.=1; $p=0.019$) y *Tiradero* (21% menor; $F=13.90$; g.l.=1; $p<0.001$). Respecto a esta variable, también se encontraron diferencias significativas entre las tres muestras de bosque ($F=37.49$; g.l.=2; $p<0.001$), apareciendo los valores más altos en *Tiradero* (con una media de 536.1 g/m^2 , en la mitad control), seguida de *Buenas Noches* (379.5 g/m^2) y finalmente *Panera* (204.9 g/m^2) (**Tabla 3.1**).

Con respecto al contenido en humedad del suelo, también se encontraron diferencias significativas entre las mitades no manejadas de los tres sitios de bosque, siendo esta vez en *Buenas Noches* donde se recogieron los valores más altos durante el invierno ($F=14.20$; g.l.=2; $p<0.001$) y los más bajos durante el verano ($F=16.20$; g.l.=2; $p<0.001$), en comparación con las otras dos parcelas. En este caso, la práctica de rozas y aclareos causó un efecto diferencial en función del tipo de bosque. Así, en los sitios de bosque más sombríos, se recogió un menor contenido en humedad del

suelo en las mitades que habían sido rozadas ($F=4.49$; $g.l.=1$; $p=0.04$ para *Tiradero*, y $F=4.19$; $g.l.=1$; $p=0.047$ para *Buenas Noches*). En cambio, en el rodal de bosque de *Panera*, el más abierto y adeshado, ocurrió justamente lo contrario, encontrándose unos valores más altos de humedad en las hemiparcelas recién manejadas ($F=31.85$; $g.l.=1$; $p<0.0001$). Durante el verano, no se detectaron diferencias significativas por efecto de tratamiento en ninguno de los sitios de bosque estudiados (**Tabla 3.1**).

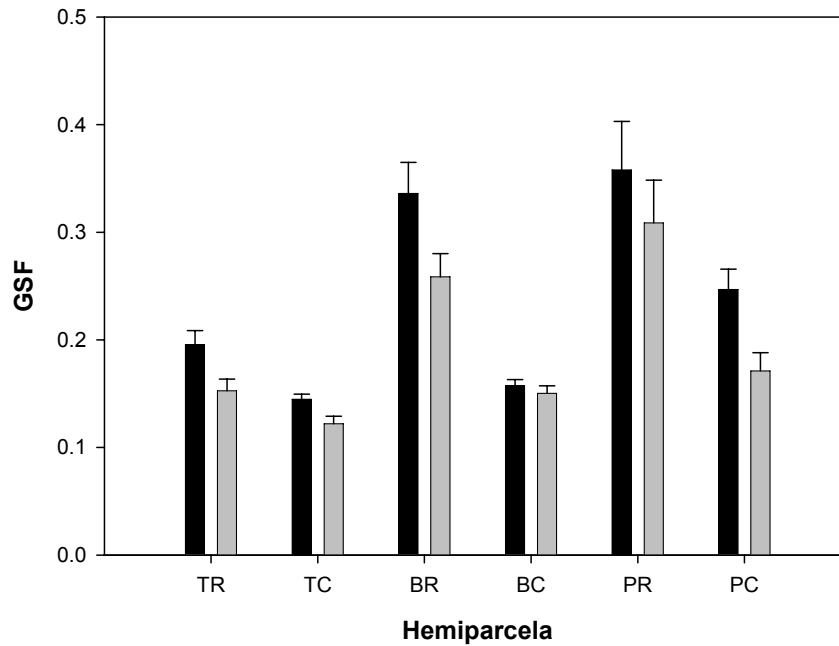
	<i>Tiradero</i>		<i>Buenas Noches</i>		<i>Panera</i>	
	Control	Rozada	Control	Rozada	Control	Rozada
Índice Área Foliar (LAI)	a 2,48	2,05*	a 2,11	1,17***	a 2,14	1,54**
Luz (GSF)	a 0,14	0,19***	a 0,16	0,37***	b 0,25	0,36 ^{ns}
Humedad del suelo (%)						
Invierno	a 27,89	26*	b 36,44	32,82*	a 30,2	55,5***
Verano	a 14,5	14,02 ^{ns}	b 7,8	7,09 ^{ns}	a 15,2	10,34 ^{ns}
Hojarasca (g/m²)	a 536,1	422,5***	b 379,5	269,2*	c 204,9	223,3*

Tabla 3.1 Comparación entre tratamientos y sitios de bosque de las principales variables del medio. Se muestran los valores medios de cada una de ellas (para $n=20$), en las seis hemiparcelas de estudio. Las letras (a, b, c) son utilizadas para indicar diferencias significativas entre sitios, en sus mitades control. Los asteriscos son utilizados para indicar diferencias significativas por efecto del tratamiento de rozas y aclareos en cada sitio (* $p<0,05$, ** $p<0,01$, *** $p<0,001$).

Cambios temporales

Comparando los parámetros estimados a partir de las fotografías hemisféricas que fueron tomadas uno y cinco años después de la práctica de rozas y aclareos, se encontró un aumento significativo del LAI ($F=5.73$; $g.l.=1$; $p=0.017$) a lo largo del tiempo y, consecuentemente, una disminución de la disponibilidad de luz a nivel del suelo ($F=31.33$; $g.l.=1$; $p<0.001$). Esta reducción en los valores medios del GSF fue similar en ambos tratamientos, aunque ligeramente más pronunciada en las hemiparcelas rozadas de los sitios de bosque más densos (*Buenas Noches* y *Tiradero*). Así, el GSF disminuyó un 2.3, 13.7 y 23.6% en las mitades control de las parcelas de *Buenas Noches*, *Tiradero* y *Panera*, respectivamente; mientras que la reducción fue de un 18.2, 18.8 y 9.8% en las mitades manejadas de los mismos sitios de bosque (**Figura 3.1**).

Figura 3.1 Cambios acontecidos entre el 2001 (barras en negro) y el 2005 (barras en gris) en los valores de disponibilidad de luz - GSF - (TR: Tiradero rozada, TC: Tiradero control, BR: B. Noches rozada, BC: B. Noches control, PR: Panera rozada, PC: Panera control). Las líneas verticales representan los valores de error estándar.



Efecto sobre la comunidad de leñosas

Cambios en la estructura del bosque

El resultado más relevante es la gran capacidad de recuperación que presentaron la mayoría de las especies leñosas estudiadas en respuesta a este tipo de prácticas silvícolas. Los casos más evidentes los encontramos en *Smilax aspera*, *Erica scoparia* o *Pistacia lentiscus* que, a pesar de haber sufrido una reducción de su cobertura hasta en más de un 50% (con un rango comprendido entre 16.5 y 50.8), mostraron una rápida recuperación, llegándose a igualar los valores iniciales presentes antes de la perturbación (no existen diferencias significativas entre los valores de cobertura preliminar y los estimados durante el 2005, para ninguna de ellas) (**Figura 3.2**).

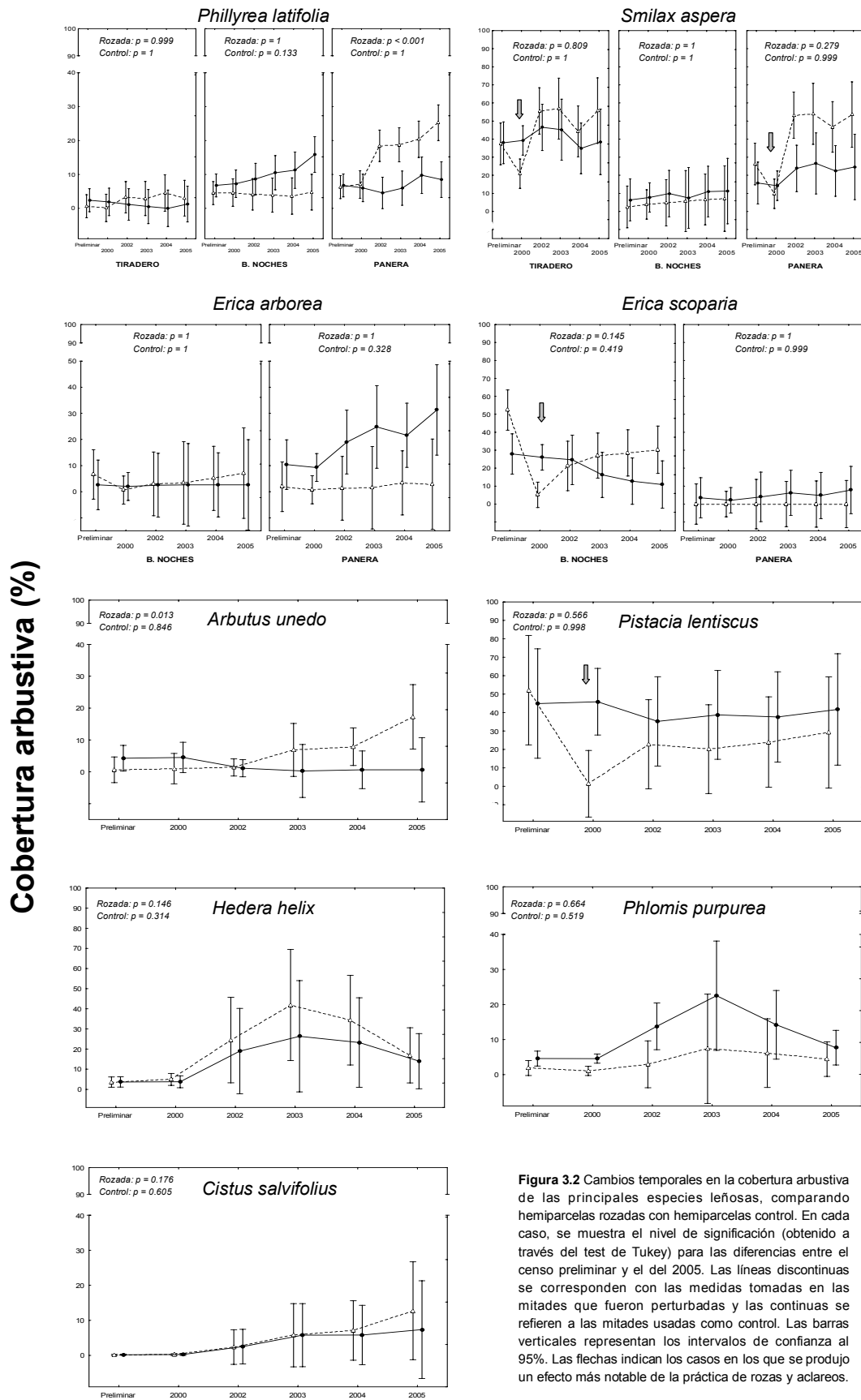


Figura 3.2 Cambios temporales en la cobertura arbustiva de las principales especies leñosas, comparando hemiparcelas rozadas con hemiparcelas control. En cada caso, se muestra el nivel de significación (obtenido a través del test de Tukey) para las diferencias entre el censo preliminar y el del 2005. Las líneas discontinuas se corresponden con las medidas tomadas en las mitades que fueron perturbadas y las continuas se refieren a las mitades usadas como control. Las barras verticales representan los intervalos de confianza al 95%. Las flechas indican los casos en los que se produjo un efecto más notable de la práctica de rozas y aclareos.

Tabla 3.2 Resultados del ANOVA de medidas repetidas, donde se compararon los valores de cobertura arbustiva de las principales especies leñosas en función del tiempo, sitio de bosque y tratamiento. Los factores que tuvieron efecto significativo han sido resaltados en "negrita".

	Suma de cuadrados	Grados de libertad	F	p
<i>Arbutus unedo</i>				
Tratamiento	297.025	1	4.500	0.078
Tiempo	269.163	4	2.933	0.042
Tiempo x Tratamiento	473.288	4	5.158	0.004
<i>Cistus salvifolius</i>				
Tratamiento	16.912	1	0.108	0.754
Tiempo	460.093	4	5.000	0.004
Tiempo x Tratamiento	44.488	4	0.483	0.748
<i>Erica arborea</i>				
Sitio de bosque	1414.878	1	2.326	0.153
Tratamiento	1593.193	1	2.619	0.132
Tiempo	524.249	4	3.988	0.007
Sitio de bosque x Tratamiento	2121.893	1	3.488	0.086
Tiempo x Sitio de bosque	163.034	4	1.240	0.307
Tiempo x Tratamiento	127.690	4	0.971	0.432
Tiempo x Sitio de bosque x Tratamiento	351.789	4	2.676	0.043
<i>Erica scoparia</i>				
Sitio de bosque	6312.642	1	11.736	0.005
Tratamiento	2.231	1	0.004	0.950
Tiempo	197.277	4	2.364	0.066
Sitio de bosque x Tratamiento	434.118	1	0.807	0.387
Tiempo x Sitio de bosque	90.846	4	1.089	0.373
Tiempo x Tratamiento	855.510	4	10.252	0.000
Tiempo x Sitio de bosque x Tratamiento	1367.314	4	16.386	0.000
<i>Hedera helix</i>				
Tratamiento	522.729	1	0.547	0.488
Tiempo	4335.777	4	13.676	0.000
Tiempo x Tratamiento	284.979	4	0.899	0.480
<i>Phillyrea latifolia</i>				
Sitio de bosque	2253.205	2	15.096	0.000
Tratamiento	133.475	1	1.789	0.198
Tiempo	369.092	4	10.814	0.000
Sitio de bosque x Tratamiento	1537.575	2	10.301	0.001
Tiempo x Sitio de bosque	235.072	8	3.444	0.002
Tiempo x Tratamiento	85.883	4	2.516	0.049
Tiempo x Sitio de bosque x Tratamiento	329.041	8	4.820	0.000
<i>Phlomis purpurea</i>				
Tratamiento	666.032	1	4.044	0.091
Tiempo	662.449	4	6.044	0.002
Tiempo x Tratamiento	203.331	4	1.855	0.151
<i>Pistacia lentiscus</i>				
Tratamiento	4134.329	1	2.515	0.164
Tiempo	572.960	4	1.573	0.214
Tiempo x Tratamiento	1511.723	4	4.151	0.011
<i>Smilax aspera</i>				
Sitio de bosque	27640.805	2	17.672	0.000
Tratamiento	1776.235	1	2.271	0.149
Tiempo	4794.980	4	30.064	0.000
Sitio de bosque x Tratamiento	3174.844	2	2.030	0.160
Tiempo x Sitio de bosque	2371.528	8	7.435	0.000
Tiempo x Tratamiento	2128.212	4	13.344	0.000
Tiempo x Sitio de bosque x Tratamiento	1105.120	8	3.464	0.002

Por otro lado, especies como *Phillyrea latifolia* o *Arbutus unedo*, que presentaron en ambas mitades un porcentaje de cobertura muy similar en el año 2000, aumentaron notablemente su cobertura en las hemiparcelas rozadas de *Panera* y *Buenas Noches*, alcanzando unos valores significativamente más altos que los iniciales (**Figura 3.2**), así como con respecto a sus mitades no manejadas ($p < 0.001$ y $p = 0.013$ para *P. latifolia* y *A. unedo*, respectivamente). Otros ejemplos los encontramos en *Erica arborea* o *Cistus salvifolius*, que también mostraron un aumento significativo de su cobertura a lo largo del tiempo, aunque sin llegar a superar los valores que presentaron antes del tratamiento de rozas y aclareos. A diferencia de las especies anteriores, donde la interacción “tiempo x tratamiento” fue altamente significativa, en estos casos la expansión del matorral no fue estadísticamente diferente entre las mitades rozadas y las mitades control (**Tabla 3.2 y Figura 3.2**).

Por último, la cobertura arbustiva de otras especies, como *Hedera helix* o *Phlomis purpurea*, sufrió un ligero aumento hasta el año 2003 y, posteriormente, un descenso significativo hasta el 2005, sin llegar a diferenciarse significativamente respecto a los valores iniciales (**Tabla 3.2 y Figura 3.2**).

Cambios en la regeneración natural

En primer lugar, la abundancia relativa de plántulas (cuantificada como el número de plántulas emergidas por árbol y año) fue significativamente superior en las hemiparcelas rozadas, para algunas de las especies leñosas estudiadas. Éste fue el caso de *Phillyrea latifolia* ($U=195.5$; $g.l.=1$; $p=0.012$), *Pistacia lentiscus* ($U=2.0$; $g.l.=1$; $p=0.005$), *Quercus suber* ($U=70.0$; $g.l.=1$; $p=0.005$) y *Quercus canariensis* ($U=12.5$; $g.l.=1$; $p=0.02$), que mostraron unas densidades de plántulas (por árbol) más elevadas en los rodales de bosque recién perturbados de la parcela *Panera*. En los otros dos sitios de bosque, sin embargo, el efecto de la práctica de rozas y aclareos no fue significativo para ninguna de las especies por separado (**Figura 3.3**).

Con respecto a la fase de supervivencia de plántulas, agrupando todas las especies censadas, se encontró un efecto significativamente positivo de estas prácticas silvícolas en los dos sitios de bosque más sombríos. Así, aparecieron unas tasas de supervivencia más altas en las hemiparcelas rozadas de *Tiradero* ($T=10.23$; $g.l.=1$; $p < 0.001$) y *Buenas Noches* ($T=5.42$; $g.l.=1$; $p < 0.001$), en comparación con sus respectivas mitades adyacentes no perturbadas. En cambio, al contrario de lo que sucedió con la abundancia relativa, no se encontró para esta fase ningún efecto

significativo en el sitio de bosque de *Panera* ($T=-0.93$; g.l.=1; $p=0.35$) (**Figura 3.4**). Si analizamos por separado el efecto de este tipo de prácticas sobre el tiempo de supervivencia de cada una de las especies leñosas más importantes en el banco de plántulas, puede comprobarse cómo los valores más elevados aparecieron, en todos los casos, en las hemiparcelas rozadas. Sin embargo, tan sólo se encontraron diferencias significativas entre ambos tratamientos en una de las especies más frecuentes en el sotobosque durante la fase de plántula: *Phillyrea latifolia*. En este caso, el tiempo de supervivencia fue significativamente superior en las mitades rozadas de *Tiradero* ($T=2.97$; g.l.=1; $p=0.003$) y *Buenas Noches* ($T=3.0$; g.l.=1; $p=0.003$), pero no en *Panera* ($T=-1.09$; g.l.=1; $p=0.27$) (**Figura 3.5**).

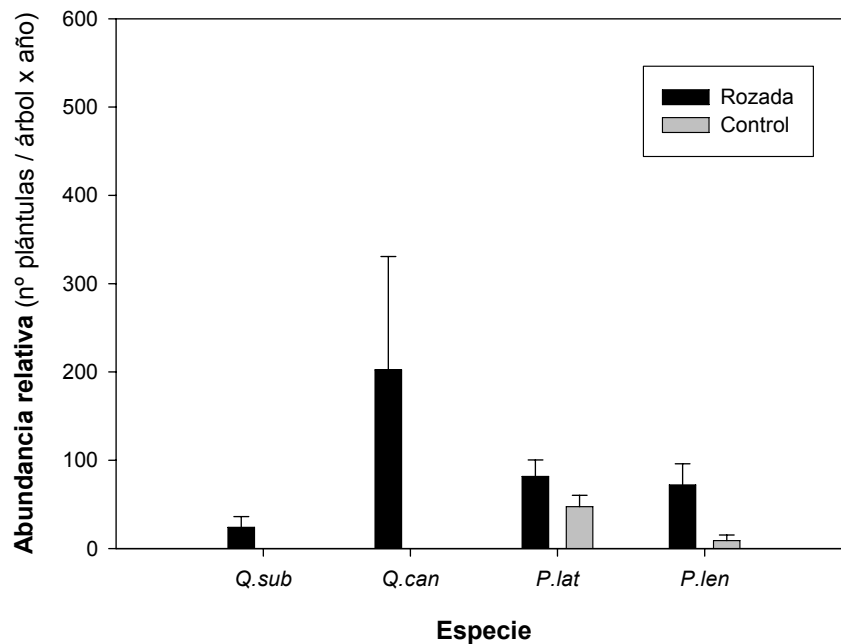


Figura 3.3 Efecto del tratamiento de rozas y aclareos sobre la abundancia relativa de plántulas de las principales especies leñosas en el sitio de bosque de *Panera*.

Figura 3.4 Efecto del tratamiento de rozas y aclareos sobre la supervivencia de plántulas del total de las especies leñosas durante los cinco años de muestreo, en los sitios de bosque de *Tiradero*, *Buenas Noches* y *Panera*. La línea azul se corresponde con los valores de supervivencia de las plántulas localizadas en las hemiparcelas rozadas, mientras que la línea roja se refiere a las mitades control.

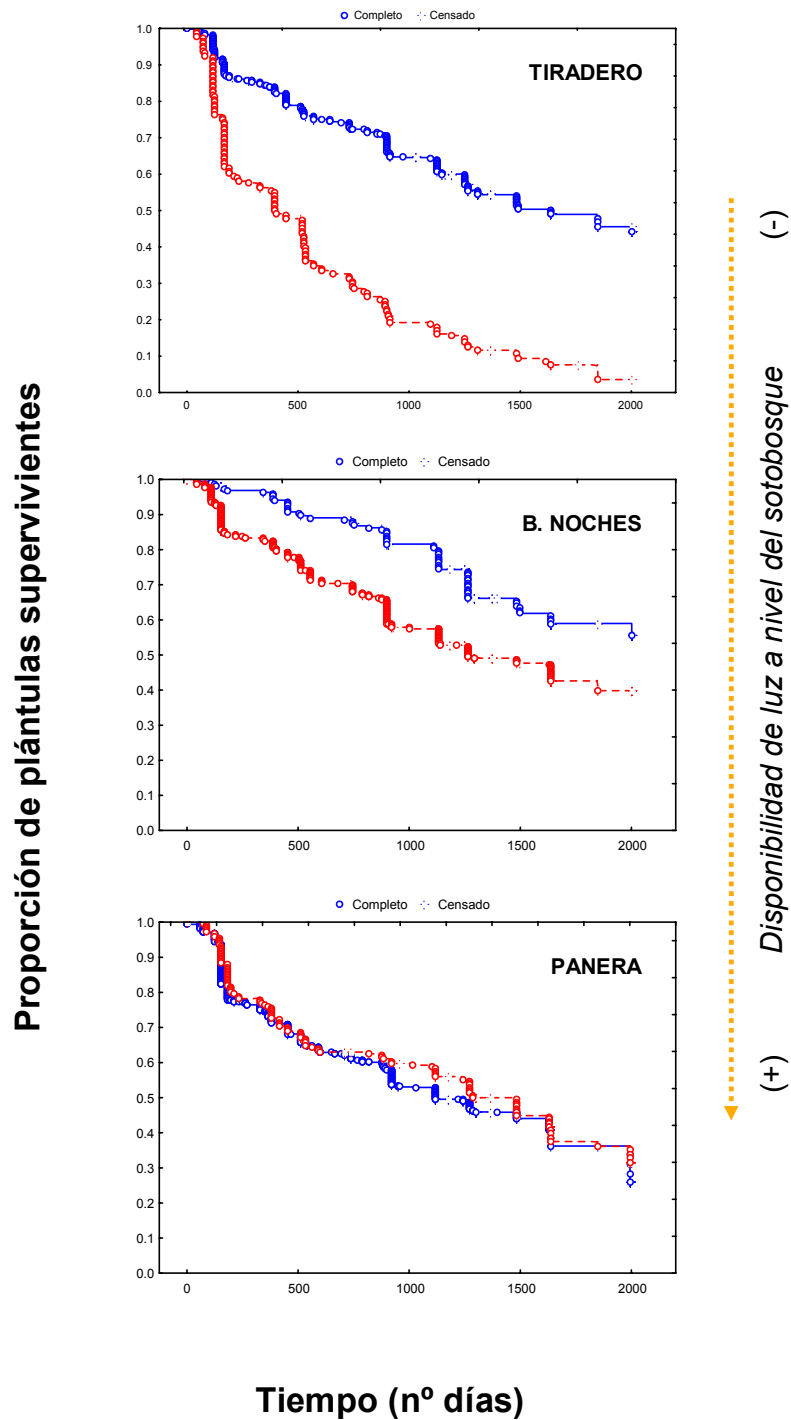
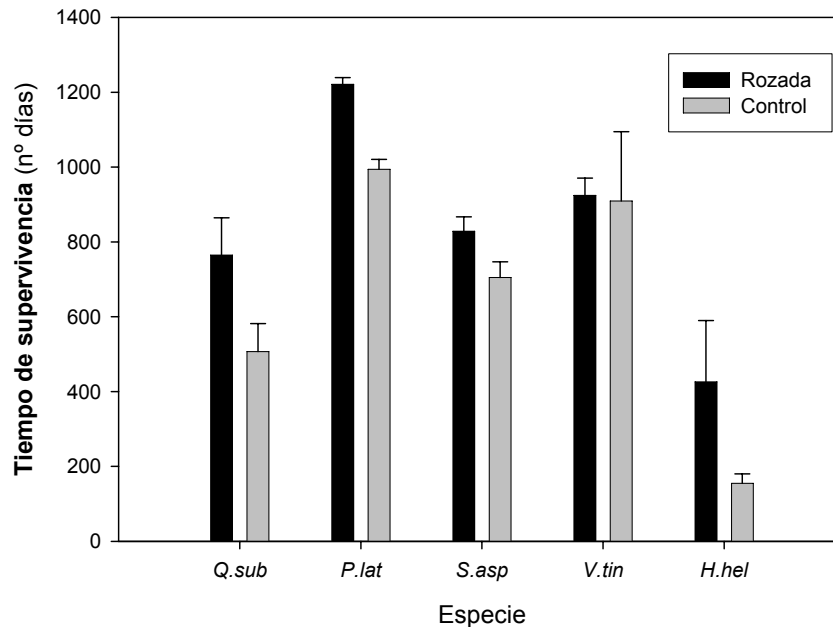


Figura 3.5 Efecto del tratamiento de rozas y aclareos sobre la supervivencia de plántulas de las principales especies leñosas durante los cinco años de muestreo.



Efecto sobre la comunidad de herbáceas

Riqueza de especies y tasas de recambio

En primer lugar se han representado las curvas de acumulación de especies en los tres sitios de bosque estudiados, durante los cinco años de seguimiento, haciéndose distinción entre mitades rozadas y mitades control. En todos los casos, la función de Clench fue la que proporcionó los mejores ajustes ($R^2 > 0.95$). La riqueza total de especies para el rodal (diversidad γ), estimada a partir de los valores de las asíntotas, fue mayor en el sitio de bosque de *Panera* (hasta 119 especies / 20 m², en el año 2001) y mucho más baja en el caso de *Tiradero* (con un mínimo de 25.9 especies / 20 m², en el año 2004). El bosque de *Buenas Noches* presentó unos valores intermedios de

riqueza de especies, con un máximo de 51.8 especies / 20 m² durante el 2001 y un mínimo de 26.9 especies / 20 m² en el 2004 (Figura 3.6).

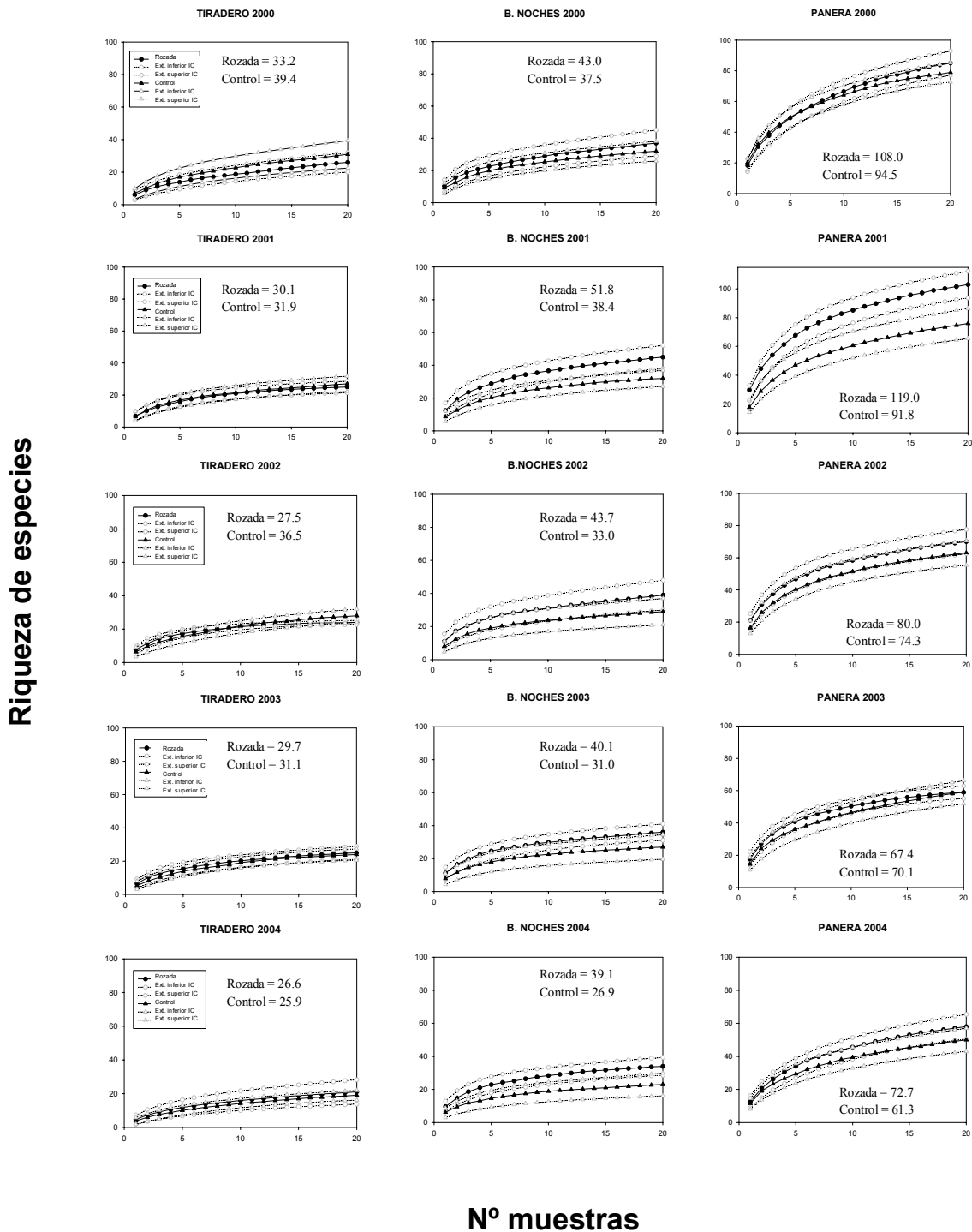


Figura 3.6 Curvas de acumulación de especies en los tres sitios de bosque, durante los cinco años posteriores al tratamiento de rozas y aclareos de matorral. Las mitades rozadas (círculos) y las mitades control (triángulos) han sido separadas. Los extremos superior e inferior de los intervalos de confianza al 95% se han representando mediante líneas intermitentes. Los valores de las asíntotas se muestran para cada año, sitio de bosque y hemiparcela.

Los cambios de diversidad a lo largo del tiempo fueron específicos para cada sitio de bosque. En general, el tratamiento de rozas y aclareos incrementó el número de especies herbáceas en el sotobosque, a excepción de la parcela de *Tiradero*, dónde no se encontraron diferencias entre ambas mitades en ninguno de los años muestreados. Las diferencias con respecto a las hemiparcelas control fueron más pronunciadas (no solapando sus intervalos de confianza al 95%) un año después de la aplicación del tratamiento (**Figura 3.6**). En el sitio de bosque de *Panera*, estas diferencias comenzaron a aminorar a partir del 2002 (solapándose sus intervalos de confianza al 95%), hasta llegar a alcanzarse unos valores de diversidad altamente similares. En cambio, en la parcela de *Buenas Noches*, la ganancia de especies (unas diez especies más que la mitad control) permaneció casi constante hasta el quinto año de muestreo (**Figura 3.7**).

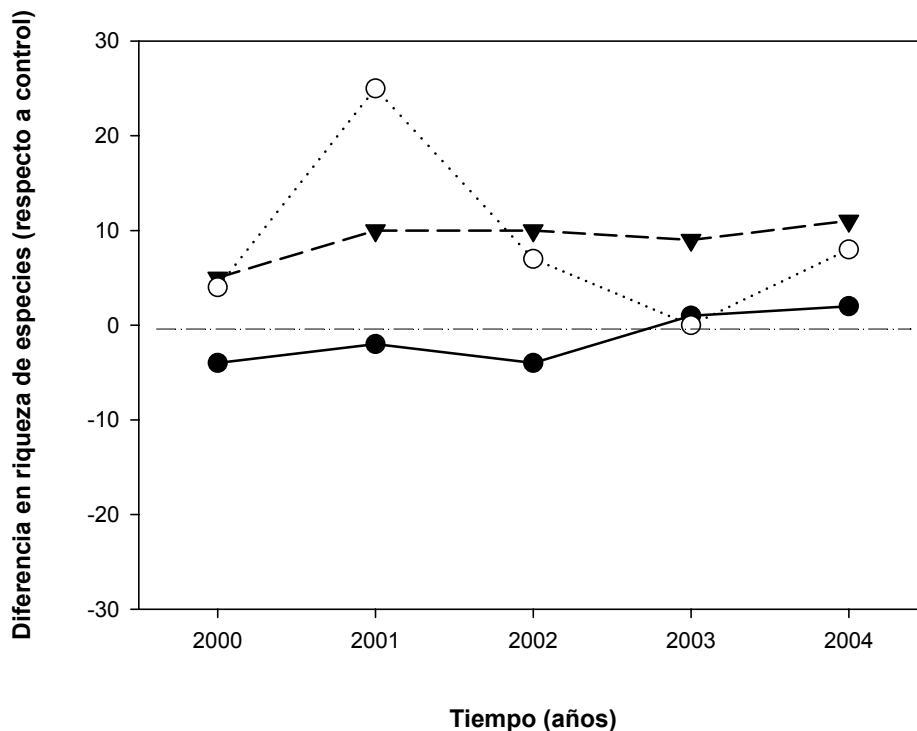


Figura 3.7 Dinámica temporal de las diferencias (aumento o disminución) de especies herbáceas, respecto a las mitades no manejadas, en los tres sitios de bosque. Los círculos blancos se corresponden con el sitio de bosque de *Panera*, los triángulos con *B. Noches* y los círculos negros con *Tiradero*.

Las diferencias en la tasa de recambio de especies (para el período comprendido entre el 2000 y el 2001), asociadas a estas prácticas silvícolas, fueron mucho más acusadas en *Panera*, pero no llegaron a ser significativas en el sitio de bosque de *Tiradero* (**Figura 3.8**). La tasa de colonización local aumentó notablemente ($p=0.002$) en *Panera*, a la vez que disminuyó la tasa de extinción ($p=0.007$). En el sitio de bosque de *Buenas Noches*, la tasa de colonización local también aumentó significativamente ($p=0.033$), pero no aparecieron diferencias importantes en la tasa de extinción. Por el contrario, ninguno de estos parámetros estuvo afectado significativamente en el sitio de bosque de *Tiradero* (**Figura 3.8**).

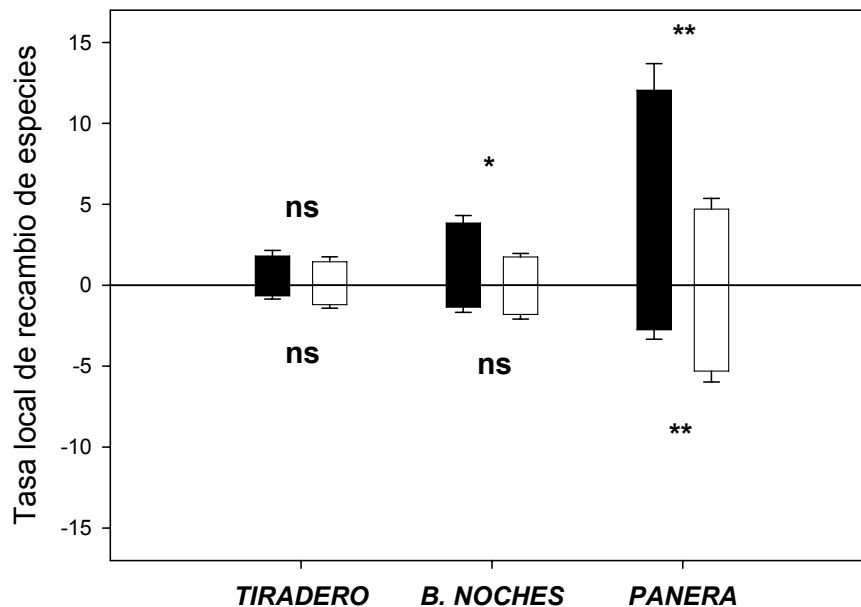


Figura 3.8 Tasa local de recambio de especies por m^2 entre el primer (2000) y el segundo año (2001) después del tratamiento de rozas y aclareos, haciéndose distinción entre mitades rozadas (barras en negro) y mitades control (barras en blanco). Los valores medios y el error estándar han sido representados. Los valores positivos indican la tasa local de colonización (nuevas especies incorporadas en el 2001), mientras que los valores negativos representan la tasa local de extinción (especies desaparecidas en el segundo año). El nivel de significación en el efecto de rozas y aclareos de matorral ha sido expresado con la siguiente simbología: ^{ns} no significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

El incremento en las tasas de colonización se produjo principalmente a expensas de especies típicas de pastizal (generalmente pioneras, con una gran capacidad colonizadora), que aprovecharon las condiciones de mayor luminosidad presentes en los nuevos micrositios recién rozados. En los dos sitios de bosque más abiertos (*Panera* y *Buenas Noches*), apareció un pico de especies nuevas, principalmente típicas de pastizal, un año después del tratamiento de rozas y aclareos, mientras que el número de herbáceas típicas de bosque fue relativamente similar en ambos tratamientos (**Figura 3.9**).

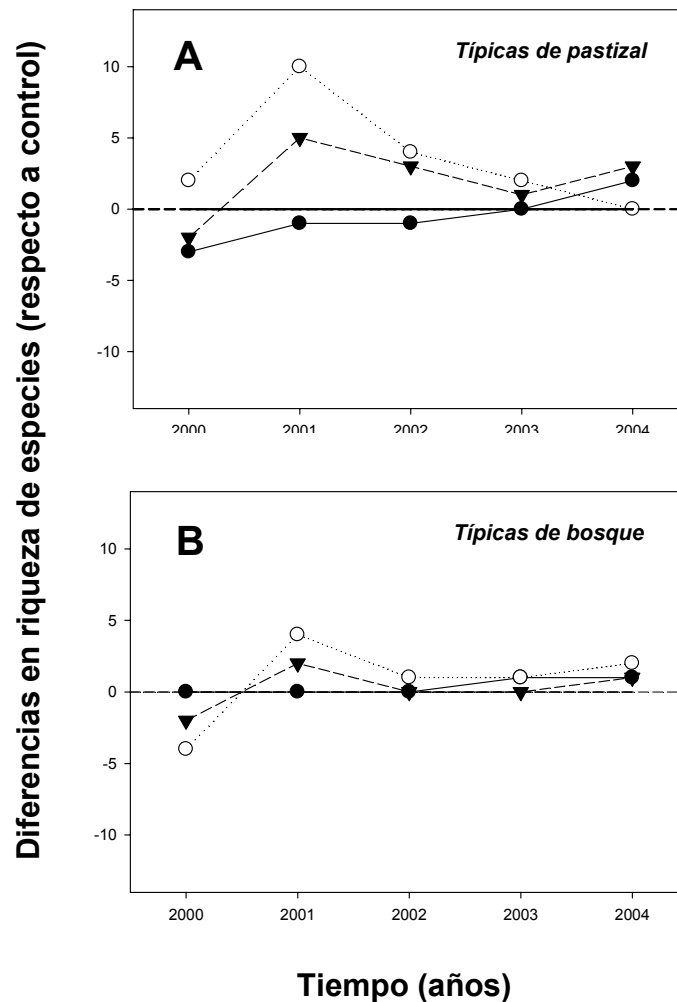


Figura 3.9 Dinámica temporal de las diferencias en la riqueza de especies entre mitades rozadas y mitades control, separando especies típicas de pastizal (A) y especies típicas de bosque (B). Los círculos blancos se corresponden con el sitio de bosque de *Panera*, los triángulos con *B. Noches* y los círculos negros con *Tiradero*.

Diversidad β

En general, la semejanza en la composición de especies herbáceas fue mayor entre las muestras de las mitades rozadas en comparación con las mitades control, lo cual reflejó una reducción de la diversidad β (**Figura 3.10**). Los cambios temporales de este componente de diversidad también fueron específicos de cada sitio. En las parcelas de *Panera* y *Buenas Noches*, las mayores diferencias entre hemiparcelas aparecieron durante el tercer y cuarto año después de la práctica de rozas y aclareos, pero llegaron a converger en el quinto año de muestreo. Por el contrario, en el sitio de bosque de *Tiradero*, no se encontraron diferencias significativas entre ambos tratamientos, al producirse solapamiento en sus intervalos de confianza al 95% durante los cinco años de estudio (**Figura 3.10**).

La semejanza entre cuadros en la composición de especies del sotobosque decreció a medida que aumentó la distancia entre ellos. Así, los valores máximos del índice de Sørensen se encontraron a escala de parche (menos de 20 m), seguidos de la escala de sitio (alrededor de unos 100 m) y, finalmente, de la escala regional (entre 20 y 40 km de separación) (**Figura 3.11**). Las diferencias entre tratamientos tan sólo fueron estadísticamente significativas en las dos escalas espaciales de mayor rango, variando además a lo largo del tiempo. A escala de sitio, las diferencias entre tratamientos comenzaron a vislumbrarse un año después del tratamiento, alcanzaron su valor máximo durante el 2003 y continuaron decreciendo hasta el quinto año de muestreo. A escala regional, estas diferencias prácticamente desaparecieron durante el último año. Finalmente, a escala de parche no aparecieron diferencias significativas por efecto de la práctica de rozas y aclareos de matorral, durante ninguno de los cinco años de muestreo (**Figura 3.11**).

Figura 3.10 Dinámica temporal de los cambios en diversidad β , comparando mitades rozadas (círculos blancos y línea discontinua) y mitades control (círculos negros y línea continua), en los tres sitios de bosque. La media y los intervalos de confianza al 95% (n=190) de los valores de semejanza (calculado mediante el índice de Sørensen) han sido representados. El nivel de significación en el efecto de rozas y aclareos ha sido expresado con la siguiente simbología: ^{ns} no significativo, * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001.

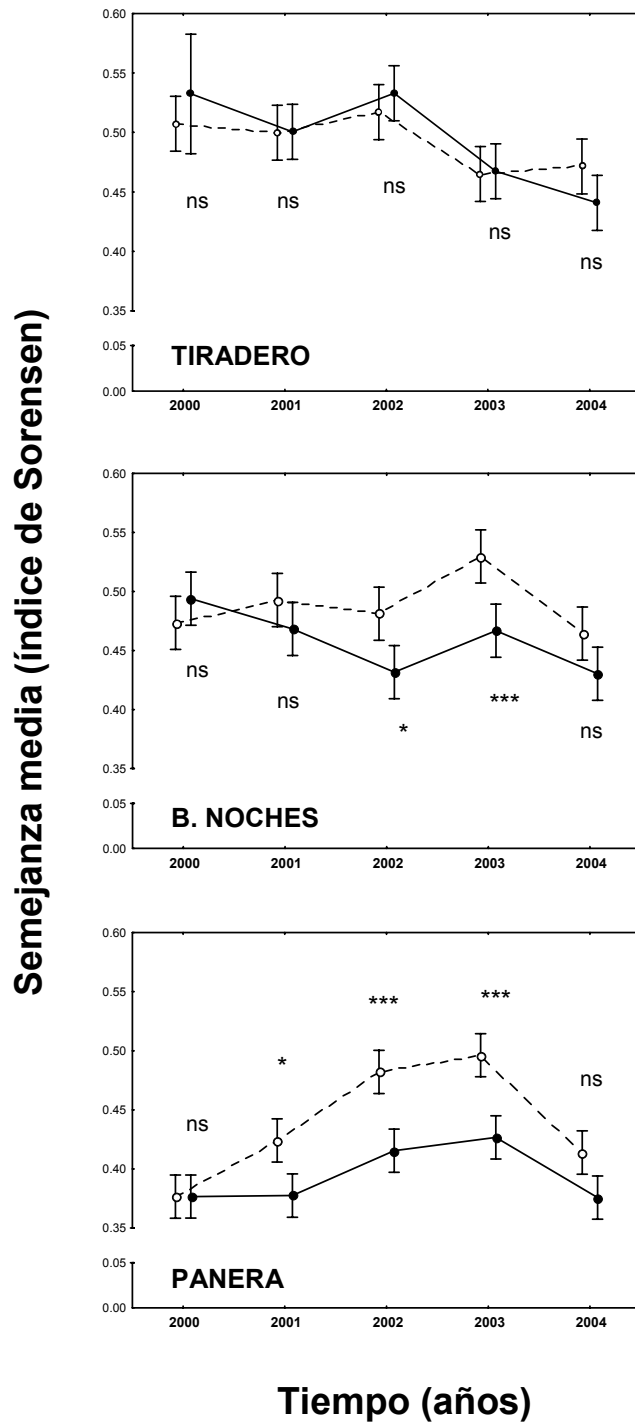
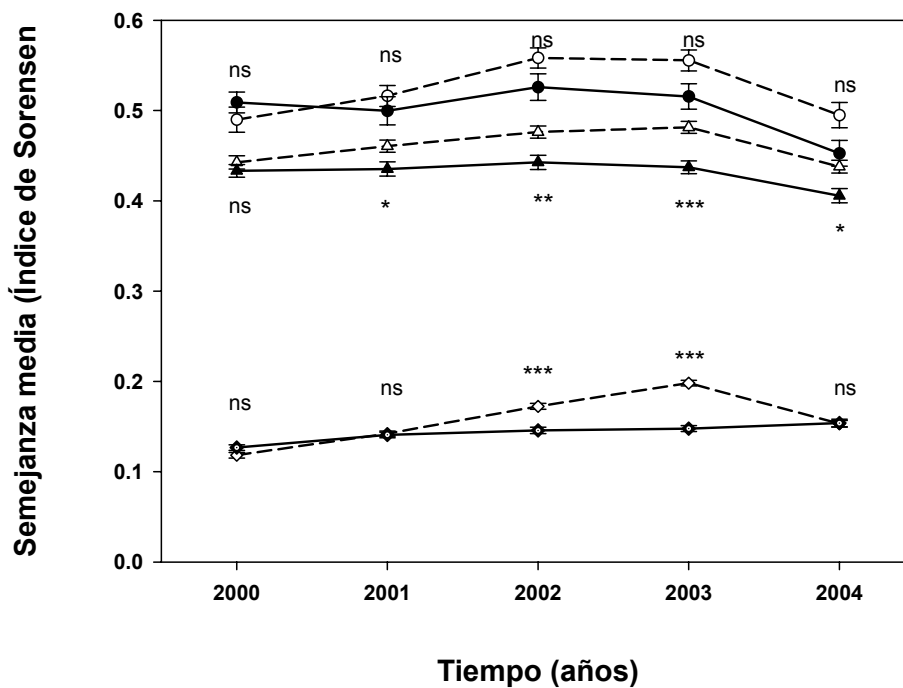


Figura 3.11 Dinámica temporal en los valores de semejanza (expresada a través del índice de Sørensen) en mitades rozadas (símbolos en blanco y línea discontinua) y mitades control (símbolos en negro y línea continua), a tres escalas espaciales: parche (círculos), sitio (triángulos) y región (cuadrados). Las barras verticales representan los valores de error estándar. El nivel de significación de las diferencias por efecto de rozas y aclareos en cada escala espacial, obtenido a través del test de Tukey, ha sido expresado con la siguiente simbología: ^{ns} no significativo, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.



DISCUSIÓN

Los ecosistemas mediterráneos han estado expuestos durante siglos a intensas perturbaciones antrópicas que han ejercido una gran influencia sobre la estructura y composición de las comunidades de plantas (Godron et al., 1981; Calvo et al., 2002). Este tipo de perturbaciones generalmente actúan modificando de manera simultánea gran parte de los recursos del medio (Bazzaz 1996; Carlton & Bazzaz 1998), pudiéndose ver afectada la regeneración natural de muchas especies vegetales.

Efecto de rozas y aclareos sobre la comunidad de leñosas

En los bosques de estudio, el manejo está básicamente orientado a maximizar la producción de corcho, de modo que las prácticas silvícolas más frecuentes consisten en la corta y aclareo del matorral para favorecer las labores de descorche y aumentar su producción. Este tipo de prácticas, que en la actualidad se vienen haciendo con una periodicidad de nueve años, generaron una serie de cambios sobre las condiciones microambientales, que afectaron al proceso de reclutamiento de muchas especies leñosas. En líneas generales, la drástica reducción del estrato arbustivo generado como consecuencia de estas prácticas silvícolas, se tradujo en una reducción del LAI (estimado a partir de foto hemisférica) y, consecuentemente, en un aumento de la disponibilidad de luz a nivel del suelo. Esta disminución de la cubierta vegetal también supuso un descenso en la cantidad de hojarasca aportada al suelo, lo cual es esperable teniendo en cuenta la relación directa de este parámetro con la biomasa foliar del dosel arbóreo-arbustivo del bosque (Singh et al., 1999; Navarro et al., 2004). Por otro lado, estas prácticas silvícolas generaron una alteración del contenido de humedad en el suelo, que varió en función del tipo de bosque. Así, en dos de los tres sitios de bosque estudiados (*Tiradero* y *Buenas Noches*), el porcentaje de humedad en el suelo fue más bajo en las hemiparcelas que habían sido rozadas, probablemente por la mayor tasa de evaporación a la que se vieron sometidos estos nuevos micrositios más aclarados, que pudo verse intensificada por el menor espesor de la capa de hojarasca. En cambio, en el sitio de *Panera*, la zona que había recibido el tratamiento de rozas y aclareos contó con valores más altos de humedad en el suelo que la zona control, lo cual en parte puede ser debido a la gran heterogeneidad edáfica que presenta este sitio (Quilchano et al., en revisión).

Esta alteración de los recursos del medio probablemente fue una de las causas principales de los efectos secundarios generados por la práctica de rozas y aclareos sobre la capacidad de regeneración natural de algunas especies de la comunidad de leñosas. Por un lado, la abundancia relativa en el banco de plántulas de algunas de las especies estudiadas, como fue el caso de *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* o las dos quercíneas (*Quercus suber* y *Quercus canariensis*), fue más alta en las hemiparcelas que habían sido manejadas. Sin embargo, este efecto tan sólo fue significativo en el sitio de bosque más abierto (*Panera*), probablemente por las condiciones más favorables de luminosidad y humedad del suelo presentes en las zonas rozadas. En cambio, el exceso de sombra que presentaron los otros dos sitios de bosque más maduros, que continuó siendo muy alta a pesar de la entrada extra de luz que supuso la reducción del matorral, probablemente fue uno de los causantes de la ausencia de efecto sobre la densidad de plántulas en esos rodales. Además, el menor contenido en humedad del suelo recogido en las mitades rozadas de ambos sitios de bosque probablemente actuó como atenuante. Tal y como ha sido documentado en otros estudios (véase revisión en Marañón et al., 2004), la baja disponibilidad hídrica, consecuencia de la intensa y prolongada sequía estival (típica de ambientes mediterráneos), y el déficit lumínico en los bosques perennifolios más cerrados han sido considerados como los principales factores limitantes del reclutamiento de nuevos individuos en las poblaciones de muchas especies leñosas.

Además del efecto de las nuevas condiciones microambientales, generadas como consecuencia de la práctica de rozas y aclareos de matorral, otros procesos asociados a la reducción del matorral probablemente contribuyeron al aumento de la densidad de plántulas en las zonas que habían sido perturbadas. Así, es posible que la reducción del estrato arbustivo favoreciera un aumento en la producción de semillas de los árboles vecinos (al disminuir la competencia con las especies de matorral), y una disminución de las tasas de depredación de semillas por pequeños mamíferos, que generalmente se sienten más atraídos por micrositios de mayor cubierta vegetal (Díaz et al., 1993; Kollman & Schill, 1996).

Por otro lado, la mortalidad de plántulas también se vio afectada por estas prácticas silvícolas, recogiendo unos porcentajes más altos de supervivencia en las mitades recién perturbadas de *Tiradero* y *Buenas Noches*. En esta fase del ciclo, a diferencia de la anterior, las plántulas fueron más susceptibles a los cambios acontecidos en los sitios de bosque más sombríos, no encontrándose ningún efecto sobre el rodal de bosque con un dosel más aclarado. En los rodales con mayor

limitación de luz, la mayor luminosidad que llegó a nivel del suelo al eliminar el matorral, no supuso un aumento significativo en la densidad de plántulas, pero al parecer fue suficiente para favorecer la supervivencia de las plántulas emergidas, durante los primeros años de vida. En los bosques más cerrados, la entrada extra de luz como consecuencia de la caída de un árbol (apertura de claros o *gaps*) o por cualquier otro tipo de perturbación, favorece el reclutamiento de nuevos individuos en la población, aumentando la supervivencia y el crecimiento de los brinzales (Nagamatsu et al., 2002; Beckage & Clark, 2003; Pearson et al., 2003; Baraloto & Goldberg, 2004). En el área de estudio, las nuevas condiciones (posiblemente la mayor disponibilidad de luz) asociadas a las rozas y aclareos de matorral aumentaron las tasas de supervivencia de plántulas de casi todas las especies leñosas estudiadas, aunque el efecto tan sólo fue significativo en el caso de *Phillyrea latifolia*, una de las más abundantes en el banco de plántulas.

Por tanto, estas prácticas silvícolas aparentemente ejercieron un efecto positivo sobre el proceso de regeneración natural de algunas especies leñosas, aumentando la emergencia de plántulas o favoreciendo su supervivencia, en función de las características del bosque. Sin embargo, este aparente efecto positivo a corto plazo debe ser analizado con detalle. La introducción de la maquinaria motorizada en los últimos años ha provocado que el desbroce se haga extensivo a toda la superficie del alcornocal que va a ser descorchado, generando un patrón de perturbación mucho más intenso. En la práctica, las desbrozadoras mecánicas acaban arrasando no sólo con el matorral, sino también con todas las plántulas y brinzales que hayan alcanzado un cierto tamaño. En este aspecto, no supone gran beneficio ecológico que se favorezcan los primeros estadios del ciclo regenerativo, si al cabo de nueve años la maquinaria acaba eliminando casi la totalidad de las plántulas supervivientes de árboles y arbustos.

Muchas especies leñosas mediterráneas presentan estrategias de reproducción vegetativa como mecanismo de resistencia a perturbaciones recurrentes (Keely & Zedler, 1978; Trabaud & Lepart, 1980; Trabaud, 1991; Malanson, 1985). Así, gran parte de las especies leñosas estudiadas cuentan con la capacidad de rebrotar a partir de yemas latentes localizadas en determinados órganos subterráneos, una vez que su biomasa aérea ha sido eliminada (Pate et al., 1990; Iwasa & Kubo, 1997; Canadell & López-Soria, 1998). Este fenómeno se pone de manifiesto en determinadas especies de matorral que, a pesar de haber presentado un banco de plántulas casi inexistente en el sotobosque (más detalles en **capítulo 2**),

experimentaron una rápida recuperación del estrato arbustivo durante los años de estudio, después de haber sido eliminada casi por completo su parte aérea. Éste fue el caso de *Erica scoparia* o *Pistacia lentiscus* que, a pesar de haber sufrido un notable descenso como consecuencia de la práctica de rozas y aclareos, en tan sólo cinco años llegaron a igualar los valores de cobertura presentes antes de la perturbación. Otros trabajos han documentado la gran capacidad de acumular almidón en raíces que poseen las especies del género *Erica*, normalmente superior a la de otras especies rebrotadoras (Bell & Ojeda, 1999). También ha sido documentada la estrategia que adopta *Pistacia lentiscus*, tras los incendios, de rebrotar vigorosamente a partir de yemas situadas en la base del tronco así como de las reservas acumuladas en su extenso y ramificado sistema radicular (Naveh, 1974; Verdú & García-Fayos, 2002). Otro ejemplo de especie con regeneración sexual limitada pero con alta capacidad de rebrote es el madroño (*Arbutus unedo*) que, a pesar de no haber sufrido ningún descenso significativo en su cobertura arbustiva por efecto de estas prácticas silvícolas, la superficie de suelo ocupada por ella en la hemiparcela rozada aumentó notablemente durante los años sucesivos, llegándose a alcanzar unos valores significativamente más altos en comparación con los iniciales.

En otros casos particulares, la rápida expansión del matorral no sólo fue debida a su alta capacidad de rebrote, sino también a la mayor eficiencia en el proceso de regeneración natural a partir de semillas (más detalles en **capítulo 2**). Éste fue el caso de *Smilax aspera* y *Phillyrea latifolia* que, en tan sólo cinco años, llegaron a igualar o incluso a superar los porcentajes de cobertura presentes antes del tratamiento de rozas y aclareos de matorral.

En la interpretación de estos resultados, especialmente de la alta capacidad de resiliencia que mostraron las especies de matorral en respuesta a este tipo de prácticas silvícolas, hay que tener en cuenta que las parcelas experimentales fueron cercadas después de las rozas para evitar la interferencia de los grandes herbívoros. Probablemente por ello, el aumento de cobertura a lo largo del tiempo también fue notable, para algunas de las especies, en las hemiparcelas que no habían sido perturbadas.

Por último, la alta velocidad de recuperación que presentaron las especies más dominantes en el matorral posiblemente fue la causante del descenso en cobertura que mostraron (a partir del 2003) otras especies leñosas menos importantes, como fue

el caso de *Hedera helix* y *Phlomis purpurea*, que pudieron verse suprimidas por un efecto de competencia interespecífica (Fuentes & Gutiérrez, 1981).

Efecto de rozas y aclareos sobre la comunidad de herbáceas

Las comunidades de plantas del Mediterráneo exhiben unos valores muy altos de biodiversidad, en gran parte mantenidos por un cierto nivel de actuación antrópica desde antiguo (Pons & Quézel, 1985; Blondel & Aronson, 1999; Grove & Rackam, 2001). La gestión sostenible del bosque debe desarrollar tratamientos silvícolas que permitan un compromiso satisfactorio entre la productividad y el mantenimiento de la estructura (incluyendo la biodiversidad) y función del ecosistema (Zavala & Oria, 1995; Blanco et al., 2005). Las comunidades de plantas herbáceas constituyen una parte importante de la biodiversidad del bosque y responden de forma rápida a los cambios ambientales, por lo que en muchas ocasiones pueden ser usadas como importantes bioindicadores.

Riqueza de especies y tasas de recambio

La riqueza local de especies es el resultado del balance entre las tasas de colonización y extinción de un área determinada (Mac Arthur & Wilson, 1967). Las modificaciones de las diferentes variables del medio físico, producidas como consecuencia de la reducción de la cubierta arbustiva, alteraron la tasa de recambio de especies en las zonas manejadas, ocasionando un notable impacto sobre la riqueza de herbáceas en el sotobosque.

Por un lado, la mayor radiación recibida a nivel del suelo incrementó la tasa de colonización (principalmente por especies típicas de pastizal) y disminuyó la tasa de extinción, especialmente en el sitio de bosque de *Panera*. La colonización de nuevas especies, tras una perturbación, puede ocurrir como resultado de la dispersión de semillas procedentes de claros de bosque o zonas de pastizal cercanas, o bien como consecuencia de la estimulación del proceso de germinación sobre bancos de semillas persistentes en el suelo (Díaz-Villa et al., 2003).

Por otro lado, la reducción de la capa de hojarasca, ocasionada por la eliminación del matorral, también pudo haber favorecido la colonización de nuevas especies. Una capa de hojarasca de gran espesor puede llegar a inhibir el establecimiento de plántulas, tanto por problemas de sombreo como por la propia

obstrucción física a la hora de acceder hasta el suelo mineral (p. ej., Clark & Clark, 1989). Además, la reducida acumulación de hojarasca en el suelo también puede afectar a la disponibilidad de nutrientes y a las interacciones con los microorganismos (micorrizas, patógenos, etc.), pudiendo llegar a influir sobre la composición florística a nivel del sotobosque (p. ej., Maltez-Mouro et al., 2005).

La reserva (*pool*) real de especies herbáceas en cada sitio estará determinada por el conjunto de especies disponibles en las áreas vecinas, capaces de coexistir en esa comunidad (reserva potencial), y por el filtro impuesto por los factores del medio (como la luz o los nutrientes del suelo) así como por las interacciones bióticas (como la competencia o la herbivoría) (Zobel et al., 1997; Díaz-Villa et al., 2003). Así, por ejemplo, la limitación de la luz puede ser el principal factor abiótico en condiciones más sombrías, mientras que la fuerte competencia por el espacio, el agua o los nutrientes puede ser el principal factor limitante en los sitios más abiertos (ver estudio con trasplantes recíprocos de herbáceas en California, Marañón & Bartolomé, 1993).

Como resultado de la práctica de rozas y aclareos de matorral, la riqueza local de especies (diversidad α) aumentó notablemente, especialmente en el sitio de bosque menos denso. Sin embargo, esta mayor riqueza se debió en gran parte a las especies colonizadoras típicas de pastizal, que son generalistas y tienen menos valor desde un punto de vista conservacionista. En general, las prácticas de manejo del bosque producen cambios cualitativos en la composición de especies del sotobosque, que normalmente conllevan un aumento de las especies pioneras o ruderales. Así, por ejemplo, Battles et al. (2001) encontraron una mayor proporción de especies invasoras y típicas de estadios sucesionales primarios en áreas de bosques más manejados de California; Nagaike et al. (1999) estimaron una menor proporción de especies pioneras en bosques japoneses mejor conservados; Fredericksen et al. (1999) recogieron mayor número de especies ruderales en muestras de bosques manejados de EEUU; Aström et al. (2005) documentaron, en un bosque boreal de Suecia, una disminución en la riqueza de especies briofíticas como consecuencia de la práctica de rozas; y Roberts & Gilliam (1995) encontraron un incremento en especies características de sitios abiertos en muestras de bosque más aclaradas de EEUU.

Por otro lado, para evaluar el impacto de estas prácticas silvícolas sobre la biodiversidad de la comunidad de herbáceas, no sólo debemos tener en cuenta los cambios acontecidos en el número de especies, sino también sobre sus patrones espaciales (diversidad β). En general, la práctica de rozas y aclareos aumentó la

semejanza en la composición de especies herbáceas, lo cual se traduce en una disminución de la diversidad β . Este proceso de homogeneización fue asociado con la colonización y expansión de especies más comunes (mayoritariamente típicas de pastizal), que se vieron favorecidas en los nuevos micrositios más aclarados, de mayor luminosidad. Por tanto, la entrada de un mismo *pool* de especies similares en los diferentes sitios de bosque, procedentes de claros de bosque cercanos o de bancos de semillas persistentes en el suelo, probablemente fue la causa principal que generó una mayor homogeneidad en la composición de especies herbáceas a escala de rodal y, por tanto, unos valores más bajos de la diversidad β .

Los valores más altos de semejanza fueron encontrados a escala de parche, probablemente debido a la mayor homogeneidad de las condiciones ambientales y a las limitaciones impuestas por las distancias de dispersión (Janzen, 1970; Connell, 1971; Hubbell, 1980), disminuyendo cuanto más alejados entre sí se encontraban los cuadros de muestreo. Sin embargo, estas prácticas silvícolas ejercieron un efecto homogeneizador a una mayor escala espacial (tanto a nivel de sitio de bosque como a nivel regional), pero su impacto no fue significativo a pequeña escala.

Por último, es importante tener presente que los impactos provocados por las prácticas de rozas y aclareos sobre los diferentes componentes de biodiversidad fueron específicos de cada sitio, dependiendo en gran medida de la estructura del bosque. En el sitio de bosque con menor densidad de arbolado (*Panera*), los cambios acontecidos en el sotobosque de la zona rozada, como consecuencia de la mayor tasa de colonización de especies típicas de pastizal y la disminución en los valores de diversidad β , fueron altamente significativos en comparación con las zonas no manejadas. Por el contrario, los efectos de estas prácticas silvícolas fueron prácticamente insignificantes en el sitio de bosque más maduro (*Tiradero*). Debido a las condiciones tan sombrías generadas por su dosel arbóreo tan denso, el estrato arbustivo es mucho menos importante y, consecuentemente, la eliminación de la capa de matorral indujo unos cambios menos importantes sobre la disponibilidad de luz a nivel del suelo. De hecho, incluso después de la aplicación del tratamiento de rozas, la cantidad de radiación recibida en el sotobosque siguió siendo relativamente baja (con un GSF medio por debajo del 20%), dificultando la colonización masiva de especies más demandantes de luz. Además, el banco de semillas del suelo de especies herbáceas (típicas de pastizal) fue menos importante en este sitio de bosque (Díaz-Villa, inédito) y, por tanto, la posibilidad de recibir un propágulo de los alrededores también fue menor.

Capacidad de recuperación frente a perturbaciones

Los resultados del presente estudio mostraron una alta capacidad de recuperación de la comunidad de herbáceas, después de la práctica de rozas y aclareos de matorral. Así, en tan sólo cinco años, las hemiparcelas rozadas alcanzaron unos valores muy similares de diversidad con respecto a las mitades que no habían sido perturbadas. En el sitio de bosque de *Panera*, las máximas diferencias entre tratamientos aparecieron un año después de la práctica de rozas y aclareos, y posteriormente fueron decreciendo hasta alcanzar unos valores similares en el quinto año de seguimiento. Del mismo modo, las diferencias en los valores de diversidad β también sufrieron un incremento significativo a corto plazo, llegando a desaparecer durante el último año.

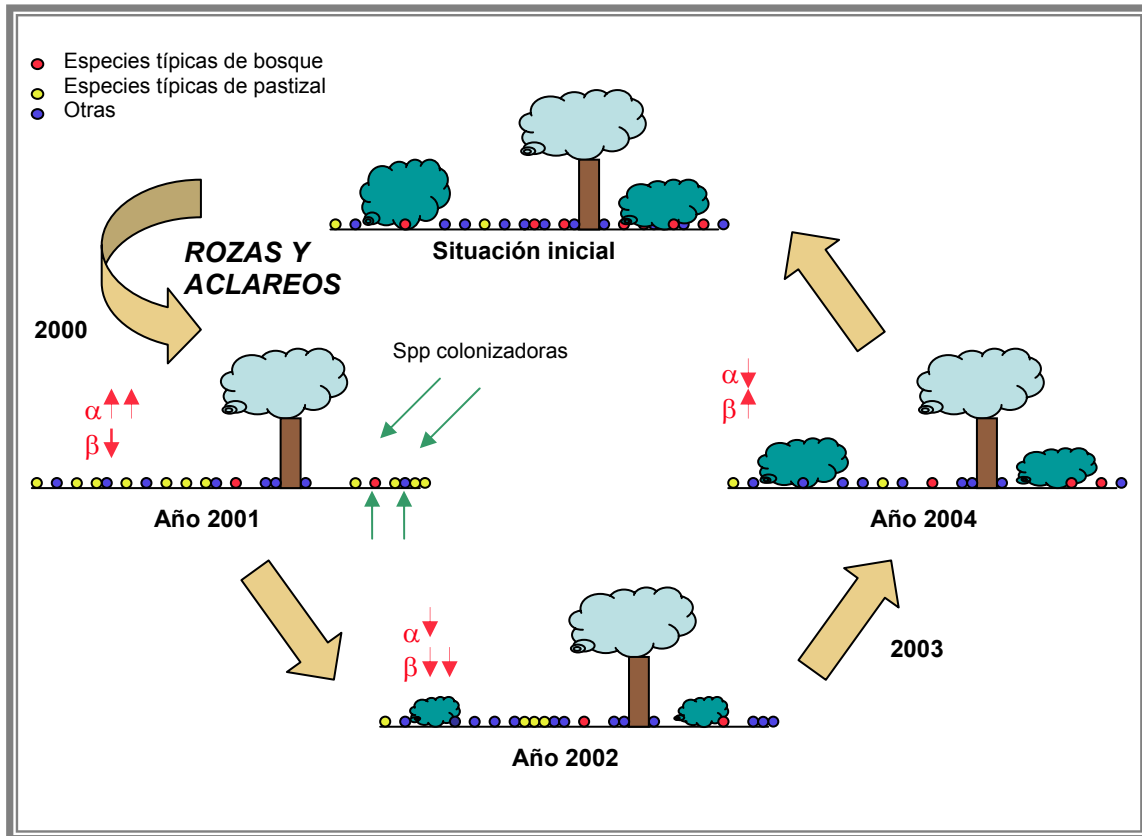
Esta alta capacidad de recuperación de la comunidad de herbáceas fue debida a sus mecanismos de repuesta rápida (bancos de semilla, estimulación de germinación por luz, alta producción de semillas, ciclos anuales, dispersión masiva por el viento) y también estuvo favorecida por la gran capacidad de rebrote que presentaron la mayor parte de las especies leñosas de matorral (Pate et al., 1990; Iwasa & Kubo, 1997; Canadell & López-Soria, 1998), que crecieron rápidamente después de la perturbación, devolviendo unas condiciones microambientales a nivel del sotobosque muy parecidas a las iniciales. Estas condiciones más sombrías limitaron nuevamente la colonización de especies típicas de pastizal, mitigando la competencia sobre las herbáceas más tolerantes a la sombra, y restaurando los valores iniciales de riqueza específica y diversidad β en toda la comunidad.

En resumen, la práctica de rozas y aclareos de matorral provocó un doble efecto sobre los diferentes componentes de diversidad: por un lado incrementó el número de especies herbáceas (diversidad α), mediante un enriquecimiento en especies colonizadoras (más típicas de pastizal), pero por otro lado redujo la heterogeneidad de la comunidad en términos de composición específica (diversidad β). Sin embargo, estos cambios no fueron persistentes a lo largo del tiempo y, en un período de cinco años (inferior a la frecuencia establecida entre sucesivos tratamientos), el sistema recobró el estado inicial presente antes de la perturbación (**Figura 3.12**). Aunque hay que tener en cuenta que las condiciones de exclusión de grandes herbívoros probablemente aceleraron esta dinámica.

Propuestas para el manejo

El Plan de Manejo del Parque Natural Los Alcornocales propone que las prácticas forestales deben estar condicionadas a la mejora y conservación del bosque, así como al mantenimiento de la diversidad y estabilidad de sus ecosistemas (Anónimo, 2005). Así, en base a los resultados obtenidos en el presente estudio, se proponen las siguientes estrategias realistas y de bajo coste, para ser incorporadas en los planes de manejo, con el fin de conseguir una productividad sostenible (en la extracción del corcho) dentro de un marco de preservación de la biodiversidad y la regeneración natural de estos bosques: 1) reducir la intensidad y extensión de estas prácticas forestales, tratando de concentrar las operaciones en torno a los árboles productores de corcho (ruedos), tal y como se hacía tradicionalmente, y procurando mantener conservados algunos parches (por ejemplo aquéllos sin alcornoques) dentro de cada sitio de bosque. 2) Respetar la frecuencia establecida de nueve años entre rozas sucesivas o incluso, si es posible, tratar de ampliarla a ciclos de diez años, tal y como es recomendado en otros bosques protegidos de alcornocal. Aunque la frecuencia actual entre rozas sucesivas parece ser suficiente para la recuperación de las comunidades de plantas, un período mayor podría contrarrestar los años secos, cuya frecuencia es esperable que siga en aumento bajo un escenario de cambio climático, así como la interferencia con los grandes herbívoros (que fueron excluidos en el experimento) y es conocido que pueden retardar la capacidad de regeneración después de una perturbación. 3) Evitar la corta indiscriminada de plantas leñosas durante estas operaciones silvícolas, con especial atención a las especies endémicas y/o protegidas; 4) Incrementar el número y la extensión de zonas protegidas del manejo, que favorezcan el mantenimiento de un mosaico de micro-reservas, con el fin de mantener la biodiversidad y regeneración natural de estos bosques y conservar sus especies características.

Figura 3.12 Esquema resumen de la dinámica temporal de un bosque abierto (como *Panera*) tras la práctica de rozas y aclareos de matorral.



BIBLIOGRAFÍA

- Anónimo (2005) *PORN / PRUG / PDS. Parque Natural Los Alcornocales*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, España.
- Arroyo, J., Carrión, J. S., Hampe, A., y Pedro Jordano (2004) La distribución de las especies a diferentes escalas espacio-temporales. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, pp. 27-69, F. Valladares (ed.). Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Åström, M., Dynesius, M., Hylander, K. & Nilsson, C. (2005) Effects of slash harvest on bryophytes and vascular plants in southern boreal forest clear-cuts. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 1194-202.
- Baraloto, C. & Goldberg, D.E. (2004) Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest. *Oecologia*, **141**, 701-712.
- Battles, J., Shlisky, A.J., Barrett, R.H., Heald, R.C., & Allen-Diaz, B.H. (2001) The effects of forest management on plant species diversity in a Sierran conifer forest. *Forest Ecology and Management*, **146**, 211-222.
- Bazzaz, F. A. (1996) *Plants in Changing Environments: Linking Physiological, Population and Community Ecology*. Cambridge Press, Cambridge, Inglaterra.
- Beckage, B. & Clark, J. S. (2003) Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology*, **84**, 1849-1861.
- Bell, T.L. & Ojeda, F. (1999) Underground starch storage in *Erica* species of the Cape Floristic Region differences between seeders and resprouters. *New Phytologist*, **144**, 143-152.
- Blanco, J.A., Zavala, M.A., Imbert, J.B. & Castillo, F.J. (2005) Sustainability of forest management practices: Evaluation through a simulation model of nutrient cycling. *Forest Ecology and Management*, **213**, 209-28.
- Blondel, J. & Aronson, J. (1999) *Biology and wildlife of the Mediterranean region* Oxford University Press, Oxford, Inglaterra.
- Brown, N.R., Noss, R.F., Diamond, D.D. & Myers, M.N. (2001) Conservation biology and forest certification: Working together toward ecological sustainability. *Journal of Forestry*, **99**, 18-25.
- Canadell, J. & López-Soria, L. (1998) Lignotuber reserves support regrowth following clipping of two Mediterranean shrubs. *Functional Ecology*, **12**, 31-38.
- Calvo, L., Tárrega, R. & De Luis, E. (2002) The dynamics of mediterranean shrubs species over 12 years following perturbations. *Plant Ecology*, **160**, 25-42
- Carlton, G. C. & Bazzaz, F. A. (1998) Resource congruente and forest regeneration following an experimental hurricane blowdown. *Ecology*, **79**, 1305-1319.
- Clark, D. B. & Clark, D. A. (1989) The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical forest. *Oikos*, **55**, 225-230.

- Colwell, R.K. & Coddington, J.A. (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **345**, 101-118.
- Connell, J.H. (1971) *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees*. Center for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, Holanda.
- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Alard, D., Saguez, R., Wattez-Franger, A., De Foucault, B., Delelis-Dusollier, A. & Bardat, J. (2004) Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understorey response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 1065-79.
- Díaz, M., González, E., Muñoz-Pulido, R., & Naveso, M.A. (1993) Effects of food abundance and habitat structure on seed-eating rodent in Spain wintering in man-made habitats. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **58**, 302-311.
- Díaz-Villa, M.D., Marañón, T., Arroyo, J. & Garrido, B. (2003) Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 701-09.
- Fowler, N.L. (1988) What's a safe site?: neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology*, **69**, 947-961.
- Franklin, J.F. (1993) Preserving biodiversity - species, ecosystems, or landscapes. *Ecological Applications*, **3**, 202-05.
- Fredericksen, T.S., Ross, B.D., Hoffman, W., Morrison, M.L., Beyea, J., Johnson, B. N., Lester, M.B., & Ross, E. (1999). Short-term understorey plant community responses to timber-harvesting intensity on non-industrial private forestlands in Pennsylvania. *Forest Ecology and Management*, **116**, 129-139
- Fuentes, E. R. & Gutiérrez, J. R. (1981) Intra- and interespecific competition between matorral shrubs. *Acta Oecologica*, **2**, 283-289.
- Gale, M.R., McLaughlin, J.W., Jurgensen, M.F., Trettin, C.C., Soelsepp, T., & Lydon, P.O. (1998) Plant community responses to harvesting and post-harvest manipulations in a *Picea-Larix-Pinus* wetland with a mineral substrate. *Wetlands*, **18**, 150-159.
- Gilliam, F.S. & Roberts, M.R. (1995) Impacts of forest management on plant diversity. *Ecological Applications*, **5**, 911-912.
- Godron, M., Guillerm, J. L., Pisonet, P., Thiault, M., Trabaud, L. (1981) Dynamics and management of vegetation. En: *Mediterranean-type Shrublands, Ecosystems of the World*, vol. 11, pp. 317-345, Di Castri, F., Goodall, W., Specht, R. L. (ed.). Elsevier, Amsterdam, Holanda.
- Gomez-Aparicio, L., Valladares, F., Zamora, R. & Quero, J.L. (2005) Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography*, **28**, 757-68.

- Grace, J.B. & Pugsek, B.H. (1997) A structural equation model of plant species richness and its application to a coastal wetland. *American Naturalist*, **149**, 436-460.
- Grove, A.T. & Rackham, O. (2001) *The nature of Mediterranean Europe. An ecological history*. Yale University Press, New Haven, USA.
- Hellmann, J.J. & Fowler, G.W. (1999) Bias, precision, and accuracy of four measures of species richness. *Ecological Applications*, **5**, 913-934
- Hubbell, S.P. (1980) Seed Predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos*, **35**, 214-229.
- Iwasa, Y. & Kubo, T. (1997) Optimal size of storage for recovery after unpredictable perturbations. *Evolutionary Ecology*, **11**, 41-65.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of the tree species in tropical forests. *American Naturalist*, **104**, 501-528.
- Jenkins, M.A. & Parkers, G.R. (1999) Composition and diversity of ground-layer vegetation in silvicultural openings of southern Indiana Forests. *American Midland Naturalist*, **142**, 1-16.
- Kaplan, E.L. & Meier, P. (1958) Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association*, **53**, 457-481.
- Keely, J. E. & Zedler, P. H. (1978) Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seedling strategies. *American Midland Naturalist*, **99**, 142-161
- Kollmann, J. & Schill, H.P. (1996) Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio*, **125**, 193-205.
- Mac Arthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Magurran, A. E. (1988) *Ecological Diversity and its Measurement*. Crom Held (ed.) Princeton University Press, Princeton, USA.
- Malanson, G. P. (1985) Simulation of competition between alternative shrub life history strategies through recurrent fires. *Ecology Modelling*, **27**, 271-283.
- Maltez-Mouro, S., García, L.V., Marañón, T. & Freitas, H. (2005) The combined role of topography and overstorey tree composition in promoting edaphic and floristic variation in a Mediterranean forest. *Ecological Research*, **20**, 668-77.
- Marañón, T., Camarero, J.J., Castro, J., Díaz, M., Espelta, J.M., Hampe, A., Valladares, F., Verdú, M., & Zamora, R. (2004). Heterogeneidad ambiental y nichos de regeneración. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, F. Valladares (ed.). Ministerio de Medio Ambiente, Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid, España.
- Marañón, T., Zamora, R., Villar, R., Zavala, M.A., Quero, J.L., Pérez-Ramos, I., Mendoza, I. & Castro, J. (2004) Regeneration of tree species and restoration under contrasted

- Mediterranean habitats: field and glasshouse experiments. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, **30**, 187-96.
- Marañón T., Bartolomé, J.W. (1993) Reciprocal transplants of herbaceous communities between *Quercus-agrifolia* woodland and adjacent grassland. *Journal of Ecology*, **81** (4), 673-682
- Medáil, F. & Quézel, P. (1997) Hot spots analysis for conservation of plant diversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **84**, 112-127.
- Nagaike, T., Kamitani, T., & Nakashizuka, T. (1999) The effect of shelterwood logging on the diversity of plant species in a beech (*Fagus crenata*) forest in Japan. *Forest Ecology and Management*, **118**, 161-171.
- Nagamatsu, D. Seiwa, K. & Sakai, A. (2002) Seedling establishment of deciduous trees in various topographic positions. *Journal of Vegetation Science*, **13**, 35-44
- Navarro, C.M., Pérez-Ramos I.M. & Marañón, T. (2004) Aporte de hojarasca al suelo en un bosque mediterráneo. *Almoraima*, **31**, 119-127.
- Naveh, Z. (1974) Effects of fire in the Mediterranean region. En: *Fire and ecosystems*, pp. 401-434, Kozlowsky, T. T. & C. E. Ahlgren (ed.). Academic Press, Nueva York, E. E. U. U.
- North, M., Chen, J., Smith, G., Krakowiak, L., & Franklin, J. F. (1996) Initial response of understorey plant diversity and overstorey tree diameter growth to a green tree retention harvest. *Northwest Science*, **70**, 24-35.
- Ojeda, F., Arroyo, J. & Marañón, T. (1995) Biodiversity components and conservation of Mediterranean heathlands in Southern Spain. *Biological Conservation*, **72**, 61-72.
- Palmer, M.W. (1990) The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology*, **71**, 1195-1198.
- Pate, J. S., Froend, R. H., Bowen, B. J., Hnsen, A. & Kuo, J. (1990) Seedling growth and storage characteristics of seeder and resprouter species of Mediterranean-type ecosystems of S. W. Australia. *Annals of Botany*, **65**, 585-601.
- Pearson, T.R.H., Burslen, D. F. R. P., Goeriz, R. E. & Dalling, J. W. (2003) Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia*, **137**, 456-465
- Pimentel, D., Wilson, C., McCullum, C., Huang, R., Dwen, P., Flack, J., Tran, Q., Saltman, T. & Cliff, B. (1997) Economic and environmental benefits of biodiversity. *Bioscience*, **47**, 747-57.
- Pons, A. & Quézel, P. (1985). The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean region. En: *Plant conservation in the Mediterranean area*, pp. 25-43, C. Gómez-Campo (ed.). Dr. W Junk, Dordrecht, Holanda.
- Pulido, F.J., Diaz, M. & Hidalgo de Trucios, S.J. (2001) Size structure and regeneration of Spanish holm oak *Quercus ilex* forests and dehesas: effects of agroforestry use on their long-term sustainability. *Forest Ecology and Management*, **146**, 1-13.

- Quilchano, C., Marañón, T., Pérez-Ramos, I. M., Noejovich, L., Valladares, F. & Zavala, M.A., Patterns and ecological consequences of abiotic heterogeneity in managed cork oak forests of Southern Spain. *Ecological Research* (en revisión).
- Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S. & Tilman, D. (2001) Long-term studies of vegetation dynamics. *Science*, **293**, 650-55.
- Riley, L.F. (1995) Criteria and indicators of sustainable forest management in Canada. *Water Air and Soil Pollution*, **82**, 67-70.
- Roberts, M.R. & Gilliam, F. S. (1995) Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems: implications for forest management. *Ecological Applications*, **5**, 969-977.
- Scarascia-Mugnozza, G., Oswald, H., Piussi, P. & Radoglou, K. (2000) Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, **132**, 97-109.
- Singh, K. P.; Singh, P. K. y Tripathi, S. K. Litterfall (1999) Litter decomposition and nutrient release patterns in four native tree species raised on coal mine spoil at Singrauli, India. *Biology and Fertility of Soils*, **29**, 371-378.
- Soberón J., Llorente J. (1993) The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, **7** (3), 480-488.
- Thomas, J.W., Franklin, J.F., Gordon, J. & Johnson, K.N. (2006) The northwest forest plan: Origins, components, implementation experience, and suggestions for change. *Conservation Biology*, **20**, 277-87.
- Trabaud, L. & Lepart, J. (1980) Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio*, **43** (1-2), 49-57.
- Trabaud, L. (1991) Le feu est-il un factor de changement pour les systèmes écologiques du bassin méditerranéen? *Sécheresse*, **3**, 163-174.
- Valdés, B., Talavera, S. & Fernández Galiano, E. (1987) *Flora Vascular de Andalucía Occidental*, 3 vols. Ketres, Barcelona, España.
- Verdú, M. & García-Fayos, P. (2002) Ecología reproductiva de *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae): un anacronismo evolutivo en el matorral mediterráneo. *Revista Chilena de Historia Natural*, **75**, 57-65
- Westman, W. E. (1988) Species richness. En: *Mediterranean-type ecosystems. A data source*, pp. 80-91. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda.
- Young, J., Watt, A., Nowicki, P., Alard, D., Clitherow, J., Henle, K., Johnson, R., Laczko, E., McCracken, D., Matouch, S., Niemela, J. & Richards, C. (2005) Towards sustainable land use: identifying and managing the conflicts between human activities and biodiversity conservation in Europe. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 1641-1661.
- Zavala, M.A. & Oria, J.A. (1995) Preserving biological diversity in managed forests - a meeting point for Ecology and Forestry. *Landscape and Urban Planning*, **31**, 363-378.
- Zobel K, Moora M, Brown VK, Niemela P, Zobel M (1997) Secondary succession and summer herbivory in a subarctic grassland: community structure and diversity. *Ecography*, **20** (6), 595-604.



CAPÍTULO 4



Producción y depredación pre-dispersiva
de bellotas

INTRODUCCIÓN

La producción de semillas no sólo juega un papel fundamental sobre la regeneración natural de la especie en cuestión (p. ej., Schupp, 1990; Jones et al., 1994; Crawley & Long, 1995), sino que también afecta directamente a las poblaciones de animales que consumen estas semillas e, indirectamente, a los depredadores y parásitos de tales consumidores (p. ej., Mattson, 1971; Elkinton et al., 1996; Wolf, 1996). Todo ello ha conllevado a situar esta primera fase del ciclo regenerativo como centro de atención de numerosos trabajos forestales (Greenberg, 2000).

Muchas especies leñosas, como es el caso de las dos quercíneas estudiadas en este capítulo (*Quercus canariensis* y *Quercus suber*), presentan una gran variabilidad interanual, altamente sincrónica, en la producción de semillas. Este fenómeno, conocido vulgarmente como “vecería” (del inglés “masting”) (Janzen, 1976; Silvertown, 1980; Kelly, 1994), puede suponer una serie de desventajas para la regeneración de estas especies, al reducir las oportunidades de reclutamiento en los años de baja producción (Waller, 1993) y generar una mortalidad de plántulas denso-dependiente mucho más acusada durante los años más productivos (Hett, 1971). Sin embargo, la selección evolutiva de este carácter debe suponer la implicación de un mayor número de beneficios para la población en las especies de plantas que lo poseen (Kelly et al., 2001). Son numerosas las hipótesis que han sido expuestas en los últimos años para tratar de explicar las ventajas evolutivas de la “vecería”. Aunque no existe un consenso de cuáles son las principales causas responsables de esta gran variabilidad interanual, parece ser que las hipótesis de “mayor eficiencia en la polinización” (Nilsson & Wästljung, 1987; Norton & Kelly, 1988; Smith et al., 1990) y de “saciedad de depredadores” (Silvertown, 1980; Nilsson & Wästljung, 1987; Kelly & Sullivan, 1997) son las que más apoyan los resultados obtenidos en los estudios de producción de semillas en especies leñosas (p. ej., Kelly, 1994; Koenig et al., 1994). Por un lado, la naturaleza no dirigida del sistema de polinización anemófilo que presentan estas especies, hace que la existencia de floraciones masivas y sincrónicas en determinados años pueda suponer una ventaja, al aumentar la eficiencia en el proceso de polinización (Nilsson & Wästljung, 1987; Norton & Kelly, 1988). Por otro lado, la alta presión de depredación a la que se ven sometidas las semillas de estas dos especies de quercíneas (Pérez-Ramos et al., 2004) hace positiva la existencia de años muy productivos a determinados intervalos de tiempo, que consigan saciar a los depredadores y generen excedentes de bellotas que puedan sobrevivir y llegar a establecerse como plántulas (Crow, 1988).

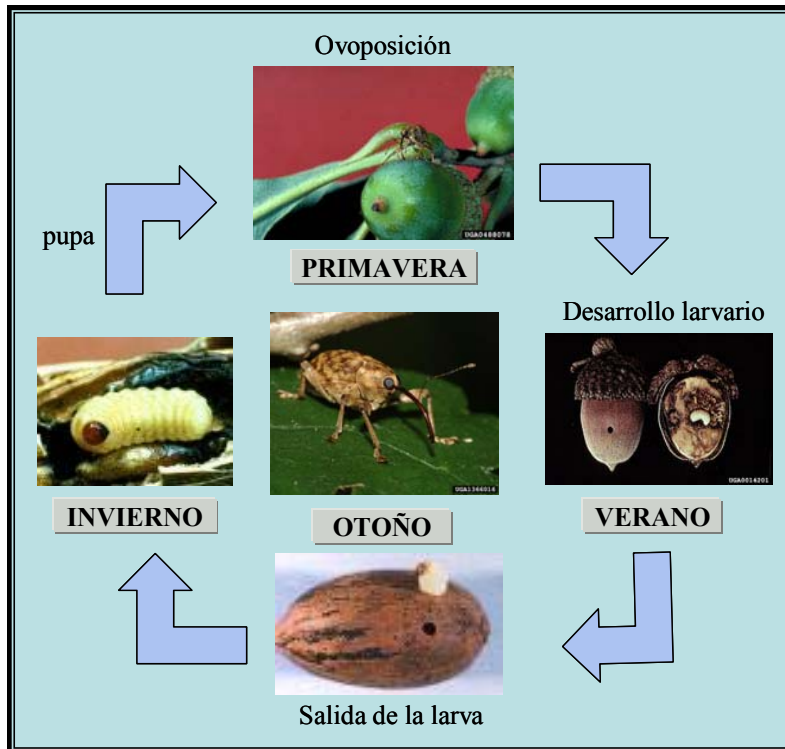
Además de estas hipótesis que sitúan a la “vecería” como estrategia reproductiva seleccionada evolutivamente en muchas especies de plantas, otros estudios más recientes han encontrado un marcado efecto de las condiciones climatológicas sobre los valores de producción (Sork et al., 1993; Houle, 1999). Según estos autores, los árboles parecen adecuar su producción cada año de acuerdo con la disponibilidad de recursos (hipótesis de “compensación de los recursos”), de modo que unas condiciones favorables de precipitación y/o temperatura promueven unas tasas fotosintéticas más elevadas, que suelen traducirse en unos valores más altos de producción de semillas (Norton & Kelly, 1988; Smith et al., 1990). En el caso de las especies de *Quercus*, las correlaciones más fuertes encontradas entre producción de bellotas y los diferentes factores abióticos acontecen durante el período de floración y polinización, más que durante el de fructificación (Koenig et al., 1996). Así, la temperatura primaveral (Sharp & Sprague, 1967; Sork et al., 1993; Masaka & Sato, 2002), el nivel de precipitaciones (Cecich & Sullivan, 1999; Abrahamson & Layne, 2003) o la humedad atmosférica (Whitehead, 1983) parecen ejercer un papel importante sobre los procesos de floración y fertilización, condicionando finalmente la producción de semillas. Dentro del género *Quercus*, cada especie puede responder a diferentes condiciones ambientales (Gysel, 1956; Olson & Boyce, 1971), y estas respuestas además pueden variar en función del sitio (Sork et al., 1993). Sin embargo, aunque los factores del medio parecen condicionar la producción, las tendencias inherentes que presentan las distintas especies a producir grandes cosechas de semillas en intervalos cíclicos, apoyan la idea de que la selección natural haya favorecido la evolución del carácter “vecero” en estas especies (Sork et al., 1993).

La mayoría de los estudios sobre producción de semillas en especies de *Quercus* han documentado no sólo una importante variabilidad entre años, sino también una gran variabilidad entre los individuos que componen la población (Sork et al., 1993; Koenig et al., 1994). La mayor parte de esta variabilidad puede ser explicada a partir del resultado de la interacción de las condiciones ambientales con la tendencia genética que muestra cada individuo a producir cosechas más o menos importantes a intervalos regulares (Sork et al., 1993). El hecho de que un determinado árbol sea bueno o mal productor parece estar genéticamente controlado (Sharp & Sprague, 1967); además, determinadas características intrínsecas tales como la edad o el tamaño del individuo (Goodrum et al., 1971; Healy et al., 1999; Greenberg, 2000) también influyen sobre su capacidad productiva de semillas.

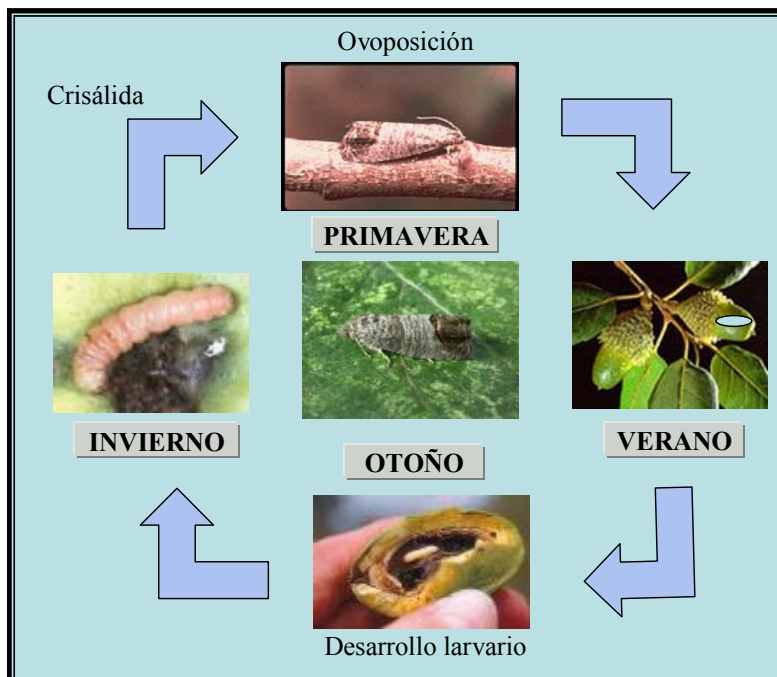
De todas las bellotas que produce el árbol, tan sólo una parte llegará al suelo en perfectas condiciones de viabilidad para poder germinar y establecerse como plántula. Una importante cantidad de bellotas cae al suelo antes de haber completado su desarrollo (abortos), probablemente por fallos durante el proceso de fertilización o bien por mecanismos de autorregulación del propio árbol, que sólo mantiene las semillas que podrá soportar de acuerdo con los recursos de los que dispone (p. ej., Williamson, 1966; Lloyd, 1980; Sork et al., 1993). Otra importante fracción de la cosecha es consumida, todavía en el árbol, por algunas aves y pequeños mamíferos arborícolas. Y, por último, otra proporción aún más importante de las bellotas, son atacadas y depredadas parcialmente por larvas de algunas especies de insectos (Crow, 1988; Crawley, 1992; Siscart et al., 1999; Leiva & Fernández-Alés, 2005). En el caso de las quercíneas, la mayoría son coleópteros del género *Curculio* (Curculiónidos) y lepidópteros del género *Cydia* (Tortricidos). Las larvas de estas dos familias de insectos consumen los recursos almacenados en la semilla, alcanzando su desarrollo máximo cuando la bellota ha completado su maduración y cae al suelo. En el caso de los Curculiónidos, una vez completada esta fase, la larva agujerea la bellota para salir al exterior y se entierra en el suelo. Durante todo el invierno permanece bajo tierra, donde tiene lugar el proceso de pupación. Algunos meses más tarde, cuando llega la primavera, emergen los nuevos adultos que completarán el ciclo con una nueva puesta de huevos sobre las bellotas en desarrollo (Rupérez, 1960) (**Figura 4.1a**). En este caso, la puesta la realizan normalmente en el tercio superior de la semilla, que se encuentra protegida por la cúpula. En otras especies de insectos, que también utilizan semillas como huésped en su fase larvaria, se ha encontrado un comportamiento similar, lo cual es atribuido a un tipo de defensa química que presenta la semilla, que posee altas concentraciones de taninos en la zona más cercana donde se localiza el embrión (Steele et al., 1993). En cambio, en el caso de los lepidópteros, la puesta se realiza en las hojas tiernas o tallos próximos a las semillas en formación. Cuando nace la larva, perfora la zona de inserción de la bellota al árbol para poder introducirse en su interior y alimentarse de sus recursos. Una vez alcanzado su desarrollo máximo, hace un agujero en la bellota para poder salir al exterior. En este caso, a diferencia de los coleópteros, las larvas no se entierran en el suelo, sino que crisalidan en la corteza del árbol, donde pasarán todo el invierno (Vázquez, 1998) (**Figura 4.1b**).

Figura 4.1. Ciclo de vida de las dos especies principales de insectos que infestan las bellotas de las dos quercíneas de estudio (fotos tomadas de www.google.es/imagenes).

A. *Curculio* sp.



B. *Cydia* sp.



La infestación por larvas produce un efecto negativo sobre el proceso de germinación de las bellotas, así como sobre el crecimiento y la supervivencia de las plántulas resultantes (Soria et al., 1996; Siscart et al., 1999; Branco et al., 2002; Leiva & Fernández-Alés, 2005). Estos daños no sólo son ocasionados por el consumo directo de los cotiledones y del embrión sino que, incluso en los casos en los que éste permanece intacto, el ataque de las larvas genera una serie de oquedades y galerías en la semilla, que facilita la entrada de hongos, bacterias y otros artrópodos. De este modo, la depredación pre-dispersiva de bellotas por acción de insectos podría situarse como uno de los principales limitantes para la regeneración sexual de algunas especies de *Quercus* (Crawley & Long, 1995a).

En este capítulo se ha estimado, durante tres años consecutivos, la producción de bellotas en las dos especies de *Quercus* más frecuentes en el área de estudio (*Quercus canariensis* y *Quercus suber*), cuantificándose la proporción de pérdidas por desarrollo incompleto del embrión (abortos) y por depredación pre-dispersiva, tanto por larvas de insectos como por la acción de vertebrados (aves y pequeños mamíferos). Posteriormente, se ha estudiado el efecto del ataque de larvas sobre el proceso de germinación de las bellotas, con el fin de determinar la importancia de estas primeras fases sobre el proceso de regeneración natural de ambas especies.

Objetivos

En este capítulo se han abordado los siguientes objetivos:

1. Cuantificación de la producción de bellotas, así como su variabilidad interanual, fenología y sincronía de *Q. suber* y *Q. canariensis* en el Parque Natural Los Alcornocales. Comparación con los resultados obtenidos en otros trabajos de producción de semillas en especies de *Quercus*.
2. Determinación de la variabilidad en la producción entre los individuos de la misma población, analizándose posibles diferencias en función del sitio de bosque. Además, se han tratado de encontrar los mejores predictores de producción (basándose en medidas morfométricas individuales), con el fin de facilitar la detección de árboles buenos y malos productores.
3. Estimación de la proporción de pérdidas de semillas por: a) desarrollo incompleto del embrión (abortos); b) depredación pre-dispersiva por la acción

de pequeños vertebrados y c) ataques de larvas de insectos, separando la proporción debida a coleópteros (Curculiónidos) de la de lepidópteros (Tortricidos).

4. Cuantificación del efecto de los daños producidos por larvas en las semillas sobre los procesos de germinación y crecimiento de la radícula.

MATERIAL Y MÉTODOS

Diseño experimental y métodos de muestreo

Producción de bellotas

Para estimar la producción individual de bellotas y cuantificar la proporción de pérdidas por diferentes agentes, un total de 50 árboles (30 de alcornoque y 20 de quejigo) fueron seleccionados al azar, tratando de recoger un amplio rango de tamaños y clases de edad (dbh comprendido entre 17,5 y 87,2 cm para *Q. canariensis* y entre 21,6 y 134 cm para *Q. suber*). Los individuos seleccionados estaban distribuidos en los tres sitios de bosque descritos en el **capítulo 1**, marcándose un total de diez árboles para cada especie en los sitios de bosque de *Tiradero*, *Panera* y *Buenas Noches*, exceptuando esta última parcela donde no se marcó ningún ejemplar de *Q. canariensis*, debido a la carencia de individuos adultos. Todos los árboles seleccionados eran maduros, completamente sanos y la mayoría presentó una posición dominante o codominante en el dosel. En cada uno de ellos se tomaron una serie de medidas morfométricas con el fin de encontrar predictores de la producción individual de bellotas. Por un lado, se midió el perímetro del tronco a la altura del pecho (1,5 m aprox.), a partir del cual se calcularon el diámetro (dbh, del inglés *diameter at breast height*) y el área basimétrica de cada árbol. Por otro lado, para estimar el área de la copa, se midieron las dos diagonales principales de su proyección en el suelo, ajustando la copa al área de una elipse. Finalmente, se estimó la densidad de árboles vecinos mediante el conteo de todos los individuos adultos (de cualquier especie leñosa) presentes en un radio de 11 m en torno al tronco de cada árbol. Además, se midió la distancia de cada vecino con respecto al árbol seleccionado mediante un distanciómetro digital (modelo *Leica Disto*, Geosystems, Suiza).

Bajo la copa de cada árbol, se colocaron cuatro trampas recolectoras, separadas en la medida de lo posible, que fueron situadas en una posición adecuada tratando de evitar el solapamiento con las copas de los árboles vecinos. Cada trampa estaba formada por una estructura de hierro, constituida por un pie de 1,5 m de altura (y 1 cm aproximadamente de grosor), soldado por el extremo superior a un aro de 50 cm de diámetro, que sostenía una malla de plástico (cosida en torno al aro) a modo de cesta (**Lámina 4.1**). Mediante este tipo de estructura se trató de evitar el consumo posterior de las bellotas por acción de pequeños vertebrados. Todas las semillas recolectadas en las trampas fueron recogidas mensualmente durante el período natural de caída de bellotas al suelo (septiembre – marzo). La monitorización de los 50 árboles se hizo durante tres ciclos reproductivos consecutivos (02/3, 03/04 y 04/05), aunque para el ciclo 02/03 no se recogió todo el período completo (comenzó en diciembre). Las bellotas recogidas en cada una de las trampas fueron transportadas en bolsas de polietileno y posteriormente almacenadas en una cámara fría (a 2 - 4° C de Tª) hasta que fueron procesadas. Una vez en el laboratorio, fueron clasificadas en cuatro grupos:

- 1) Abortos: bellotas con desarrollo incompleto o anormal del embrión. Se reconocen por presentar la semilla completamente envuelta por la cúpula, o bien por contar con un tamaño muy pequeño, en comparación con las de desarrollo normal.
- 2) Depredadas por vertebrados: aparecen parcialmente consumidas por aves o pequeños roedores arborícolas, con claros síntomas de roeduras o picotazos superficiales.
- 3) Depredadas por larvas: aparecen con agujeros en la cáscara, resultado de la salida de la larva, o bien aún permanecen con la larva en su interior, según el grado de desarrollo de la misma.
- 4) Sanas: bellotas con desarrollo normal que han escapado del ataque de los diferentes depredadores pre-dispersivos.

Todas las bellotas que no mostraron agujeros ni otros síntomas de depredación, fueron abiertas longitudinalmente para comprobar si presentaban o no larvas en su interior. Las larvas de las bellotas infestadas fueron identificadas para conocer la proporción de ellas atacadas por Curculiónidos (*Curculio*, posiblemente de

la especie *elephas*) y la fracción debida a la acción de Tortricidos (*Cydia*, posiblemente de la especie *splendana*). Las bellotas de cada uno de los grupos fueron secadas en la estufa durante 48 horas aprox. a 60° C, y posteriormente fueron pesadas (con cáscara, pero sin cúpula) utilizando una balanza de precisión de 0,01 g.

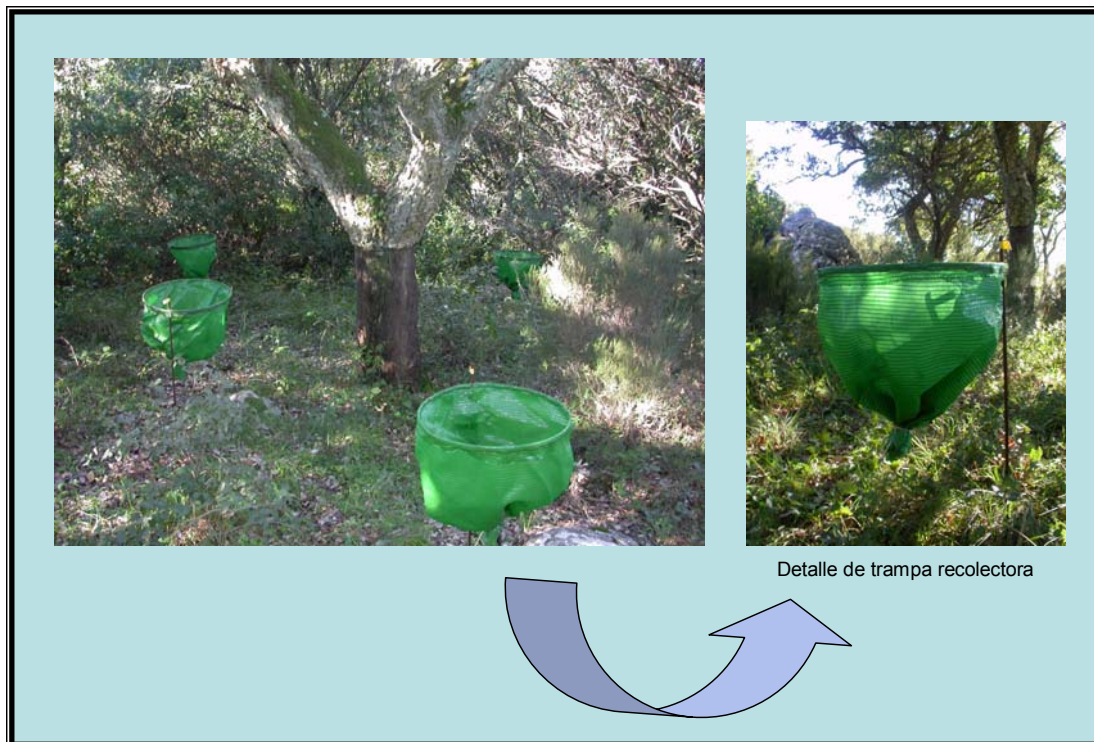


Lámina 4.1 Trampas recolectoras utilizadas para estimar la producción de bellotas.

Efecto de la infestación por larvas sobre la germinación de bellotas

Para estudiar el efecto del ataque de invertebrados sobre la viabilidad de semillas en las dos especies de *Quercus*, se llevó a cabo un sencillo experimento de laboratorio con bellotas procedentes del mismo área de estudio. Las bellotas fueron recolectadas directamente del suelo durante el pico máximo de producción de cada especie (octubre-noviembre para *Q. canariensis*; noviembre-diciembre para *Q. suber*),

procedentes de al menos diez árboles madre diferentes, con el fin de recoger una alta variabilidad genética. Una vez en el laboratorio, todas las bellotas fueron mezcladas y posteriormente clasificadas en dos categorías: 1) depredadas por larva, claramente agujereadas por la salida de la misma; y 2) sanas, sin señales evidentes de depredación. Dentro de cada categoría, se eligieron al azar cuatro grupos de 20 bellotas, que fueron colocadas sobre bandejas de plástico de 48x33x10 cm, semienterradas en la arena y separadas unas de otras a una distancia fija de 7 cm aproximadamente. El fondo de cada bandeja estaba cubierto con una capa de unos 8 cm de espesor, compuesta por material inerte (arena de sílice pura). Inicialmente, se obtuvo el peso exacto de cada bellota (con una precisión de 0,01 g) y además, con la ayuda de un calibre digital, se tomaron medidas del largo y ancho en cada una de ellas. Para evitar el ataque de hongos, todas las bellotas seleccionadas fueron desinfectadas mediante un lavado previo con hipoclorito sódico al 2% y, posteriormente, fueron tratadas mediante un fungicida comercial, diluido en agua, a base de oxiclورو de cobre al 50%. Las bandejas fueron trasladadas a una cámara de cultivo, donde permanecieron durante 28 días en condiciones controladas de oscuridad y temperatura constante (condiciones óptimas para la germinación). La temperatura media de la cámara fue 18.7° C y la humedad relativa del aire se mantuvo en torno al 90%. Ambos parámetros fueron medidos utilizando un registrador combinado de temperatura y humedad para intemperie (*Pro Series*, Hobo Onset, EEUU). Con el fin de mantener unas condiciones óptimas de humedad, las bandejas fueron regadas periódicamente (cada 2 ó 3 días aprox.), añadiendo una cantidad fija de agua destilada (10 ml) en el entorno inmediato de cada una de las bellotas.

Las bellotas fueron revisadas periódicamente (cada 2 ó 3 días aprox.) con el fin de detectar el momento exacto en el cual tuvo lugar su germinación, considerado cuando la radícula sobresalía de la bellota unos 2 mm. Transcurridos 28 días desde su colocación en la cámara, se separó la radícula de las bellotas que habían germinado y se midió, utilizando un calibre digital, la longitud máxima alcanzada de cada una de ellas. Además, las radículas fueron secadas en la estufa (durante 48 horas aprox. a 60° C) y posteriormente pesadas utilizando una balanza de precisión de 0,0001 g.

Análisis de datos

Producción de bellotas

Para estimar la producción de semillas por metro cuadrado, el número total de bellotas recogidas bajo cada árbol fue dividido entre 0.785 m^2 , que fue la superficie total ocupada por las cuatro trampas recolectoras. Para obtener una estima de la producción de bellotas por árbol, esta cantidad fue multiplicada por el área de la copa de cada árbol correspondiente. En todos los análisis de producción tan sólo se tuvieron en cuenta las bellotas con desarrollo normal, independientemente del nivel de consumo por depredadores al que hubieran estado sometidas.

La variabilidad interanual en los valores de producción fue cuantificada mediante el uso de coeficientes de variación (Silvertown, 1980). Las diferencias entre ambas especies en este parámetro fueron analizadas mediante un test de análisis de varianzas (ANOVA de una vía). Las diferencias entre especies y sitios de bosque en la producción de bellotas, así como en el porcentaje de pérdidas por distintos agentes, fueron determinados mediante un test ANOVA de medidas repetidas, usando los valores recogidos durante los tres ciclos reproductivos muestreados. En este caso, las variables dependientes analizadas fueron cuatro: producción de bellotas/ m^2 , porcentaje de bellotas con desarrollo incompleto (abortos), porcentaje de bellotas depredadas por vertebrados y porcentaje de bellotas infestadas por larvas. Previamente, las variables fueron transformadas mediante función logarítmica o arcoseno hasta ser ajustadas a una distribución normal con homogeneidad de varianzas. La normalidad fue evaluada mediante el test de Kolmogorov-Smirnov y el grado de ajuste de los gráficos de probabilidad Normal (*Normal Probability Plots*).

Los 50 árboles monitorizados fueron categorizados en tres clases productivas comparando su producción media en los tres ciclos de muestreo con la producción media para la especie, en cada uno de los sitios de bosque. Según este criterio, un árbol fue considerado “buen” productor cuando su producción superaba al menos 1,6 veces el valor medio para su especie; “mal” productor cuando produjo menos del 60% de la media; y productor “medio” cuando su producción se encontraba entre las dos cantidades anteriores (adaptado de Healy et al., 1999).

Con el fin de identificar los mejores predictores de producción de bellotas, se llevaron a cabo análisis de correlaciones simples entre los valores de producción

individuales y las diferentes medidas morfométricas tomadas en cada uno de los árboles. Para ver si existía algún efecto de saciación de depredadores, los valores de producción también fueron correlacionados con los porcentajes de depredación pre-dispersiva.

Finalmente, para comprobar si las diferencias encontradas entre los sitios de bosque en los valores de producción de bellotas fueron debidas a diferencias en las características intrínsecas de los árboles marcados en cada caso, se llevó a cabo un análisis de covarianza (ANCOVA). El factor categórico fue el sitio de bosque y las covariables seleccionadas fueron tres: el área basal, el área de la copa y la densidad de árboles vecinos.

Efecto de la infestación por larvas sobre la germinación de bellotas

La probabilidad de que una bellota germine fue tratada como una variable ordinal de tipo binomial (1 = germinación exitosa, 0 = no germinación). El efecto de la infestación por larvas fue testado mediante un análisis de varianza (ANOVA de una vía), usando en este caso Modelos Lineales Generalizados (GLZ: McCullagh & Nelder, 1989). Los GLZs son una extensión de los modelos lineales que, además de incluir relaciones de tipo no lineal, permiten trabajar con un amplio rango de distribuciones diferentes a la normal.

Para analizar la influencia de la depredación por larvas sobre el tiempo requerido por la bellota para germinar, así como sobre otros parámetros del crecimiento de la radícula (longitud y peso seco), se llevó a cabo un análisis de varianzas tipo ANOVA. Las variables dependientes fueron previamente transformadas mediante logaritmo, raíz cuadrada o mediante el método de *Box-Cox* (1964), hasta ser ajustadas a una distribución normal con homogeneidad de varianzas. Para explorar la normalidad, se utilizó el test de Kolmogorov-Smirnov así como la visualización de los gráficos de probabilidad Normal (*Normal Probability Plots*).

Con el fin de cuantificar el efecto del grado de consumo de la bellota sobre los diferentes parámetros de germinación, se estimó la proporción de biomasa consumida por las larvas en las bellotas empleadas en el experimento. Para ello, previamente se calculó para cada especie la ecuación de regresión entre el área de la sección de las bellotas sanas (estimadas a partir de las medidas de largo y ancho) y el peso inicial de las mismas. Sustituyendo el área estimada de las bellotas infestadas en las

ecuaciones de regresión calculadas anteriormente, se calculó el peso potencial de cada una de ellas, que puede interpretarse como la cantidad de biomasa que podría presentar la bellota si no hubiese sido parcialmente depredada por larvas. A partir de la diferencia entre el peso potencial y el peso real de las bellotas infestadas, se calculó el porcentaje de biomasa consumida en cada caso. El efecto del grado de consumo de la bellota sobre los diferentes parámetros de germinación (tiempo de germinación, longitud y peso seco de la radícula) fue evaluado mediante el uso de regresiones simples. Finalmente, para testar si existían diferencias significativas en el porcentaje de biomasa consumida entre bellotas germinadas y no germinadas, se utilizó el análisis de varianzas ANOVA de una vía. En este caso, las distribuciones se ajustaron perfectamente a una Normal con homogeneidad de varianzas.

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo usando el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft 2001).

RESULTADOS

Producción de bellotas

Variabilidad interanual

Las dos especies de *Quercus* estudiadas mostraron una gran variabilidad en la producción de bellotas durante los tres ciclos reproductivos en los que se llevó a cabo el muestreo. Esta alta variabilidad interanual puede observarse a partir de los valores tan elevados encontrados en sus coeficientes de variación (112.35 para *Q. canariensis* y 91.72 para *Q. suber*), que no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre las dos especies ($F=1.26$; g.l.=1; $p=0.27$). *Quercus canariensis* presentó una producción media anual de 53.5 bellotas por metro cuadrado y casi el 80% de la producción total tuvo lugar durante uno de los ciclos reproductivos (03/04). *Quercus suber* mostró una producción media de 29 bellotas por metro cuadrado y, en este caso, también ocurrió que la mayor parte de la producción total (casi el 60%) aconteció durante uno de los períodos muestreados (04/05) (**Figura 4.2**). A pesar de no aparecer diferencias significativas entre ambas especies en los valores de producción (**Tabla 4.1**), el patrón de años “buenos” y años “malos” para cada una de ellas fue completamente distinto. Esto reveló una alta asincronía interanual entre las dos especies de *Quercus*, que se puso de manifiesto por el efecto significativo de la

intersección “Tiempo x especie” (**Tabla 4.1**), así como por el elevado valor negativo del coeficiente medio de correlación encontrado entre ambas ($r=-0.75$). Además de esta asincronía interanual, las dos especies estudiadas mostraron otro tipo de asincronía temporal pero dentro del mismo año, es decir, una clara separación fenológica. Así, para *Quercus canariensis* los valores más altos de producción se recogieron a principios de otoño (octubre – noviembre), mientras que en *Quercus suber* la mayor proporción de frutos fue recolectada de manera más tardía, en torno a los meses de noviembre y diciembre (**Figura 4.3**).

En el caso de *Quercus canariensis*, la producción media de bellotas por metro cuadrado también varió significativamente en función del sitio de bosque (**Tabla 4.1**), recogiendo unos valores medios más altos en el sitio de bosque de *Panera* (90.5 bellotas/m²), en comparación con *Tiradero* (16.6 bellotas/m²). En cambio, para *Quercus suber* no se registró efecto significativo del sitio de bosque sobre los valores de producción.

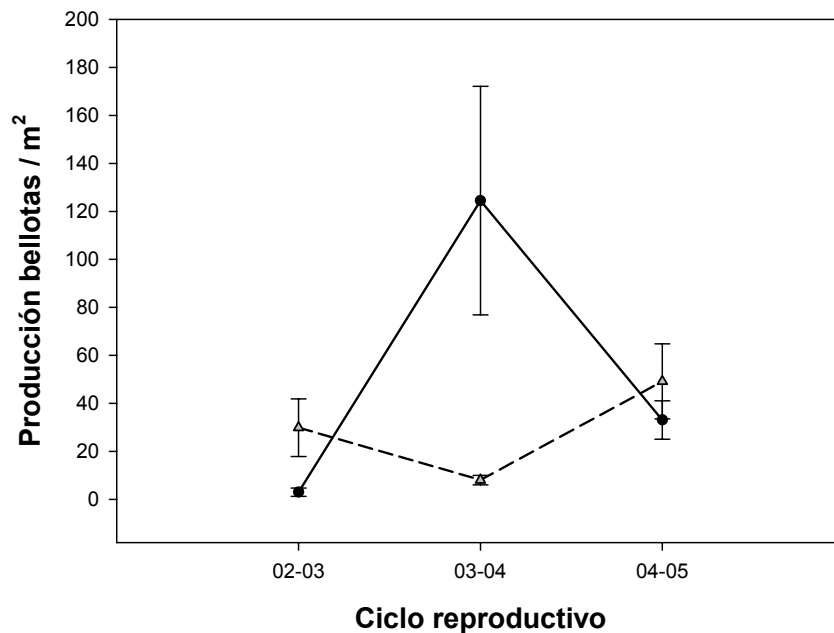
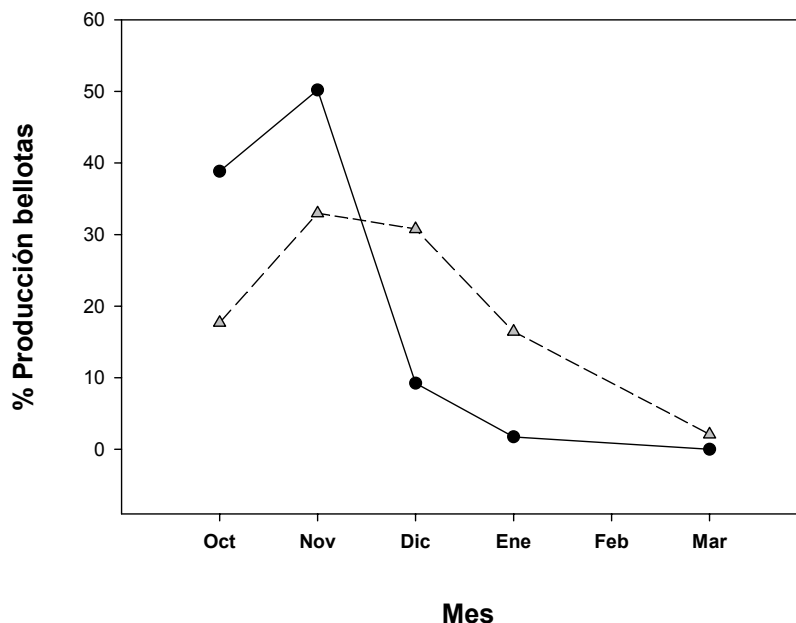


Figura 4.3 Producción de bellotas por metro cuadrado durante los tres ciclos reproductivos muestreados. Los círculos negros y la línea continua se corresponden con *Q. canariensis*, mientras que los triángulos grises y la línea discontinua se refieren a *Q. suber*. Las líneas verticales representan los valores de error estándar.

Figura 4.4 Fenología en la producción de bellotas para las dos especies de estudio, tomando como ejemplo el ciclo reproductivo 04/05 (valores medios de los 50 árboles muestreados). Los círculos negros y la línea continua se corresponden con *Q. canariensis*, mientras que los triángulos grises y la línea discontinua se refieren a *Q. suber*.



Variabilidad entre individuos

La producción media de bellotas por árbol mostró una enorme variabilidad entre individuos en las dos especies de *Quercus* (con CVs medios de 177.8 para *Q. canariensis* y 237.1 para *Q. suber*), que llegó incluso a superar la variabilidad registrada entre años. Aunque no se encontró ningún individuo con cosecha nula durante los tres períodos muestreados, la mayor parte de la producción fue aportada por unos pocos árboles. Así, tanto para *Q. canariensis* como para *Q. suber*, entre el 50 y el 80 % de la cosecha anual fue debida tan sólo a dos o tres árboles productores (**Figura 4.5**). Estos pocos árboles “buenos” productores presentaron además una mayor frecuencia de años productivos (cerca del 60%, en ambas especies), en comparación con aquellos categorizados como productores “medios” (21.1 y 16.7% para *Q. canariensis* y *Q. suber*, respectivamente) y, sobre todo, con respecto a los “malos” productores, que no contaron con ningún año de alta cosecha durante los tres ciclos reproductivos muestreados.

Tabla 4.1 Resultados del ANOVA de medidas repetidas, donde se analizaron: **(A)** las diferencias entre ambas especies en la producción de bellotas por metro cuadrado, el porcentaje de abortos y la tasa de depredación pre-dispersiva, tanto por vertebrados como por larvas de insectos; y **(B)** las diferencias entre los sitios de bosque en la producción de bellotas por metro cuadrado, en las dos especies de estudio. Los factores significativos han sido resaltados en negrita.

A.	Suma de cuadrados	Grados de libertad	F	p
<i>Nº bellotas / m²</i>				
Especie	0.676	1.000	1.175	0.284
Tiempo	16.602	2.000	32.479	0.000
Tiempo x Especie	12.411	2.000	24.280	0.000
<i>% Abortos</i>				
Especie	0.899	1.000	6.399	0.015
Tiempo	0.084	1.000	1.055	0.310
Tiempo x Especie	0.122	1.000	1.537	0.221
<i>% depredación por vertebrados</i>				
Especie	790.112	1.000	1.150	0.290
Tiempo	2008.306	1.000	5.324	0.026
Tiempo x Especie	811.045	1.000	2.150	0.150
<i>% depredación por larvas</i>				
Especie	7353.774	1.000	8.352	0.006
Tiempo	96.586	1.000	0.163	0.688
Tiempo x Especie	1074.128	1.000	1.818	0.186
B.				
<i>Quercus canariensis</i>				
Sitio de bosque	2.360	1.000	6.664	0.019
Tiempo	21.150	2.000	47.068	0.000
Tiempo x Sitio de bosque	2.920	2.000	6.499	0.004
<i>Quercus suber</i>				
Sitio de bosque	1.890	2.000	1.790	0.186
Tiempo	11.636	2.000	23.966	0.000
Tiempo x Sitio de bosque	2.724	4.000	2.805	0.035

Nota: en la proporción de abortos y bellotas depredadas (tanto por vertebrados como por larvas) tan sólo se consideraron los datos obtenidos durante los ciclos 03/04 y 04/05, ya que el período 02/03 estuvo incompleto.

En el caso de *Q. canariensis*, la producción media de bellotas (tanto por árbol como por metro cuadrado) estuvo positivamente correlacionada con el área de la copa así como con el área basimétrica de los individuos muestreados (con valores de “r” superiores a 0.6 y 0.5, respectivamente; **Tabla 4.2**), e inversamente relacionada con el número de vecinos (con valores de “r” por debajo de -0.5). Según ésto, los mejores productores fueron aquellos individuos de mayor tamaño, rodeados de una menor densidad de árboles vecinos. Estas correlaciones fueron altamente significativas expresando los valores de producción tanto en número de bellotas como, sobre todo,

en gramos de peso seco. En cambio, para *Q. suber* no se encontró ninguna correlación significativa (**Tabla 4.2**). Por último, incluyendo estas medidas morfométricas como covariables en un análisis de covarianza, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los distintos sitios de bosque, en ninguna de las dos especies estudiadas (**Tabla 4.3**).

	Área copa	Área basal	Nº vecinos	Nº bellotas/árbol	Nº bellotas/m ²	Peso bellotas/árbol	Peso bellotas/m ²
<i>Q. canariensis</i>							
Área copa	1	0.50*	-0.69**	0.85***	0.63**	0.91***	0.84***
Área basal	0.50*	1	-0.42	0.58**	0.49*	0.61**	0.61**
Nº vecinos	-0.69**	-0.42	1	-0.53*	-0.26	-0.61***	-0.50*
<i>Q. suber</i>							
Área copa	1	0.81***	-0.36	0.23	-0.13	0.34	0.01
Área basal	0.81***	1	-0.11	0.23	-0.005	0.35	0.14
Nº vecinos	-0.36	-0.11	1	0.03	0.19	0.03	0.17

Tabla 4.2 Matriz de correlaciones entre los diferentes parámetros de producción de bellotas y las medidas morfométricas de los árboles. Los coeficientes significativos han sido resaltados en negrita y el grado de significación viene indicado mediante asteriscos (*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001).

	Suma de cuadrados	G. l.	MS	F	p
<i>Q. canariensis</i>					
Intercepto	5.434	1.000	5.434	27.794	0.000
Sitio de bosque	0.425	1.000	0.425	2.173	0.161
Área copa	1.390	1.000	1.390	7.110	0.018
Área basal	0.225	1.000	0.225	1.151	0.300
Nº vecinos	0.360	1.000	0.360	1.839	0.195
Error	2.932	15.000	0.195		
<i>Q. suber</i>					
Intercepto	13.958	1.000	13.958	44.010	0.000
Sitio de bosque	1.926	2.000	0.963	3.037	0.067
Área copa	0.101	1.000	0.101	0.319	0.578
Área basal	0.020	1.000	0.020	0.063	0.805
Nº vecinos	0.007	1.000	0.007	0.023	0.882
Error	7.612	24.000	0.317		

Tabla 4.3 Resultados de los análisis de covarianza para detectar posibles diferencias entre los sitios de bosque en la producción de bellotas, incluyendo como covariables las diferentes medidas morfométricas tomadas en los árboles. Los factores significativos han sido resaltados en negrita.

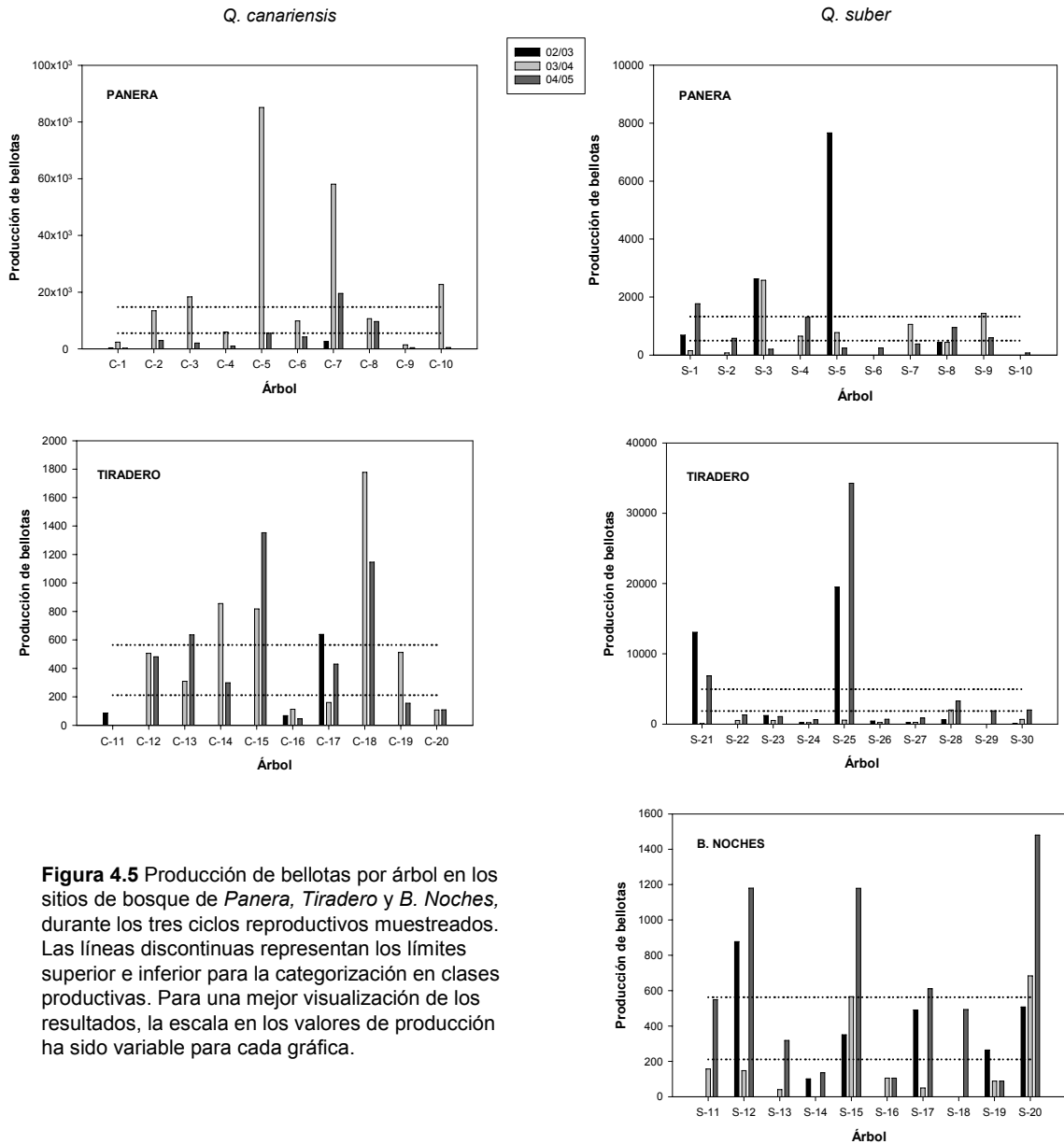


Figura 4.5 Producción de bellotas por árbol en los sitios de bosque de Panera, Tiradero y B. Noches, durante los tres ciclos reproductivos muestreados. Las líneas discontinuas representan los límites superior e inferior para la categorización en clases productivas. Para una mejor visualización de los resultados, la escala en los valores de producción ha sido variable para cada gráfica.

Proporción de abortos y pérdidas por depredación pre-dispersiva

En la **Figura 4.6** se ha representado la fenología mensual de producción de bellotas durante dos ciclos reproductivos completos, separándose la proporción de ellas que presentaron desarrollo incompleto del embrión, así como aquéllas que fueron atacadas por pequeños vertebrados y por insectos. En primer lugar, es conveniente destacar la gran proporción de bellotas que no llegaron a completar su desarrollo. En *Q. canariensis*, el 78.26% de las bellotas fueron abortos, mientras que en *Q. suber* el porcentaje de éstos fue significativamente menor, recogiendo un valor medio de

69.47% (Tabla 4.1). En ambas especies, más del 90% de los abortos fueron recolectados a principios de otoño, en los meses de octubre y noviembre (Figura 4.6). En el caso de *Q. canariensis*, la proporción de abortos estuvo negativamente correlacionada con la cantidad de bellotas producidas por metro cuadrado ($r=-0.52$; $p=0.018$), de modo que los árboles categorizados durante el período de estudio como “malos” productores, fueron precisamente los que presentaron una mayor proporción de pérdidas por desarrollo incompleto del embrión (Figura 4.7a).

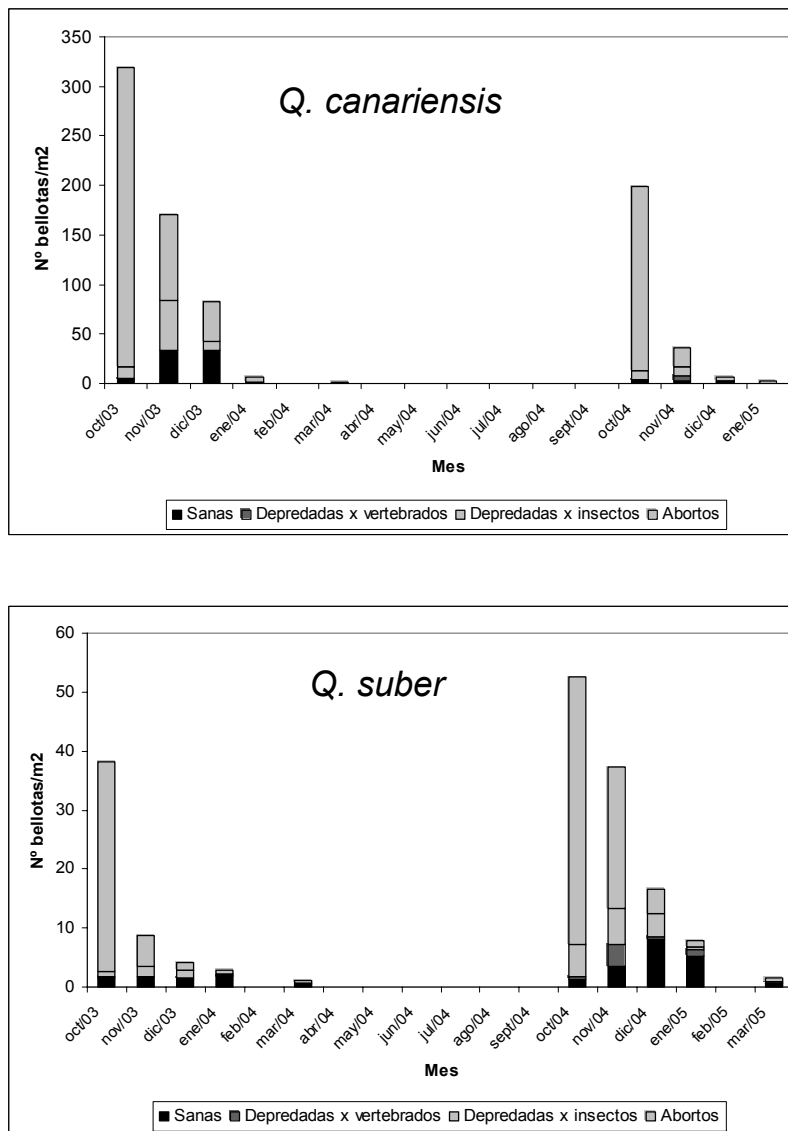


Figura 4.6 Fenología de la producción de bellotas durante dos ciclos reproductivos completos (03/04 y 04/05), haciéndose distinción en las diferentes categorías: abortos, depredadas por vertebrados, infestadas por larvas y sanas.

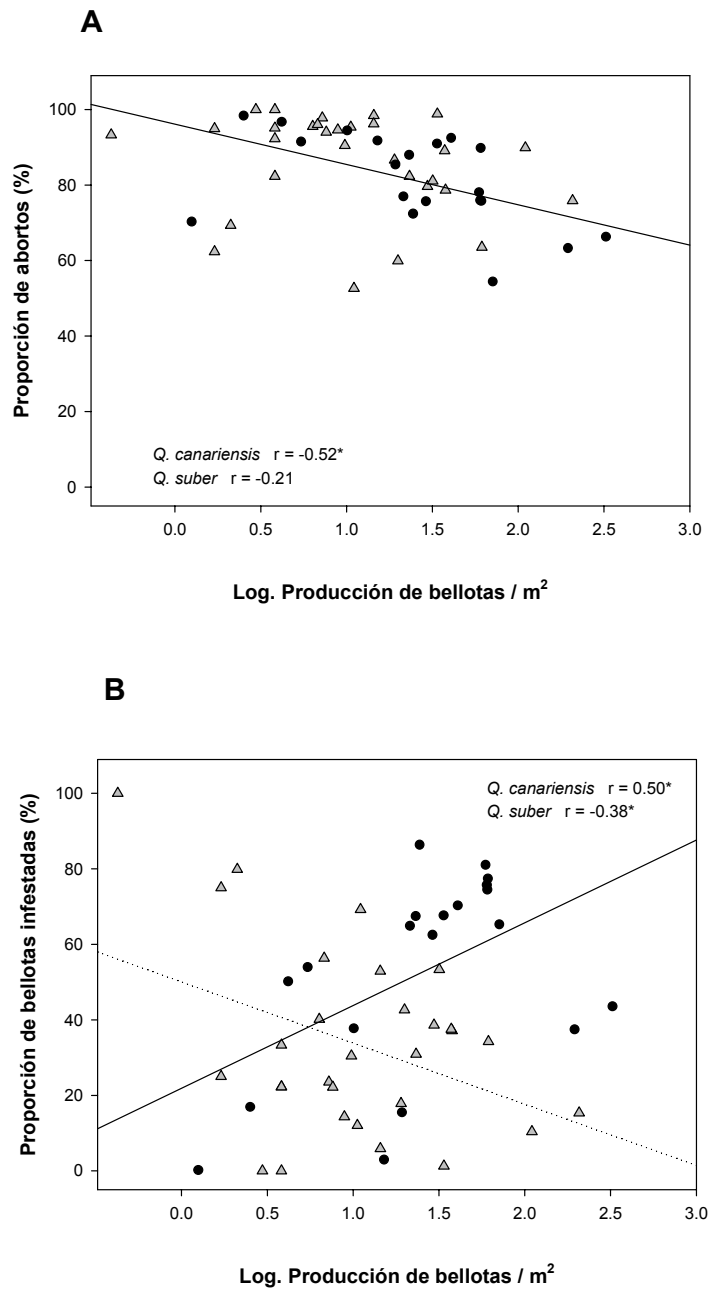
Por otro lado, la proporción media de bellotas maduras que fueron consumidas por los distintos depredadores, antes de caer al suelo (depredación pre-dispersiva), fue superior al 50% para ambas especies. Respecto a la fracción debida a pequeños vertebrados, no se encontraron diferencias significativas entre especies (**Tabla 4.1**), aunque los porcentajes medios recogidos en *Q. suber* (12.85%) fueron ligeramente superiores a los registrados en *Q. canariensis* (4.3%). En cambio, la proporción de bellotas maduras que fueron parcialmente consumidas por larvas de insectos fue significativamente superior en *Q. canariensis* (51.5%), en comparación con *Q. suber* (38.1%) (**Tabla 4.1**). En el caso de *Q. canariensis*, los porcentajes más elevados de depredación por larvas fueron registrados en los meses de octubre y noviembre, mientras que en *Q. suber* la acción de estos insectos perforadores de bellotas se mantuvo de manera más prolongada hasta principios de invierno (**Figura 4.6**). En ambos casos, alrededor del 80% de las larvas identificadas pertenecieron a la familia de los Curculiónidos. El otro 20% de la depredación por insectos fue debido a una especie de lepidóptero perteneciente a la familia de los Tortricidos. Finalmente, el porcentaje de depredación por larvas de insectos estuvo directamente correlacionado con la producción de bellotas por metro cuadrado en *Q. canariensis* ($r=0.50$; $p=0.025$), e inversamente relacionado con los valores de producción ($r=-0.38$; $p=0.037$) en el caso de *Q. suber* (**Figura 4.7b**).

Efecto de la infestación por larvas sobre la germinación de bellotas

La infestación por larvas de insectos redujo significativamente la probabilidad de germinación en el caso de *Q. suber* ($Wald=22.66$; $g.l.=1$; $p<0.001$), pero no en *Q. canariensis* ($Wald=0.11$; $g.l.=1$; $p=0.74$). En la primera especie, el porcentaje medio de germinación pasó del 69.6% en las bellotas sanas al 31.9% en las bellotas infestadas. En cambio, en el caso de *Q. canariensis*, la proporción de bellotas germinadas se mantuvo en torno al 40% en ambos tratamientos. Sin embargo, la probabilidad de germinación de las bellotas infestadas sí estuvo significativamente influenciada ($F=9.19$; $g.l.=1$; $p=0.003$) por el grado de consumo de la misma en esta última especie, de forma que las que llegaron a germinar fueron las que habían perdido una menor proporción de biomasa.

La depredación pre-dispersiva por larvas no afectó al tiempo requerido para la germinación en ninguna de las dos especies, pero sí redujo significativamente el crecimiento de la radícula en ambos casos. Así, las bellotas infestadas emitieron una radícula de menor longitud que las bellotas sanas, en el caso de *Q. suber*, y con una

Figura 4.7 Relaciones entre la producción de bellotas por metro cuadrado y: A) proporción de abortos; B) proporción de bellotas infestadas por larvas. Los círculos negros y la línea continua se corresponden con *Q. canariensis*, mientras que los triángulos grises y la línea discontinua se refieren a *Q. suber*. El grado de significación de los coeficientes viene indicado mediante asteriscos (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$).



biomasa inferior, tanto en una especie como en otra (**Tabla 4.4**). Por último, la proporción de biomasa consumida por larvas no afectó ni al tiempo de germinación ($r=-0.11$; $p=0.54$ para *Q. canariensis*, y $r=-0.12$; $p=0.56$ para *Q. suber*) ni a los parámetros relacionados con el crecimiento de la radícula, tanto en *Q. canariensis* ($r=-0.17$; $p=0.33$ y $r=-0.04$; $p=0.82$ para longitud y peso seco, respectivamente) como en *Q. suber* ($r=0.14$; $p=0.47$ y $r=-0.07$; $p=0.73$).

	Suma de cuadrados	G. l.	MS	F	p
<i>Q. canariensis</i>					
Tiempo de germinación	0.005	1.000	0.005	0.083	0.774
Longitud radícula	13.739	1.000	13.739	1.221	0.274
Peso radícula	0.048	1.000	0.048	5.754	0.020
<i>Q. suber</i>					
Tiempo de germinación	0.156	1.000	0.156	1.568	0.214
Longitud radícula	181.505	1.000	181.505	12.944	0.001
Peso radícula	0.438	1.000	0.438	28.546	0.000

Tabla 4.4 Resultados de los análisis del efecto de la infestación por larvas sobre diferentes parámetros de germinación de bellotas, en las dos especies de *Quercus*. Los factores significativos han sido resaltados en negra.

DISCUSIÓN

Producción de bellotas

Variabilidad interanual

Las dos especies de *Quercus* estudiadas mostraron unos valores de producción de bellotas situados dentro del rango de variación de aquéllos estimados por otros trabajos en diferentes especies de *Quercus* (**Tabla 4.5**). La variabilidad interanual en la producción fue muy elevada para las dos especies, pero con un alto grado de asincronía entre ellas. Así, el año en el que se registró casi el 80% de la producción

total en *Q. canariensis* coincidió precisamente con el año menos productivo para *Q. suber*. Del mismo modo, durante el primer período reproductivo muestreado se cuantificaron unos importantes valores de producción para *Q. suber*, mientras que la cosecha fue prácticamente nula en el caso de *Q. canariensis*. El hecho de que dos especies que coexisten en el mismo tipo de bosques no presenten el mismo patrón de años “buenos” y años “malos” podría poner en entredicho la hipótesis de “compensación de los recursos”, que considera a las condiciones climatológicas como las principales determinantes de la producción de semillas (Silvertown, 1980). Sin embargo, es posible que las dos especies estén respondiendo de manera distintiva a unas condiciones semejantes del medio (Sork et al. 1993). Así, especies con diferentes fenologías (p. ej., Johnson & Abrahamson, 1982) y ciclos reproductivos endógenos particulares probablemente interactúan de manera diferencial con los factores externos, tales como la precipitación, la disponibilidad hídrica del suelo o la cubierta vegetal (Abrahamson & Layne, 2003). Algunos autores, tales como Koenig et al. (1994) o Liebhold et al. (2004), encontraron un mayor grado de sincronización interespecífica entre especies que compartían similares procesos de dinámica endógena, como fue el caso del número de años requeridos para la maduración de las bellotas. Algo similar es lo que podría estar ocurriendo entre las dos especies de estudio, que presentaron diferencias fenológicas en la dispersión de semillas. Tal y como muestran los resultados obtenidos en este trabajo, *Q. canariensis* se desprende de las bellotas de manera más temprana que *Q. suber*, por lo que puede suponerse que los picos máximos de floración y polinización también ocurren en períodos diferentes. Por tanto, si en un año determinado acontecen cortos episodios de condiciones climatológicas desfavorables para los procesos de floración o fertilización, tales como: fuertes vientos, importantes tormentas o condiciones extremas de temperatura, es posible que una de las dos especies se vea mucho más afectada que la otra, repercutiendo este hecho sobre su producción final de semillas. Sin embargo, sería necesario un estudio fenológico exhaustivo de los procesos de floración, polinización y maduración de frutos, para poder inferir las verdaderas causas de esta fuerte asincronía en la producción anual entre las dos especies de estudio.

Variabilidad entre individuos

Las dos quercíneas estudiadas mostraron una gran variabilidad entre individuos en la producción de bellotas, que llegó incluso a superar a la variabilidad registrada entre años; este fenómeno ha sido documentado en numerosas ocasiones para otras especies de *Quercus* (Sork et al., 1993; Koenig et al., 1994; Healy et al., 1999;

Greenberg, 2000; Leiva & Fernández-Alés, 2005). En los tres sitios de bosque, la mayor parte de la cosecha fue debida a unos pocos árboles productores, que fueron los responsables de entre el 50% y el 80% de la producción total, en los tres ciclos reproductivos muestreados (**Figura 4.5**). Estos árboles categorizados como “buenos” productores fueron además los que presentaron una mayor frecuencia de años productivos, lo cual apoya la noción de que la capacidad productiva de un individuo parece depender, en gran parte, de ciertas características intrínsecas determinadas genéticamente (Sharp & Sprague, 1967).

Especie	Tipo de sistema	Nº años estudio	Producción media	Referencia
<i>Q. canariensis</i>	Bosque (P. N. L. A)	3	4795 bellotas / árbol 53,5 bellotas / m ² 71,3 gramos bellotas / m ²	Este estudio
<i>Q. suber</i>			1431 bellotas / árbol 29 bellotas / m ² 44,3 gramos bellotas / m ²	
<i>Q. rubra</i>	Bosque (Tennessee)	1	5900 bellotas / árbol	Miller & Schlarbaum (2005)
<i>Q. costaricensis</i>	Bosque tropical (Costa Rica)	1	(12 - 18) bellotas / m ²	Guariguata et al. (2002)
<i>Q. velutina</i>	Bosque (Apalaches)	4	2000 bellotas / m ² AB	Greenberg (2000)
<i>Q. rubra</i>			2500 bellotas / m ² AB	
<i>Q. coccifera</i>			2900 bellotas / m ² AB	
<i>Q. prinus</i>			1300 bellotas / m ² AB	
<i>Q. alba</i>			4100 bellotas / m ² AB	
<i>Q. rubra</i>	Bosque (Massachusetts)	11	(0 - 65) bellotas / m ²	Healy et al. (1999)
<i>Q. ilex</i>	Dehesa (Sierra Morena, España)	9	200,8 gramos bellotas / m ²	Martín et al. (1998)
<i>Q. suber</i>	Dehesa (Sierra Morena, España)		82,9 gramos bellotas / m ²	
<i>Q. suber</i>	Bosque (P. N. L. A)		54,8 gramos bellotas / m ²	
<i>Q. canariensis</i>	Bosque (P. N. L. A)		29,8 gramos bellotas / m ²	
<i>Q. velutina</i>	Bosque caducifolio (Norteamérica)	8	1059 bellotas / árbol	Sork et al. (1993)
<i>Q. rubra</i>			364 bellotas / árbol	
<i>Q. alba</i>			700 bellotas / árbol	
<i>Q. alba</i>	Bosque (Virginia)	4	99 bellotas / m ²	Feret et al. (1982)

Tabla 4.5 Comparación de los valores medios de producción de bellotas estimados en este estudio con los obtenidos para otras especies de *Quercus*.

En el caso de *Q. canariensis*, la producción de bellotas (tanto por árbol como por metro cuadrado) estuvo positivamente correlacionada con el área de la proyección

de la copa, así como con el área basimétrica. En líneas generales, los árboles más grandes fueron mejores productores, probablemente como consecuencia del mayor volumen y espesor de sus copas, que les permiten portar un mayor número de bellotas.

Además de por el vigor y tamaño individual del árbol, la producción de bellotas puede estar condicionada por condiciones externas de su hábitat, como la densidad de árboles del rodal (Healy, 1997). La producción de bellotas de *Q. canariensis* (pero no de *Q. suber*) estuvo correlacionada negativamente con la densidad de árboles vecinos. La reproducción en rodales muy densos puede verse limitada por un mayor grado de competencia por los recursos, tales como la luz y el agua (Knapp et al., 2001). Así, los árboles con copas expuestas a una mayor luminosidad, como aquéllos localizados en límites de claros (*gaps*) o en zonas más perturbadas, ofrecerán unas cosechas más importantes que aquéllos presentes en bosques más densos y conservados, sometidos a una mayor limitación por la luz (Johns, 1988; Guariguata & Sáenz, 2002). En el caso de estudio, además de este tipo de limitación, la menor producción estimada en los rodales más densos pudo ser consecuencia directa del menor tamaño de la copa que mostraron esos individuos, lo cual se pone de manifiesto por el alto grado de correlación negativa encontrada entre ambos parámetros. La identificación de árboles buenos productores a partir de variables de fácil medición, como las encontradas en este estudio, puede ser tremendamente útil para el manejo y la gestión de estos bosques altamente perturbados (Healy et al., 1999; Greenberg, 2000). Así, la conservación de estos árboles productores durante las operaciones y prácticas silviculturales podría ser una buena estrategia para los programas de restauración y mantenimiento de la regeneración natural de estos bosques. Sin embargo, se hace imprescindible un estudio de producción a más largo plazo y con mayor número de réplicas, ya que tan sólo se encontraron buenos predictores de producción de semillas para *Q. canariensis*, pero no para *Q. suber*.

Tanto las características externas de la densidad del rodal como las individuales del árbol (tamaño de tronco y copa) probablemente fueron las responsables de las diferencias encontradas en la producción de bellotas de *Q. canariensis* entre los dos sitios de bosque. Este fenómeno puede interpretarse a partir de los resultados obtenidos en los análisis de covarianza, donde no se registró un efecto significativo del sitio sobre la producción de bellotas, pero sí del área de la copa, cuando se incluyeron como covariables las características comentadas con anterioridad. En líneas generales, los árboles marcados en *Panera* presentaron un

mayor tamaño y una menor densidad de árboles vecinos que aquéllos monitorizados en el sitio de bosque de *Tiradero*.

Proporción de abortos y pérdidas por depredación pre-dispersiva

En primer lugar, resulta sorprendente comprobar la alta proporción de bellotas que, sin haber completado su desarrollo, cayeron al suelo durante los períodos de muestreo. Así, en *Q. canariensis* el 78.26% de la producción total fueron abortos, mientras que en *Q. suber* el porcentaje fue significativamente menor, con un valor medio estimado de 69.47%. Las causas de la abscisión prematura de frutos en estas especies de Fagáceas no están muy claras, pudiendo intervenir procesos fisiológicos, genéticos y climáticos (Williamson, 1966; Feret et al., 1982). En cualquier caso, parece ser que condiciones ambientales desfavorables, tales como: fuertes vientos, importantes tormentas o períodos prolongados de estrés hídrico pueden propiciar grandes pérdidas de semillas en algunas especies de *Quercus* (Feret et al., 1982; Vázquez, 1998). A veces, una alta tasa de abortos puede ser el reflejo de un exceso de fructificación (Lloyd, 1980). Las tasas más altas de abscisión prematura de bellotas, en las dos especies de estudio, ocurrieron a principios de la estación de fructificación (tal y como ha sido documentado en otros trabajos, p. ej. Feret et al., 1982). El árbol podría disponer de mecanismos de autorregulación para poder afrontar el último período de desarrollo de las semillas, manteniendo en su copa tan sólo aquéllas que sea capaz de soportar, dependiendo del agua y los nutrientes de los que disponga (Vázquez, 1998). En el caso de *Q. canariensis*, la proporción de abortos estuvo relacionada negativamente con la cantidad de bellotas producidas por metro cuadrado, de modo que los árboles categorizados durante el período de estudio como “malos” productores fueron precisamente los que presentaron una mayor proporción de pérdidas por desarrollo incompleto del embrión o caída prematura de la bellota.

En segundo lugar, de todas las bellotas que alcanzaron su desarrollo normal, alrededor del 50% fueron parcialmente consumidas por diferentes tipos de depredadores. Por un lado, una pequeña fracción fue debida a la acción de pequeños vertebrados, fundamentalmente aves y roedores arborícolas. La tasa de depredación por estos animales fue similar para ambas especies, aunque ligeramente superior en el caso de *Q. suber*. Estas diferencias podrían explicarse por el mayor tamaño que presentan las bellotas de esta especie, o bien podría tratarse de una cuestión de preferencia alimenticia. Las diferencias en la tasa de depredación por vertebrados serán tratadas con mucho más detalle en el **capítulo 5**.

Por otro lado, la mayor proporción de pérdidas en esta fase fue debida al ataque de larvas de insectos, estimándose unos porcentajes medios de depredación de 51.5 y 38.1% en *Q. canariensis* y *Q. suber*, respectivamente. En ambos casos, los valores más altos de infestación se registraron durante los picos máximos de producción de cada especie (octubre-noviembre para *Q. canariensis*, noviembre-diciembre para *Q. suber*). Estos niveles de infestación fueron relativamente altos, en comparación con los estimados por otros estudios en bosques americanos (Miller & Schlarlbaum, 2005), así como en dehesas del oeste y sur de la Península Ibérica (Pulido & Díaz, 2003; Leiva & Fernández-Alés, 2005). Los valores más bajos de depredación por larvas encontrados para *Q. suber* podrían estar respondiendo a un efecto de saciación, lo cual se pone de manifiesto por la correlación negativa encontrada entre esta variable y la producción media de bellotas por metro cuadrado. En cambio, en el caso de *Q. canariensis* nos encontramos con un efecto contrario, según lo cual un árbol que porte una mayor cantidad de bellotas podría estar ejerciendo un efecto atrayente sobre los insectos ponedores de huevos. Estos resultados tienen bastante sentido si tenemos en cuenta el desfase natural que ambas especies presentaron en la caída de semillas al suelo. Estas diferencias fenológicas hacen suponer que, en el momento en el que las bellotas de *Q. suber* comenzaron a madurar, el número de insectos con capacidad reproductiva probablemente era mucho menor, dado que una importante parte de ellos ya había completado su ovoposición en las bellotas más tempranas de *Q. canariensis*. Además, la mayor abundancia de árboles adultos de *Q. suber* en el área de estudio podría haber intensificado el efecto saciador en esta especie. Este fenómeno de saciación de insectos depredadores ha sido firmemente demostrado en otras especies de árboles (Mattson, 1971; Silvertown, 1980; Crawley & Long, 1995b; Shibata et al., 1998; Shibata et al., 2002; Miller & Schlarlbaum, 2005), pero pocas veces ha sido documentado un efecto diferencial entre especies debido a la existencia de diferencias fenológicas entre ellas.

Tanto en *Q. suber* como en *Q. canariensis*, casi el 80% de las larvas infestadas pertenecieron a una especie de coleóptero de la familia de los Curculiónidos (*Curculio sp.*), mientras que el 20% restante de la depredación fue debida a una especie de lepidóptero perteneciente a la familia de los Tortricidos (*Cydia sp.*). Estos resultados concuerdan con las proporciones obtenidas en otros estudios sobre depredación pre-dispersiva de semillas en especies de *Quercus* (Branco et al., 2002; Maeto & Ozaki, 2003; Leiva & Fernández-Alés, 2005; Miller & Schlarlbaum, 2005).

En resumen, teniendo en cuenta las tasas de abortos y de depredación pre-dispersiva (tanto por la acción de larvas como de pequeños vertebrados), tan sólo un 9.6% del total de bellotas fertilizadas en *Q. canariensis* y un 15% en *Q. suber*, quedarán disponibles como bellotas sanas para la siguiente fase del ciclo reproductivo. Sin embargo, gran parte de las bellotas atacadas por larvas no perderán su viabilidad, siendo aptas para germinar y establecerse como plántulas, aunque mermadas en su vigor.

Efecto de la infestación por larvas sobre la germinación de bellotas

La infestación por larvas de insectos redujo en un 37.7% la probabilidad de germinación en el caso de *Q. suber*, pero no ejerció ningún efecto sobre las bellotas de *Q. canariensis*, que mostraron unos porcentajes de germinación muy bajos en ambos tratamientos (en torno al 40%). Sin embargo, el grado de consumo al que había estado sometida la bellota sí afectó a la probabilidad de germinación en esta última especie. Así, las bellotas que sufrieron una mayor pérdida de biomasa germinaron en menor proporción que aquéllas que fueron levemente consumidas por la larva. Este resultado tiene bastante sentido teniendo en cuenta que el peso de la bellota influye sobre su capacidad de germinación (Siscart et al., 1999), de modo que el grado de consumo de la misma supone otro recurso adicional de variación sobre esta variable (Branco et al., 2002). Por tanto, de una forma u otra, la depredación por larvas de insectos ejerció un efecto negativo sobre la viabilidad de las semillas en las dos especies estudiadas. Los decrementos en la germinación en bellotas de *Q. suber*, obtenidos como consecuencia de la depredación por larvas, fueron ligeramente superiores a los cuantificados por algunos autores en otras especies de *Quercus* (Soria et al., 1996; Leiva & Fernández-Alés, 2005). En cambio, otros estudios sobre *Q. ilex* en bosques del noreste de España estimaron unos porcentajes de pérdida de viabilidad en bellotas infestadas mucho más altos, en torno al 75% (Cortés-Gimeno, 2003).

A partir de los resultados obtenidos, podemos calcular el impacto de la depredación pre-dispersiva por insectos sobre el reclutamiento de nuevos individuos, a través del producto entre el porcentaje medio de pérdida de viabilidad por efecto del ataque de larvas y la proporción media de bellotas infestadas. El valor obtenido para *Q. suber* fue 14.3%, que puede interpretarse como el porcentaje de bellotas producidas que perdieron la capacidad de germinar y establecerse como plántulas por efecto de la depredación por larvas. Este valor fue muy similar al encontrado por

Cortés-Gimeno (2003) en bosques de *Q. ilex*. En cambio, la proporción de pérdidas por este tipo de depredadores puede ser muy variable, en función de la especie y del área muestreada. Así, unos estudios sobre *Q. ilex* en dehesas del sur de España estimaron unos porcentajes de pérdidas de 2.4% (Leiva & Fernández-Alés, 2005), mientras que otros trabajos sobre *Q. robur* en bosques del noreste de Inglaterra encontraron unos valores superiores al 30% (Crawley & Long, 1995).

Por otro lado, la infestación por larvas afectó al crecimiento de la radícula en las dos especies de estudio, recogándose unos valores de biomasa subterránea significativamente más bajos en las bellotas que habían sido infestadas. Estos resultados son bastante esperables teniendo en cuenta que las larvas, a través de su consumo, pueden llegar a reducir una parte importante de las reservas almacenadas en la semilla. Esta reducción del crecimiento de la radícula probablemente afectará a la supervivencia de la plántula durante el verano, al reducir la superficie de absorción de las raíces y dificultar su llegada a una mayor profundidad (donde la probabilidad de encontrar agua incrementa) (Nicotra, 2002). Otros estudios han demostrado que la depredación por este tipo de larvas disminuyó el tamaño de la plántula, reduciendo además su tasa de supervivencia (Fukumoto & Kajimura, 2000; Branco et al., 2002).

Por tanto, a pesar de que los ataques por larvas supusieron unas pérdidas relativamente bajas para *Q. suber*, e incluso no ejercieron ningún efecto significativo sobre la probabilidad de germinación en el caso de *Q. canariensis*, provocaron un efecto negativo aplazado, pudiendo afectar a otras fases posteriores del ciclo de regeneración natural en las dos especies de estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Abrahamson, W.G. & Layne, J.N. (2003) Long-term patterns of acorn production for five oak species in xeric Florida uplands. *Ecology*, **89**, 2476-2492.
- Branco, M., Branco, C., Merouani, H., & Almeida, M.H. (2002) Germination success, survival and seedling vigour of *Quercus suber* acorns in relation to insect damage. *Forest Ecology and Management*, **166**, 159-164.
- Cecich, R.A. & Sullivan, N.H. (1999) Influence of weather at time of pollination on acorn production of *Quercus alba* and *Quercus velutina*. *Canadian Journal of Forest Research*, **29**, 1817-1823.
- Cortés-Gimeno, P. (2003) Distribución y dinámica de un *Quercus* caducifolio y uno perennifolio 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.
- Crawley, M.J. (1992). Seed predators and plant population dynamics. En: *Seeds: the Ecology of the Regeneration in Plant Communities*, pp. 157-191, M. Fenner (ed.). CAB International, Wallingford.
- Crawley, M.J. & Long, C.R. (1995) Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology*, **83**, 683-696.
- Crow, T.R. (1988) Reproductive mode and mechanisms for selfreplacement of Northern Red Oak (*Quercus rubra*) - a review. *Forest Science*, **34**, 19-40.
- Elkinton, J.S., Healy, W.M., Buonaccorsi, J.P., Hazzard, A.M., Smith, H.R., & Liebhold, A.M. (1996) Interactions among gypsy moths, white-footed mice, and acorns. *Ecology*, **77**, 2332-2342.
- Feret, P.P., Kreh, R.E., Merkle, S.A., & Oderwald, R.G. (1982) Flower abundance, premature acorn abscission, and acorn production in *Quercus Alba* L. *Botanical Gazette*, **143**, 216-218.
- Fukumoto, H. & Kajimura, H. (2000) Effects of insect predation on hypocotyl survival and germination success of mature *Quercus variabilis* acorns. *Journal of Forest Restoration*, **5**, 31-34.
- Goodrum, P.D., Reid, V.H., & Boyd, J.C. (1971) Acorn yields, characteristics, and management criteria of oaks for wildlife. *Journal of Wildlife Management*, **35**, 520-532.
- Greenberg, C.H. (2000) Individual variation in acorn production by five species of southern Appalachian oaks. *Forest Ecology and Management*, **132**, 199-210.
- Guariguata, M.R. & Sáenz, G.P. (2002) Post-logging acorn production and oak regeneration in a tropical montane forest, Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, **167**, 285-293.
- Gysel, L.W. (1956) Measurement of acorn crops. *Forest Science*, **2**, 303-313.
- Healy, W.M. (1997) Thinning New England Oak Stands to Enhance Acorn Production. *N.J.Appl.For.*, **14**, 152-156.

- Healy, W.M., Lewis, M.A., & Boose, F.E. (1999) Variation of red oak acorn production. *Forest Ecology and Management*, **116**, 1-11.
- Hett, J.M. (1971) A dynamic analysis of age in sugar maple seedlings. *Ecology*, **52**, 1071-1074.
- Houle, G. (1999) Mast seeding in *Abies balsamea*, *Acer saccharum*, and *Betula alleghaniensis* in an old growth, cold temperate forest of north-eastern North-America. *Ecology*, **87**.
- Janzen, D.H. (1976) Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**, 465-492.
- Johns, A.D. (1988) Effects of selective timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. *Biotropica*, **20**, 31-37.
- Johnson, A.F. & Abrahamson, W.G. (1982) *Quercus inopina*: a species to be recognized from south-central Florida. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **109**, 392-395.
- Jones, R.H., Sharitz, R.R., Dixon, P.M., Segal, D.S., & Schneider, R.L. (1994) Woody plant regeneration in four floodplain forests. *Ecological Monographs*, **64**, 345-367.
- Kelly, D. (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**, 465-470.
- Kelly, D. & Sullivan, J.J. (1997) Quantifying the benefits of mast seeding on predator satiation and wind pollination in *Chionochloa pallens* (Poaceae). *Oikos*, **78**, 143-150.
- Kelly, D., Hart, D.E., & Allen, R.B. (2001) Evaluating the Wind Pollination Benefits of Mast Seeding. *Ecology*, **82** (1), 117-126.
- Knapp, E.E., Goedde, M.A., & Rice, K.J. (2001) Pollen-limited reproduction in blue oak: implications for wind pollination in fragmented populations. *Oecologia*, **128**, 48-55.
- Koenig, W.D., Mumme, R.L., Carmen, W.J., & Stanback, M.T. (1994) Acorn Production by Oaks in Central Coastal California: Variation within and among Years. *Ecology*, **75**, 99-109.
- Koenig, W.D., Knops, J.M.H., Carmen, W.J., Stanback, M.T., & Mumme, R.L. (1996) Acorn production by oaks in central coastal California: influence of weather at three levels. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**, 1677-1683.
- Leiva, M.J. & Fernández-Alés, R. (2005) Holm-oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) acorns infestations by insects in Mediterranean dehesas and shrublands. Its effect on acorn germination and seedling emergence. *Forest Ecology and Management*, **212** (1-3), 221-229.
- Liebhold, A.M., Sork, V.L., Peltonen, Mikko, Koenig, W.D., Bjornstad, Ottar N., Westfall, Robert, Elkinton, J.S. & Knops, J.M.H. (2004) Within-population spatial synchrony in mast seeding of North American oaks. *Oikos*, **104**, 156-164.
- Lloyd, D.G. (1980) Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytologist*, **86**, 69-79.
- Maeto, K. & Ozaki, K. (2003) Prolonged diapause of specialist seed-feeders makes predator satiation unstable in masting of *Quercus crispula*. *Oecologia*, **137**, 392-398.
- Masaka, K. & Sato, H. (2002) Acorn production by Kashiwa oak in a coastal forest under fluctuating weather conditions. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**, 9-15.

- Mattson, W.J. (1971) Relationship between cone crop size and cone damage by insects in red pine seed-production areas. *Canadian Entomologist*, **103**, 617-621.
- McCullagh, P. & Nelder, J. A. (1989) *Generalized linear models*. Chapman and Hall. Londres, Inglaterra.
- Miller, D.R. & Schlarbaum, S.E. (2005) Acorn fall and weeviling in a northern red oak seedling orchard. *Journal of Entomological Science*, **40**, 31-38.
- Nicotra, A. B., R. L. Chazdon, and S. V. B. Iriarte. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, **80**, 1908-1926.
- Nicotra, A. B., N. Babicka, & M. Westoby (2002) Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia*, **130**, 136-145.
- Nilsson, S.G. & Wästljung, U. (1987) Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology*, **68**, 260-265.
- Norton, D.A. & Kelly, D. (1988) Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. (rimu) (Podocarpaceae) in New Zealand: the importance of economies of scale. *Functional Ecology*, **2**, 399-408.
- Olson, D.F.J. & Boyce, S.G. (1971) *Factors affecting acorn production and germination and early growth of seedlings and seedling sprouts*. West Virginia University, Morgantown. U.S. Department of Agriculture Publication, Washington, D.C., USA.
- Pérez-Ramos, I.M., Dominguez, M.T., & Marañón A., T. (2004) Depredación de semillas de alcornoque (*Quercus suber*) y quejigo (*Q. canariensis*): una aproximación experimental. *Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural*, **4**, 175-180.
- Pulido, F.J. & Díaz, M. (2003) *Dinámica de la regeneración natural del arbolado de encina y alcornoque Instituto del Corcho, la Madera y el Carbón*. Junta de Extremadura.
- Rupérez, A. (1960) Localización del huevo de *Balanus elephas* Gyll. con relación al daño denominado "melazo" de la bellota de encina (*Q. ilex* Oerst.). *Boletín Servicio de Plagas Forestales*, **6**, 133-145.
- Schupp, E.W. (1990) Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology*, **71**, 504-515.
- Sharp, W.M. & Sprague, V.G. (1967) Flowering and fruiting in the white oaks: pistillate flowering, acorn development, weather, and yields. *Ecology*, **48**, 243-251.
- Shibata, M., Tanaka, H., & Nakashizuka, T. (1998) Causes and consequences of mast seed production of four co-occurring *Carpinus* species in Japan. *Ecology*, **79**, 54-64.
- Shibata, M., Tanaka, H., Iida, S., Abe, S., Masaki, T., Niiyama, K., & Nakashizuka, T. (2002) Synchronized annual seed production by 16 principal tree species in a temperate deciduous forest, Japan. *Ecology*, **83**, 1727-1742.
- Silvertown, J. (1980) The evolutionary ecology of mast seeding in trees *Biological Journal of the Linnean Society* **14** (2), 235-250.

- Siscart, D., Diego, V., & Lloret, F. (1999) Acorn ecology. En: *The Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*, pp. 89-103, Rodá, F., Gracia, C., Retana, J. & Bellot, J. (ed.). Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Smith, C.C., Hamrick, J.L., & Kramer, C.L. (1990) The advantage of mast years for wind pollination. *American Naturalist*, **136**, 154-166.
- Soria, F.J., Cano, E.Y., & Ocete, M.E. (1996) Efectos del ataque de fitófagos perforadores en el fruto de la encina (*Quercus rotundifolia* Lam.) *Boletín de Sanidad Vegetal y Plagas*, **22**, 427-432.
- Sork, V.L., Bramble, J., & Sexton, O. (1993) Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology*, **74**, 528-541.
- Steele, M.A., Knowles, T., Bridle, K., & Simms, E.L. (1993) Tannins and the partial consumption of acorns: implications for dispersal of oaks by seed predators. *American Midlife Naturalist*, **130**, 229-238.
- Vázquez, F. M. (1998) *Semillas de Quercus: biología, ecología y manejo*. Consejería de Agricultura y Comercio, Junta de Extremadura.
- Waller, D.M. (1993) How does mast-fruiting get started? *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 122-123.
- Whitehead, D.R. (1983) Wind pollination: some ecological and evolutionary perspectives. En: *Pollination biology*, pp. 97-108, Real L. (ed.). Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Williamson, M.J. (1966) Premature abscissions in white oak acorn crops. *Forest Science*, **12**, 19-21.
- Wolf, J.O. (1996) Population fluctuations of mast-eating rodents are correlated with production of acorns. *Journal of Mammalogy*, **77**, 850-856.



CAPÍTULO 5



Patrones de depredación post-dispersiva
de bellotas

INTRODUCCIÓN

La depredación post-dispersiva de semillas ha sido considerada uno de los principales factores que puede limitar la regeneración natural de numerosas especies de *Quercus* (Shaw, 1968; Crow, 1992; Herrera, 1995; Santos & Tellería, 1997; Gómez et al., 2003), que producen semillas de gran tamaño y elevado valor nutritivo. Existe un compromiso entre dos presiones selectivas contradictorias: por un lado, el mayor tamaño de los cotiledones (reserva de la semilla) puede favorecer la germinación, supervivencia y crecimiento de las plántulas, pero por otro lado el mayor contenido de sustancias nutritivas aumenta la probabilidad que tiene la semilla de ser consumida por los depredadores (Gómez, 2004a). Así, las bellotas de muchas especies de quercíneas normalmente constituyen una parte importante de la dieta de algunos animales, que consumen gran parte de la producción anual y pueden llegar a comprometer el reclutamiento de nuevos individuos en esas poblaciones.

La tasa de depredación post-dispersiva de semillas varía tanto espacial como temporalmente. Por un lado, el patrón de movimiento de los depredadores en el espacio no es aleatorio, presentando marcadas preferencias por determinados microhábitats y rechazo de otros (Clark et al., 1999; Jordano & Schupp, 2000). De este modo, la distribución espacial de la “lluvia de semillas” puede alterar su propia probabilidad de supervivencia y de transición a la siguiente fase demográfica (Rey & Alcántara, 2000), especialmente en ambientes muy heterogéneos. Por otro lado, la alta variabilidad interanual que presentan muchas especies leñosas en la producción de semillas (véase **capítulo 4**) hace que la disponibilidad de recursos en el suelo varíe mucho entre años. De acuerdo con la hipótesis de “saciedad de depredadores”, una mayor abundancia de recursos aumenta la probabilidad de que una semilla escape a la depredación y, por tanto, pueda llegar a establecerse como plántula (Kelly, 1994; Kelly & Sork, 2002; Jansen, 2003). Numerosos estudios han documentado un efecto denso-dependiente sobre la depredación de semillas, registrando unos valores más bajos de consumo durante los años más productivos (Shaw, 1968; Kennedy, 2005; López Barrera et al., 2005; Xiao et al., 2005). En el caso concreto de estudio, además de comprobar el efecto de la variación en la disponibilidad de recursos sobre la depredación post-dispersiva de bellotas (mediante la comparación entre años y sitios de bosque que presentaron valores de producción altamente contrastados), se ha evaluado el papel de la abundancia de bellotas a una escala temporal más pequeña, debido a las diferencias fenológicas que las dos especies de estudio mostraron en la caída de semillas al suelo. Según los resultados obtenidos en este trabajo (véase

capítulo 4), las bellotas de *Q. canariensis* son dispersadas de manera más temprana que las de *Q. suber*. Por tanto, es esperable que la presión de depredación a la que se verá sometida la primera especie sea generalmente mucho más importante, a menos que cuente con ciertos mecanismos que puedan contrarrestar los posibles efectos negativos de este desfase natural respecto a *Q. suber*. Los patrones espaciales de depredación, resultado del patrón de actividad y uso del hábitat de los diferentes consumidores de semillas, así como las preferencias que estos animales pueden mostrar por una u otra especie de *Quercus*, pueden conllevar importantes implicaciones sobre la regeneración de estas especies y, por tanto, sobre la distribución y abundancia de cada una de ellas (López-Barrera et al., 2005).

En los bosques del área de estudio, las bellotas de ambas especies de *Quercus* son consumidas preferentemente por mamíferos, destacando el caso de los roedores, como el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*) o el topillo común (*Microtus duodecimcostatus*); algunos ungulados silvestres, como el ciervo (*Cervus elaphus*) o el corzo (*Capreolus capreolus*); y el ganado doméstico, fundamentalmente vacuno, que abunda en toda la zona. También merecen la pena destacar algunas aves depredadoras de bellotas, como la paloma torcaz (*Columba palumbus*), el pico picapinos (*Dendrocopus major*) o el arrendajo (*Garrulus glandarius*). Estos animales pueden llegar a consumir una importante proporción de la cosecha, especialmente en años de baja o moderada producción de semillas (Sork, 1984). Sin embargo, algunos de ellos tales como el arrendajo (Darley-Hill & Johnson, 1981; Gómez, 2003) o incluso los roedores (Jensen & Nielsen, 1986; Pulido & Díaz, 2005), pueden ejercer además un efecto beneficioso sobre la regeneración de ambas especies de quercíneas, actuando como importantes dispersores de semillas. Así, una parte de las bellotas son enterradas por estos animales a pocos centímetros en el suelo con el fin de almacenarlas y consumirlas más adelante. Lo que ocurre es que la cantidad de bellotas enterradas es tan alta, especialmente en años productivos, que no todas son recuperadas y consumidas posteriormente, convirtiéndose de este modo en importantes vectores de dispersión. La nueva plántula recién emergida encontrará un “sitio seguro” (*sensu* Harper, 1977) en aquellos microhábitats donde la probabilidad de supervivencia frente a los grandes herbívoros es mucho mayor. A nivel de población, estas especies de *Quercus* podrán asegurar su regeneración gracias a unas pocas semillas dispersadas por estas aves o pequeños mamíferos hacia esos micrositios más seguros, lo cual es crucial para la dinámica y mantenimiento de sus poblaciones (p. ej., Gómez et al., 2003; Díaz, 1992).

La escasez de plántulas registrada para las dos especies de *Quercus* en los bosques de estudio ha sido atribuida por los forestales y gestores del Parque a la alta densidad de ungulados silvestres y domésticos, que han visto multiplicado su número en los últimos años. Por esta razón, cada vez es más habitual en los programas de manejo y conservación del Parque el empleo de exclusiones temporales de grandes herbívoros, con el fin de promover la regeneración natural de estas especies (Anónimo, 2005). Sin embargo, este tipo de estrategia no evita la acción de aves y pequeños mamíferos, que pueden llegar a ejercer un efecto muy notable sobre las semillas en estas primeras fases del ciclo reproductivo.

Objetivos

El objetivo principal del presente capítulo ha sido evaluar, de manera comparativa, el papel de la depredación post-dispersiva de semillas en las dos especies de estudio, haciendo énfasis tanto en su importancia en términos cuantitativos para la regeneración, como en su variabilidad espacio-temporal a distintas escalas. Concretamente, se ha pretendido examinar la influencia de los siguientes factores sobre los patrones de depredación post-dispersiva:

1. Distribución espacial de las semillas, mediante aproximaciones tanto categóricas (tipos de micrositios) como continuas (gradientes de luz) de la cubierta vegetal.
2. Disponibilidad natural de semillas en el suelo, comparando dos años y dos sitios de bosque con un marcado contraste en la producción de bellotas, para cada una de las especies de *Quercus*.
3. Fenología diferencial que presentan las dos especies de estudio en la caída de semillas al suelo.
4. Variabilidad en el tamaño y contenido nutritivo de la bellota en cada una de las especies.
5. Tipo de agente depredador, haciéndose distinción entre aves y pequeños mamíferos frente a grandes ungulados (tanto silvestres como domésticos), mediante el empleo de cercados de exclusión de grandes herbívoros.

6. Grado de enterramiento de la bellota, tratando de simular el proceso de dispersión por arrendajos, roedores o escarabajos (véase **capítulo 6**).

MATERIAL Y MÉTODOS

Diseño experimental y seguimiento

Experimentos de campo

Para cuantificar la magnitud de pérdidas de semillas por acción de los diferentes depredadores y evaluar el impacto de los diferentes factores comentados con anterioridad, se llevaron a cabo una serie de experimentos de campo en dos sitios de bosque, separados unos 40 km aprox. de distancia: *Panera* y *Tiradero* (descripción detallada en **capítulo 1**). Estos sitios fueron seleccionados por estar localizados en dos situaciones geográficas muy alejadas (norte y sur del Parque, respectivamente) y presentar unas cargas ganaderas y cinegéticas altamente contrastadas. Así, Panera contaba con un mayor número de ungulados, tanto silvestres (24.31 ciervos/100 ha) como domésticos; mientras que Tiradero presentaba un menor número de ciervos (18.66/100 ha) y estaba excluido el ganado (EGMASA, inédito).

Las bellotas fueron recolectadas durante el pico máximo de disponibilidad natural de cada una de las especies (octubre-noviembre para *Q. canariensis*; diciembre-enero para *Q. suber*), en las inmediaciones de la zona experimental y procedentes de varias plantas-madre, con el fin de recoger un alto grado de variabilidad genética. Se utilizó una muestra de bellotas completamente sanas, desechándose (por el método de flotabilidad) aquellas que aparecían resacas o con síntomas de infestación por larvas de lepidópteros o coleópteros (Gribko & Jones, 1995). Para su conservación, las bellotas se almacenaron durante varias semanas en cámara fría (a una temperatura constante de 2-4 °C), estratificadas en bandejas de plástico usando vermiculita como material inerte, y provistas de humedad suficiente para evitar su desecación.

Las bellotas fueron marcadas individualmente (con el fin de diferenciarlas de aquellas dispersadas naturalmente) y posteriormente dispuestas (sin cúpula) sobre la superficie del suelo del bosque, agrupadas de cuatro en cuatro. La separación entre

bellotas fue de 0,5 m y cada grupo (unidad de dispersión) estaba marcado en sus esquinas con banderas de color, separadas también a 0,5 m de la bellota más próxima, con el fin de evitar riesgos de atracción. La separación mínima entre las diferentes unidades de dispersión fue de diez metros. Las bellotas fueron revisadas de manera periódica, anotándose el número de ellas correspondiente a tres posibles categorías: a) bellotas completamente intactas, no desplazadas de su sitio de origen; b) bellotas con señales de depredación *in situ*; y c) bellotas desaparecidas, supuestamente “robadas” por los depredadores. En la medida de lo posible, se trató de identificar el tipo de agente depredador. Las bellotas parcialmente consumidas por roedores y aves fueron fácilmente reconocidas, debido a las señales de roeduras y picotazos que presentaban, respectivamente. En cambio, en aquéllas que fueron robadas y probablemente consumidas en otros micrositos, no fue posible detectar el tipo de agente depredador. De hecho, tal y como ha sido documentado en otros estudios (p. ej., Gómez, 2003; Pulido & Díaz, 2005), es posible que parte de esas bellotas hayan sido enterradas y posteriormente no recuperadas, conservando su capacidad para germinar y establecerse como plántula.

Los experimentos de depredación y posterior monitorización fueron repetidos durante dos ciclos reproductivos consecutivos: 2003-2004 y 2004-2005. Los censos se llevaron a cabo de manera más asidua durante el primer ciclo: a las 24 horas, a la semana, a los 15 días y posteriormente de manera mensual (hasta los tres meses); mientras que en el segundo ciclo tan sólo se realizaron tres censos: a la semana, al mes y a los tres meses. A mediados de primavera, se cuantificó el número de bellotas que dieron lugar a plántulas y, para aquéllas que fueron colocadas en el primer ciclo, se censó además su supervivencia después de un año.

Para evaluar el efecto de los diferentes factores sobre los patrones de depredación de bellotas en ambas especies de *Quercus*, se siguió un diseño factorial en el que se distinguió:

1) *Efecto del microhábitat*: las bellotas experimentales fueron distribuidas en 48 unidades de dispersión, separadas en tres tipos de micrositos: i) abierto, ii) bajo árbol, sin matorral y iii) bajo árbol y denso matorral. En total, se colocaron 192 bellotas de cada especie por cada año y sitio de bosque. El matorral utilizado estaba compuesto fundamentalmente por *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea latifolia*, *Viburnum tinus*, *Erica arborea* y *Erica scoparia*, que son las especies arbustivas que predominan en todo el área de estudio. Además de esta separación categórica, en cada una de las unidades

de dispersión se caracterizó la luz (GSF) y la cubierta vegetal (LAI), mediante el análisis de fotografías hemisféricas (véanse detalles metodológicos en **capítulo 2**). Debido a la pequeña separación espacial existente entre las cuatro bellotas de cada grupo, tan sólo se tomó una fotografía hemisférica por cada unidad de dispersión (situada en el centro de la misma). En este caso, las fotografías fueron tomadas durante los meses de diciembre-enero, coincidiendo con el período en el cual estaban colocadas las bellotas de ambas especies en el suelo.

2) *Efecto de la fenología y del tamaño de la semilla*: Debido al desfase natural existente en la caída de semillas al suelo, las bellotas de cada especie fueron colocadas en situaciones temporales diferentes, coincidiendo con los picos de máxima producción y dispersión de cada una de ellas (experimento diacrónico). En primer lugar, las bellotas de *Q. canariensis* fueron dispersadas a mediados de octubre (2003) o principios de noviembre (2004), mientras que las bellotas de *Q. suber* se colocaron a principios de diciembre (2003 y 2004) en diferentes, aunque muy próximas, unidades de dispersión. Para evaluar el efecto del tamaño de la semilla, todas las bellotas dispersadas durante el ciclo reproductivo 2004-2005 fueron previamente pesadas, utilizando una balanza de precisión de 0.01 gramos.

Para comprobar si los diferentes depredadores tenían capacidad de discriminar entre bellotas de las dos especies estudiadas (descartando un posible efecto de la fenología diferencial), se llevó a cabo un segundo estudio experimental a finales de noviembre del 2004 (período en el que solapan, de manera natural, los dos tipos de bellotas en el suelo), en el que se expusieron conjuntamente semillas de ambas especies (experimento sincrónico). Se siguió un diseño similar al anterior, con unidades de dispersión constituidas también por cuatro bellotas, pero esta vez mezclando las dos especies (dos bellotas de cada una). En total, se distribuyeron 24 unidades entre los tres tipos de micrositos comentados con anterioridad, haciendo un total de 48 bellotas por especie y sitio de bosque. En este experimento se utilizaron bellotas de peso similar para las dos especies, con el fin de eliminar el posible efecto del tamaño.

3) *Efecto del cercado*. Para estudiar el efecto de exclusión de grandes herbívoros, el experimento se replicó de manera idéntica tanto dentro de las dos parcelas experimentales como fuera de ellas, al otro lado de la malla cinegética. De este modo, en el interior de los cercados experimentales se estimó la tasa de depredación debida a la actividad de aves, escarabajos y pequeños mamíferos, mientras que en el exterior

se sumó la acción de los grandes herbívoros. En este caso, para las bellotas colocadas en el exterior se utilizó un diseño similar al anterior, pero con 24 unidades de dispersión para cada especie, distribuidas entre los tres mismos tipos de micrositios. Al igual que en el primer experimento, las bellotas de *Q. canariensis* fueron dispersadas a principios de otoño, mientras que las de *Q. suber* se colocaron a finales de otoño-principios de invierno, tanto en el 2003 como en el 2004. Otro experimento mixto, también con 24 unidades pero mezclando bellotas de ambas especies, fue llevado a cabo durante noviembre del 2004.

4) *Efecto del enterramiento*: Tratando de simular el proceso de dispersión natural a través de arrendajos (*Garrulus glandarius*), roedores (*Apodemus sylvaticus*) o escarabajos (*Thorectes lusitanicus*) (véase **capítulo 6**), se dispusieron bellotas junto a una submuestra del total de unidades de dispersión, pero esta vez enterradas horizontalmente en el suelo a 1-3 cm de profundidad. En total, se colocaron ocho y seis unidades (de cuatro bellotas enterradas cada una), en el interior y exterior de cada cercado experimental respectivamente, por cada especie y tipo de microhábitat. Este experimento se llevó a cabo durante el ciclo reproductivo 2003-2004, dispersándose un total de 336 bellotas enterradas de cada especie. En este caso, con el fin de no perturbar las bellotas dispersadas experimentalmente, tan sólo se llevó a cabo un censo al final del experimento (tres meses después de su colocación).

Estos estudios experimentales se replicaron de manera idéntica en los dos sitios de bosque citados anteriormente (*Panera* y *Tiradero*), lo cual supuso un total de 3360 bellotas de las dos especies, que fueron monitorizadas en dos años diferentes, para determinar el impacto de la depredación post-dispersiva por acción de los diferentes consumidores.

Determinación del contenido en nutrientes en la semilla

Para ver si existían diferencias en el contenido nutricional de la semilla entre las dos especies estudiadas, se cuantificó la proporción de los principales componentes en una serie de muestras representativas del área de estudio. En total, se analizaron tres muestras de cada especie procedentes de árboles localizados en zonas diferentes, relativamente alejadas entre sí, dentro de las inmediaciones de los dos sitios de bosque estudiados. Cada muestra estaba compuesta por una serie de bellotas, seleccionadas al azar, procedentes de al menos cinco árboles diferentes localizados dentro de una misma zona. Para la preparación de las muestras, las bellotas fueron

desprovistas de la cáscara y secadas en la estufa a 60° C durante 48 horas aproximadamente. Posteriormente, fueron trituradas hasta conseguir partículas de tamaño muy fino.

El contenido en grasas fue determinado mediante extracción con hexano durante cuatro horas y posterior evaporación del mismo durante seis horas a 105° C. La proporción en proteínas fue cuantificada mediante el método *Kjeldahl* para medir nitrógeno total y posteriormente usando un factor de 6,25. El contenido en fibra bruta fue obtenido a través del método *Link*, que consiste en un ataque con ácido nítrico, ácido acético y tricloro acético, y posterior determinación del componente en fibras por gravimetría. Las cenizas fueron determinadas mediante calcinación en horno “mufla” a 900° C. Finalmente, el contenido en almidón fue cuantificado a partir de la diferencia entre el peso total y el de los demás componentes previamente determinados.

Análisis de datos

El efecto de los diferentes factores sobre la tasa final de depredación de bellotas fue analizado mediante Modelos Lineales Generalizados (McCullagh & Nelder, 1989), asumiendo una función *link* de tipo logarítmica. La tasa de depredación post-dispersiva fue tratada como una variable dependiente binomial, según la bellota hubiera sido o no depredada, transcurridos tres meses desde su colocación. Las variables explicativas utilizadas fueron: las dos especies de *Quercus*, los dos sitios de bosque, los tres tipos de micrositios, la presencia o no de grandes herbívoros (fuera y dentro de cercado), el grado de enterramiento de la bellota (superficiales vs. enterradas), así como todas las posibles interacciones entre estas variables.

Dado que el tiempo transcurrido hasta que la bellota es consumida influirá decisivamente sobre su capacidad de establecimiento de plántula, así como sobre la supervivencia de ésta (sin los recursos almacenados en la semilla), también se han empleado análisis de supervivencia de bellotas, que tienen en cuenta el tiempo que acontece hasta la depredación. Dado que la variable “tiempo de supervivencia” no estuvo normalmente distribuida, las diferencias entre especies y sitios de bosque fueron evaluadas mediante un test no paramétrico para múltiples muestras, que es una generalización del test de Gehan’s Wilcoxon. Las funciones de supervivencia para cada grupo fueron estimadas mediante el método de Kaplan-Meier (Kaplan & Meier, 1958). Tanto los análisis de supervivencia como los Modelos Lineales Generalizados se llevaron a cabo usando el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft, 2001).

Por otro lado, se utilizó la combinación de análisis de supervivencia con métodos de máxima verosimilitud con el fin de parametrizar modelos de depredación de bellotas en función de factores abióticos (método adaptado de Kobe et al., 2002). En este caso, la variable dependiente fue la distribución de tiempos de supervivencia de las semillas y los predictores utilizados fueron tres variables continuas: luz (GSF), cubierta vegetal (LAI) y peso de la bellota. La función de máxima verosimilitud viene dada por la ecuación:

$$(1) \quad L = \prod_{i=1}^D f(t_i; \phi) \prod_{i=1}^{N-D} S(c_i; \phi)$$

donde la contribución a la verosimilitud de una bellota que es consumida en un tiempo t es $f(t_i; \phi)$ y la contribución de una bellota que sobrevive hasta el final del experimento viene dada por la función $S(c_i; \phi)$; ϕ es un vector de distintos parámetros; D representa el número de bellotas depredadas; y $N - D$ es el número de bellotas supervivientes después de un tiempo c (Cox & Oakes, 1984). En primer lugar, las distribuciones de tiempos de supervivencia para cada especie, sitio de bosque y ciclo reproductivo, fueron ajustadas a diferentes formas funcionales (modelos), que suponen un alto rango de posibles respuestas. Las formas funcionales utilizadas fueron las siguientes:

$$(2) \quad \text{Linear: } A + SFactor_i$$

$$(3) \quad \text{Exponencial: } Ae^{(SFactor_i)}$$

$$(4) \quad \text{Logística: } \frac{e^{(A+SFactor_i)}}{1 + e^{(A+SFactor_i)}}$$

$$(5) \quad \text{Michaelis-Menten: } \frac{AFactor_i}{\frac{A}{S} + Factor_i}$$

$$(6) \quad \text{Potencial: } A * Factor_i^S$$

A y S son los parámetros estimados por los modelos y *Factor i* es el valor de la variable predictora (GSF, LAI o peso de la semilla) para la bellota *i*.

Todos los modelos fueron parametrizados a través de la estimación de máxima verosimilitud (Edwards 1992), usando un algoritmo de optimización de parámetros “simulation annealing” (Metropolis et al., 1953; Chib & Greenberg, 1995). Además, se estimaron las regiones de confianza al 95% para cada uno de los modelos, que son equivalentes a los intervalos de confianza pero usados en conjunción con los métodos de verosimilitud (Hilborn & Mangel, 1997). Para testar la influencia de cada factor (predictor) sobre la depredación de bellotas en cada uno de los casos, los modelos ajustados a las distintas formas funcionales fueron comparados con un modelo nulo (que no incluía ningún factor) mediante la prueba del cociente de verosimilitud o *Likelihood Ratio Test* (LRT). La significación de cada factor fue calculada utilizando tablas χ^2 , considerando el número de grados de libertad como la diferencia entre el número de parámetros presentes en ambos tipos de modelos (Edwards, 1992). Los diferentes modelos fueron comparados entre sí mediante el criterio de información de Akaike (AIC), específicamente mediante la diferencia ΔAIC , que es definida para cada modelo *i* como: $AIC_i - AIC_{\text{mínimo}}$ (Akaike, 1992). El modelo mejor ajustado presentará el valor mínimo de AIC, por lo que $\Delta AIC = 0$. Aquellos modelos con un valor ΔAIC comprendido entre 0 y 2 fueron considerados equivalentes y con alto respaldo empírico (*empirical support*); aquellos con valores de ΔAIC comprendidos entre 4 y 7 indicaron un menor respaldo empírico; y, finalmente, aquellos modelos con $\Delta AIC > 10$ fueron rechazados al contar con un respaldo empírico poco importante (Burnham & Anderson, 2002).

Finalmente, para evaluar el efecto de la exclusión de grandes herbívoros, el AIC del modelo general en cada caso (incluyendo todas las bellotas) fue comparado con el modelo saturado (suma de los AICs de las bellotas colocadas en el interior y de las dispersadas en el exterior de los cercados experimentales). Si el AIC del modelo saturado fue inferior al del modelo general (con una diferencia superior a 2), podemos concluir que la exclusión de grandes herbívoros tuvo un efecto significativo sobre los patrones de depredación de bellotas.

Todos los modelos y algoritmos numéricos fueron ejecutados en programas escritos en C (Borland Internacional Inc. 1996, versión 5.01).

RESULTADOS

La tasa final de depredación de bellotas varió significativamente, durante los dos ciclos reproductivos muestreados, en función de la especie de *Quercus*, del sitio de bosque así como del tipo de micrositio. En cambio, las diferencias entre ambas especies de *Quercus* desaparecieron en el experimento sincrónico, cuando las bellotas de las dos quercíneas fueron ofrecidas al mismo tiempo. La exclusión de grandes herbívoros tan sólo ejerció un efecto significativo durante el período 2003-2004, registrándose unos valores más altos de depredación en el interior de los cercados experimentales. Finalmente, las bellotas enterradas fueron consumidas, de manera significativa, en menor proporción que las superficiales (**Tabla 5.1**).

Efecto del enterramiento

En líneas generales, el enterramiento redujo significativamente la tasa de depredación en las dos especies estudiadas. Así, la probabilidad de que una bellota de *Q. canariensis* fuera consumida pasó de 0.24 (en superficie, S) a 0.17 (enterrada, E) en *Panera* y de 0.32 (S) a 0.15 (E) en el sitio de bosque de *Tiradero*. En el caso de *Q. suber*, las probabilidades de depredación pasaron de 0.75 (S) a 0.68 (E) en *Panera* y de 0.97 (S) a 0.59 (E) en *Tiradero*. Como puede comprobarse, las diferencias por efecto del enterramiento fueron mucho más acusadas en *Tiradero* que en *Panera*, especialmente en el caso de *Q. suber* (**Figura 5.1**). Este hecho se pone de manifiesto por la significación de las interacciones “especie x enterramiento” y “especie x sitio de bosque x enterramiento” (**Tabla 5.1**).

Efecto de la disponibilidad natural de bellotas

Las diferencias en la tasa de depredación post-dispersiva de bellotas en función del sitio de bosque variaron según el ciclo reproductivo. Englobando ambas especies, durante el período 2003-2004 se registraron unos valores más altos de depredación en *Tiradero* que en *Panera*, ocurriendo justamente lo contrario en el segundo ciclo reproductivo (**Tabla 5.1**). Si representamos las curvas de supervivencia para cada especie, durante el 2003-2004 tan sólo aparecieron diferencias estadísticamente significativas ($T=6.817$; g.l.=1; $p<0.01$) en el caso de *Q. suber*, con unas probabilidades finales de supervivencia de 0.19 en *Panera* (P) y 0.01 en *Tiradero* (T), pero no en *Q. canariensis* ($T=-1.327$; g.l.=1; $p=0.184$; con valores de supervivencia en torno a 0.3) (**Figura 5.2a**). En cambio, durante el período 2004-2005, las diferencias se

mantuvieron para las dos especies. Para *Q. canariensis* se alcanzaron unas probabilidades finales de supervivencia de 0.59 (P) y 0.07 (T) ($T=-12.645$; g.l.=1; $p<0.001$), mientras que para *Q. suber* se registraron unos valores finales de 0.25 (P) y 0.06 (T) ($T=-8.899$; g.l.=1; $p<0.001$). En ambos casos, las tasas más altas de supervivencia se recogieron en el sitio de bosque de *Tiradero* (**Figura 5.2b**). Tanto en una parcela como en otra, las probabilidades más elevadas de supervivencia fueron registradas para las semillas de *Q. canariensis*, durante los dos ciclos reproductivos muestreados.

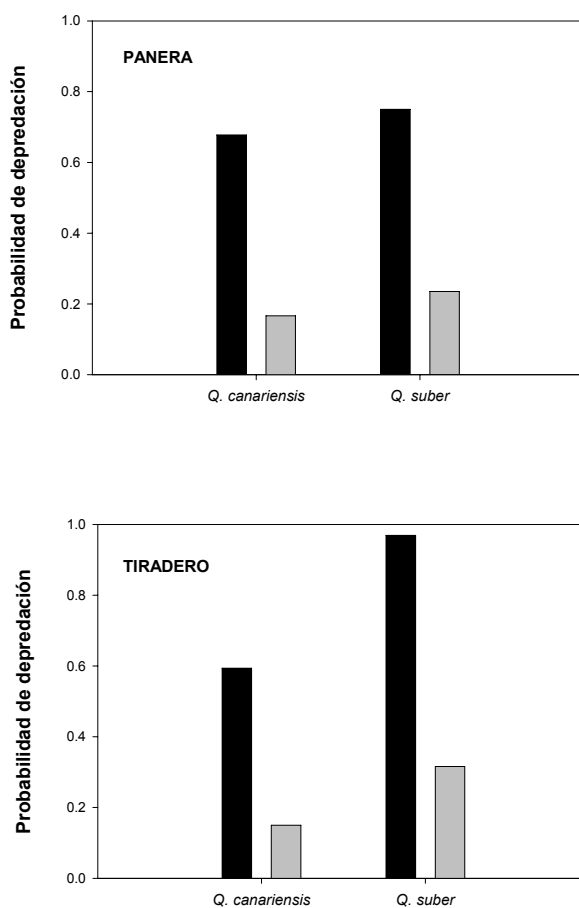
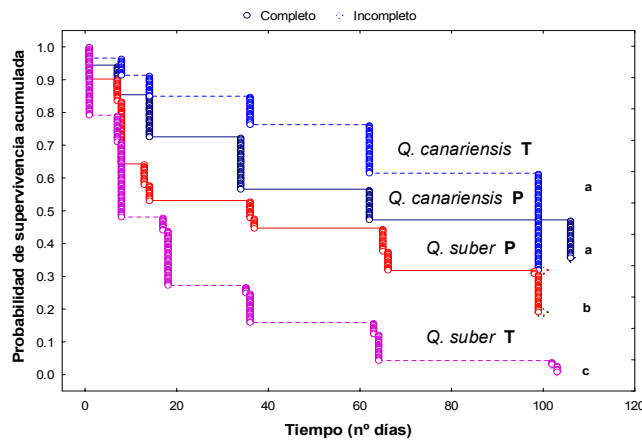


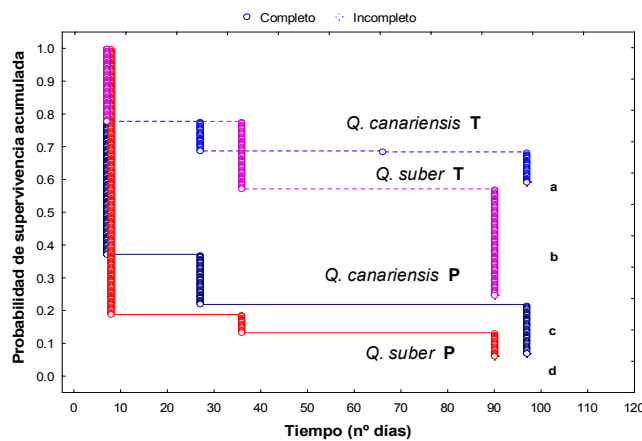
Figura 5.1 Efecto del enterramiento sobre la probabilidad de depredación de semillas en las dos especies de *Quercus*. Las barras negras se corresponden con las bellotas superficiales, mientras que las grises se refieren a las bellotas que fueron enterradas.

Figura 5.2 Diferencias entre especies y sitios de bosque en la tasa de supervivencia de bellotas, durante los dos ciclos reproductivos muestreados. Las letras (a, b, c y d) han sido utilizadas para indicar las curvas de supervivencia significativamente diferentes, de acuerdo con los resultados obtenidos en los análisis no paramétricos para múltiples muestras.

A) Ciclo reproductivo 03/04



B) Ciclo reproductivo 04/05



Las diferencias encontradas entre los dos sitios de bosque probablemente fueron consecuencia directa de la distinta disponibilidad natural de bellotas en el suelo, estimada durante los dos períodos muestreados (véase capítulo 4). Así, los valores más altos de supervivencia se alcanzaron en la parcela de *Tiradero* durante el ciclo

2004-2005, que fue precisamente donde se estimaron unos valores más altos de producción de semillas para *Q. suber*. Seguidamente, las probabilidades más elevadas de supervivencia se dieron en *Panera* durante el ciclo 2003-2004, coincidiendo con la situación en la que se registraron los valores más altos de producción para *Q. canariensis*. Finalmente, los valores más bajos fueron recogidos en aquellas condiciones donde se estimó una baja producción de bellotas, tanto para una especie como para otra. En todos los casos, las probabilidades de supervivencia fueron más altas para *Q. canariensis* que para *Q. suber*.

EXPERIMENTO DIACRÓNICO

Ciclo 03/04	Grados de libertad	χ^2	p
Intercepto	1		
Especie (Sp)	1	52.871	0.0000
Sitio de bosque (S)	1	16.170	0.0001
Exclusión herbívoros (H)	1	6.037	0.0140
Enterramiento (E)	1	408.109	0.0000
Micrositio (M)	2	67.226	0.0000
Sp x S	1	9.741	0.0018
Sp x H	1	0.008	0.9284
S x H	1	6.162	0.0131
Sp x E	1	44.900	0.0000
S x E	1	7.366	0.0066
H x E	1	0.356	0.5506
Sp x M	2	9.306	0.0095
S x M	2	24.719	0.0000
H x M	2	1.500	0.4724
E x M	2	2.873	0.2377
Sp x S x H	1	2.582	0.1081
Sp x S x E	1	15.176	0.0001
Sp x H x E	1	0.362	0.5475
S x H x E	1	0.348	0.5552
Sp x S x M	2	1.322	0.5164
Sp x H x M	2	5.040	0.0805
S x H x M	2	13.576	0.0011
Sp x E x M	2	3.922	0.1407
S x E x M	2	0.238	0.8876
H x E x M	2	5.667	0.0588
Sp x S x H x E	1	0.161	0.6886
Sp x S x H x M	2	1.440	0.4869
Sp x S x E x M	2	1.989	0.3699
Sp x H x E x M	2	2.646	0.2663
S x H x E x M	2	1.700	0.4274
Sp x S x H x E x M	2	0.581	0.7478

Ciclo 04/05	Grados de libertad	χ^2	p
Intercepto	1		
Especie (Sp)	1	50.244	0.0000
Sitio de bosque (S)	1	225.991	0.0000
Exclusión herbívoros (H)	1	2.400	0.1214
Micrositio (M)	2	53.523	0.0000
Sp x S	1	12.750	0.0004
Sp x H	1	1.516	0.2183
S x H	1	21.542	0.0000
Sp x M	2	3.204	0.2015
S x M	2	1.595	0.4505
H x M	2	7.502	0.0235
Sp x S x H	1	2.301	0.1293
Sp x S x M	1	15.682	0.0001
Sp x H x M	2	1.452	0.4839
S x H x M	0	0.000	0.0000
Sp x S x H x M	0	0.000	0.0000

EXPERIMENTO SINCRÓNICO

Ciclo 04/05	Grados de libertad	χ^2	p
Intercepto	1		
Especie (Sp)	1	0.064	0.7997
Sitio de bosque (S)	1	86.239	0.0000
Exclusión herbívoros (H)	1	0.000	1.0000
Micrositio (M)	2	22.640	0.0000
Sp x S	1	0.146	0.7026
Sp x H	1	0.354	0.5517
S x H	0	8.024	0.9997
Sp x M	2	1.442	0.4863
S x M	2	3.347	0.1875
H x M	2	0.096	0.9531
Sp x S x H	0	0.000	0.9997
Sp x S x M	1	4.046	0.0443
Sp x H x M	2	0.431	0.8060
S x H x M	0	0.000	0.9997
Sp x S x H x M	1	0.000	0.9997

Tabla 5.1 Resultados de los análisis, utilizando Modelos Lineales Generalizados, llevados a cabo para evaluar los factores que afectaron a la tasa final de depredación de bellotas, tanto en los experimentos de siembra diacrónicos como en el sincrónico. Los factores que resultaron significativos han sido resaltados en negrita.

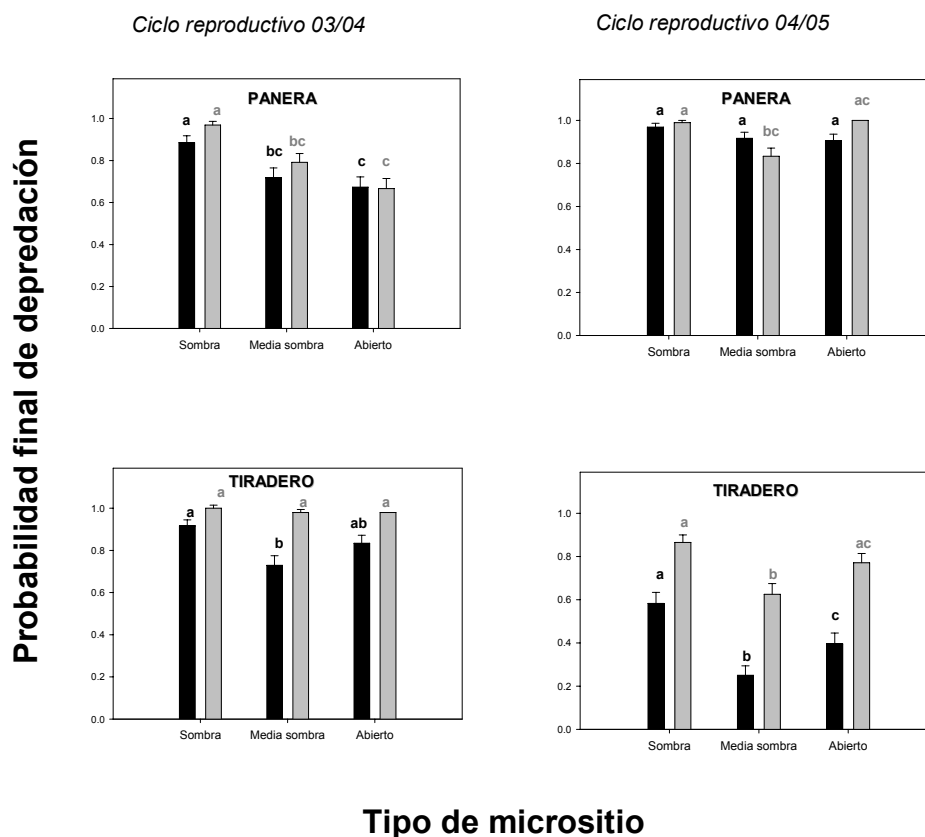
Efecto del tipo de micrositio

La tasa de depredación de bellotas se vio afectada por el tipo de micrositio durante los dos ciclos reproductivos muestreados (**Tabla 5.1**), con importantes diferencias en función del año y el sitio de bosque. Así, los efectos más significativos acontecieron en las situaciones en las que se estimó una importante producción de bellotas. En el caso de *Panera*, durante el ciclo reproductivo 03/04, las tasas más altas de depredación se registraron en los micrositos más sombríos, en comparación con los abiertos así como con los de media sombra (**Figura 5.3**). En el sitio de bosque de *Tiradero*, las diferencias más importantes tuvieron lugar durante el segundo período reproductivo, siendo nuevamente los micrositos localizados bajo árbol y matorral los que presentaron los valores más altos para las dos especies. En este caso, los micrositos abiertos contaron con unas tasas de depredación muy elevadas, llegando incluso a igualar estadísticamente a aquéllas alcanzadas en los sitios más sombríos (en *Q. suber*). Por el contrario, en las situaciones en las que se estimó una menor producción de bellotas (en *Panera* durante el ciclo 04/05 y en *Tiradero* durante el 03/04), las diferencias por efecto del tipo de micrositio se vieron atenuadas, registrándose unas tasas de depredación cercanas al 100% a lo largo de todo el gradiente de microhábitats (**Figura 5.3**).

Modelos de depredación post-dispersiva

La tasa de depredación de bellotas estuvo significativamente influenciada, en ambas especies de *Quercus*, por las tres variables continuas exploradas (GSF, LAI y peso de la semilla), durante los dos ciclos reproductivos muestreados (**Tabla 5.2** y **5.3**). Sin embargo, exceptuando algunos casos concretos en *Tiradero*, la inclusión de los diferentes factores tan sólo generaron modelos más explicativos que el nulo en el sitio de bosque de *Panera*. Por ello, para la comparación entre especies, así como para evaluar el efecto del tamaño de la semilla y de la exclusión de grandes herbívoros, tan sólo se tuvieron en cuenta los modelos de depredación obtenidos en *Panera*. En todos los casos, la forma funcional que mejor se ajustó a nuestros datos fue la de tipo exponencial (**Tablas 5.2** y **5.3**).

Figura 5.3 Efecto del tipo de micrositio sobre la probabilidad de depredación de semillas en las dos especies de *Quercus*, durante los dos ciclos reproductivos muestreados. Las barras negras se corresponden con *Q. canariensis*, mientras que las grises se refieren a *Q. suber*. Las letras son utilizadas para indicar diferencias significativas entre micrositios, dentro de cada especie. Las líneas verticales representan los valores de error estándar.



Efecto de la cubierta vegetal

De acuerdo con el criterio de información de Akaike, la cubierta vegetal (LAI) fue el mejor predictor de la depredación de bellotas para las dos especies de *Quercus*, durante los dos ciclos reproductivos muestreados (**Tabla 5.2**). La probabilidad de depredación aumentó exponencialmente con el valor de LAI, apareciendo unos valores más altos para *Q. suber* que para *Q. canariensis*, en el experimento en el que se mantuvo el desfase fenológico natural entre ambas especies. Durante el primer

período de muestreo, las diferencias entre las dos especies se mantuvieron durante casi todo el gradiente de cubierta vegetal, solapando sus intervalos de confianzas al 95% tan sólo en los extremos. En cambio, durante el 2004-2005, donde los valores de depredación alcanzados fueron muy elevados, las diferencias entre ambas especies tan sólo aparecieron en el rango de micrositos con menor cubierta vegetal. Este patrón diferente puede inferirse además a través de la visualización de las regiones de confianza (mediante la comparación de los parámetros estimados de la función exponencial), apareciendo una separación clara en la probabilidad de depredación de semillas entre ambas especies de *Quercus*, durante los dos períodos muestreados (Figuras 5.4a y 5.4b).

Tabla 5.2 Parámetros estimados, mediante técnicas de máxima verosimilitud, en los modelos formulados para cada especie para evaluar el efecto de la luz y la cubierta vegetal sobre la tasa de depredación de semillas, durante los dos ciclos reproductivos muestreados. A y S son los parámetros en las ecuaciones 2 a 6. El grado de ajuste de los diferentes modelos fue cuantificado mediante la prueba del cociente de verosimilitud (LRT, ^{ns} no significativo, *p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001) y las diferencias en el criterio de información de AIC (Δ_i). Los valores de Δ_i que proporcionaron los modelos significativos mejor ajustados, con un respaldo empírico equivalente, han sido resaltados en negra.

Ciclo reproductivo 03/04

Especie	Sitio de bosque	Predictor	Modelo	A	S	Verosim.	LRT (χ^2)	p	AIC	Δ_i
<i>Q. canariensis</i>	PANERA	GSF	Linear	0.424	-0.003	-397.94	11.89	***	799.87	12.98
		GSF	Exponencial	0.485	-0.014	-396.90	13.97	***	797.80	10.91
		GSF	Logístico	-0.202	-0.018	-397.41	12.95	***	798.82	11.93
		GSF	M. Menten	0.213	-0.039	-391.61	24.54	***	787.23	0.34
		GSF	Power	1.420	-0.467	-393.92	19.93	***	791.84	4.95
		LAI	Linear	0.121	0.134	-393.99	19.78	***	791.98	5.09
		LAI	Exponencial	0.138	0.529	-391.44	24.88	***	786.89	0.00
		LAI	Logístico	-1.840	0.701	-392.99	21.79	***	789.98	3.09
		LAI	M. Menten	0.259	-2.000	-408.13	-8.49	ns	820.25	33.36
	LAI	Power	0.262	0.583	-395.72	16.32	***	795.44	8.55	
	TIRADERO	GSF	Linear	0.245	0.002	-447.45	0.16	ns	898.90	0.02
		GSF	Exponencial	0.244	0.006	-447.44	0.17	ns	898.88	0.00
		GSF	Logístico	-1.128	0.008	-447.44	0.16	ns	898.89	0.01
		GSF	M. Menten	0.264	-0.329	-447.58	0.03	ns	899.15	0.27
		GSF	Power	0.235	0.056	-447.57	0.04	ns	899.14	0.25
		LAI	Linear	0.274	0.001	-447.60	0.00	ns	899.21	0.33
		LAI	Exponencial	0.272	0.008	-447.60	0.00	ns	899.21	0.33
		LAI	Logístico	-0.981	0.009	-447.60	0.00	ns	899.21	0.33
LAI		M. Menten	0.255	-1.392	-447.59	0.02	ns	899.17	0.29	
LAI	Power	0.282	-0.023	-447.60	0.00	ns	899.21	0.33		
<i>Q. suber</i>	PANERA	GSF	Linear	0.971	-0.010	-351.82	60.56	***	707.64	65.85
		GSF	Exponencial	1.478	-0.027	-345.49	73.22	***	694.97	53.18
		GSF	Logístico	2.000	-0.046	-352.15	59.90	***	708.29	66.50
		GSF	M. Menten	0.471	-0.210	-375.50	13.20	***	754.99	113.20
		GSF	Power	2.000	-0.395	-356.82	50.57	***	717.63	75.84
		LAI	Linear	-0.044	0.502	-330.08	104.03	***	664.17	22.38
		LAI	Exponencial	0.139	0.975	-318.89	126.41	***	641.79	0.00
		LAI	Logístico	-1.999	1.657	-338.52	87.16	***	681.03	39.24
		LAI	M. Menten	0.357	-2.000	-406.55	-48.90	ns	817.09	175.30
	LAI	Power	0.421	1.313	-327.62	108.97	***	659.23	17.44	
	TIRADERO	GSF	Linear	1.489	-0.007	-197.70	23.98	***	399.41	0.67
		GSF	Exponencial	1.506	-0.005	-197.69	24.00	***	399.39	0.65
		GSF	Logístico	1.985	1.999	-209.69	0.00	ns	423.38	24.64
		GSF	M. Menten	1.179	-0.518	-197.37	24.64	***	398.74	0.00
		GSF	Power	1.999	-0.132	-197.56	24.26	***	399.12	0.38
		LAI	Linear	1.250	0.044	-197.83	23.73	***	399.65	0.91
		LAI	Exponencial	1.258	0.031	-197.83	23.73	***	399.65	0.91
		LAI	Logístico	1.982	1.999	-209.81	-0.23	ns	423.62	24.88
LAI		M. Menten	1.914	2.000	-198.00	23.39	***	399.99	1.25	
LAI	Power	1.265	0.080	-197.82	23.73	***	399.65	0.91		

Patrones de depredación post-dispersiva de bellotas

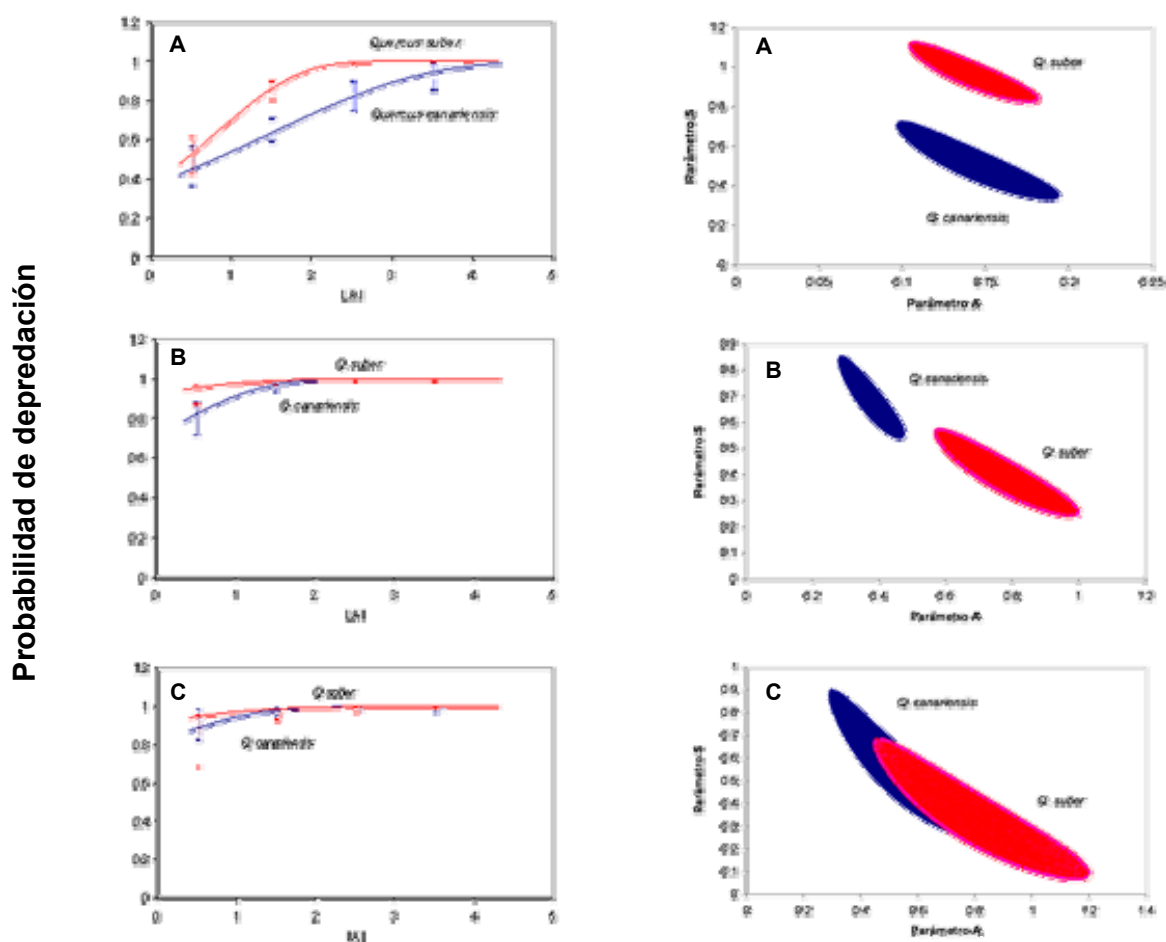
Ciclo reproductivo 04/05

Especie	Sitio de bosque	Predictor	Modelo	A	S	Verosim.	LRT (χ^2)	p	AIC	Δ AIC	
Q. canariensis	PANERA	GSF	Linear	1.322	-0.010	-273.43	15.72	***	550.87	42.44	
		GSF	Exponencial	1.829	-0.018	-268.34	25.91	***	540.68	32.25	
		GSF	Logístico	1.979	2.000	-281.63	-0.67	ns	567.26	58.83	
		GSF	M. Menten	0.719	-0.134	-258.76	45.06	***	521.53	13.10	
		GSF	Power	1.992	1.998	-281.63	-0.67	ns	567.26	58.83	
		LAI	Linear	0.243	0.575	-259.20	44.18	***	522.40	13.97	
	LAI	Exponencial	0.366	0.702	-252.21	58.16	***	508.43	0.00		
	LAI	Logístico	-0.125	1.546	-275.63	11.33	***	555.26	46.83		
	LAI	M. Menten	1.999	1.538	-268.17	26.25	***	540.34	31.91		
	LAI	Power	-0.123	1.546	-275.63	11.33	***	555.26	46.83		
	TIRADERO	GSF	Linear	0.238	-0.003	-321.77	1.67	ns	647.54	0.00	
		GSF	Exponencial	0.251	-0.017	-321.78	1.66	ns	647.55	0.01	
		GSF	Logístico	-1.107	-0.022	-321.77	1.68	ns	647.54	0.00	
		GSF	M. Menten	0.170	-0.239	-322.58	0.06	ns	649.15	1.61	
		GSF	Power	-1.108	-0.021	-321.77	1.68	ns	647.54	0.00	
		LAI	Linear	0.136	0.017	-322.50	0.20	ns	649.01	0.11	
		LAI	Exponencial	0.145	0.082	-322.52	0.18	ns	649.04	0.13	
		LAI	Logístico	-1.785	0.104	-322.51	0.18	ns	649.03	0.13	
LAI		M. Menten	0.246	0.272	-322.45	0.31	ns	648.90	0.00		
LAI		Power	-1.780	0.102	-322.51	0.18	ns	649.03	0.13		
Q. suber		PANERA	GSF	Linear	1.311	0.002	-182.86	25.53	***	369.71	19.34
			GSF	Exponencial	1.259	0.003	-182.74	25.75	***	369.49	19.12
	GSF		Logístico	1.995	1.998	-195.62	0.00	ns	395.24	44.87	
	GSF		M. Menten	1.172	-0.389	-175.81	39.63	***	355.61	5.24	
	GSF		Power	1.989	1.998	-195.62	0.00	ns	395.24	44.87	
	LAI		Linear	0.867	0.371	-177.01	37.22	***	358.02	7.65	
	LAI	Exponencial	0.757	0.410	-173.18	44.87	***	350.37	0.00		
	LAI	Logístico	1.999	1.998	-197.27	-3.30	ns	398.54	48.17		
	LAI	M. Menten	0.656	-2.000	-193.95	3.34	ns	391.90	41.53		
	LAI	Power	2.000	1.997	-197.27	-3.29	ns	398.53	48.16		
	TIRADERO	GSF	Linear	0.465	-0.004	-426.96	1.32	ns	857.93	0.09	
		GSF	Exponencial	0.483	-0.012	-426.92	1.40	ns	857.85	0.01	
		GSF	Logístico	-0.117	-0.019	-426.95	1.35	ns	857.90	0.06	
		GSF	M. Menten	0.327	-0.140	-426.92	1.41	ns	857.84	0	
		GSF	Power	-0.119	-0.019	-426.95	1.35	ns	857.90	0.06	
		LAI	Linear	0.164	0.092	-426.67	1.91	ns	857.34	0.00	
		LAI	Exponencial	0.248	0.180	-426.88	1.50	ns	857.75	0.41	
		LAI	Logístico	-1.348	0.364	-426.74	1.77	ns	857.48	0.14	
LAI		M. Menten	0.349	-1.999	-428.00	-0.75	ns	860.00	2.66		
LAI		Power	-1.352	0.366	-426.74	1.77	ns	857.48	0.14		

Tabla 5.3 Parámetros estimados, mediante técnicas de máxima verosimilitud, en los modelos formulados para cada especie para evaluar el efecto del peso de la bellota sobre la tasa de depredación de semillas, durante los dos ciclos reproductivos muestreados.

Especie	Sitio de bosque	Predictor	Modelo	A	S	Verosim.	LRT (χ^2)	p	AIC	Δ AIC
Q. canariensis	PANERA	Peso bellota	Linear	0.592	0.143	-278.24	6.10	*	560.48	1.07
		Peso bellota	Exponencial	0.628	0.160	-277.71	7.17	**	559.41	0.00
		Peso bellota	Logístico	0.570	0.841	-280.46	1.66	ns	564.93	5.52
		Peso bellota	M. Menten	0.768	-2.000	-284.31	-6.03	ns	572.62	13.20
		Peso bellota	Power	0.564	0.843	-280.46	1.66	ns	564.93	5.52
	TIRADERO	Peso bellota	Linear	0.079	0.040	-320.32	4.58	*	644.63	0.03
		Peso bellota	Exponencial	0.104	0.208	-320.30	4.61	*	644.60	0.00
		Peso bellota	Logístico	-2.000	0.193	-320.48	4.25	*	644.96	0.36
		Peso bellota	M. Menten	0.415	0.132	-320.44	4.34	*	644.88	0.27
		Peso bellota	Power	-2.000	0.193	-320.48	4.25	*	644.96	0.36
Q. suber	PANERA	Peso bellota	Linear	1.113	0.045	-182.33	26.58	***	368.66	0.14
		Peso bellota	Exponencial	1.123	0.034	-182.26	26.72	***	368.52	0.00
		Peso bellota	Logístico	-1.982	1.999	-195.60	0.04	ns	395.20	26.68
		Peso bellota	M. Menten	1.212	-1.999	-183.99	23.27	***	371.97	3.45
		Peso bellota	Power	-1.988	1.998	-195.60	0.04	ns	395.20	26.68
	TIRADERO	Peso bellota	Linear	0.344	0.006	-427.52	0.22	ns	859.03	0.01
		Peso bellota	Exponencial	0.345	0.016	-427.51	0.23	ns	859.02	0.00
		Peso bellota	Logístico	-0.641	0.025	-427.51	0.22	ns	859.03	0.01
		Peso bellota	M. Menten	0.393	1.991	-427.61	0.02	ns	859.23	0.21
		Peso bellota	Power	-0.641	0.025	-427.51	0.22	ns	859.03	0.01

Figura 5.4 Probabilidad de depredación de bellotas en función de la cubierta vegetal y regiones de confianza al 95% para los parámetros (A y S) de cada modelo durante: A) ciclo reproductivo 03/04 (sólo experimento diacrónico); B) ciclo reproductivo 04/05 (experimento diacrónico); y C) ciclo reproductivo 04/05 (experimento sincrónico). Las barras verticales representan los intervalos de confianza al 95%.



Efecto del tamaño y del contenido nutritivo de la semilla

La tasa de depredación de bellotas estuvo significativamente influenciada por el peso de la semilla mediante una relación exponencial positiva (**Tabla 5.3**). La probabilidad de depredación aumentó con el peso de la bellota en ambas especies de *Quercus*, aunque de manera mucho más acusada en *Q. canariensis* que en *Q. suber*. Es importante tener presente que el rango de pesos de la semilla en *Q. canariensis* (0.9-8.3 g) fue menor que en *Q. suber* (2.3-17.3 g), registrándose unas tasas más bajas de

depredación en la primera especie. En cambio, en el rango de pesos común para las dos especies (2.3-8.3 g), los intervalos de confianza al 95% de ambas curvas solapaban. Estas diferencias encontradas en función del tamaño de la semilla pueden observarse en la representación de las regiones de confianza, apareciendo un cierto solapamiento entre las dos quercíneas en determinadas combinaciones de los parámetros de la función (**Figura 5.5**).

La importancia del tamaño de la semilla en la tasa de depredación de bellotas fue confirmada en el experimento sincrónico, en el que se ofrecieron al mismo tiempo bellotas de las dos especies, con un peso similar. En este caso, no se encontraron diferencias entre ellas a lo largo de todo el gradiente de cubierta vegetal, lo cual se reflejó además a través del solapamiento de sus regiones de confianza (**Figura 5.4c**).

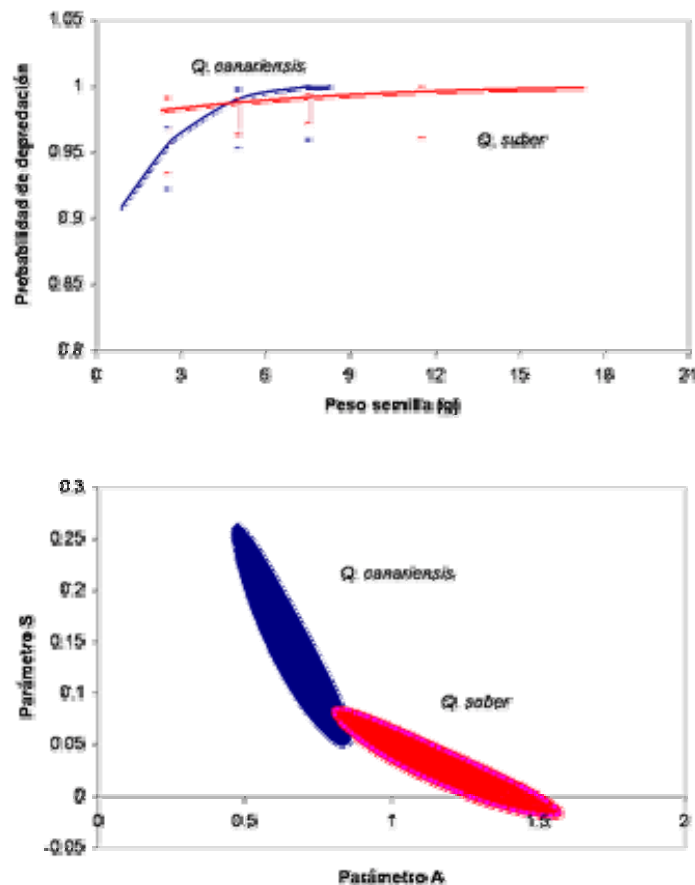


Figura 5.5 Probabilidad de depredación de bellotas en función del peso de la semilla y regiones de confianza al 95% para los parámetros (A y S) del modelo. Las barras verticales se corresponden con los intervalos de confianza al 95%.

En relación al contenido nutricional de la bellota, no se encontraron diferencias significativas entre las dos especies de *Quercus* en ninguno de los componentes principales determinados en los análisis químicos (**Tabla 5.4**).

Tabla 5.4 Proporción (%) del contenido en nutrientes en bellotas de las dos especies de *Quercus*, haciéndose distinción en función de tres zonas de recolección.

Especie	Zona	Almidón	Grasas	Proteínas	Fibra bruta	Cenizas
<i>Q. canariensis</i>	Zona 1	88.43	5.29	4.56	1.99	1.72
	Zona 2	85.03	8.88	4.43	2.28	1.66
	Zona 3	84.62	7.57	6.3	2.67	1.51
<i>Q. suber</i>	Zona 1	84.87	5.1	7.98	1.67	2.05
	Zona 2	87.65	5.33	5.33	2.53	1.69
	Zona 3	87.48	6.28	4.56	3.13	1.68

Efecto de la exclusión de grandes herbívoros

De acuerdo con las diferencias de AICs, se ha encontrado un efecto significativo de la exclusión de grandes herbívoros sobre la probabilidad de depredación de bellotas en las dos especies de estudio, durante el período 2003-2004. Durante el segundo período muestreado, tan sólo se registró un efecto significativo sobre *Q. suber* (**Tabla 5.5**). Como ejemplo, en la **Figura 5.6** se han representado las curvas de depredación en función de la cubierta vegetal, dentro y fuera de los cercados experimentales, para el ciclo reproductivo 2003-2004. En el caso de *Q. canariensis*, el efecto del cercado fue contrario según el rango de cubierta vegetal seleccionado; así, para valores altos de LAI, la probabilidad de depredación de bellotas fue superior en el interior del cercado; en cambio, en los micrositios de menor cubierta vegetal, la tasa de depredación fue más alta en las zonas no excluidas a los grandes herbívoros. En cambio, para *Q. suber*, la relación entre la probabilidad de depredación y la cubierta vegetal fue positiva, tanto en el interior como en el exterior del cercado experimental. Al igual que ocurrió para la otra especie, en aquellos micrositios de menor cubierta vegetal los valores de depredación de bellotas fueron más altos en el exterior que en el interior, llegándose a

igualar en los microhábitats más sombreados. Las diferencias entre especies y exclusión de grandes herbívoros se ponen de manifiesto a través de la falta de solapamiento entre las regiones de confianza en ambos casos (**Figura 5.6**).

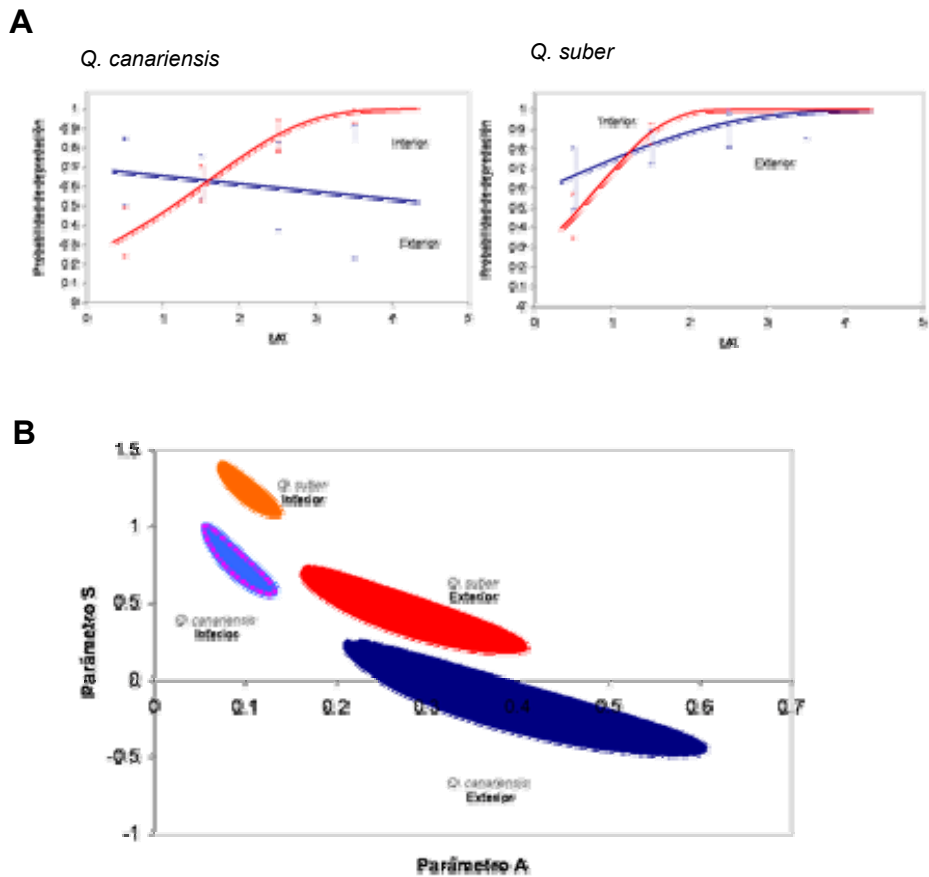


Figura 5.6 A) Efecto de la exclusión de grandes herbívoros sobre la tasa de depredación de semillas en ambas especies de *Quercus*, a lo largo del gradiente de cubierta vegetal (LAI). Las barras verticales se corresponden con los intervalos de confianza al 95%. B) Regiones de confianza al 95% de los parámetros (A y S) de los diferentes modelos formulados.

Tabla 5.5 Parámetros estimados, mediante técnicas de máxima verosimilitud, en los modelos formulados para evaluar el efecto de la exclusión de herbívoros sobre la tasa de depredación de semillas. En todos los casos, se utilizó el LAI como predictor y la ecuación exponencial como forma funcional, al ser los que proporcionaron los mejores ajustes. Los casos en los que el cercado ejerció un efecto significativo han sido resaltados en negrita.

Ciclo	Especie	Sitio de bosque	Cercado	A	S	Verosim.	AIC	AIC general	AIC saturado	ΔAIC		
03 / 04	Q. can	PANERA	Exterior	0.362	-0.109	-142.50	289.00	786.89	775.80	11.08		
		PANERA	Interior	0.087	0.783	-241.40	486.80					
		TIRADERO	Exterior	0.299	-0.086	-138.42	280.84	899.21	900.44	-1.24		
		TIRADERO	Interior	0.199	0.178	-307.80	619.60					
	Q. sub	PANERA	Exterior	0.262	0.464	-130.29	264.57	641.79	618.48	23.30		
		PANERA	Interior	0.100	1.252	-174.96	353.91					
04 / 05 (Diacrónico)	Q. can	PANERA	Exterior	0.264	0.829	-98.84	201.67	508.43	508.23	0.20		
		PANERA	Interior	0.446	0.625	-151.28	306.55					
		TIRADERO	Exterior	0.582	-0.508	-103.20	210.41	649.04	647.54	1.49		
		TIRADERO	Interior	0.064	0.459	-216.57	437.13					
	Q. sub	PANERA	Exterior	0.560	0.344	-89.57	183.14	350.37	328.62	21.75		
		PANERA	Interior	1.012	0.381	-70.74	145.48					
		TIRADERO	Exterior	0.403	0.037	-143.59	291.19	857.75	859.70	-1.95		
		TIRADERO	Interior	0.245	0.156	-282.26	568.52					
		04 / 05 (Sincrónico)	Q. can	PANERA	Exterior	0.407	0.621	-46.61	97.21	162.21	163.97	-1.77
				PANERA	Interior	0.708	0.449	-31.38	66.76			
TIRADERO	Exterior			0.791	0.274	-38.32	80.65	141.35	144.20	-2.85		
TIRADERO	Interior			0.676	0.501	-29.77	63.55					
Q. sub	PANERA		Exterior	0.195	0.065	-74.07	152.14	300.69	303.13	-2.44		
	PANERA		Interior	1.565	-0.863	-73.49	150.99					
	TIRADERO	Exterior	0.122	0.350	-71.32	146.65	280.56	284.03	-3.47			
	TIRADERO	Interior	0.146	0.198	-66.69	137.38						

Principales agentes depredadores. Establecimiento de plántulas

En primer lugar, conviene destacar la alta proporción de bellotas que fueron “robadas” en los diferentes experimentos, en comparación con aquéllas que fueron consumidas *in situ* por los distintos depredadores. Estas diferencias fueron más acusadas en el caso de *Q. suber*, especialmente en los años y sitios de bosque donde se registró una menor producción de bellotas para esta especie (véase **capítulo 4**) (**Tabla 5.6a**).

Dentro de aquellas bellotas que fueron consumidas *in situ*, la mayor proporción presentaron indicios de haber sido depredadas por pequeños roedores. En líneas generales, los porcentajes más altos de consumo por este tipo de agente depredador fueron registrados en el interior de los cercados experimentales (**Tabla 5.6a**). Por otro lado, los porcentajes de bellotas que mostraron señales de depredación por aves fueron muy bajos en todos los casos. Finalmente, merece la pena destacar la acción de un coleóptero coprófago (*Thorectes lusitanicus*), cuya importancia para la regeneración de ambas especies de *Quercus* será tratada con detalle en el **capítulo 6**.

El efecto de los diferentes factores sobre la tasa de depredación post-dispersiva se vio reflejado en el número de plántulas emergidas que resultaron de las bellotas dispersadas experimentalmente y que pudieron sobrevivir. Así, los mayores porcentajes de plántulas emergidas fueron registradas para *Q. canariensis*, especialmente en las situaciones donde se estimaron unas producciones de semillas más importantes para *Q. suber* (**Tabla 5.6a**). Las bellotas enterradas fueron consumidas en menor proporción que las superficiales, lo cual se reflejó en un mayor número de plántulas resultantes (**Tabla 5.6b**). Finalmente, conviene destacar el pequeño número de plántulas que sobrevivieron después de un año, en el experimento llevado a cabo durante el período 2003-2004; en el mejor de los casos, menos del 7% del total de las bellotas expuestas experimentalmente sobrevivieron, germinaron, emergieron y fueron capaces de sobrevivir durante su primer año de vida (**Tablas 5.6a y 5.6b**). En el **capítulo 7** serán tratados con detalle los factores que afectan a la emergencia y supervivencia de plántulas en ambas especies de *Quercus*.

DISCUSIÓN

La depredación post-dispersiva de semillas parece ser un importante “cuello de botella” en el ciclo de regeneración natural de las dos especies de quercíneas que predominan en el Parque Natural Los Alcornocales, al igual que ha sido documentado para otras especies de *Quercus* (p. ej., Shaw, 1968; Crow, 1992; Herrera, 1995; Santos & Tellería, 1997; Gómez et al., 2003). Así, en tan sólo tres meses, llegaron a desaparecer casi la totalidad de las bellotas expuestas de manera experimental en determinados microsítios. La mayoría de estas bellotas no fueron consumidas *in situ*, sino que fueron “robadas” por los depredadores de sus sitios de origen para posteriormente ser almacenadas y consumidas en otros lugares. Aunque otros trabajos sobre depredación post-dispersiva han demostrado que la mayor parte de estas bellotas son posteriormente redescubiertas y consumidas por los animales que las almacenaron o bien por otros depredadores (Bossema, 1979; Kikuzawa, 1988; Iida, 1996; Kollmann & Schill, 1996), es importante tener presente que probablemente no todas las bellotas desaparecidas fueron consumidas por completo. De hecho, es bien conocido el papel que juegan algunas aves y pequeños mamíferos como importantes dispersores de semillas, al enterrar y no llegar a recuperar algunas de las bellotas previamente almacenadas por ellos (Darley-Hill & Jonson, 1981; Jensen & Nielsen, 1986; Gómez, 2003; Pulido & Díaz, 2005).

Tabla 5.6 Número de bellotas depredadas y plántulas resultantes en función del agente depredador. Los datos han sido separados según el grado de enterramiento, la especie de *Quercus* y la presencia o no de grandes herbívoros. Entre paréntesis se muestran los porcentajes respecto del total de bellotas expuestas experimentalmente en cada categoría.

A) BELLOTAS SUPERFICIALES

	Bellotas consumidas in situ					Bellotas intactas	Plántulas emergidas	Plántulas supervivientes
	Bellotas robadas	Roedores	Aves	Escarabajos	No identificado			
Ciclo 03/04								
<i>Quercus canariensis</i>								
PANERA								
Interior	48 (25)	39 (20.3)	0 (0)	21 (10.9)	11 (5.7)	73 (38)	28 (14.6)	8 (4.2)
Exterior	47 (48.9)	5 (5.2)	1 (1.04)	7 (7.3)	6 (6.3)	30 (31.3)	7 (7.3)	2 (2.1)
TIRADERO								
Interior	57 (29.7)	59 (30.7)	1 (0.5)	2 (1.04)	20 (10.4)	53 (27.6)	33 (17.2)	1 (0.5)
Exterior	34 (35.4)	19 (19.8)	0 (0)	1 (1.04)	3 (3.1)	39 (40.6)	17 (17.7)	2 (2.1)
<i>Quercus suber</i>								
PANERA								
Interior	115 (59.9)	12 (6.3)	0 (0)	7 (3.6)	20 (10.4)	38 (19.8)	13 (6.8)	2 (1.04)
Exterior	73 (76)	1 (1.04)	0 (0)	5 (5.2)	0 (0)	17 (17.7)	3 (3.1)	0 (0)
TIRADERO								
Interior	167 (87)	6 (3.1)	0 (0)	9 (4.7)	8 (4.2)	2 (1.04)	0 (0)	0 (0)
Exterior	76 (79.2)	7 (7.3)	0 (0)	3 (3.1)	8 (8.3)	2 (2.1)	1 (1.04)	0 (0)
Ciclo 04/05								
<i>Quercus canariensis</i>								
PANERA								
Interior	128 (66.7)	32 (16.7)	0 (0)	6 (3.1)	19 (9.9)	7 (3.6)	9 (4.7)	-
Exterior	61 (63.5)	3 (3.1)	0 (0)	15 (15.6)	4 (4.2)	13 (13.5)	11 (11.4)	-
TIRADERO								
Interior	56 (29.2)	10 (5.2)	0 (0)	0 (0)	15 (7.8)	111 (57.8)	72 (37.5)	-
Exterior	20 (20.8)	9 (9.4)	0 (0)	2 (2.1)	6 (6.3)	59 (61.5)	40 (41.7)	-
<i>Quercus suber</i>								
PANERA								
Interior	181 (94.3)	1 (0.5)	0 (0)	1 (0.5)	5 (2.6)	4 (2.1)	4 (2.1)	-
Exterior	79 (82.3)	0 (0)	0 (0)	3 (3.1)	1 (1.04)	13 (13.5)	15 (15.6)	-
TIRADERO								
Interior	124 (64.6)	8 (4.2)	0 (0)	2 (1.04)	4 (2.1)	54 (28.1)	49 (25.5)	-
Exterior	77 (80.2)	2 (2.1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	17 (17.7)	14 (14.6)	-

B) BELLOTAS ENTERRADAS

	Bellotas consumidas in situ					Bellotas intactas	Plántulas emergidas	Plántulas supervivientes
	Bellotas robadas	Roedores	Aves	Escarabajos	No identificado			
Ciclo 03/04								
<i>Quercus canariensis</i>								
PANERA								
Interior	17 (17.7)	1 (1.04)	0 (0)	3 (3.1)	4 (4.2)	71 (74)	25 (26)	5 (5.2)
Exterior	15 (20.8)	1 (1.4)	0 (0)	2 (2.8)	3 (4.2)	51 (70.8)	14 (19.4)	3 (4.2)
TIRADERO								
Interior	22 (22.9)	5 (5.2)	0 (0)	3 (3.1)	5 (5.2)	61 (63.5)	21 (21.9)	2 (2.1)
Exterior	10 (14.7)	4 (5.9)	0 (0)	0 (0)	2 (2.9)	52 (76.5)	19 (27.9)	3 (4.4)
<i>Quercus suber</i>								
PANERA								
Interior	25 (26)	1 (1.04)	0 (0)	1 (1.04)	2 (2.1)	67 (69.8)	24 (25)	4 (4.2)
Exterior	12 (21.1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	45 (78.9)	18 (31.6)	4 (7)
TIRADERO								
Interior	29 (30.2)	1 (1.04)	0 (0)	0 (0)	5 (5.2)	61 (63.5)	32 (33.3)	4 (4.2)
Exterior	19 (28.4)	1 (1.5)	0 (0)	0 (0)	7 (10.4)	40 (59.7)	23 (34.3)	4 (6)

En este estudio no se ha hecho un seguimiento del destino de las bellotas para cuantificar la proporción de ellas que fueron consumidas después de haber sido almacenadas, pero sí se ha estudiado el efecto del enterramiento tratando de simular el proceso natural de dispersión biótica por arrendajos (*Garrulus glandarius*), roedores (*Apodemus sylvaticus*) o escarabajos (*Thorectes lusitanicus*). Tal y como cabía esperarse, las bellotas enterradas sufrieron una menor probabilidad de ser depredadas que aquéllas que fueron expuestas en la superficie del suelo. Estas diferencias por efecto del enterramiento fueron mucho más acusadas para *Q. suber* que para *Q. canariensis*, especialmente en el sitio de bosque donde se estimaron los valores más bajos de producción para el período muestreado. El enterramiento que llevan a cabo estos animales no sólo disminuye la probabilidad de que la semilla sea encontrada y devorada por otros depredadores (Shaw, 1968; Hulme, 1994; Herrera, 1995; Hulme & Borelli, 1999), sino que además también favorece el reclutamiento de plántulas, al prevenir la desecación de la semilla y facilitar su germinación (Borchert et al., 1989; Sonesson, 1994; Gómez, 2004b). En este caso, los efectos beneficiosos del enterramiento se ponen además de manifiesto teniendo en cuenta el mayor número de plántulas establecidas que resultaron de las bellotas enterradas en comparación con las superficiales, así como la mayor proporción de éstas que sobrevivieron después de un año. Estos resultados corroboran el papel fundamental que pueden llegar a jugar los dispersores de bellotas, que indirectamente aumentan la probabilidad de establecimiento de propágulos a través de un comportamiento enterrador (Seiwa et al., 2002; Gómez, 2004b). Aunque es de suponer que la mayor parte de las bellotas desaparecidas fueron posteriormente consumidas por completo, habría que cuantificar la importancia de la dispersión biótica, ya que unas pocas semillas dispersadas hacia esos micrositios más seguros pueden ser suficientes para asegurar la regeneración de estas poblaciones de árboles (p. ej., Díaz, 1992; Gómez, 2003).

El proceso de depredación post-dispersiva de semillas siguió un marcado patrón espacial, de modo que la probabilidad de supervivencia de una bellota varió dependiendo del tipo de micrositio al que había sido dispersada. En líneas generales, los valores más altos de depredación fueron registrados en los micrositios localizados bajo árbol y matorral, tanto para una especie como para otra. Estas diferencias fueron mucho más evidentes en los años de mayor producción de bellotas, donde la tasa de depredación aumentó exponencialmente con la cubierta vegetal. Esta relación positiva es atribuida a la acción de pequeños roedores, que normalmente muestran una mayor actividad en los microhábitats más cubiertos (eg., Kikuzawa, 1988; Wada, 1993; Herrera, 1995; Hulme & Kunt, 1999; Gómez et al., 2003; Xiao et al., 2005). El uso del

espacio por los pequeños mamíferos está altamente influenciado por el riesgo que tienen de ser devorados por sus propios depredadores (Kotler et al., 1991; Korpimäki & Krebs, 1996; Jonsson et al., 2000). Por ello, el área de campeo de estos animales suele estar bastante restringida a los micrositios de cubierta vegetal más densa, donde encuentran una mayor protección frente a los grandes depredadores (p. ej., Díaz, 1992; Wada, 1993; Herrera, 1995; Kollmann & Schill, 1996; Alcántara et al., 2000; Gómez et al., 2003). En el área de estudio, la importancia de los roedores como principales depredadores de semillas puede intuirse a partir de las bellotas que fueron consumidas *in situ*, presentando la mayor parte de ellas claros indicios de haber sido roídas y parcialmente consumidas por ellos. Estas diferencias por efecto de la cubierta vegetal fueron más evidentes en la parcela de *Panera*, que es un sitio de bosque muy heterogéneo donde pudimos explorar un amplio gradiente de micrositios con diferente grado de cobertura y luminosidad (con valores de GSF comprendidos entre 4 y 89%, y valores de LAI entre 0.35 y 3.8). En cambio, *Tiradero* contaba con un dosel mucho más denso y homogéneo, con claros de bosque muy escasos y relativamente pequeños (debidos a la caída de algún árbol), generalmente rodeados de abundante vegetación arbustiva. Por ello, todos los micrositios muestreados en esta parcela quedaron dentro de un rango bastante más restringido de valores de LAI (1.7-4.3) y luminosidad (6-36% de GSF), haciéndose mucho más difícil explorar el efecto de un gradiente continuo de cubierta vegetal. Además, debido a las particulares condiciones de este sitio de bosque, los micrositios abiertos también sufrieron una alta presión de depredadores, probablemente por la cercanía de manchas de matorral, que facilitaron la accesibilidad de los roedores.

La tasa de depredación de semillas en ambas especies de *Quercus* también estuvo muy influenciada por la disponibilidad natural de bellotas en el suelo. Así, la probabilidad de depredación fue significativamente más alta en los años y sitios de bosque donde la producción de bellotas fue más baja. Además, en esos años la proporción de bellotas que fueron “robadas” por los depredadores fue mayor que las consumidas *in situ*. Este patrón de mayor depredación cuando la producción de semillas es menor también se ha encontrado en otros sistemas (Shaw, 1968; Hulme & Borelli, 1999; López Barrera et al., 2005; Xiao et al., 2005). Por el contrario, en aquellas situaciones en las que la producción de bellotas fue muy elevada, la mayor abundancia de recursos resultó en un “efecto saciador” de los depredadores, al existir mayor número de semillas en el suelo de las que podían ser consumidas por los animales (Janzen, 1971; Crawley & Long, 1995; Wolf, 1996). Este “efecto saciador” fue diferente entre especies, siendo mucho más evidente para las producciones altas de *Q.*

suber que para las de *Q. canariensis* (a pesar de los altos valores estimados para esta última especie en el ciclo 2003-04, véase **capítulo 4**).

Además, se ha encontrado una preferencia en la depredación de semillas que es independiente de la producción y parece estar relacionada con el tamaño. Los diferentes depredadores mostraron cierta predilección por las bellotas de *Q. suber*, contradiciendo la hipótesis inicial de partida que suponía un mayor riesgo de depredación para las bellotas de *Q. canariensis*, debido a su fenología más temprana en la caída de semillas al suelo. Así, independientemente de la disponibilidad natural de semillas para una u otra especie, las bellotas de *Q. suber* fueron consumidas de manera preferente durante los dos períodos muestreados. Estas diferencias entre ambas especies de *Quercus* parecen ser debidas, en gran parte, al diferente tamaño de sus semillas; las bellotas de *Q. canariensis* son en general más pequeñas que las de *Q. suber* y se ha comprobado que el tamaño puede afectar a su probabilidad de escapar de los depredadores (Cipollini & Stiles, 1991; Ganeshiah & Shaanker, 1991; Hedge et al., 1991; Moegenburg, 1996; Gómez, 2004a). En este estudio, la probabilidad de depredación aumentó exponencialmente con el peso de la bellota, y probablemente fue la causa principal de los valores más altos de supervivencia registrados por las semillas de *Q. canariensis*. De hecho, tanto en el experimento sincrónico en el que se ofrecieron bellotas de las dos especies pero con un tamaño similar, como en el rango de valores de peso común para ambas en los experimentos diacrónicos, no hubo diferencia significativa entre las dos especies (sus regiones de confianza estaban solapadas). Por tanto, estas diferencias interespecíficas parecen ser consecuencia del tamaño diferencial de sus semillas, más que de una cuestión de preferencia alimenticia por los depredadores. Otra evidencia es que el contenido de los principales nutrientes en la bellota fue similar para las dos especies de quercíneas. Aún así, es posible que las bellotas de *Q. suber* sean más apetecibles (independientemente de su tamaño) que las de *Q. canariensis*, pero este efecto se haya visto enmascarado por los altos valores de depredación registrados durante el período en el que se cuantificó el peso de las semillas, debido a la baja producción de bellotas estimada en ese año. Para analizar esta posible interacción entre preferencias y tamaño sería necesario evaluar las diferencias en las tasas de depredación entre las dos especies, teniendo en cuenta el tamaño de la semilla, pero en condiciones de menor presión de depredadores. En cuanto a las características químicas, sería necesario, además de los nutrientes, comprobar si hay diferencias en la proporción de ciertos compuestos repelentes, como los taninos. Este tipo de compuestos, cuyo contenido puede llegar a ser importante en las semillas de algunas especies de

Quercus (Ofcarcik & Burns, 1971; Shimada, 2001), proporcionan un tipo de defensa química frente a los depredadores, al comportarse como elementos altamente tóxicos (p. ej., Zucker, 1983; Robbins et al., 1987; Thomas et al., 1988; Dearing, 1997; Shimada & Saitoh, 2003).

Por último, es difícil distinguir entre el efecto depredador de semillas por los grandes herbívoros frente al de aves y roedores, debido a los efectos indirectos de los cercados. Las tasas de depredación registradas fueron similares (exceptuando los micrositios abiertos) con independencia de la exclusión, llegando a ser incluso más elevadas en el interior de los cercados experimentales. Es posible que el empleo de cercados haya generado un aumento no deseado en la abundancia de roedores en el interior, al excluir indirectamente a sus propios depredadores y aumentar la disponibilidad de recursos disponibles para ellos, al reducir la competencia con los grandes herbívoros (este patrón debe ser confirmado mediante un estudio específico de las poblaciones de roedores). Probablemente ésta sea la causa principal de los elevados valores de depredación de bellotas que fueron recogidos en el interior de los cercados, especialmente en los micrositios de mayor cubierta vegetal; además en el interior se encontró una mayor proporción de bellotas con señales de haber sido roídas *in situ* por los roedores. En los micrositios más abiertos, en cambio, la probabilidad de que una bellota fuera depredada aumentó en las zonas fuera del cercado, probablemente por su mayor accesibilidad a los grandes depredadores como ciervos o vacas. Por tanto, a pesar de la importancia ya reconocida de los ungulados silvestres o domésticos como depredadores principales de semillas de *Quercus* (Gómez et al., 2003; Leiva & Fernández-Alés, 2003), las pérdidas ocasionadas por acción de los roedores fueron muy importantes en este área de estudio.

Por tanto, según los resultados obtenidos en el presente estudio, la depredación post-dispersiva de bellotas jugó un papel determinante en la regeneración natural de las dos especies arbóreas que predominan en el área de estudio. La probabilidad de que una bellota sea depredada dependió de muchos factores. Por un lado, su tamaño y probablemente otros aspectos intrínsecos relacionados con el tipo de especie (dureza de la cubierta, contenido en taninos, etc.), determinaron tasas diferenciales de consumo. Por otro lado, algunos factores relacionados con la dispersión, tales como el tipo de micrositio al que llega la semilla o el hecho de que la bellota sea o no enterrada por los dispersores, influyeron mucho sobre las tasas finales de depredación. La disponibilidad natural de semillas en el suelo, muy variable debido al carácter “vecero” de los *Quercus*, también ejerció un efecto muy importante.

Finalmente, otros factores externos del medio como la exclusión de grandes herbívoros con los cercados cinegéticos también modificaron la probabilidad de depredación en las dos especies de estudio (**Figura 5.7**).

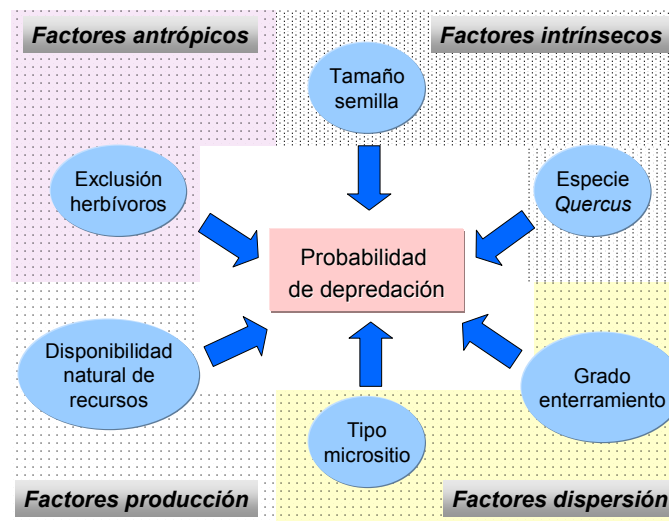


Figura 5.7 Esquema resumen de los principales factores que afectaron a la tasa de depredación de semillas en las dos especies de estudio

BIBLIOGRAFÍA

- Akaike, H. 1992. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. En: *Breakthroughs in statistics*, pp. 610-624, Kotz S. & Jonson, N. (ed.). Springer-Verlag.
- Alcántara, J.M., Rey, P.J., Sánchez-Lafuente, A., & Valera, F. (2000) Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant-disperser interactions. *Oikos*, **88**, 362-370.
- Anónimo (2005) PORN / PRUG / PDS Parque Natural Los Alcornocales. Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente, Sevilla, España.
- Borchert, M.I., Davis, F.W., Michaelsen, J., & Oyler, L.D. (1989) Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology*, **70**, 389-404.
- Bossema, I. (1979) Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour*, **70**, 11-18.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2ª Edición. Springer-Verlag, Nueva York, USA.
- Chib, S. & Greenberg, E. 1995. Understanding the Metropolis-Hasting algorithm. *The American Statistician*, **49**, 327-335.
- Cipollini, M.L. & Stiles, E.W. (1991) Seed predation by the bean weevil *Acanthoscelides obtectus* on *Phaseolus* species: consequences for seed size, early growth and reproduction. *Oikos*, **60**, 205-214.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, E., Macklin, & Hilleris-Lambers (1999) Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, **80**, 1475-1494.
- Cox, D.R. & Oakes, D. (1984) *Analysis of survival data*. Chapman & Hall, Nueva York, USA.
- Crawley, M.J. & Long, C.R. (1995) Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur*. *Journal of Ecology*, **83**, 683-696.
- Crow, T.R. (1992) Population dynamics and growth patterns for a cohort of northern red oak (*Quercus rubra*) seedlings. *Oecologia*, **91**, 191-200.
- Darley-Hill, S. & Johnson, W.C. (1981) Acorn dispersal by the blue jay (*Cyanocitta cristata*). *Oecologia*, **50**, 231-232.
- Dearing, M.D. (1997) Effects of *Acomastylis rossii* tannins on a mammalian herbivore, the north American pika, *Ochotona princeps*. *Oecologia*, **109**, 122-131.
- Díaz, M. (1992) Rodent seed predation in cereal crop areas of central Spain: effects of physiognomy, food availability and predation risk. *Ecography*, **15**, 77-85.
- Edwards, A.W.F. (1992) *Likelihood*. Revised edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Ganeshiah, K.N. & Shaanker, U. (1991) Seed size optimization in a wind dispersed tree *Butea monosperma*: a trade off between seedling establishment and pod dispersal efficiency. *Oikos*, **60**, 3-6.
- Gómez, J.M. (2003) Spatial patterns in long-distance of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography*, **26**, 573-584.

- Gómez, J.M., García, D., & Zamora, R. (2003) Impact of vertebrate acorn- and seedling- predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management*, **180**, 125-134.
- 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.
- Gribko L. S., Jones W. E. (1995) Test of float method of assessing northern red oak acorn condition. *Tree Planter's Notes*, **46**, 143-147.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. (1989) *Generalized linear models*. Chapman and Hall, Londres, Inglaterra.
- Harper, J.L. (1977) *Population biology of plants* Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Hedge, S.G., Uma Shaanker, R., & Ganeshaiyah, K.N. (1991) Evolution of seed size in the bird-dispersed tree *Santalum album* L.: a trade-off between seedling establishment and dispersal efficiency. *Evolution Trends in Plants*, **5**, 131-135.
- Herrera, J. (1995) Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management*, **76**, 197-201.
- Hilborn, R. and Mangel, M. (1997) *The ecological detective: confronting models with data*. Princeton, N. J., Princeton University Press.
- Hulme, P.E. (1994) Postdispersal seed predation in grassland - its magnitude and sources of variation-. *Journal of Ecology*, **82**, 645-652.
- Hulme, P.E. & Borelli, T. (1999) Variability in post-dispersal seed predation in deciduous woodland: relative importance of location, seed species, burial and density. *Plant Ecology*, **145**, 149-156.
- Hulme, P.E. & Kunt, M.K. (1999) Rodent post-dispersal seed predation in deciduous woodland: predator response to absolute and relative abundance of prey. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 417-428.
- Iida, S. (1996) Quantitative analysis of acorn transportation by rodents using magnetic locator. *Vegetatio*, **124**, 39-43.
- Janzen, D.H. (1971) Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**, 465-492.
- Jensen, T.S. & Nielsen, O.F. (1986) Rodents as seed dispersers in a heath-oak wood succession. *Oecologia*, **70**, 214-221.
- Jonsson, P., Koskela, E., & Mappes, T. (2000) Does risk of predation by mammalian predators affect the spacing behaviour of rodents? Two large-scales experiments. *Oecologia*, **122**, 487-492.
- Jordano, P. & Schupp, E.W. (2000) Seed disperser effectiveness: The quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs*, **70** (4), 591-615

- Kaplan, E.L. & Meier, P. (1958) Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association*, **53**, 457-481.
- Kelly, D. (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution* **9** (12), 465-470.
- Kelly, D. & Sork, V.L. (2002) Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 427-447.
- Kennedy, P.G. (2005) Post-dispersal seed predation varies by habitat not acorn size for *Quercus chrysolepis* (Fagaceae) and *Lithocarpus densiflora* (Fagaceae) in central coastal California. *Madroño*, **52**, 30-34.
- Kikuzawa, K. (1988) Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest. 2. Scatterhoarding by mice. *Forest Ecology and Management*, **25**, 9-16.
- Kobe, R.K., Likens, G. E. and Eagar, C. (2002) Tree seedling growth and mortality responses to manipulations of calcium and aluminum in a northern hardwood forest. *Canadian Journal Forest Research*, **32**, 954-966.
- Kollmann, J. & Schill, H.P. (1996) Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio*, **125**, 193-205.
- Korpimäki, E. & Krebs, C.J. (1996) Predation and population cycles of small mammals. *BioScience*, **46**, 754-763.
- Kotler, B., Brown, J.S., & Hasson, O. (1991) Factors affecting gerbil foraging behaviour and rates of owl predation. *Ecology*, **72**, 2249-2260.
- Leiva, M.J. & Fernández-Alés, R. (2003) Post-dispersive losses of acorns Mediterranean savannah-like forests and shrublands. *Forest Ecology and Management*, **176**, 265-271.
- López Barrera, F., Newton, A., & Manson, R. (2005) Edge effects in a tropical montane forest mosaic: experimental tests of post-dispersal acorn removal. *Ecological Restoration*, **20**, 31-40.
- Metropolis, N., Rosenbluth, A. W., Rosenbluth, M. N. and Teller, A.H. (1953) Equation of state calculations by fast computing machines. *The Journal of Chemical Physics*, **21**, 1087-1092.
- Moegenburg, S.M. (1996) Sabal palmetto seed size: causes of variation, choice of predators, and consequences for seedlings. *Oecologia*, **106**, 539-543.
- Ofcarcik, R.P. & Burns, E.E. (1971) Chemical and physical properties of selected acorns. *Journal Food Science*, **36**, 576-578.
- Pulido, F.J. & Díaz, M. (2005) Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Écoscience*, **12**, 92-102.
- Rey, P. & Alcántara, J.M. (2000) Recruitmen dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*, **88**, 622-633.

- Robbins, C.T., Hanley, T.A., A.E., H., Hjeljord, O., Baker, D.L., Schwartz, C.C., & Mautz, W.W. (1987) Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. *Ecology*, **68**, 98-107.
- Santos, T. & Tellería, J.L. (1997) Vertebrate predation on Holm Oak, *Quercus ilex*, acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management*, **98**, 181-187.
- Seiwa, K., A., W., Saitoh, T., H., K., & Akasaka, S. (2002) Effects of burying depth and seed size on seedling establishment of Japanese chestnuts, *Castanea crenata*. *Forest Ecology and Management*, **164**, 149-156.
- Shaw, M.W. (1968) Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales. I. A preliminary study of acorn production, viability and losses. *Journal of Ecology*, **56**, 563-583.
- Shimada, T. (2001) Nutrient compositions of acorns and horse chestnuts in relation to seed-hoarding. *Ecological Restoration*, **16**, 803-808.
- Shimada, T. & Saitoh, T. (2003) Negative effects of acorns on the wood mouse *Apodemus speciosus*. *Population Ecology*, **45**, 7-17.
- Sonesson, L.K. (1994) Growth and survival after cotyledon removal in *Quercus robur* seedlings, grown in different natural soil types. *Oikos*, **69**, 65-70.
- Sork, V.L. (1984) Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus rubra* (Fagaceae), using metal-tagged acorns. *Ecology*, **65**, 1020-1022.
- Thomas, D.W., Samson, C., & Bergeron, J.M. (1988) Metabolic costs associated with the ingestion of plant phenolics by *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy*, **69**, 512-515.
- Wada, N. (1993) Dwarfs bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. *Oecologia*, **94**, 403-407.
- Wolf, J.O. (1996) Population fluctuations of mast-eating rodents are correlated with production of acorns. *Journal of Mammalogy*, **77**, 850-856.
- Xiao, Z., Zhang, Z., & Wang, Y. (2005) The effects of seed abundance on seed predation and dispersal by rodents in *Castanopsis fargesii* (Fagaceae). *Plant Ecology*, **177**, 249-257.
- Zucker, W. (1983) Tannins: does structure determine function? An ecological perspective. *American Naturalist*, **121**, 335-365.



CAPÍTULO 6



Coleópteros coprófagos consumidores de bellotas

INTRODUCCIÓN

La producción estacional de frutos de muchas plantas supone una abundancia temporal de recursos que induce cambios estacionales en numerosas especies animales, que se benefician de ella. En los bosques mediterráneos, son bien conocidos los cambios de dieta estacionales que presentan algunas especies de aves invernantes, como es el caso de *Turdus* spp., *Erithacus rubecula*, *Silvia* spp., etc., que pasan de tener una dieta insectívora en primavera-verano a mantener una dieta casi exclusivamente frugívora en otoño-invierno. Este fenómeno parece estar controlado, al menos en algunas especies, por ritmos endógenos de preferencias alimenticias (Bairlein & Gwinner, 1994). El beneficio directo nutricional que obtienen estas aves va acompañado de los beneficios indirectos que obtiene el árbol de cuyos frutos se han alimentado, que verá dispersada su progenie, representando un ejemplo clásico de mutualismo. Así, este cambio de dieta en las aves conlleva una serie de implicaciones ecológicas importantes para los árboles, determinando la genética y estructura de sus poblaciones (p. ej., Jordano & Schupp, 2000).

En algunos casos, la interacción planta-animal puede tener una dualidad, es decir, puede ser negativa (depredación) o positiva (dispersión secundaria). Éste es el caso de las quercíneas y los roedores. Así por ejemplo, en las dehesas mediterráneas, los roedores (tales como *Apodemus sylvaticus*) son los principales depredadores de bellotas, pero a su vez, en determinadas ocasiones, también se comportan como importantes dispersores secundarios, al enterrar algunas de ellas en micrositios más protegidos, que después no siempre recuperan o consumen por completo. La nueva plántula recién emergida encontrará un “sitio seguro” (*sensu* Harper, 1977) en aquellos microhábitats donde la probabilidad de supervivencia frente a los grandes herbívoros será mucho mayor. A nivel de población, estas especies de *Quercus* podrán asegurar su regeneración gracias a unas pocas semillas dispersadas por estos pequeños mamíferos hacia esos micrositios más seguros. En ausencia de roedores, las bellotas caídas bajo el árbol madre probablemente serían consumidas en su totalidad por el ganado o los ungulados silvestres, poniéndose en peligro el proceso de regeneración natural.

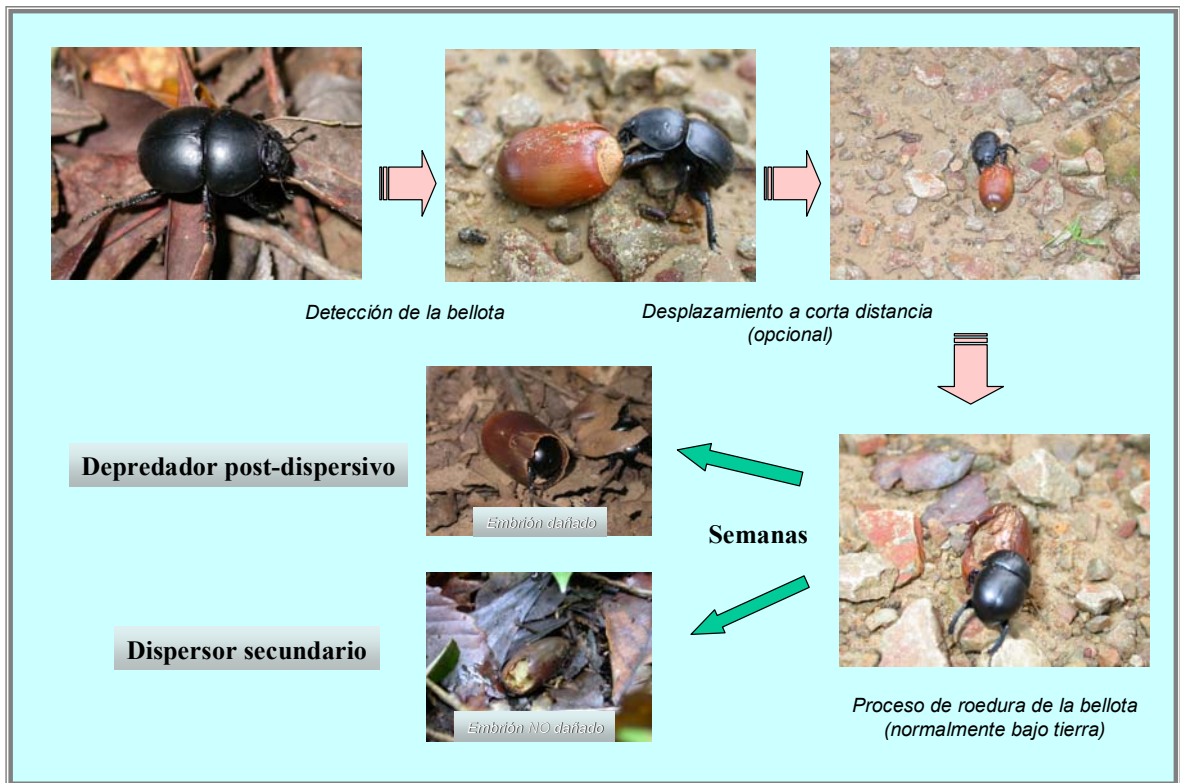
Estas complejas interacciones planta-animal son de vital importancia en la dinámica y mantenimiento de las funciones en los ecosistemas forestales. Otro ejemplo lo encontramos en los bosques tropicales, donde determinadas especies de

coleópteros coprófagos (también llamados vulgarmente "escarabajos peloteros") juegan un papel importante como dispersores secundarios de semillas. Estos escarabajos entierran en el suelo heces de animales, que a su vez contienen semillas que previamente fueron ingeridas por éstos, favoreciéndose de esta forma el establecimiento y supervivencia de plántulas (p. ej., Estrada & Coates-Estrada, 1991; Sheperd & Chapman, 1998; Andresen, 1999; Feer, 1999; Vulinec, 2000; Vander Wall & Longland, 2004). En estos casos, las semillas no corren ningún peligro puesto que, tal y como afirmaron los autores explícitamente: "los escarabajos peloteros no son consumidores de semillas" (Vander Wall & Longland, 2004).

En este capítulo se documenta un novedoso y sorprendente caso de interacción entre un coleóptero coprófago (*Thorectes lusitanicus*) y las semillas de dos especies de quercíneas en los bosques del sur de España. Durante el otoño, *T. lusitanicus* añade a su dieta (fundamentalmente coprófaga) las bellotas de *Quercus*, lo cual debe implicar la posesión de unas fuertes mandíbulas para poder romper la dura testa de la semilla y, probablemente, unas enzimas digestivas muy particulares capaces de procesar esta clase de alimento, tan diferente del habitual para este tipo de insectos. Normalmente, cuando el escarabajo encuentra una bellota, se entierra junto a ella unos pocos centímetros bajo tierra y permanece ahí durante semanas, protegido en muchas ocasiones dentro del duro pericarpo de la semilla. Así, al contrario de lo que ha sido generalmente aceptado, un "escarabajo pelotero" puede comportarse (al menos estacionalmente) como un consumidor de semillas. Además, durante el lento proceso de roedura del cotiledón, algunas de estas bellotas enterradas pueden ser abandonadas cuando aún están parcialmente consumidas o incluso intactas. En estos casos, si el embrión no ha sido dañado, puede germinar y emerger la plántula, ejerciendo entonces el escarabajo un importante papel como dispersor secundario de bellotas (**Figura 6.1**).

Se presentan algunos resultados preliminares y novedosos de varios experimentos de campo, donde bellotas de las dos especies de *Quercus* (*Q. suber* y *Q. canariensis*) fueron dispersadas, marcadas y monitorizadas para determinar la proporción de ellas que fueron enterradas y manipuladas por *T. lusitanicus*. También se muestran los resultados de experimentos en cautividad, donde los escarabajos fueron alimentados con bellotas de ambas especies, para demostrar su capacidad para consumir bellotas intactas.

Figura 6.1 Secuencia del proceso de manipulación de bellotas por acción de *T. lusitanicus*.



Objetivos

Mediante experimentos de campo y de laboratorio, en este capítulo se han abordado específicamente los siguientes objetivos:

1. Determinar la tasa de manipulación de bellotas por acción de *T. lusitanicus*, en comparación con la de otras especies de vertebrados, y establecer si existen diferencias en función de: la especie de *Quercus*, la estructura del hábitat y la presencia o no de grandes herbívoros.
2. Cuantificar el número de bellotas enterradas por escarabajos que llegan a establecerse como plántulas, con el fin de valorar su importancia como dispersores secundarios de semillas.

3. Verificar, mediante experimentos de laboratorio, la capacidad depredadora de *T. lusitanicus* y comprobar si presenta algún tipo de predilección por las semillas de una u otra especie de *Quercus*.
4. Cuantificar, mecánicamente, la dureza de la testa en bellotas de ambas especies y determinar su efecto sobre el grado de consumo de la semilla por esta especie de coleóptero.
5. Estimar la abundancia de *T. lusitanicus* en diferentes tipos de hábitats así como en función de las cargas ganadera y cinegética de la zona.
6. Determinar la relación entre la abundancia de estos escarabajos y la disponibilidad natural de bellotas de ambas especies de *Quercus* en el suelo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Descripción de la especie de coleóptero

Thorectes lusitanicus Jeckel (Coleoptera, Scarabaeoidea, Geotrupidae) es un coleóptero coprófago áptero, endémico del sur de la Península Ibérica (España y Portugal) (López-Colón, 1981, 1995; Martín-Piera & López-Colón, 2000). La biología de esta especie de coleóptero es pobremente conocida, aunque se asume que debe ser bastante similar a su especie más cercana: *T. laevigatus*, del norte de África (Klemperer & Lumaret, 1985).

Su ciclo de vida comienza en el otoño (entre septiembre y noviembre), cuando las hembras depositan sus huevos en el interior de heces enterradas de herbívoros de mediano tamaño, tales como ciervos, ovejas, cabras y conejos, e incluso de otros animales de mayor tamaño, como vacas o caballos (Martín-Piera & López-Colón, 2000). Después del desarrollo larvario, que suele durar unos 6 ó 7 meses, los adultos emergen en primavera. Durante el verano cálido y seco, probablemente estivan, mientras que durante el otoño se vuelven de nuevo más activos, siendo muy fácil apreciarlos caminando por el suelo del bosque.

Diseño experimental y métodos de muestreo

EXPERIMENTOS Y OBSERVACIONES DE CAMPO

Estima de la tasa de manipulación de bellotas por escarabajos

Los resultados presentados en este apartado fueron obtenidos a partir de los mismos experimentos de campo de dispersión de semillas descritos con anterioridad en el **capítulo 5**, aunque en este caso se prestará especial atención a la proporción de bellotas que fueron manipuladas por *T. lusitanicus* en función del tipo de micrositio, la especie de *Quercus* y la presencia o no de grandes herbívoros. También se discutirán los resultados obtenidos en el experimento de preferencias alimenticias, en el que se ofrecieron bellotas de ambas especies de *Quercus* al mismo tiempo.

Las bellotas que fueron manipuladas por *T. lusitanicus* fueron muy fáciles de distinguir, respecto al resto de agentes depredadores, debido a su peculiar sistema de depredación. Normalmente, cuando el escarabajo encuentra una bellota, se entierra junto con ella unos pocos centímetros bajo tierra, y comienza a roerla por uno de sus extremos. En muchos casos, después de varias semanas, la bellota es consumida por completo y el escarabajo permanece enterrado, probablemente hibernando, dentro del pericarpo vacío de la semilla. En cambio, en otras ocasiones, el escarabajo entierra la bellota y la deja intacta o sólo consume una pequeña parte de ella. Así, para detectar evidencias de manipulación por *T. lusitanicus*, se excavó en un radio de 50 cm aproximadamente, en torno a aquellos puntos donde faltaba la bellota en superficie. Teniendo en cuenta que el peso de la bellota es generalmente más de tres veces mayor que el del escarabajo, es de suponer que su capacidad de transportarla a cierta distancia quedó limitada a unos pocos centímetros, enterrándose en muchas ocasiones en el mismo punto en el que estaba situada la bellota. Por tanto, aunque es posible que algunas fueran dispersadas a mayor distancia, el radio de excavación seleccionado fue suficiente para detectar la mayor parte de las bellotas. En la mayoría de los casos, el escarabajo apareció enterrado junto con la bellota. De cualquier forma, incluso en los casos en los que no estuvo presente, sus señales de manipulación sobre ésta fueron muy evidentes, apareciendo la bellota con un agujero circular del tamaño de la cabeza del escarabajo y parcial o totalmente ahuecada, de acuerdo con el grado de consumo de la misma. Una vez confirmada la manipulación por acción de *T. lusitanicus*, tanto las bellotas como los escarabajos fueron nuevamente enterrados en los mismos puntos en los que habían sido localizados. Al final del experimento

(mediados del mes de marzo), las bellotas fueron desenterradas para estimar la proporción de biomasa consumida por el escarabajo. De acuerdo con el grado de consumo, las bellotas fueron clasificadas en tres categorías: 1) completamente consumidas (con pérdidas de biomasa superiores al 80% y el embrión dañado); 2) parcialmente consumidas (con pérdidas de biomasa por debajo del 80% y, en muchas ocasiones, con el embrión no dañado); y 3) no consumidas (bellotas enterradas por escarabajos, pero intactas).

Cuantificación de la abundancia de T. lusitanicus

Para estimar la abundancia de ejemplares de *T. lusitanicus* en diferentes tipos de micrositios, se utilizaron trampas de interceptación o de “caída al hueco” (*pitfall*), que fueron enterradas en el suelo y cebadas con excrementos de vaca (unos 100 g. aprox. por cada trampa), siguiendo la metodología recomendada por Lobo et al. (1988) y Veiga et al. (1989). Un total de 45 trampas fueron repartidas equitativamente en tres tipos de hábitats: 1) claros de bosque y zonas de pastizal, 2) bosque aclarado, con escaso matorral y 3) bosque denso, bajo árbol y matorral. Las trampas se colocaron en las inmediaciones de uno de los bosques de estudio (*Panera*), fuera de la malla de exclusión de grandes herbívoros. Al cabo de 48 horas, aproximadamente, se contabilizó el número de individuos de *T. lusitanicus* capturados en las 45 trampas y se determinó el sexo de cada uno de ellos.

Para estudiar la abundancia de *T. lusitanicus* en función de la presencia de ganado así como de la densidad de bellotas en el suelo, se llevó a cabo un segundo muestreo en los sitios de bosque de *Tiradero* y *Panera*, que contaban con cargas ganaderas altamente contrastadas. En las inmediaciones de cada sitio de bosque, fueron marcados en el suelo 20 cuadros de 1 m², localizados cada uno de ellos bajo la copa de ejemplares de *Quercus* (10 de *Q. canariensis* y 10 de *Q. suber*), que fueron previamente seleccionados de manera aleatoria. En cada uno de los cuadros, se recolectaron todas las bellotas presentes en la superficie y, posteriormente, se excavaron los primeros cinco centímetros del suelo para contabilizar el número de individuos de *T. lusitanicus* enterrados, así como la proporción de ellos que aparecían junto con bellotas. Finalmente, se determinó el sexo de todos los escarabajos encontrados y se estimó la cantidad de biomasa de semilla consumida por ellos. Todas las bellotas recolectadas fueron transportadas al laboratorio en bolsas de polietileno, secadas en la estufa a 60° C (durante 48 horas aprox.) y pesadas con una balanza de precisión de 0,01 g.

Ambos muestreos se llevaron a cabo a principios de diciembre del 2005, coincidiendo con el período en el que solapa la disponibilidad de bellotas de ambas especies de *Quercus* en el suelo.

EXPERIMENTOS DE LABORATORIO

Comprobación de la capacidad depredadora de T. lusitanicus

Para verificar que *T. lusitanicus* es un verdadero depredador de bellotas y no un simple carroñero que aprovecha bellotas parcialmente consumidas por otros animales, como los roedores, se llevó a cabo un sencillo experimento de laboratorio con escarabajos en cautividad.

Los escarabajos fueron capturados manualmente en los mismos sitios de bosque donde fueron llevados a cabo los experimentos anteriores. Posteriormente, fueron transportados al laboratorio y colocados, en grupos de cuatro individuos, en cajas de plástico de 15x15x25 cm, provistas de una fina capa de suelo procedente de la misma zona. De manera regular se les aportó una cierta cantidad de agua, mediante un difusor, con el fin de mantener unas condiciones de humedad lo más parecidas posibles a las de su hábitat natural. A cada grupo de escarabajos se les suministró un total de cuatro bellotas como único elemento de alimentación, que fueron localizadas de manera dispersa en cada una de las esquinas de la caja. Se utilizaron tres tipos de bellotas: 1) bellotas intactas; 2) bellotas germinadas (ligeramente abiertas a través de la hendidura provocada por la salida de la radícula); y 3) bellotas totalmente abiertas (a las que previamente se les había cortado una pequeña porción en uno de sus extremos), con los cotiledones totalmente expuestos. Un total de 15 unidades (de cuatro bellotas cada una) fueron distribuidas entre los tres tipos de tratamientos para cada especie de *Quercus*, haciendo un total de 120 escarabajos y 60 bellotas de cada especie. Periódicamente (cada 2 ó 3 días), durante los 30 días aproximados que duró el experimento, se cuantificó el número de bellotas que presentaron señales de depredación en cada una de las cajas así como el porcentaje aproximado de biomasa consumida de cada una de ellas.

Determinación de preferencias alimenticias

Para ver si los escarabajos mostraban algún tipo de predilección por una u otra especie de *Quercus*, se llevó a cabo un segundo experimento con un diseño parecido al anterior, pero esta vez mezclando bellotas de las dos especies en una misma caja. En este caso, se utilizaron cajas de plástico con forma circular, donde los escarabajos fueron colocados en grupos de cuatro individuos. En total, se partió de 14 grupos de cuatro escarabajos (diferentes de los utilizados en el experimento anterior, para evitar posibles efectos de aprendizaje), a los que se les aportaron diez bellotas de peso similar (cinco de cada especie), haciendo un total de 56 escarabajos y 70 bellotas de cada especie. Las bellotas, previamente pesadas con una balanza de precisión de 0.01 g, fueron distribuidas a lo largo del perímetro de cada caja, alternando ambas especies, y separadas unas de otras a una distancia fija. Para testar posibles diferencias por efecto de la dureza de la testa, a la mitad de los grupos se les suministraron bellotas intactas, mientras que a la otra mitad se les aportó bellotas abiertas (mediante el mismo procedimiento que en el experimento anterior). Cada 2 ó 3 días, durante los 41 días que duró el experimento, se cuantificó el número de bellotas que presentaron señales de depredación en cada una de las cajas así como el porcentaje aproximado de biomasa consumida de cada una de ellas. Para obtener una información mucho más precisa de la proporción de biomasa consumida en cada caso, las bellotas que mostraron algún indicio de manipulación por escarabajos fueron nuevamente pesadas a los 10, 20 y 41 días transcurridos desde el inicio del experimento. Una vez finalizados los experimentos, los escarabajos fueron devueltos a su hábitat natural.

Cuantificación de la dureza de la testa

Para estimar la dureza de la cáscara de la bellota en las dos especies de *Quercus* y comprobar si existen diferencias entre ambas, se utilizó un micropenetrómetro (FT 327). Este aparato mide la presión que debemos ejercer sobre una superficie para poder perforarla. En total, se utilizaron 60 bellotas sanas de cada especie, que fueron recolectadas en el mismo área de estudio, procedentes de al menos diez árboles madre diferentes. La cáscara de cada bellota fue perforada, a lo largo de todo su contorno, en doce puntos diferentes (cuatro alrededor de la zona proximal, cuatro en la zona distal y otros cuatro en la parte media), haciendo un total de 720 perforaciones por cada especie y anotando la presión ejercida en cada caso.

Análisis de datos

La tasa de manipulación de bellotas por *T. lusitanicus* en los experimentos de campo fue tratada como una variable multinomial ordinal con cuatro categorías, según el número de bellotas manipuladas por escarabajos en cada unidad de dispersión (0, 1, 2 y más de 2). Las relaciones entre esta variable dependiente y las cuatro variables explicativas fueron establecidas usando Modelos Lineales Generalizados (GLZ: McCullagh & Nelder, 1989), asumiendo una función *link* de tipo logarítmica. Las variables explicativas utilizadas fueron los tres tipos de micrositios (abierto, bajo árbol y bajo matorral), las dos especies de *Quercus* (*Q. suber* y *Q. canariensis*), la presencia o no de grandes herbívoros (fuera y dentro de cercado) y los dos sitios de bosque (*Tiradero* y *Panera*). El mismo tipo de análisis fue llevado a cabo para estudiar las diferencias entre ambas especies en la proporción de "enterramientos positivos", entendiéndose como el número de bellotas que fueron enterradas por escarabajos y llegaron a establecerse como plántulas. En este caso, la variable dependiente fue tratada como una binomial (1 = plántula establecida; 0 = no evidencias de emergencia), asumiéndose nuevamente una relación logarítmica entre esta variable y la variable explicativa (especie de *Quercus*).

La abundancia estimada de ejemplares de *T. lusitanicus* (tanto en las trampas como en las excavaciones de 1 m²) y el número de bellotas recolectadas no siguieron una distribución Normal. Por esta razón, los datos fueron analizados mediante los tests no paramétricos de Kruskal-Wallis y Mann-Whitney. El tipo de micrositio, la especie de *Quercus* y el sitio de bosque fueron los factores fijados en los diferentes tests. Las relaciones entre la abundancia de escarabajos y la densidad de bellotas de las dos especies fueron evaluadas mediante el coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman. Para identificar las variables que mejor explicaban la abundancia de *T. lusitanicus*, se utilizaron nuevamente Modelos GLZ, con un link logarítmico entre la variable dependiente y las explicativas. En este caso, la abundancia de escarabajos se ajustó a una distribución de tipo Poisson. Los mejores modelos fueron seleccionados siguiendo el criterio de información de Akaike (1992).

La tasa de consumo de bellotas en el experimento de determinación de la capacidad depredadora de *T. lusitanicus* fue medida como el número de días necesarios para consumir al menos la mitad de la masa de la semilla (T_{50}). Esta variable fue transformada, usando su raíz cuadrada, para poder ser ajustada a una distribución Normal con homogeneidad de varianzas. Las diferencias entre especies y

tratamientos fueron determinadas usando el test de análisis de varianzas (ANOVA de dos vías). En el experimento de preferencias alimenticias, al no disponerse de datos suficientes de T_{50} , se utilizaron dos variables indicativas del grado de predilección de los escarabajos: 1) el número de bellotas de cada especie con señales de depredación, en los diferentes censos; y 2) el porcentaje de biomasa consumida de la bellota, a los 10, 20 y 41 días transcurridos desde el inicio del experimento. En este caso, la primera variable fue tratada como una multinomial ordinal, con un máximo de cinco categorías (variable según el censo). Las diferencias entre ambas especies fueron evaluadas mediante Modelos Lineales Generalizados, asumiendo una función logarítmica entre ambos tipos de variables. Por otro lado, las diferencias en el porcentaje de biomasa consumida fueron evaluadas mediante el test no paramétrico de Mann-Whitney, al no poder ajustarse los datos a una distribución Normal.

Finalmente, los valores estimados de dureza de la testa no requirieron ningún tipo de transformación, ajustándose perfectamente a una distribución Normal con homogeneidad de varianzas. Las diferencias entre las dos especies de *Quercus* fueron determinadas mediante un test de análisis de varianzas (ANOVA de una vía).

En todos los casos, la normalidad de las variables fue evaluada mediante el test de Kolmogorov Smirnov y el grado de ajuste de los gráficos de probabilidad Normal (*Normal Probability Plots*). Todos los análisis se realizaron usando el programa STATISTICA versión 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

RESULTADOS

Experimentos de campo

Tasa de manipulación de bellotas

La tasa total de depredación por diferentes agentes fue muy elevada, llegándose a alcanzar valores cercanos al 100% en determinados micrositios, especialmente en aquéllos con una cubierta vegetal más densa (**Tabla 6.1**). La mayor parte de la depredación fue debida a la acción de pequeños vertebrados, especialmente roedores, tal y como fue documentado en el capítulo anterior. Sin embargo, una importante proporción de las bellotas fueron manipuladas por escarabajos. Como ejemplo más

significativo conviene resaltar que alrededor del 25% de las bellotas de *Q. suber* y más del 40% de las de *Q. canariensis* localizadas en los micrositos “bajo árbol”, fuera del cercado y durante el ciclo 2004/2005, presentaron evidencias de haber sido manipuladas y enterradas por *T. lusitanicus*. Esto demuestra que su interacción con las bellotas de *Quercus* en los bosques de estudio no se trata de un hecho precisamente anecdótico.

	Sombra		Media sombra		Abierto	
	Bellotas	Plántulas	Bellotas	Plántulas	Bellotas	Plántulas
<i>Quercus canariensis</i>						
Interior						
Intactas	0	0	6	5	1	0
Manipuladas por escarabajos						
Completamente consumidas	1	0	5	0	0	0
Parcialmente consumidas	0	0	0	0	0	0
No consumidas	0	0	0	0	0	0
Manipuladas por otros animales	63	2	53	1	63	1
Exterior						
Intactas	3	2	2	1	8	5
Manipuladas por escarabajos						
Completamente consumidas	0	0	9	0	2	0
Parcialmente consumidas	0	0	2	0	1	1
No consumidas	0	0	2	2	0	0
Manipuladas por otros animales	29	0	17	0	21	1
<i>Quercus suber</i>						
Interior						
Intactas	0	0	4	3	0	0
Manipuladas por escarabajos						
Completamente consumidas	1	0	0	0	0	0
Parcialmente consumidas	0	0	0	0	0	0
No consumidas	0	0	1	1	0	0
Manipuladas por otros animales	63	0	59	0	64	0
Exterior						
Intactas	1	0	12	10	0	0
Manipuladas por escarabajos						
Completamente consumidas	0	0	2	0	1	0
Parcialmente consumidas	0	0	0	0	0	0
No consumidas	0	0	6	5	0	0
Manipuladas por otros animales	0	0	12	0	31	0

Tabla 6.1 Número de bellotas manipuladas y plántulas resultantes en los experimentos de campo, en función del agente depredador y del nivel de consumo de las semillas. Los datos, referidos al sitio de bosque de *Panera* durante el ciclo 2004-2005, han sido separados según la especie de *Quercus*, el tipo de micrositio y la presencia o no de grandes herbívoros. Las bellotas que fueron manipuladas por *T. lusitanicus* ha sido agrupadas en tres categorías de consumo.

La tasa de manipulación de bellotas por escarabajos difirió significativamente entre sitios de bosque, micrositios, especies de *Quercus*, así como por efecto de la exclusión de grandes herbívoros (**Tabla 6.2** y **Figura 6.2**). Las mayores diferencias aparecieron entre los dos sitios de bosque estudiados, recogiéndose unos valores más altos de manipulación en la parcela de *Panera*, donde la densidad de grandes herbívoros era mucho mayor. En cambio, en el bosque de *Tiradero*, donde no existía ganado y la población de ungulados silvestres era menos importante, las evidencias de manipulación por escarabajos fueron prácticamente despreciables (**Figura 6.2a**). Por otro lado, se ha encontrado un claro efecto del tipo de micrositio, siendo los de media sombra los que presentaron unas tasas mayores de manipulación (**Figura 6.2c**). En este tipo de micrositios fue precisamente donde se registraron los valores más bajos de depredación por otros animales (**Tabla 6.1**). Estos resultados se mantuvieron tanto dentro como fuera de las mallas de exclusión, recogiéndose además unas tasas de manipulación significativamente más altas en el exterior de las parcelas experimentales, donde los grandes herbívoros podían pastar y defecar libremente (**Figura 6.2d**). Por último, los porcentajes de manipulación de bellotas fueron más altos a principios de otoño, viéndose entonces más afectadas las semillas de *Q. canariensis*, que son dispersadas de manera más temprana (**Figuras 6.2b** y **6.3**). El patrón natural y las diferencias entre ambas especies fueron consistentes en los dos años de estudio. Sin embargo, en el experimento de preferencias alimenticias, donde se dispersaron bellotas de las dos quercíneas al mismo tiempo, no se encontraron diferencias significativas ($Wald=0.03$; g.l.=1; $p=0.861$) entre las dos especies, recogiéndose en ambos casos unos porcentajes medios de manipulación por escarabajos en torno al 10%.

Tasa de consumo de bellotas

El daño ocasionado por *T. lusitanicus* sobre las bellotas de ambas especies de *Quercus* fue muy diferente. En general, se estimó que el 54.5% de las bellotas de *Q. canariensis* manipuladas y enterradas por escarabajos fueron completamente consumidas, el 13.7% fueron parcialmente depredadas y el resto tan sólo fueron enterradas, pero permanecieron intactas. En cambio, sólo el 36.4% de las bellotas manipuladas de *Q. suber* fueron comidas por completo, mientras que el 63.6% restante permanecieron enterradas sin ser consumidas (**Tabla 6.1**).

La proporción de biomasa de semilla consumida afectará a su capacidad de germinar y emerger como plántula. Según los resultados obtenidos, tan sólo aquellas

bellotas que mantuvieron intacto el embrión (las no consumidas y algunas parcialmente comidas), pudieron conservar su capacidad germinativa siendo capaces de reclutar nuevos individuos en la población (“enterramientos positivos”). Así, el 54.5% del total de bellotas de *Q. suber* que fueron manipuladas por escarabajos llegaron a establecerse como plántulas, mientras que esto sólo ocurrió para el 13.6% de *Q. canariensis*. Por tanto, a pesar de la mayor tasa de manipulación registrada para esta última especie, la proporción de “enterramientos positivos” fue significativamente más elevada en *Q. suber* que en *Q. canariensis* ($Wald=5.46$; g.l.=1; $p=0.019$). Así, una de cada 100 bellotas de *Q. canariensis* dispersadas experimentalmente fueron enterradas por escarabajos y establecidas como plántulas, en comparación con dos de cada 200 bellotas en el caso de *Q. suber*.

Debido a las altas tasas de depredación registradas por acción de diferentes animales, el número de plántulas resultantes fue muy bajo, especialmente para *Q. canariensis*. En este aspecto, es interesante resaltar que una importante proporción de estas plántulas procedieron de bellotas que previamente habían sido enterradas y manipuladas por escarabajos (**Tabla 6.1**). Estos resultados demuestran el importante papel ejercido por *T. lusitanicus* como dispersor secundario de bellotas en ambas especies de *Quercus*.

	Desvianza	%Desvianza explicada	χ^2	G.I.	p
Modelo nulo	426.76				
Micrositio	401.56	5.90	28.68	6	<0.0001
Especie de <i>Quercus</i>	414.34	2.91	13.04	3	0.005
Exclusión de grandes herbívoros	422.39	1.02	10.44	3	0.02
Sitio de bosque	383.78	10.07	46.15	3	<0.0001

Tabla 6.2 Resultados del análisis de regresión, usando Modelos Lineales Generalizados, entre el número de bellotas manipuladas por *T. lusitanicus* y cuatro variables explicativas: tipo de micrositio, especie de *Quercus*, sitio de bosque y exclusión de grandes herbívoros. La tasa de manipulación de bellotas fue tratada como una variable multinomial ordinal con cuatro categorías: 0, 1, 2 y >2, de acuerdo con el número de bellotas manipuladas por escarabajos en cada unidad de dispersión.

Figura 6.2 Número o porcentaje de observaciones (unidades de dispersión) pertenecientes a tres categorías de manipulación de bellotas por *T. lusitanicus*: 1 (barras en negro), 2 (gris) y >2 (blanco), en función de: (A) sitio de bosque, (B) especie de *Quercus*, (C) tipo de microsítio y (D) exclusión de grandes herbívoros. Las unidades en las que no hubo evidencias de manipulación no han sido representadas.

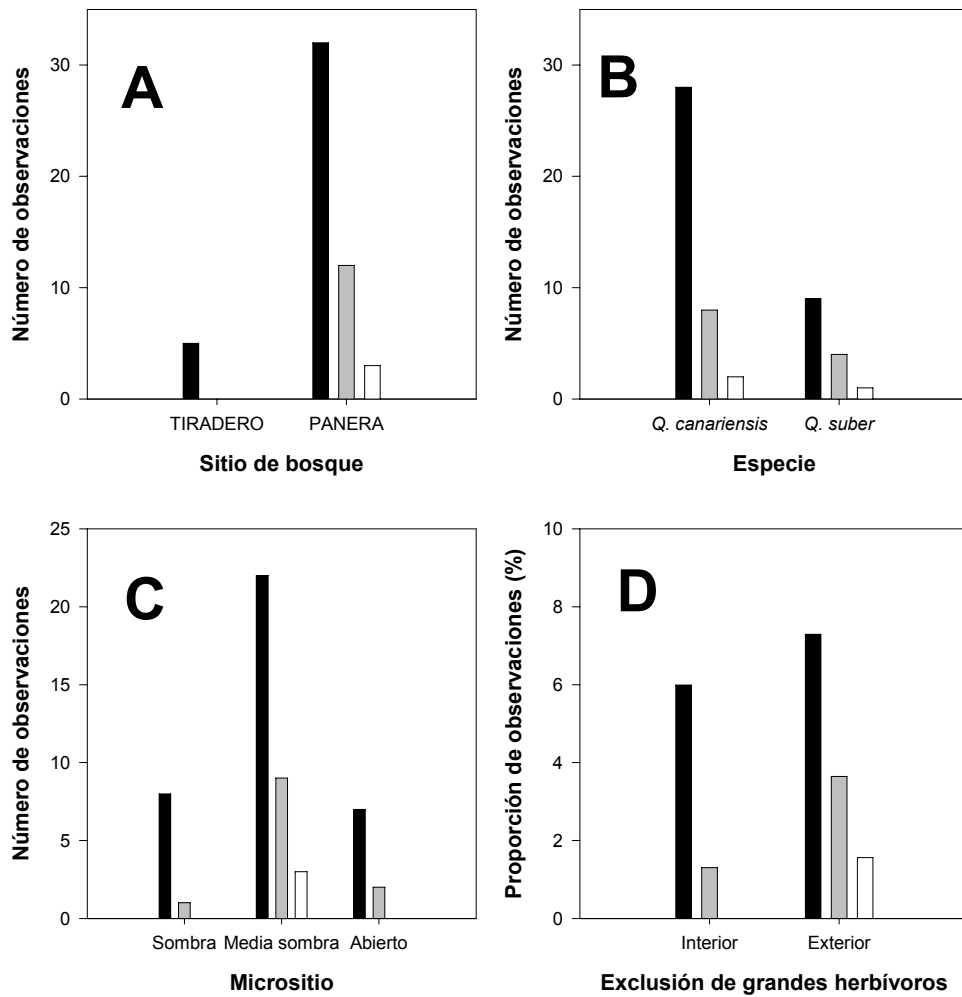
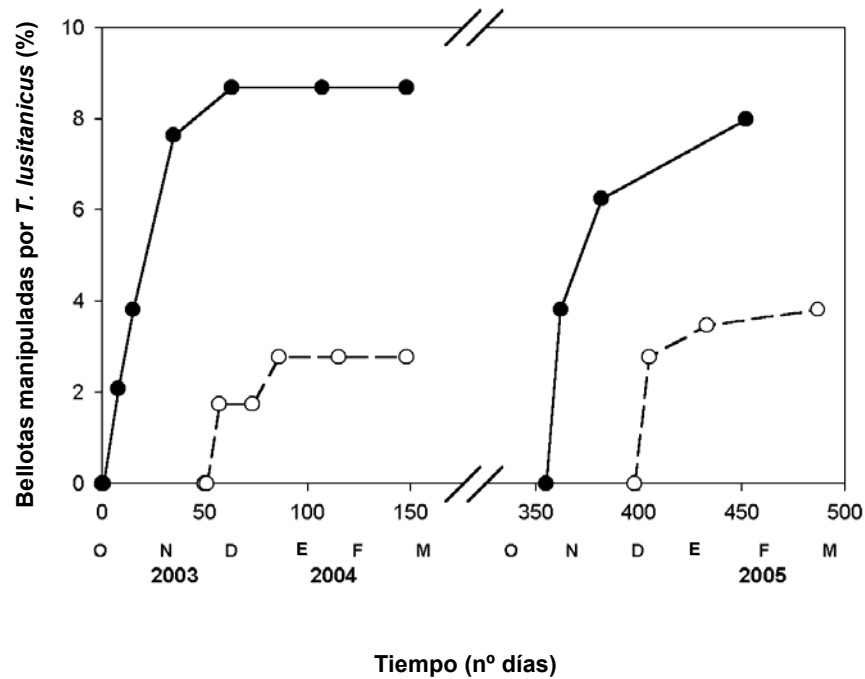


Figura 6.3 Dinámica temporal de manipulación de bellotas por *Thorectes lusitanicus* para el sitio de bosque de *Panera*, durante los dos años muestreados. Porcentajes referidos al total de bellotas expuestas (tanto dentro como fuera de cercado), englobando los tres tipos de micrositos. Los puntos negros y la línea continua se corresponden con bellotas de *Q. canariensis*, mientras que los puntos blancos y la línea discontinua se refieren a *Q. suber*.



Quantificación de la abundancia de *T. lusitanicus*

El número medio de escarabajos capturados por trampa, en el bosque de *Panera*, fue de 39.8 individuos (con una desviación estándar de 31.3). Estos valores de abundancia difirieron significativamente entre los tres tipos de hábitats ($\chi^2=13.52$; g.l.=2; $p=0.0012$), recogándose un menor número de ejemplares de *T. lusitanicus* en las zonas de pastizal, en comparación con los micrositos de cubierta vegetal más densa ($p<0.001$) y con aquéllos localizados bajo árbol ($p<0.001$) (**Figura 6.4**).

Por otro lado, el número medio de *T. lusitanicus* enterrados bajo la copa de *Quercus* fue de 2.52 por metro cuadrado (con una desviación estándar de 5.07), oscilando en un rango de 0 a 21. En más del 50% de las excavaciones, no se encontró

ningún ejemplar de esta especie de coleóptero, recogiendo el 88% del total (N=89) en tan sólo diez de los cuadros muestreados. Resulta interesante comprobar que estos diez cuadros pertenecieron todos ellos al bosque de *Panera*. Así, a pesar de no aparecer diferencias significativas entre los dos sitios de bosque, ni en la densidad ni en el peso de las bellotas recolectadas ($p=0.09$ y 0.49 , respectivamente), la abundancia media de *T. lusitanicus* fue significativamente mayor en *Panera* ($U=3.56$; g.l.=1; $p<0.0001$).

La disponibilidad de bellotas, tanto en número como en peso seco, fue significativamente menor bajo las copas de *Q. suber* que bajo las de *Q. canariensis* ($U=3.27$; g.l.=1; $p=0.001$ y $U=2.30$; g.l.=1; $p=0.02$ para densidad y peso de bellotas, respectivamente). Sin embargo, la abundancia de *T. lusitanicus* no varió en función de la especie de *Quercus* ($p=0.62$). En cambio, si tenemos en cuenta tan sólo el número de escarabajos que aparecieron enterrados junto con bellotas, sí se encontraron diferencias claras entre las dos quercíneas de estudio. Así, de las 65 bellotas que aparecieron enterradas y manipuladas por escarabajos (parcial o completamente consumidas) en el bosque de *Panera*, 56 se hallaron bajo la copa de *Q. suber* y tan sólo nueve bajo *Q. canariensis*.

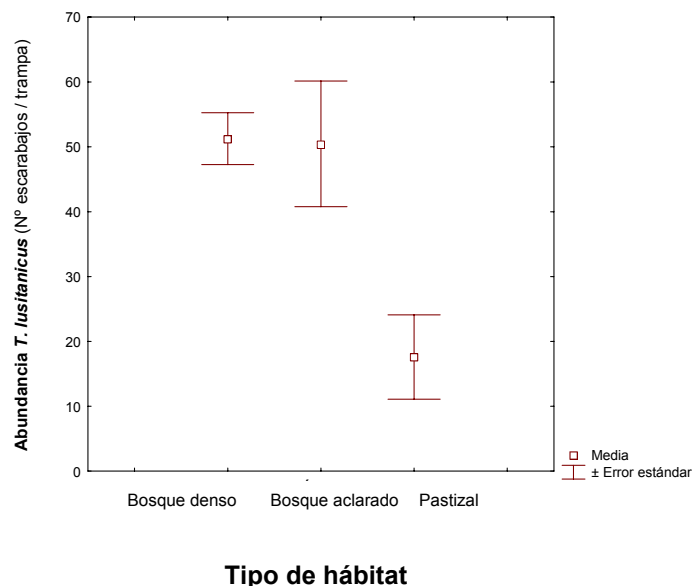


Figura 6.4 Abundancia media de ejemplares de *T. lusitanicus* recolectados por trampa, en función del tipo de hábitat. Las líneas verticales representan los valores de desviación estándar.

Las variables que mejor explicaron la abundancia de escarabajos fueron la interacción entre la especie de *Quercus* y el peso de las bellotas, así como la interacción entre el sitio de bosque y ese mismo peso (**Tabla 6.3**), que supusieron el 53% de la variabilidad total. Le siguieron, en orden de importancia, el sitio de bosque y la función cuadrática de la abundancia de bellotas (**Tabla 6.3**). El modelo final resultante de la inclusión conjunta de todas las variables significativas, seleccionado mediante el criterio de información de Akaike (AIC=114.3), permitió explicar el 84.6% de la variación en el número de ejemplares de *T. lusitanicus*. Dado que en el bosque de *Tiradero* se colectó menos del 5% del total de escarabajos contabilizados en los 40 cuadros, estos análisis se repitieron utilizando únicamente los datos de *Panera*. En este caso, el número de bellotas resultó ser la variable más influyente, seguida nuevamente de la interacción entre la especie de *Quercus* y el peso de las bellotas (**Tabla 6.3**). Ambas variables permitieron explicar por sí solas el 65.4% de la variabilidad total en la abundancia de *T. lusitanicus*. El modelo final incluyó seis variables (AIC=142.5), que explicaron el 82.9% de la variación total en el número de escarabajos recolectados (**Tabla 6.4**). La abundancia de *T. lusitanicus* estuvo curvilíneamente relacionada con el número de bellotas (**Figura 6.5a**), apareciendo los valores más altos a densidades intermedias. Estos puntos se correspondían precisamente con los cuadros localizados bajo *Q. suber* que presentaron mayor abundancia de bellotas. De hecho, separando ambas especies, la abundancia de escarabajos estuvo positivamente correlacionada tanto con el peso ($r=0.66$; $p=0.037$) como con la densidad de bellotas sanas de *Q. suber* ($r=0.63$; $p=0.051$). En cambio, para *Q. canariensis* no se encontró ninguna correlación significativa ($r=0.11$; $p=0.75$ y $r=0.24$; $p=0.5$ para peso y densidad de bellotas sanas, respectivamente) (**Figura 6.5b**).

Finalmente, de los 101 ejemplares que fueron capturados bajo tierra en los 40 cuadros, 58 eran hembras y 42 machos. Teniendo en cuenta únicamente aquellos que aparecieron manipulando alguna bellota, la relación hembras/machos fue 1.1. Estos valores de cociente de sexos (*sex-ratio*) no difirieron significativamente de los estimados en las 45 trampas recolectoras (con un valor medio de 1.37 y un intervalo de confianza al 95% comprendido entre 0.99 y 1.76).

Figura 6.5 Relación entre el número de ejemplares de *T. lusitanicus* y: (A) la abundancia de bellotas en los 20 cuadros del sitio de bosque de *Panera*; (B) el peso total de bellotas recolectadas de cada especie. La línea discontinua en la figura de la izquierda es el ajuste de una función cuadrática.

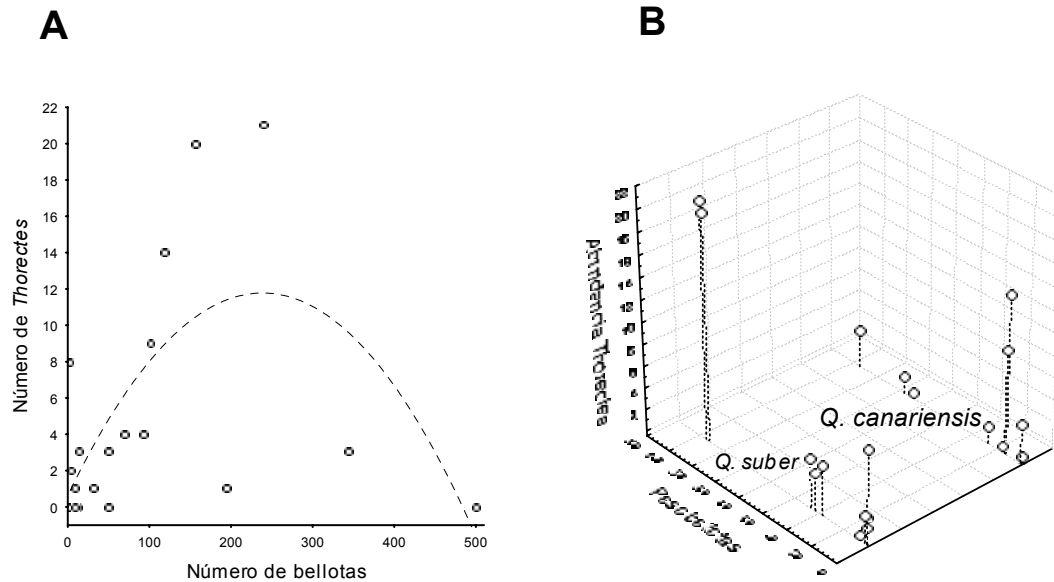


Tabla 6.3 Variables que explican la abundancia de *T. lusitanicus*, incluyendo todos los datos (A) o tan sólo los de *Panera* (B). “D” representa la desviación y “%D” el porcentaje de este parámetro sobre el total.

	A		B	
	D	%D	D	%D
Especie de <i>Quercus</i> x Peso bellotas	146.56	43.1	76.52	45.6
Sitio de bosque x Peso bellotas	148.25	42.4	-	-
Sitio de bosque	157.38	38.9	-	-
Abundancia bellotas (f^2)	177.80	31.0	67.33	52.2
Especie de <i>Quercus</i> x abundancia bellotas	189.72	26.3	101.27	28.0
Sitio de bosque x abundancia bellotas	205.18	20.3	-	-
Peso bellotas	224.30	12.9	106.04	24.7
Sitio de bosque x especie de <i>Quercus</i>	243.71	5.4	-	-
Especie de <i>Quercus</i>	247.92	3.8	128.43	8.7

Tabla 6.4 Modelo final, seleccionado mediante el criterio de información de Akaike, que incluye todas las variables significativas que explicaron la abundancia de *T. lusitanicus* en el sitio de bosque de *Panera*.

	Parámetro	Error estándar	Wald	p
Intercepto	0.2896	0.3343	0.74	0.39
Abundancia de bellotas	0.0291	0.0077	14.22	0.0002
(Abundancia de bellotas) ²	-0.0001	0.0001	6.94	0.008
Especie <i>Quercus</i> x peso bellotas	0.0379	0.0090	17.49	0.00003
Especie <i>Quercus</i> x abundancia bellotas	-0.0174	0.0045	15.15	0.0001
Peso bellotas	-0.0547	0.0159	11.83	0.0006
Especie de <i>Quercus</i>	0.6787	0.3012	5.08	0.02

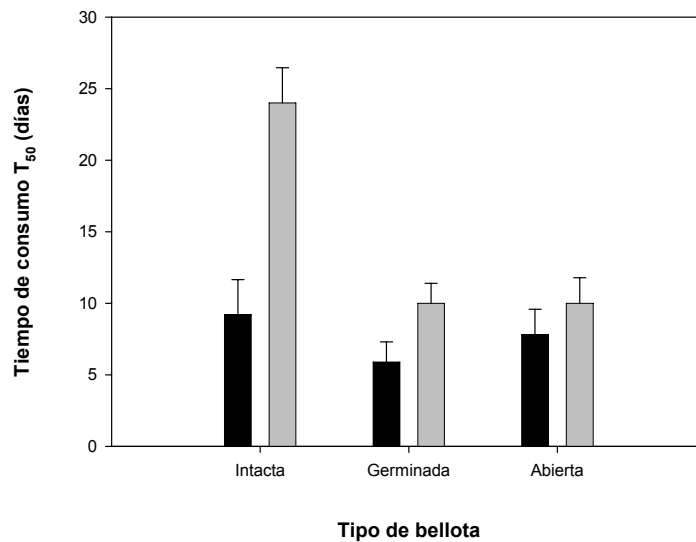
Experimentos de laboratorio

Comprobación de la capacidad depredadora de T. lusitanicus

El resultado principal de este experimento fue que, en condiciones de cautividad, *T. lusitanicus* era capaz de roer la dura testa de la bellota y alimentarse de sus cotiledones, pudiendo llegar a consumirla por completo en unas pocas semanas. De esta forma, se confirmó el potencial de esta especie de coleóptero como auténtico depredador de bellotas.

Tal y como se esperaba, la tasa de consumo fue superior en las bellotas abiertas (germinadas o cortadas) en comparación con las intactas (F=6.0; g.l.=2; p=0.004) (**Figura 6.6**). El efecto protector de la testa fue mayor para las bellotas de *Q. suber*, medido como el número de días necesarios para consumir al menos el 50% de la bellota (T₅₀); sin embargo, no se produjo apenas efecto para las bellotas de *Q. canariensis*, que fueron consumidas más rápidamente que las de *Q. suber* (F=8.08; g.l.=1; p=0.006). Estas diferencias entre especies fueron más evidentes cuando las bellotas fueron ofrecidas con el pericarpo intacto (**Figura 6.6**).

Figura 6.6 Tasa de consumo de bellotas por *T. lusitanicus* en condiciones de cautividad. Los valores de T_{50} representan el tiempo (en nº de días) necesarios para consumir al menos el 50% de la biomasa de la bellota. Las barras negras corresponden a semillas de *Q. canariensis* y las grises a *Q. suber*.



Determinación de preferencias alimenticias. Efecto de la dureza de la testa

En los experimentos de preferencias alimenticias, se obtuvieron diferentes resultados de acuerdo con el grado de accesibilidad de la semilla. Así, en los grupos en los que se ofrecieron bellotas abiertas (con los cotiledones totalmente expuestos), los escarabajos mostraron una mayor predilección por las bellotas de *Q. suber*. Desde el tercer día de muestreo, el número de bellotas con señales de depredación fue significativamente más alto en *Q. suber* que en *Q. canariensis* (**Tabla 6.5** y **Figura 6.7a**). Del mismo modo, los escarabajos consumieron una mayor proporción de biomasa en las bellotas de *Q. suber*, registrándose diferencias significativas con respecto a *Q. canariensis* tanto a los 10 días ($U=365$; g.l.=1; $p=0.0016$) como a los 20 días ($U=365$; g.l.=1; $p=0.035$) transcurridos desde el inicio del experimento (**Figura 6.7b**). En cambio, cuando las bellotas fueron ofrecidas con la cáscara intacta, no se encontraron diferencias significativas entre ambas especies, en ninguno de los dos

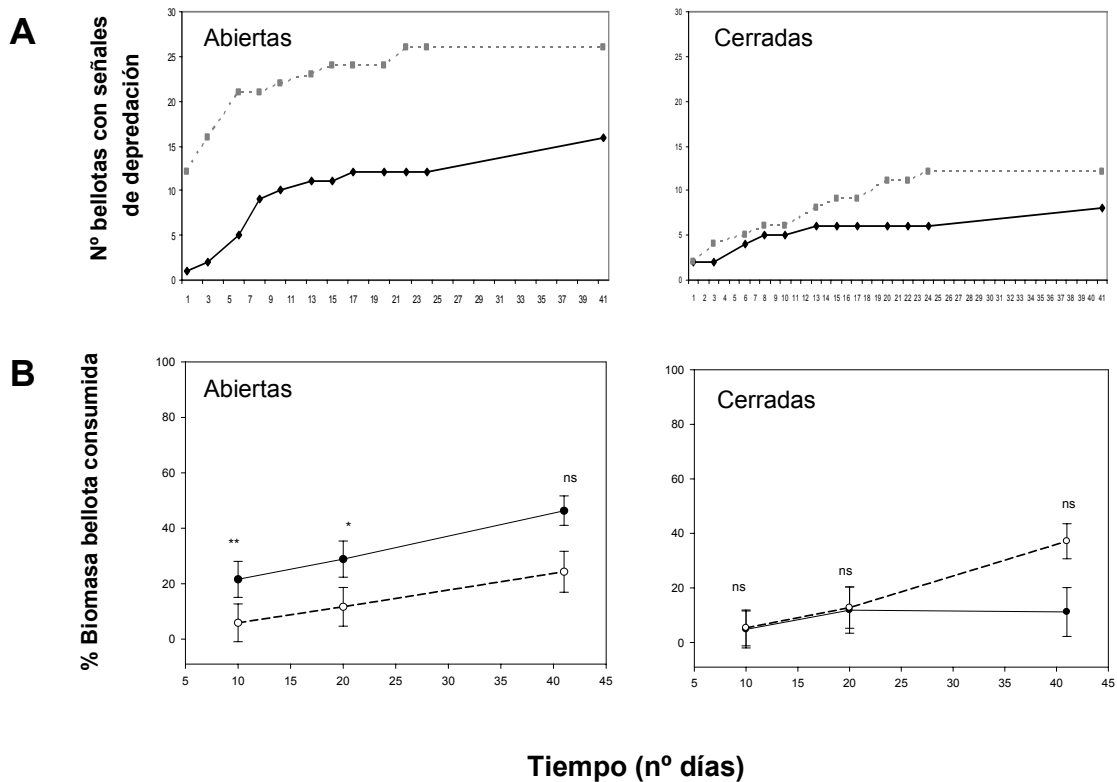
parámetros comentados con anterioridad, prácticamente durante ninguno de los censos realizados (**Tabla 6.5; Figuras 6.7a y 6.7b**).

Por otro lado, el valor medio de dureza de la testa, estimado con el micropenetrómetro, fue significativamente superior en las bellotas de *Q. suber* en comparación con las de *Q. canariensis* ($F=87.99$; g.l.=1; $p<0.001$).

Nº días	<i>Abiertas</i>		<i>Cerradas</i>	
	Wald	p	Wald	p
1	3.292	0.07	0	1
3	5.542	0.019	1.13	0.288
6	6.53	0.011	1.13	0.288
8	4.201	0.04	0.034	0.853
10	4.791	0.029	0.155	0.694
13	5.227	0.022	0.955	0.329
15	5.274	0.022	1.813	0.178
17	4.86	0.027	1.813	0.178
20	4.86	0.027	2.892	0.089
22	5.661	0.017	2.892	0.089
24	5.661	0.017	4.217	0.04
41	4.822	0.028	2.023	0.155

Tabla 6.5 Resultados del análisis de varianza, usando Modelos Lineales Generalizados, del número de bellotas que presentaron señales de depredación por *T. lusitanicus* en el experimento de laboratorio de preferencias alimenticias, en función de la especie de *Quercus*. El número de bellotas con señales de depredación fue tratado como una variable multinomial ordinal con diferentes categorías, variable según el censo. Se exponen los resultados obtenidos en los doce censos, separando ambos tipos de tratamientos: bellotas abiertas vs bellotas cerradas.

Figura 6.7 Diferencias entre especies, en el experimento de laboratorio de preferencias alimenticias, en: (A) número de bellotas que mostraron señales de depredación por escarabajos; (B) porcentaje medio de biomasa de bellota consumida. Las líneas continuas se refieren a bellotas de *Q. canariensis*, mientras que las discontinuas son referidas a bellotas de *Q. suber*. El grado de significación para el segundo parámetro, cuantificado mediante el test no paramétrico de Mann-Whitney, ha sido especificado mediante la siguiente simbología: *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, ^{ns} no significativo.



DISCUSIÓN

Thorectes lusitanicus como depredador de semillas

Este estudio documenta por primera vez cómo un coleóptero, *Thorectes lusitanicus*, que habita en un ambiente forestal con abundancia estacional de recursos (bellotas), es capaz de añadir a su dieta (básicamente coprófaga) este tipo de semillas tan nutritivas y abundantes cuando llega el otoño. Al parecer, el consumo de bellotas no

se produce únicamente cuando los excrementos de animales escasean. De hecho, otros estudios de laboratorio llevados a cabo en colaboración con la Universidad de Alicante (Verdú et al., datos inéditos) han demostrado que *T. lusitanicus* muestra mayor predilección por las semillas de *Quercus* que por los excrementos de otros animales, como de vaca o conejo. Se ha documentado además, mediante estudios experimentales en el campo, su comportamiento como enterrador y consumidor de bellotas en el suelo que, según los resultados obtenidos, no parece ser una cuestión relacionada con el sexo. Y, a través de experimentos en cautividad, se ha corroborado la capacidad depredadora, no carroñera, de esta especie de escarabajo que tiene la habilidad de roer y consumir bellotas intactas. Este descubrimiento contradice la afirmación comúnmente aceptada de que “los escarabajos peloteros no son consumidores de semillas” (Vander Wall & Longland, 2004), y confirma la excepción de *T. lusitanicus* como depredador post-dispersivo de semillas de *Quercus*.

La capacidad para consumir bellotas intactas debe implicar una serie de adaptaciones morfológicas y digestivas en esta especie de coleóptero. Estudios preliminares (Lobo & Verdú, datos inéditos) muestran que, tal y como ocurre en otras especies del mismo género adaptadas a ambientes semiáridos (Verdú & Galante, 2004), las principales adaptaciones morfológicas ocurren específicamente en la región de la boca, lo cual les permite el consumo de recursos más secos y duros. La poca información disponible sobre los hábitos tróficos de estas especies de escarabajos sugiere que tienen capacidad para alimentarse de una gran variedad de sustancias (Palestrini y Zunino, 1985). Además de la capacidad física para poder ingerir la semilla, *T. lusitanicus* debe contar con un sistema digestivo muy particular que sea capaz de procesar este tipo de alimento, rico en determinados metabolitos secundarios como los taninos. Algunos resultados preliminares en esta especie de coleóptero sugieren la existencia de una flora microbiana muy diversa, que puede ayudar a comprender su extenso nicho trófico, que incluye las bellotas de las dos quercíneas estudiadas. Será necesario estudiar con más detalle estos aspectos para conocer los cambios evolutivos que han acontecido en la anatomía, fisiología, comportamiento y ciclo de vida de esta especie de coleóptero tan enigmática.

Desde el punto de vista de los *Quercus*, la proporción de pérdidas de semillas debido a la acción de *T. lusitanicus* fue relativamente baja en comparación con la de otros depredadores (fundamentalmente roedores), que llegaron a consumir hasta un 100% de las bellotas expuestas experimentalmente en determinados micrositios (véase **capítulo 5**). Los roedores son los principales depredadores de bellotas en

bosques mediterráneos (p. ej., Díaz, 1992; Herrera, 1995; Gómez, 2003; Pérez-Ramos et al., 2004; Pulido & Díaz, 2005). Sin embargo, el impacto generado por esta especie de coleóptero sobre la regeneración natural de ambas especies de *Quercus* fue de vital importancia, tal y como será discutido más adelante.

El patrón de depredación post-dispersiva de semillas por *T. lusitanicus* fue muy variable en el espacio y en el tiempo. Por un lado, los valores más altos de manipulación de bellotas se encontraron en el exterior de las parcelas experimentales, sin exclusión de grandes herbívoros. Esto puede deberse a que los excrementos de estos ungulados suponen una de sus principales fuentes de alimentación y el medio principal (descrito hasta el momento) que utilizan para nidificar y efectuar sus puestas (Hanski & Cambefort, 1991). Así, a pesar de la relativa cercanía entre las zonas del interior y del exterior de los cercados, la naturaleza áptera de esta especie de escarabajo probablemente limitó su capacidad de desplazamiento a mayores distancias, apareciendo un efecto de cercado altamente significativo. Esta dependencia con la disponibilidad de excrementos de grandes herbívoros fue más evidente a una mayor escala espacial. Así, las tasas más altas de manipulación de bellotas por escarabajos se recogieron en la parcela experimental de *Panera*, que contaba con una carga de ungulados domésticos y salvajes mucho mayor que la parcela de *Tiradero* (donde se registraron unos valores de depredación por *T. lusitanicus* prácticamente insignificantes). En general, las poblaciones de escarabajos peloteros están reguladas por la densidad de herbívoros de la zona (p. ej., Nummelin & Hanski, 1989; Halffter et al., 1992; Davis et al., 2001). Así, los bosques que cuenten con mayor número de ungulados silvestres o domésticos probablemente contarán con poblaciones más abundantes de escarabajos peloteros (Kadiri et al., 1997) y, por tanto, una mayor proporción de bellotas serán enterradas y consumidas (total o parcialmente) por ellos. Esto fue precisamente lo que ocurrió en el área de estudio, donde la abundancia de ejemplares de *T. lusitanicus* fue significativamente menor en la muestra de bosque de *Tiradero*, que estaba excluida del ganado y contaba con una carga cinegética menos importante. Hay que tener presente que estas diferencias en el tamaño de las poblaciones de escarabajos aparecieron a pesar de que la disponibilidad de bellotas en ambos sitios fue muy parecida.

La heterogeneidad espacial del bosque es otro factor de variabilidad en la depredación de semillas por escarabajos. Aunque *T. lusitanicus* parece moverse por todo el mosaico de microhábitats que ofrece el bosque, cuando las bellotas son dispersadas equitativamente en los tres tipos de micrositos, la tasa de manipulación

por escarabajos fue mayor en aquellos localizados bajo árbol (sin matorral). Al parecer, según los resultados obtenidos en las trampas colectoras, este tipo de micrositios localizados en zonas más boscosas son los que contaron con un mayor número de esta especie de coleóptero, probablemente atraídos por la mayor disponibilidad de bellotas en el suelo. Además, una mayor abundancia de bellotas debe implicar una menor competencia por los recursos, por lo que el número de ellas depredadas por otros animales fue bastante menor. Por el contrario, en los micrositios más abiertos, donde la probabilidad de que llegue una bellota es generalmente más baja, el nivel de competencia establecido entre los diferentes agentes de depredación fue probablemente mayor (especialmente en el exterior de las mallas cinegéticas, donde los grandes herbívoros pastan libremente). En este tipo de hábitats de menor cubierta vegetal fue precisamente donde se estimó la menor abundancia de *T. lusitanicus*. Por otro lado, en las zonas de matorral localizadas bajo árbol, donde la abundancia de escarabajos fue muy elevada y la disponibilidad de bellotas también puede ser muy alta, la competencia con los roedores debió ser enormemente fuerte. Probablemente, esta razón sea la que explique los valores tan bajos encontrados en las tasas de manipulación por escarabajos en este tipo de micrositios. Es bien conocido que en los bosques mediterráneos los roedores son los principales depredadores de bellotas y su área de campeo suele quedar bastante restringida a estos micrositios de cubierta vegetal más densa, donde están más protegidos frente a los grandes depredadores (Díaz, 1992; Wada, 1993; Herrera, 1995; Kollman & Schill, 1996; Alcántara et al., 2000; Gómez et al., 2003, Pérez-Ramos et al., 2004). De acuerdo con estos resultados, también sería muy interesante estudiar en un futuro la interacción entre los roedores y esta especie de escarabajo.

En condiciones naturales, se han encontrado unas tasas de manipulación por escarabajos más altas sobre las bellotas de *Q. canariensis* que sobre las de *Q. suber*. Sin embargo, los experimentos llevados a cabo durante el período de solapamiento de ambas especies de *Quercus*, mostraron ausencia de preferencias o, incluso, mayor predilección por las bellotas de *Q. suber*. Por un lado, los resultados en el experimento de campo en el que se ofrecieron bellotas de las dos especies al mismo tiempo, mostraron unos porcentajes de manipulación muy parecidos en las dos especies de *Quercus*. Por otro lado, en el experimento de excavación de cuadros de 1 m², el número de individuos de *T. lusitanicus* que aparecieron enterrados junto con bellotas fue bastante superior bajo la copa de *Q. suber*. Además, en el experimento de laboratorio donde se ofrecieron bellotas de las dos especies con los cotiledones totalmente expuestos, los escarabajos mostraron también una mayor predilección por

Q. suber. Finalmente, en otros experimentos de laboratorio llevados a cabo en colaboración con la Universidad de Alicante (Verdú et al., datos inéditos), se ha demostrado que cuando *T. lusitanicus* es expuesto en un olfatímetro a diferentes olores se siente más atraído por el olor de las bellotas de *Q. suber* que por las de *Q. canariensis*. Por tanto, a pesar de su demostrada preferencia por las bellotas de alcornoque, las altas tasas de manipulación registradas a principios de otoño para *Q. canariensis*, parecen estar más relacionadas con la fenología diferencial en la caída de bellotas al suelo (véase **capítulo 4**). Así, *Q. canariensis* comienza a desprenderse de sus frutos desde principios de otoño, momento en el cual los escarabajos parecen estar más activos. En cambio, las bellotas de *Q. suber* caen al suelo mucho más tarde, casi entrado ya el invierno, cuando las temperaturas son más bajas y los escarabajos ven reducida su actividad, lo cual probablemente sea la causa principal de sus menores tasas de manipulación.

La gran atracción que parece mostrar esta especie de coleóptero por las bellotas de las dos quercíneas estudiadas, se vuelve a poner de manifiesto en los modelos que han sido calculados para explicar la abundancia de escarabajos en el área de estudio. Así, la disponibilidad de bellotas fue la variable que individualmente presentó una mayor capacidad explicativa, además de su interacción con el sitio de bosque así como con la especie de *Quercus*. Sin tener en cuenta los datos de *Tiradero*, la abundancia de *T. lusitanicus* mostró una relación curvilínea con el número de bellotas, apareciendo los valores más altos a unas densidades intermedias. Estos puntos se correspondían precisamente con los cuadros localizados bajo aquellos ejemplares de *Q. suber* que presentaron una mayor densidad de bellotas. Separando ambas especies, la abundancia de escarabajos estuvo positivamente correlacionada con la disponibilidad de bellotas sanas de *Q. suber*, pero no con las de *Q. canariensis*. Sería interesante estudiar en el futuro los mecanismos que explican la mayor predilección de los escarabajos por las bellotas de *Q. suber* en comparación con las de *Q. canariensis*. Por una parte, (como se ha discutido en el **capítulo 5** para otros depredadores) existe un efecto atractivo del mayor tamaño de sus semillas; por otra, probablemente presenten un menor contenido en metabolitos secundarios de defensa, como los taninos (a pesar de que la resistencia física de su testa es mayor); y, por último, deben presentar compuestos volátiles que son percibidos por la antenas olfativas de *T. lusitanicus*, que los identifican como alimento de mejor calidad.

***Thorectes lusitanicus* como dispersor de semillas**

El comportamiento innato que presentan muchos coleópteros coprófagos de enterrarse junto con porciones de excrementos bajo el suelo parece ser que está relacionado con la competencia por los recursos, la protección frente a condiciones adversas y la reducción del riesgo de ser devorado por sus depredadores (Hanski & Cambefort, 1991). Otros autores han documentado, en bosques tropicales, el papel de algunos “escarabajos peloteros” como dispersores secundarios de semillas (previamente ingeridas por los herbívoros), que son enterradas junto con las heces que las contienen y, de esta forma, quedan más protegidas frente a los depredadores (p. ej., Andresen, 2003; Vander Wall & Longland, 2004). En el caso concreto de *T. lusitanicus*, se mantiene el comportamiento enterrador e incluso, ocasionalmente, puede llegar a rodar a poca distancia algunas porciones de excrementos, ayudándose de sus patas delanteras. Este mismo comportamiento es el que parece seguir con la bellota, aunque en este caso la semilla es activamente enterrada por el escarabajo y no pasivamente junto con las heces. El efecto positivo para la regeneración de las quercíneas estudiadas es que siempre existe una pequeña proporción de esas bellotas previamente enterradas que no llega a ser consumida por completo, pudiendo llegar a emerger y establecerse como plántula. Un caso similar es el estudiado para algunas aves y roedores, que juegan un doble papel como depredadores y dispersores de semillas, y es aceptado que esa pequeña proporción de semillas viables que entierran en el suelo pero después olvidan es crucial para la dinámica y mantenimiento de las poblaciones de árboles (p. ej., Díaz, 1992; Gómez, 2003).

En este estudio, la proporción de “enterramientos positivos” fue significativamente diferente si comparamos ambas especies de *Quercus*, lo cual conllevó profundas implicaciones demográficas. Una vez enterrada en el suelo, la probabilidad de que una bellota sea consumida totalmente o casi por completo por estos escarabajos fue mucho más alta para *Q. canariensis* que para *Q. suber*, encontrándose en este último caso una mayor proporción de bellotas manipuladas pero con el embrión intacto (manteniendo su capacidad germinativa). Estas diferencias entre especies en la tasa de consumo de bellotas podría ser también consecuencia de la mayor actividad que presentan los escarabajos durante el período de máxima disponibilidad de bellotas de *Q. canariensis* en el suelo. Además, los experimentos de laboratorio han demostrado que este hecho también puede ser explicado por la mayor dureza de la cáscara que presentan las bellotas de *Q. suber*. Así, la mayor predilección por las bellotas de alcornoque se vio compensada por la mayor dureza de

su cáscara, viéndose contrarrestadas las diferencias entre ambas especies cuando las bellotas fueron ofrecidas completamente intactas. La principal consecuencia para la regeneración de los *Quercus* es que, a pesar de haberse encontrado unas tasas de manipulación más altas para *Q. canariensis*, probablemente debido a su caída de frutos más temprana, la proporción de bellotas enterradas con el embrión intacto, que llegaron a establecerse como plántulas, fue prácticamente la mitad que para *Q. suber*. Así, una de cada 100 bellotas dispersadas de *Q. canariensis* fueron enterradas por escarabajos y dieron lugar a una plántula, comparado con dos de cada 100 bellotas en el caso de *Q. suber*. Estos resultados demuestran el importante papel ejercido por *T. lusitanicus* como dispersor secundario de bellotas en ambas especies de *Quercus*.

Este efecto positivo que parece ejercer *T. lusitanicus* sobre la regeneración natural de las dos quercíneas de estudio se ve intensificado si tenemos en cuenta el bajo número de plántulas emergidas en la zona debido, en gran parte, a las altas tasas de depredación registradas por acción de diferentes animales (fundamentalmente roedores). En este aspecto, es interesante resaltar que una importante proporción de estas plántulas procedieron de bellotas que previamente habían sido enterradas y manipuladas por escarabajos. Aunque este efecto parece ser más evidente en el caso de *Q. suber*, los escarabajos también ejercieron una labor importante para *Q. canariensis*. Así, debido al menor número de plántulas de esta especie censadas en los experimentos, el porcentaje de ellas que procedieron de la manipulación por escarabajos fue también muy elevado. La menor abundancia de plántulas de *Q. canariensis* pudo ser también consecuencia de su menor capacidad germinativa, tal y como será discutido en el **capítulo 7**.

Por tanto, desde el punto de vista de los *Quercus*, estos escarabajos no sólo actúan como depredadores post-dispersivos de bellotas en el área de estudio, sino también como auténticos dispersores secundarios. Así, una pequeña proporción de las bellotas enterradas no fueron consumidas por completo (con mayor probabilidad para *Q. suber* que para *Q. canariensis*), lo cual supuso una ventaja en la protección frente a otros depredadores, así como favoreció la emergencia y posterior supervivencia de plántulas. Esta peculiar y novedosa interacción, encontrada en un bosque mediterráneo del sur de España, entre un “escarabajo pelotero” (*Thorectes lusitanicus*) y dos especies de quercíneas (*Q. suber* y *Q. canariensis*) es una aportación interesante para el conocimiento de las complejas interacciones entre la biodiversidad y el funcionamiento de estos ecosistemas.

BIBLIOGRAFÍA

- Akaike, H. 1992. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. En: *Breakthroughs in statistics*, pp. 610-624, Kotz S. & Jonson, N (ed.). Springer-Verlag.
- Alcántara, J., Rey, P.J., Sánchez-La Fuente, A.M. & Valera, F. (2000) Early effects of rodents post-dispersal seed predation on the outcome of the plant-seed disperser interaction. *Oikos*, **88**, 362-370.
- Andresen, E. (1999) Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rainforest. *Biotropica*, **31**, 145-158
- Andresen, E. (2003) Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography*, **26**, 87-97
- Bairlein F. & Gwinner E. (1994) Nutritional mechanisms and temporal control of migratory energy accumulation in birds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **14**, 187-215.
- Davis, A. J et al. (2001) Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 593-616.
- Díaz, M. (1992) Rodent seed predation in cereal crop areas of central Spain: effects of physiognomy, food availability, and predation risk. *Ecography*, **15**, 77-85.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. (1991) Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetle (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **7**, 459-474.
- Feer, F. (1999) Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, **15**, 129-142.
- Gómez, J.M. (2003) Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in an heterogeneous landscape. *Ecography*, **26**, 573-584.
- Gómez, J.M, García, D. & Zamora, R. (2003) Impact of vertebrate acorn and seedling predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management*, **180**, 125-134.
- Halffter, G., Favila, M. E. and Halffter, V. (1992) A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forest and derived ecosystems. *Folia Entomol. Mex.*, **84**, 131-156.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. (1991) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, EE UU.
- Harper, J.L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Herrera, J. (1995) Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). *For. Ecol. Manage.*, **76**, 197-201.
- Jordano, P. & Schupp, E.W. (2000) Seed disperser effectiveness: The quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs*, **70** (4), 591-615.

- Kadiri, N., Lobo, J.M., & Lumaret, J.P. (1997) Conséquences de l'interaction entre préférences pour l'habitat et quantité de ressources trophiques sur les communautés d'insectes coprophages (Coleoptera, Scarabaeidae). *Acta Oecologica*, **17**, 107-119.
- Klemperer, H. G. & Lumaret, J. P. (1985) Life-cycle and behavior of the flightless beetles *Thorectes-sericeus* Jekel, *Thorectes-albarracinus* Wagner, and *Thorectes-laevigatus-cobosi* Baraud (Col-Geotrupidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, **21**, 425-431.
- Kollman, J., Schill, H.P. (1996) Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio*, **125**, 193-205.
- Lobo, J. M., Martín Piera, F. & Veiga, C. M. (1988) Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Rev. Ecol. Bio. Sol.*, **25 (1)**, 77-100.
- López-Colón, J. I. (1981) Contribución al conocimiento del género *Thorectes* Mulsant, 1842 (Coleoptera Scarabaeoidea). *Thorectes baraudi*, nueva especie española. *Nou. Rev. Ent.*, **11 (3)**, 277-286.
- López-Colón, J.I. (1995) El género *Thorectes* Mulsant, 1842 (Coleoptera Scarabaeoidea, Geotrupidae) en la fauna europea. *Giornale Italiano di Entomologia*, **7**, 355-388.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. (1989) *Generalized linear models*. Chapman and Hall, Londres, Inglaterra.
- Martín-Piera, F. & López-Colón, J.I. (2000) Coleoptera, Scarabaeoidea I. En: *Fauna Ibérica*, vol. 14, Ramos, M.A. et al., (ed.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, España.
- Nummelin, M. & Hanski, I. (1989) Dung beetles of the Kibale forest, Uganda; comparison between virgin and managed forest. *Journal of Tropical Ecology*, **5**, 349-352.
- Palestrini C. & Zunino, M. (1985) Osservazioni sul regime alimentare dell'adulto di alcune specie del genere *Thorectes* Muls. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, **3**, 183-190.
- Pérez-Ramos, I.M., Domínguez, M.T. & Marañón, T. (2004) Depredación de semillas de alcornoque (*Quercus suber*) y quejigo (*Q. canariensis*): una aproximación experimental. *Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural*, **4**, 175-180
- Pulido, F.J. & Díaz, M. (2005) Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Écoscience*, **12**, 92-102
- Shepherd, V.E. & Chapman, C.A. (1998) Dung beetles as secondary seed disperser: impact on seed predation and germination. *Journal of Tropical Ecology*, **14**, 199-215.

- Vander Wall, S.B. & Longland, W.S. (2004) Diplochory: are two seed dispersers better than one? *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 155-161.
- Veiga, C. M., Lobo, J. M. & Martín-Piera, F. (1989) Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). II: Análisis de efectividad. *Rev. Ecol. Bio. Sol.*, **26 (1)**, 91-109.
- Verdú, J.R. & Galante, E. (2004) Behavioural and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Natural History*, **38**, 705–715.
- Vulinec, K. (2000) Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), monkeys, and conservation in Amazonia. *Florida Entomologist*, **83**, 229-241.
- Wada, N. (1999). Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitat to acorn-feeding rodents. *Oecologia*, **94**, 403-407.



CAPÍTULO 7



Ecología comparada de plántulas

INTRODUCCIÓN

Las especies de árboles pueden diferir en sus respuestas a los recursos del medio durante las distintas fases de sus ciclos de vida. Para una misma especie, las condiciones óptimas en una determinada fase del ciclo regenerativo pueden ser menos apropiadas que en otras, generándose en estos casos conflictos demográficos (p. ej., Schupp, 1995; Battaglia et al., 2000). Las respuestas diferenciales que ofrecen las especies a la heterogeneidad ambiental pueden definir nichos de regeneración específicos, que favorecen la coexistencia de las especies (Grubb, 1977; Pacala & Tilman, 1994; Marañón et al., 2004), a veces promovida por compromisos (*trade-offs*) ontogénicos a lo largo de sus ciclos de vida (Baraloto et al., 2005).

La intensidad lumínica que llega a nivel del sotobosque (p. ej., Kobe, 1999; Nicotra et al., 1999) y la disponibilidad de agua y nutrientes (p. ej., Coomes & Grubb 2000; Kobe, 2006) parecen ser los principales factores que condicionan la regeneración de las especies leñosas en sistemas forestales. La escasez de agua impuesta por la severidad del verano ha sido descrita como una de las causas principales de mortalidad de plántulas en bosques mediterráneos (p. ej., Herrera et al., 1994; Lloret et al., 1999; Marañón et al., 2004; Pulido & Díaz, 2005). Las plántulas de algunas especies aprovechan las condiciones más sombrías aportadas por la cubierta vegetal pre-existente para mitigar el estrés ocasionado por la sequía estival (Callaway, 1995; Callaway et al., 2003; Castro et al., 2002; Quero et al., 2006). Sin embargo, este efecto facilitador sólo se da cuando la disponibilidad de agua supera la limitación impuesta por la falta de luz en el balance de carbono (Aranda et al., 2005). Por el contrario, algunos autores proponen que la sombra agrava el efecto adverso de la falta de agua (“sombra seca”), al verse reducida la capacidad de la plántula para desarrollar mecanismos de tolerancia a la sequía bajo condiciones de baja irradiancia (Augé et al., 1990; Abrams & Mostoller, 1995; Aranda et al., 2001).

Numerosos estudios han documentado ampliamente los efectos adversos de la sequía estival en ecosistemas mediterráneos (p. ej., García, 2001; Castro et al., 2004; Castro et al., 2005; Pulido & Díaz, 2005), pero apenas se ha investigado el papel que juega sobre la regeneración natural el exceso de agua en el suelo durante la época lluviosa. En los bosques del área de estudio (de clima mediterráneo subhúmedo), las precipitaciones pueden llegar a ser muy abundantes durante el otoño y la primavera, apareciendo con relativa frecuencia determinadas áreas sometidas a períodos

intermitentes de encharcamiento (especialmente en suelos con textura predominantemente arcillosa). El exceso continuado de agua en el suelo provoca un impacto negativo sobre las plantas terrestres, al reducir la tasa de difusión de gases y generar unas condiciones de anoxia (Jackson, 1985; Armstrong W, 2002), que dificultan el aporte de oxígeno a las raíces e inhiben las tasas de respiración y fotosíntesis (Pezeshki, 1994; Voeselek et al., 2006). En bosques de clima templado, próximos a zonas pantanosas, el proceso de encharcamiento que sufre el suelo como consecuencia de los períodos de inundación, es uno de los principales “cuellos de botella” para la regeneración de muchas especies leñosas (Streng et al., 1989; Jones & Sharitz, 1998; Kevin & Brooks, 2003; Sakio, 2005; Trowbridge et al., 2005; Battaglia & Sharitz, 2006). En ambientes de tipo mediterráneo, la limitación por encharcamiento también es importante en la regeneración de bosques de ribera y zonas inundables, pero no se ha descrito como condicionante general del reclutamiento de las poblaciones de árboles.

Las especies de árboles pueden diferir además en su respuesta a la heterogeneidad de los recursos, debido a la variabilidad existente entre ellas en determinados rasgos biológicos (p. ej., Pacala and Tilman 1994). Por ejemplo, la variación en la biomasa de la semilla refleja la cantidad de reservas de las que dispone el embrión para poder soportar condiciones adversas durante el establecimiento temprano de las plántulas (p. ej., Seiwa & Kikuzawa, 1996; Seiwa, 2000; Baraloto et al., 2005). Por otro lado, el tiempo que transcurre desde la germinación de la semilla hasta la emergencia de la plántula (tiempo de emergencia) puede ser también muy variable entre especies, pudiendo afectar tanto al crecimiento como a su supervivencia (Jones et al., 1997; Seiwa, 2000; Verdú & Traveset, 2005).

Mediante siembras experimentales en el campo, en este capítulo se ha estudiado el efecto de los principales factores que condicionan la regeneración, en las diferentes fases del estadio de semilla-plántula (germinación, emergencia y supervivencia), de las dos especies principales de *Quercus* que coexisten en el bosque. De manera complementaria, mediante experimentos de laboratorio, se ha evaluado el impacto del encharcamiento sobre las primeras fases del ciclo regenerativo de ambas especies.

Objetivos

Los principales objetivos que se han abordado en el presente capítulo son:

1. Evaluar cómo afectan los principales factores del medio físico, en particular: la disponibilidad de luz, la humedad del suelo - tanto en verano (defecto) como en la época lluviosa (exceso) - y el grado de compactación del mismo, al éxito en las diferentes fases del reclutamiento de las dos especies de *Quercus* estudiadas.
2. Testar si la biomasa inicial de la semilla y el tiempo de emergencia interfieren sobre la respuesta de las dos especies a dichos factores abióticos.
3. Analizar, mediante experimentos de laboratorio, el efecto del encharcamiento sobre los procesos de germinación y crecimiento de la radícula.
4. Comprobar si las dos especies coexistentes en la zona de estudio difieren en su respuesta a los gradientes de los recursos (luz y agua).

Para conseguir estos objetivos, se han calibrado modelos de germinación, emergencia y supervivencia de plántulas a lo largo de un gradiente de luz y disponibilidad de agua, y se han empleado herramientas de estadística clásica para comparar el éxito de cada fase en los diferentes microsítios.

MATERIAL Y MÉTODOS

Diseño experimental

Germinación, emergencia y supervivencia de plántulas en condiciones de campo

Para evaluar cómo los principales factores abióticos condicionan el éxito en las fases de germinación, emergencia y supervivencia de plántulas en las dos especies de *Quercus*, se llevaron a cabo una serie de siembras experimentales en el sitio de bosque de *Panera* (descripción detallada del sitio en **capítulo 1**). Las bellotas fueron recolectadas en las inmediaciones de la zona experimental, procedentes de varias plantas-madre, con el fin de recoger un alto grado de variabilidad genética. Se utilizó una muestra de bellotas completamente sanas, desechándose (por el método de flotabilidad) aquellas que aparecían resacas o con síntomas de infestación por larvas (Gribko & Jones, 1995). Hasta el momento en que se produjo la siembra, las bellotas permanecieron almacenadas en una cámara fría (a una temperatura constante de 2-4 °C), estratificadas en bandejas de plástico usando vermiculita como material inerte, y provistas de humedad suficiente para evitar su desecación. A finales de diciembre de 2003, las bellotas fueron distribuidas en 60 unidades experimentales, separadas en tres tipos de micrositos, que juntos recogían un amplio gradiente de disponibilidad lumínica: i) abiertos (30-90% de luz), ii) bajo árbol, sin matorral (sombra intermedia: 16-30%) y iii) bajo árbol y denso matorral (sombra: 5-15%). El matorral utilizado estaba compuesto fundamentalmente por *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea latifolia*, *Smilax aspera* y *Erica scoparia*, que son las especies arbustivas que predominan en el área de estudio. Cada unidad experimental estaba compuesta por diez bellotas de *Q. canariensis* y diez bellotas de *Q. suber*, agrupadas de cinco en cinco, y protegidas de los depredadores mediante el uso de jaulas de alambre (de 25x25x25 cm y luz de malla de 1.3 cm). Las cuatro jaulas que componen cada unidad se colocaron semienterradas en el suelo y separadas unas de otras por una distancia aproximada de 1 m. En total, se sembraron 600 bellotas de cada especie, que previamente habían sido marcadas y pesadas individualmente, con una precisión de 0.01 g (**Lámina 7.1**).

Para evaluar la sensibilidad de cada especie a lluvias episódicas estivales, la mitad de las plántulas (dos de las cuatro jaulas de cada unidad), fueron regadas durante los tres meses de verano (julio-septiembre), añadiendo dos litros de agua por cada jaula (equivalente a unos 33 mm de precipitación) cada quince días

aproximadamente. El resto de plántulas quedaron como control, recibiendo únicamente la cantidad de agua aportada por las lluvias de forma natural. En ecosistemas mediterráneos, existe una enorme variabilidad interanual en el nivel de precipitaciones, apareciendo años atípicamente lluviosos (con lluvias episódicas de verano, como el simulado en este trabajo mediante el sistema de riego), seguidos de años más secos (Rumney, 1998; Rodó & Comín, 2001).



Lámina 7.1 Ejemplo de unidad experimental de sombra densa (A) y detalle de jaula con plántulas de *Q. canariensis* (B y C).

La emergencia y supervivencia de plántulas fue monitorizada periódicamente (cada quince días), desde la fecha en que se produjo la siembra hasta octubre de 2004. Posteriormente se llevaron a cabo dos censos adicionales: uno en febrero de 2005 (un año después de la emergencia) y otro en octubre de 2005 (después del segundo período estival). Se consideró que la plántula estaba muerta cuando carecía de hojas verdes y presentaba el tallo quebradizo. En algunos casos, algunas plántulas con la parte aérea seca (consideradas aparentemente como muertas) se recuperaron y rebrotaron después del verano, por lo que fueron re-categorizadas nuevamente como vivas.

La germinación de bellotas fue testada indirectamente. Después del verano, las bellotas no emergidas fueron desenterradas del interior de las jaulas para ver si habían emitido o no una radícula. De este modo, la probabilidad de germinación fue estimada a partir de la suma de las bellotas emergidas más aquéllas que habían germinado pero sin llegar a emitir ningún tallo aéreo. Las pocas bellotas que, a pesar del uso de jaulas de exclusión, no habían escapado de los depredadores (fundamentalmente escarabajos), fueron excluidas de los análisis. En unos pocos casos (el 5.7% en *Q. canariensis* y el 9.7% en *Q. suber*), las bellotas habían germinado en la bolsa antes de ser sembradas, las cuales obviamente no fueron incluidas en los cálculos de las tasas de germinación.

La disponibilidad de luz y el grado de cubierta vegetal en cada unidad experimental fue cuantificada mediante el análisis de fotografías hemisféricas (ver detalles metodológicos en **capítulo 2**). En total, se tomaron dos fotografías en cada unidad (una por cada tratamiento de riego) a 0.5 m del suelo aproximadamente. Para cuantificar el grado de cubierta vegetal se utilizó el valor de LAI efectivo (*Leaf Area Index*). Como medida representativa de la disponibilidad de luz se utilizó el GSF (*Global Site Factor*), expresado en unidades de porcentaje de luz total. Además, la intensidad lumínica a nivel del sotobosque fue cuantificada en cada unidad experimental mediante el uso de sensores de radiación fotosintéticamente activa (PAR) y de rojo-rojo lejano (R/FR).

La humedad del suelo fue medida en cada unidad experimental como porcentaje de contenido volumétrico de agua, utilizando un sensor de humedad tipo TDR (*Time Domain Reflectometry*; Campbell Scientific, Inc), con varillas de 12 cm de profundidad (ver detalles metodológicos en **capítulo 2**). En total, se tomaron cuatro medidas por unidad (una por cada jaula), durante tres épocas del año diferentes: invierno, primavera y verano. Para los análisis, se utilizaron los valores máximos y mínimos de humedad alcanzados durante todo el año de muestreo, el valor medio de la época lluviosa, así como el rango de oscilación (diferencia entre las medias de los períodos húmedo y seco). Además, durante los censos quincenales, también se anotó si la unidad experimental estaba encharcada o mostraba indicios de haberlo estado recientemente.

La compactación del suelo (expresada en MPa) fue medida en cada punto mediante el uso de un penetrómetro (*Penetrologger*, Eijkelkamp Agriserch Equipment,

Giesbeek, Holanda), que permite obtener una curva de compactación de 60 cm de profundidad. En total, se tomaron dos medidas por cada unidad experimental (una por cada tratamiento de riego), durante la primavera del 2005. Para los análisis, se calcularon los valores de compactación mínima y máxima, el valor medio de todo el perfil, el grado de compactación superficial (primeros 20 cm), así como la profundidad máxima del suelo (alcanzada por el aparato).

Efecto del encharcamiento sobre la germinación de bellotas en laboratorio

Para estudiar el efecto del exceso de agua sobre la viabilidad de semillas en las dos especies de *Quercus* estudiadas, se llevó a cabo un sencillo experimento de laboratorio con bellotas procedentes del mismo área de estudio. Una vez en el laboratorio, una muestra de las bellotas fue colocada en bandeja de plástico, enterrada en arena, y sumergida completamente en agua destilada durante un período de tiempo determinado. En función del tiempo de inmersión en agua, se establecieron tres categorías de encharcamiento (E-15, E-30 y E-60, según la bellota hubiera permanecido: 15, 30 ó 60 días bajo agua, respectivamente) y una categoría "Control", correspondiente a bellotas que no habían sido sumergidas. Terminado el período de inmersión, para cada categoría o tratamiento, se eligieron al azar cuatro grupos de 20 bellotas, que fueron colocadas sobre bandejas de plástico de 48x33x10 cm, semienterradas en la arena y separadas unas de otras a una distancia fija de 7 cm aproximadamente. El fondo de cada bandeja estaba cubierto con una capa de unos 8 cm de espesor, compuesta por arena de material inerte (sílice pura). Para evitar el ataque de hongos, todas las bellotas seleccionadas fueron desinfectadas mediante un lavado previo con hipoclorito sódico al 2% y, posteriormente, fueron tratadas mediante un fungicida comercial, diluido en agua, a base de oxiclورو de cobre al 50%. Inicialmente, se obtuvo el peso exacto de cada bellota con una precisión de 0.01 g. Las bandejas fueron trasladadas a una cámara de cultivo, donde permanecieron durante 28 días en condiciones controladas de oscuridad y temperatura constante (condiciones óptimas para la germinación). La temperatura media en el interior de la cámara fue 18.7 °C y la humedad relativa del aire se mantuvo en torno al 90%. Ambos parámetros fueron medidos utilizando un registrador continuo de temperatura y humedad para intemperie (modelo *Pro Series*, Hobo Onset, EEUU). Con el fin de mantener unas condiciones óptimas de humedad para las semillas, las bandejas fueron regadas periódicamente (cada 2 ó 3 días aproximadamente), añadiendo una cantidad fija de agua destilada (10 ml) en el entorno inmediato de cada una de las bellotas.

Las bellotas fueron revisadas periódicamente (cada 2 ó 3 días aproximadamente) con el fin de detectar el momento exacto en el cual tuvo lugar su germinación, considerado cuando la radícula sobresalía de la bellota unos 2 mm. Transcurridos 28 días desde su colocación en la cámara, se separó la radícula de las bellotas que habían germinado y se midió, utilizando un calibre digital, la longitud máxima alcanzada por cada una de ellas. Además, las radículas fueron secadas en la estufa (durante al menos 48 horas a 60° C) y posteriormente pesadas utilizando una balanza de precisión de 0,0001 g.

Análisis de datos

Diferencias entre micrositios

En primer lugar, la normalidad de las variables del medio físico (LAI, humedad del suelo y los diferentes parámetros relacionados con la luz y la compactación del suelo) fue explorada mediante el test de Kolmogorov-Smirnov y el grado de ajuste de los gráficos de probabilidad Normal (*Normal Probability Plots*). Aquellas variables no ajustadas a una distribución Normal con homogeneidad de varianzas (radiación PAR y GSF) fueron transformadas mediante función logarítmica. Las diferencias entre los tres tipos de micrositios fueron determinadas mediante el test de análisis de varianzas (ANOVA de una vía) y, posteriormente, mediante el test de Tukey.

Para evaluar el éxito de cada fase en función del tipo de micrositio se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (GLZ: McCullagh & Nelder, 1989). La probabilidad de que una bellota germine, emerja como plántula o sobreviva (el primer o el segundo verano) fue tratada como una variable ordinal de tipo binomial (1 = transición exitosa a la siguiente fase, 0 = no transición), asumiendo una función *link* de tipo logarítmica.

Factores que condicionan el reclutamiento durante el estadio de semilla-plántula

Cada fase del reclutamiento fue modelizada independientemente como función de los factores abióticos, así como del peso de la bellota y el tiempo de emergencia. En esta secuencia demográfica, la germinación fue analizada para todas las bellotas sembradas, exceptuando aquéllas que fueron depredadas o aquéllas que germinaron durante el período de almacenamiento (N=552 para *Q. canariensis*, N=526 para *Q. suber*). La emergencia de plántulas fue analizada para todas las bellotas germinadas

(N=288 para *Q. canariensis*, N=414 para *Q. suber*), y la supervivencia durante el primer año para todas las emergidas (N=220 para *Q. canariensis*, N=303 para *Q. suber*). En todos los modelos se trató a cada bellota o plántula como una observación diferente, asignándole a cada una de ellas los diferentes recursos abióticos, cuantificados a nivel de jaula (humedad del suelo) o a nivel de unidad experimental, con dos réplicas (luz y compactación del suelo).

1. Modelos de germinación de semillas y emergencia de plántulas

Mediante métodos de máxima verosimilitud, se ajustaron modelos de germinación y emergencia, tanto lineares como no lineares, para cada especie de *Quercus*. Estos procesos pueden ser descritos mediante una distribución binomial, cuya función de verosimilitud viene dada por la ecuación:

$$(1) \quad L = \prod_{i=1}^{N-D} p_i^{y_i} \prod_{i=1}^D (1-p_i)^{1-y_i}$$

donde N es el número de individuos que comienzan cada fase, D es el número de semillas o plántulas que no superan con éxito la fase (no germinación o no emergencia), y_i es la observación experimental de éxito ($y_i = 1$) o fracaso ($y_i = 0$) para el individuo i , y p_i es la probabilidad de germinación o emergencia.

2. Modelos de supervivencia de plántulas

En esta fase del ciclo se utilizó la combinación de análisis de supervivencia con métodos de máxima verosimilitud con el fin de parametrizar modelos de supervivencia de plántulas (durante el primer año) en función de factores abióticos (adaptado de Kobe et al., 2002). De manera análoga a la función de distribución para una variable binomial, la función de máxima verosimilitud para una distribución continua de tiempos de supervivencia viene dada por la ecuación:

$$(2) \quad L = \prod_{i=1}^D f(t_i; \phi) \prod_{i=1}^{N-D} S(c_i; \phi)$$

donde la contribución a la verosimilitud de una plántula que muere en un tiempo t es $f(t_i; \phi)$ y la contribución de una plántula que sobrevive hasta un tiempo c viene dada por la función $S(c; \phi)$; ϕ es un vector de distintos parámetros; D representa el número de individuos muertos; y $N - D$ es el número de plántulas supervivientes después de un tiempo c (Cox & Oaks, 1984). Usando una distribución exponencial de tiempos de supervivencia, que es apoyada por la mortalidad de plántulas en cada intervalo, la función de verosimilitud viene dada por la ecuación:

$$(3) \quad L = \prod_{i=1}^D M(x, \phi) e^{-tM(x, \phi)} \prod_{i=1}^{N-D} e^{-cM(x, \phi)}$$

donde $M(x, \phi)$ o función de riesgo (*hazard*) es especificada en términos de un vector de variables explicativas y un conjunto de parámetros ϕ . Así, la probabilidad de supervivencia de plántulas a lo largo de un intervalo t es calculada a través de la ecuación:

$$(4) \quad P_{survival} = e^{-tM(x, \phi)}$$

3. Selección de modelos y bondad de ajuste

Para cada especie de *Quercus*, se especificaron las probabilidades de germinación de bellotas y emergencia de plántulas (p_i en la Ecuación 1), así como la tasa de riesgo (*hazard*) $M(x, \phi)$, como funciones de factores abióticos (luz, humedad y compactación del suelo). Además, también se evaluó la influencia del peso de la semilla y el tiempo de emergencia sobre estos procesos. Todos los modelos fueron ajustados a diferentes formas funcionales, que recogen un alto rango de posibles respuestas: linear, exponencial, logística, Michaelis-Menten y potencial (ver ecuaciones en **capítulo 5**). Este tipo de aproximación puede ser utilizado para identificar ejes estratégicos a través de los cuales las especies se diferencian (p. ej., Pacala et al., 1996; Kobe, 1999).

Además, se ajustaron modelos de regresión para analizar cómo los diferentes factores abióticos afectaron al tiempo de emergencia. En este caso, se asumió una distribución *gamma* para los tiempos de emergencia, definida a partir de un parámetro de forma (n). La media de esta distribución fue especificada como función de los distintos factores abióticos, usando las mismas formas funcionales anteriormente especificadas.

En primer lugar, se calcularon modelos independientes para cada factor y forma funcional. Posteriormente, se calcularon modelos de dos factores, que incluían tan sólo aquéllos que proporcionaron los mejores ajustes cuando fueron evaluados individualmente. El efecto del tratamiento de riego sobre la supervivencia de plántulas fue evaluado, en primer lugar, usando todo el conjunto de datos para identificar los mejores predictores y, posteriormente, comparando este modelo general (sin hacer distinción entre plántulas regadas y plántulas control) con modelos específicos para cada tratamiento de agua.

Todos los modelos fueron parametrizados a través de la estimación de máxima verosimilitud (Edwards, 1992), usando un algoritmo de optimización de parámetros "simulation annealing" (Metropolis et al., 1953; Chib & Greenberg, 1995). Además, se estimaron las regiones de confianza al 95% para cada uno de los modelos, que son equivalentes a los intervalos de confianza pero usados en conjunción con los métodos de verosimilitud (Hilborn & Mangel, 1997). Los diferentes modelos fueron comparados entre sí mediante el criterio de información de Akaike (AIC), específicamente mediante la diferencia ΔAIC , que es definida para cada modelo $_i$ como: $AIC_i - AIC$ mínimo (Akaike, 1992). El modelo mejor ajustado presentó el valor mínimo de AIC, por lo que $\Delta AIC = 0$. Aquellos modelos con un valor ΔAIC comprendido entre 0 y 2 fueron considerados equivalentes y con alto respaldo empírico (*empirical support*); aquéllos con valores de ΔAIC comprendidos entre 4 y 7 indicaron un menor respaldo empírico; y, finalmente, aquellos modelos con $\Delta AIC > 10$ fueron rechazados al contar con un respaldo empírico poco importante (Burnham & Anderson, 2002).

Todos los modelos y algoritmos numéricos fueron ejecutados en programas escritos en C (Borland Internacional Inc. 1996, versión 5.01) (Urbieta, inédito).

Efecto del encharcamiento sobre la germinación de bellotas

La probabilidad de que una bellota germine fue tratada como una variable ordinal de tipo binomial (1 = germinación exitosa, 0 = no germinación), asumiéndose una función *link* de tipo logarítmica. Las diferencias entre los distintos tratamientos fueron evaluadas mediante Modelos Lineales Generalizados (GLZ: McCullagh & Nelder, 1989).

Para analizar el efecto del encharcamiento sobre el tiempo requerido por la bellota para germinar y sobre diferentes parámetros del crecimiento de la radícula (longitud y peso seco final, así como tasa de crecimiento en longitud y biomasa), se llevó a cabo un análisis de covarianza (ANCOVA), incluyendo como covariable el peso inicial de la bellota. Las diferencias específicas entre los cuatro tipos de tratamientos fueron evaluadas mediante el test de *Tukey*. La tasa de crecimiento de la radícula fue calculada dividiendo la longitud o el peso seco final alcanzado entre el número de días comprendido entre el momento de la germinación y el final del experimento. Las variables dependientes fueron previamente transformadas mediante logaritmo o raíz cuadrada, hasta ser ajustadas a una distribución Normal con homogeneidad de varianzas. Para explorar la normalidad, se utilizó el test de Kolmogorov-Smirnov así como la visualización de los gráficos de probabilidad Normal (*Normal Probability Plots*).

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo usando el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft, 2001).

RESULTADOS

Las dos especies de *Quercus* divergieron sustancialmente en las diferentes fases demográficas estudiadas. *Q. canariensis* mostró una tasa final de germinación mucho más baja (47.23%) que *Q. suber* (71.56%). Por el contrario, la tasa de supervivencia de plántulas fue mayor para *Q. canariensis* (47.09% y 66.67% para el primer y segundo año, respectivamente), en comparación con *Q. suber* (38.34% y 43.44%). La mortalidad de plántulas fue debida principalmente a la desecación impuesta por la sequía estival, comenzando con la llegada de las altas temperaturas (finales de mayo – principios de junio) y prolongándose hasta principios de otoño (octubre), con las primeras lluvias. La tasa de mortalidad durante el período frío y húmedo (octubre – febrero) fue insignificante. Respecto a la emergencia, las dos especies presentaron

unos porcentajes parecidos (84.47% para *Q. canariensis* y 82.37% para *Q. suber*). Como resultado neto final, aunque la intensidad de los posibles “cuellos de botella” fue diferente para cada fase y especie, una proporción muy similar de las bellotas sembradas llegó a establecerse como plántula y sobrevivió el segundo período estival (12.52% para *Q. canariensis* y 9.79% para *Q. suber*).

Diferencias entre micrositios

La probabilidad de éxito en cada una de las fases difirió mucho en función del tipo de micrositio, para las dos especies de *Quercus*. Por un lado, la probabilidad de germinación fue significativamente más baja en los micrositios abiertos, en comparación con los de sombra intermedia ($Wald=7.53$; g.l.=1; $p=0.006$ para *Q. canariensis* y $Wald=10.83$; g.l.=1; $p=0.001$ para *Q. suber*) y con los de sombra densa ($Wald=8.38$; g.l.=1; $p=0.004$ para *Q. canariensis* y $Wald=14.78$; g.l.=1; $p<0.001$ para *Q. suber*) (**Tabla 7.1**). Del mismo modo, la probabilidad de emergencia fue significativamente inferior en los micrositios abiertos, en comparación con los de sombra intermedia ($Wald=10.86$; g.l.=1; $p<0.001$ para *Q. canariensis* y $Wald=17.77$; g.l.=1; $p<0.001$ para *Q. suber*), así como con los de cubierta vegetal más densa ($Wald=8.31$; g.l.=1; $p=0.004$ para *Q. canariensis* y $Wald=34.82$; g.l.=1; $p<0.001$ para *Q. suber*). Por otra parte, las diferencias no fueron significativas entre los micrositios de sombra densa y sombra intermedia, tanto en la fase de germinación como en la de emergencia de plántulas (**Tabla 7.1**). En cambio, respecto a la supervivencia de plántulas después de un año, fue en los micrositios más sombríos (bajo árbol y matorral) donde se alcanzaron los valores más bajos, en comparación con los de sombra intermedia ($Wald=4.33$; g.l.=1; $p=0.037$ para *Q. canariensis* y $Wald=6.67$; g.l.=1; $p=0.0098$ para *Q. suber*). En las dos especies, la mortalidad de plántulas fue también muy elevada en los micrositios más abiertos. Finalmente, la probabilidad de supervivencia de plántulas durante el segundo año fue significativamente mayor en los micrositios de sombra intermedia, en comparación con los de sombra densa ($Wald=6.25$; g.l.=1; $p=0.012$ para *Q. canariensis*; $Wald=12.54$; g.l.=1; $p<0.001$ para *Q. suber*), y con los abiertos ($Wald=5.19$; g.l.=1; $p=0.023$ para *Q. canariensis* y $Wald=6.52$; g.l.=1; $p=0.01$ para *Q. suber*) (**Tabla 7.1**). Por tanto, como resultado de la combinación de las diferentes fases demográficas, el reclutamiento de plántulas al final del segundo período estival (proporción de plántulas vivas respecto al número inicial de bellotas sembradas) difirió en función del tipo de micrositio. Los porcentajes más altos de reclutamiento se dieron en los micrositios de sombra intermedia (en torno al 20% para

las dos especies), seguidos de los de sombra (9.5% para *Q. canariensis* y 5.6% *Q. suber*) y finalmente los abiertos (7.1% para *Q. canariensis* y 4.5% para *Q. suber*).

	Nº bellotas iniciales	Nº bellotas germinadas	Nº plántulas emergidas	Nº plántulas supervivientes (1 ^{er} año)	Nº plántulas supervivientes (2 ^o año)
<i>Q. canariensis</i>					
Sombra	189	99 (52.38) a	82 (82.83) a	33 (40.24) a	18 (54.55) a
Media sombra	188	97 (51.59) a	87 (89.69) a	49 (56.32) b	39 (79.59) b
Abierto	182	68 (37.36) b	54 (79.41) b	23 (42.59) ab	13 (56.52) a
<i>Q. suber</i>					
Sombra	179	141 (78.77) a	131 (92.91) a	41 (31.3) a	10 (24.39) a
Media sombra	173	132 (76.3) a	113 (85.61) a	56 (49.56) b	34 (60.71) b
Abierto	179	107 (59.78) b	69 (64.48) b	23 (33.33) a	8 (34.78) a

Tabla 7.1 Secuencia demográfica en función de la especie y el tipo de micrositio. Entre paréntesis se expresa el porcentaje de bellotas o plántulas que ha superado con éxito la fase demográfica correspondiente. Las letras (a, b, c) son utilizadas para indicar diferencias significativas entre micrositios, según los resultados obtenidos en el test de Tukey.

Como era de esperar, las tres categorías de unidades experimentales fueron significativamente diferentes en el grado de cubierta vegetal (LAI) ($F=88.86$; $g.l.=2$; $p<0.001$), y en consecuencia en la intensidad lumínica a nivel del sotobosque, tanto en términos de GSF ($F=145.75$; $g.l.=2$; $p<0.001$) como de radiación PAR ($F=194.02$; $g.l.=2$; $p<0.001$) o R/FR ($F=153.53$; $g.l.=2$; $p<0.001$). Por otro lado, la humedad máxima alcanzada durante la época lluviosa fue mayor en los micrositios abiertos, en comparación con de sombra intermedia ($p=0.0095$), así como con los de sombra densa ($p=0.0019$). Sin embargo, durante la época estival, el contenido volumétrico de agua en el suelo fue igualmente bajo en los tres tipos de micrositios ($F=0.27$; $g.l.=2$; $p=0.76$) (**Tabla 7.2**). Es conveniente tener presente que los valores de precipitación obtenidos en la zona, durante el período en el que tuvo lugar el experimento, se encontraron por encima de la media (de los últimos 20 años) en determinados meses. A este período de altas precipitaciones le siguió un intervalo de cuatro meses, donde prácticamente no se registraron lluvias (**Figura 7.1**). Por último, respecto a los

parámetros que definen la compactación del suelo, sus diferencias no fueron estadísticamente significativas entre los tres tipos de micrositios (**Tabla 7.2**).

	Sombra	Media sombra	Abierto
Índice área foliar (LAI)	2.42 (2.26-2.58) a	1.73 (1.57-1.89) b	0.91 (0.76-1.07) c
Luz (GSF)	13.16 (8.09-18.24) a	22.13 (17.05-27.20) b	59.68 (54.60-64.75) c
Radiación PAR	23.1 (-85.22-131.42) a	131.6 (23.28-239.92) b	1160 (1051.78-1268.42) c
Radiación R/FR	0.28 (0.21-0.35) a	0.55 (0.49-0.62) b	1.08 (1.02-1.15) c
Humedad máx. suelo (%)	47.36 (38.26-56.46) a	50.96 (41.86-60.06) a	70.59 (61.49-79.68) b
Humedad mín. suelo (%)	9.4 (8.14-10.66) a	8.92 (7.66-10.18) a	9.55 (8.29-10.81) a
Compactación media suelo (mPa)	2.33 (2.05-2.62) a	2.37 (2.09-2.66) a	2.12 (1.83-2.4) a
Compactación superf. suelo (mPa)	1.91 (1.64-2.19) a	1.98 (1.70-2.26) a	1.78 (1.50-2.06) a
Profundidad máx. suelo (cm)	33.87 (29.74-38.01) a	36.42 (32.29-40.56) a	36.72 (32.59-40.86) a

Tabla 7.2 Caracterización de las principales variables abióticas en los tres tipos de micrositios. Entre paréntesis se muestran los intervalos de confianza al 95% para cada una de las variables. Las letras (a, b, c) son utilizadas para indicar diferencias significativas entre micrositios, según los resultados obtenidos en el test de Tukey.

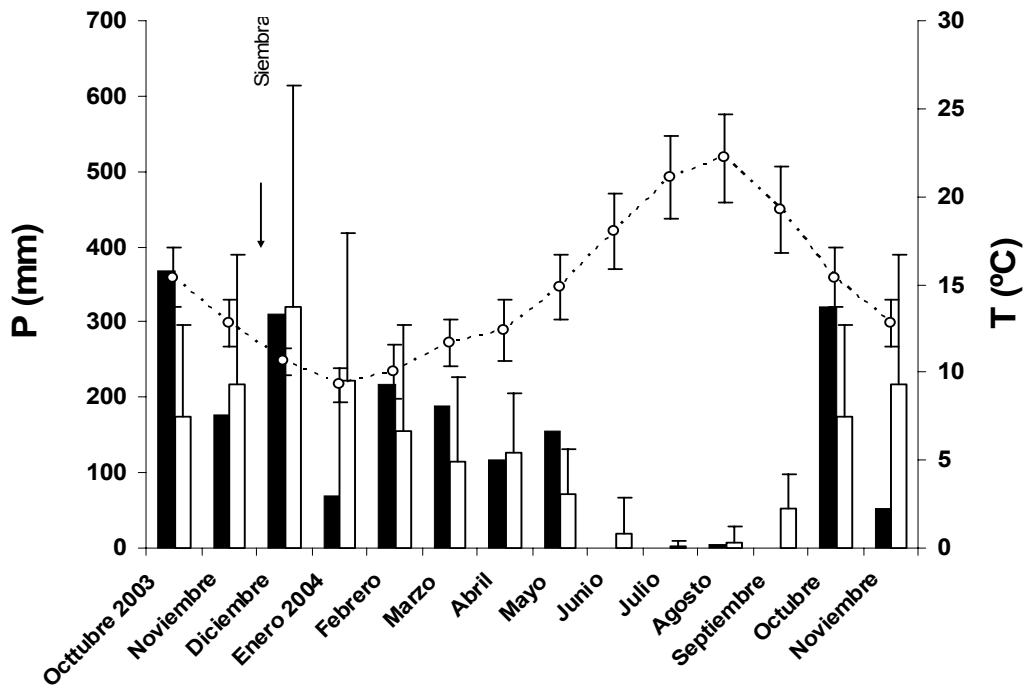


Figura 7.1 Valores mensuales de precipitación durante el período 2003-2004 (barras en negro), comparado con los valores medios del período 1985-2004 (barras en blanco, con barras de error de 0.95SD). La temperatura mensual es representada por la media de los valores comprendidos entre 1985-1997 (línea de puntos).

Factores que condicionan el reclutamiento durante el estadio de semilla-plántula

Los diferentes modelos fueron formulados con el fin de evaluar hipótesis alternativas respecto a los principales factores que condicionan la germinación, emergencia y supervivencia de plántulas durante el primer año. Entre todos los modelos construidos, en la **Tabla 6.3** se exponen aquéllos que mostraron un mayor respaldo empírico (*empirical support*), que serán detallados a continuación para cada una de las fases demográficas.

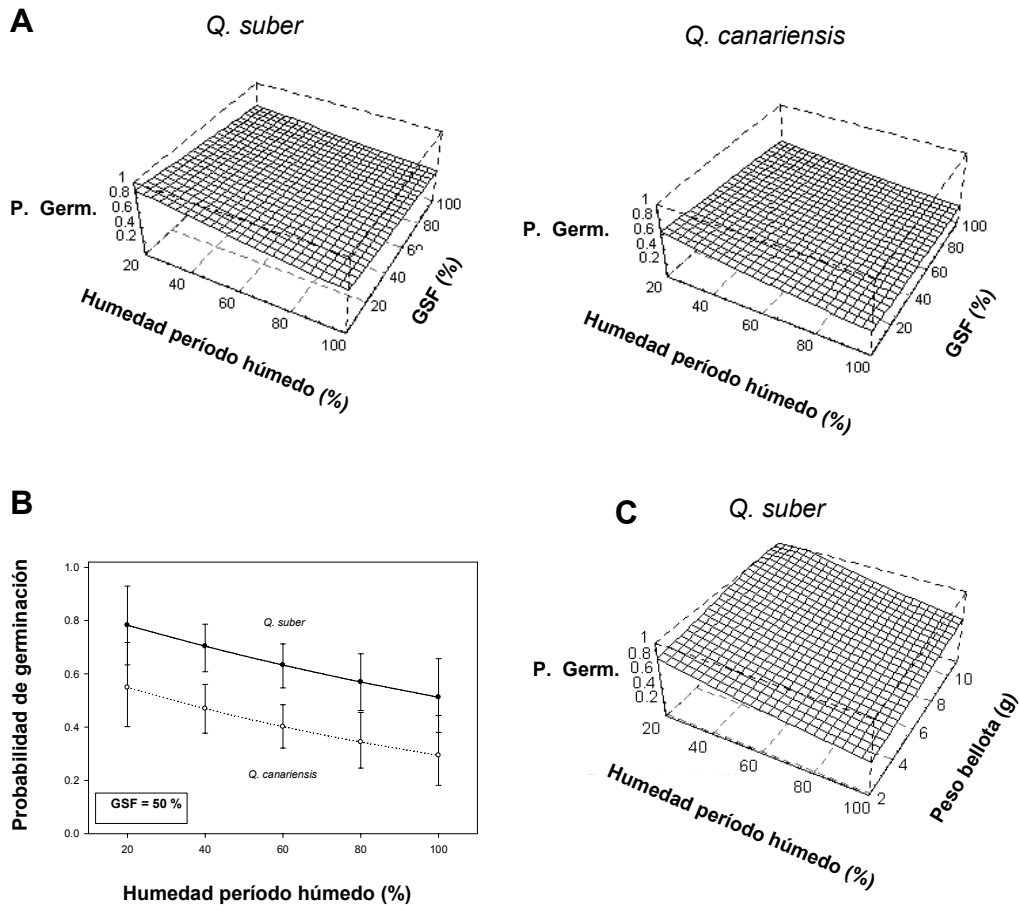
1. Germinación de semillas

En ambas especies de *Quercus*, la probabilidad de germinación disminuyó exponencialmente con el valor medio de humedad del suelo durante la época lluviosa, aunque este factor tuvo el mayor respaldo empírico (menor ΔAIC) sólo para *Q. canariensis* (**Tabla 7.3**). De acuerdo con este criterio, se encontraron evidencias de otros factores adicionales que también influyeron decisivamente sobre la probabilidad de germinación (modelos con $\Delta AIC \leq 2$ en **Tabla 7.3**). Por ejemplo, la germinación fue menor para una combinación de menor cobertura vegetal (mayor disponibilidad de luz) y mayor humedad del suelo, tanto en una especie como en otra (**Figura 7.2a**). Ambas especies difirieron en su respuesta a la humedad del suelo, a cualquier nivel del gradiente de luz. Así por ejemplo, fijando la intensidad lumínica a su valor medio (GSF=50%), las dos especies mostraron una tendencia similar, aunque la probabilidad de germinación para *Q. canariensis* fue menor que la de *Q. suber* a lo largo de todo el gradiente (**Figura 7.2b**). Por otro lado, en el caso de *Q. suber*, además de los efectos negativos de la creciente humedad del suelo durante la época lluviosa, se ha encontrado un efecto positivo del peso de la bellota sobre la germinación (**Figura 7.2c**), tal y como indica el alto respaldo empírico que presentó el modelo formulado para ambos parámetros (**Tabla 7.3**). Otros factores del suelo, tales como la profundidad máxima o el grado de compactación, ejercieron un ligero efecto sobre la probabilidad de germinación de ambas especies, aunque con un respaldo empírico mucho menos importante ($\Delta AIC \leq 7$, **Tabla 7.3**).

Tabla 7.3 Parámetros estimados, mediante técnicas de máxima verosimilitud, en los modelos formulados para cada especie en las fases de germinación, emergencia y supervivencia de plántulas durante el primer año. Los diferentes modelos están ordenados en función del grado de ajuste. En cada caso, se indica la forma funcional mejor ajustada (EXP=exponencial, LIN=lineal, LOG=logarítmica, MM=Michaelis-Menten). En los modelos que incluyen dos factores, los símbolos (+) y (*) representan, respectivamente, una relación aditiva o multiplicativa entre ambos factores.

GERMINACIÓN									
	Factor 1	Factor 2	Función	A	S	D	Verosim.	AIC	ΔAIC
Q. suber	Hum-period. húmedo (%)	Peso semilla (g)	EXP+	0.8564	-0.00694	0.03403	-301.09	608.18	0.0
	Hum. máx. (%)		EXP	0.9887	-0.00589		-304.39	612.8	4.6
	Hum-period. húmedo (%)	GSF (%)	EXP+	0.9965	-0.00529	-0.00276	-303.88	613.8	5.6
	Hum-period. húmedo (%)	GSF (%)	EXP*	0.8275	0.00004	-2.56420	-304.32	614.6	6.5
	Hum-period. húmedo (%)		EXP	0.9823	-0.00677		-305.38	614.8	6.6
	GSF (%)		EXP	0.8280	-0.00484		-308.65	621.3	13.1
	Peso semilla (g)		EXP	0.5852	0.04540		-311.68	627.4	19.2
	Profundidad máxima		LIN	0.5718	0.00395		-312.63	629.3	21.1
	Modelo nulo			0.7129			-315.34	632.7	24.5
Q. canariensis									
	Factor		Función	A	S	D	Verosim.	AIC	ΔAIC
Q. canariensis	Hum-period. húmedo (%)		EXP	0.7268	-0.00927		-375.41	754.8	0.0
	Hum-period. húmedo (%)	GSF (%)	EXP+	0.7409	-0.00781	-0.00292	-374.53	755.1	0.3
	Hum-period. húmedo (%)	GSF (%)	EXP*	0.5732	-0.03861	0.00328	-374.61	755.2	0.4
	Hum-period. húmedo (%)	Peso semilla (g)	EXP+	0.7473	-0.00923	-0.00679	-375.38	756.8	1.9
	Hum. máx. (%)		EXP	0.6827	-0.00674		-376.56	757.1	2.3
	GSF (%)		EXP	0.5588	-0.00543		-378.52	761.0	6.2
	Compactación media (Mpa)		MM	0.6773	0.75740		-379.40	762.8	8.0
	Compactación máx. (Mpa)		MM	0.5912	0.60000		-379.80	763.6	8.8
	Modelo nulo			0.4746			-381.91	765.8	11.0
	EMERGENCIA								
	Factor 1	Factor 2	Función	A	S	D	Verosim.	AIC	ΔAIC
Q. suber	Hum-period. húmedo (%)		EXP	1.2466	-0.01171		-213.36	430.7	0.0
	Hum-period. húmedo (%)	Peso semilla (g)	EXP+	1.1612	-0.01160	0.01498	-212.73	431.0	0.3
	Hum-period. húmedo (%)	GSF (%)	EXP+	1.2475	-0.01062	-0.00177	-212.65	431.3	0.6
	Hum. máx. (%)		LIN	1.0883	-0.00645		-214.13	432.3	1.6
	Hum-period. húmedo (%)	GSF (%)	EXP*	0.9132	0.00337	-0.0462	-218.50	443.0	12.3
	GSF (%)		EXP	0.8855	-0.00639		-228.19	460.4	29.7
	Hum-period. húmedo (%)	Peso semilla (g)	EXP*	0.9704	-0.05082	0.02702	-227.51	461.0	30.3
	Compactación superf. (Mpa)		MM	0.9769	1.81780		-232.06	468.1	37.4
	Compactación máx. (Mpa)		LOG	0.3066	0.16427		-233.62	471.2	40.5
	Modelo nulo			0.7415			-236.57	475.1	44.4
Q. canariensis									
	Factor 1	Factor 2	Función	A	S	D	Verosim.	AIC	ΔAIC
Q. canariensis	Hum-period. húmedo (%)	Peso semilla (g)	EXP+	1.3866	-0.00704	-0.06269	-146.06	298.1	0.0
	Hum-period. húmedo (%)	Peso semilla (g)	EXP*	1.1029	-0.25951	0.00707	-147.85	301.7	3.6
	Hum. máx. (%)		EXP	1.0477	-0.00604		-150.40	304.8	6.7
	Hum-period. húmedo (%)		EXP	1.0617	-0.00740		-151.03	306.1	7.9
	Hum-period. húmedo (%)	GSF (%)	EXP+	1.0762	-0.00677	-0.00145	-150.56	307.1	9.0
	Hum-period. húmedo (%)	GSF (%)	EXP*	0.8590	0.34936	-0.00025	-152.42	310.8	12.7
	Peso semilla (g)		EXP	1.0245	-0.06601		-154.08	312.2	14.0
	GSF (%)		LOG	1.5622	-0.01244		-155.18	314.4	16.2
	Modelo nulo			0.7630			-157.41	316.8	18.7
	SUPERVIVENCIA								
	Factor 1	Factor 2	Función	A	S	D	Verosim.	AIC	ΔAIC
Q. suber	Tiempo de emergencia (días)		LIN	0.0237	0.00042		-692.06	1388.1	0.0
	Oscilación humedad (%)	Peso semilla (g)	LIN+	0.0700	0.00083	-0.00647	-694.02	1394.0	5.9
	Peso semilla (g)		EXP	0.1436	-0.17004		-695.48	1395.0	6.8
	Oscilación humedad (%)		LIN	0.0351	0.00098		-698.23	1400.5	12.4
	Oscilación humedad (%)	GSF (%)	LIN+	0.0357	0.00099	-0.00004	-698.22	1402.4	14.3
	Hum. media (%)		LIN	0.0345	0.00097		-699.32	1402.6	14.5
	Modelo nulo			0.0675			-702.22	1406.4	18.3
	Q. can								
	Factor 1	Factor 2	Función	A	S	D	Verosim.	AIC	ΔAIC
Q. can	Tiempo de emergencia (días)		LIN	-0.0017	0.00061		-444.09	892.2	0.0
	Modelo nulo			0.055			-456.244	914.49	22.3

Figura 7.2 Modelos mejor ajustados para la fase de germinación de bellotas (A). Diferencias interespecíficas en respuesta a la humedad del suelo durante el período de lluvias para un punto determinado del gradiente de luz (GSF=50%); las líneas verticales representan los intervalos de confianza al 95% (B). Probabilidad de germinación de *Q. suber* como función de la humedad del suelo y el peso de la bellota (C).



2. Emergencia de plántulas

Al igual que en la fase demográfica anterior, la probabilidad de emergencia de plántulas decreció exponencialmente con la humedad media del suelo durante la época de lluvias. En el caso de *Q. suber*, el mejor modelo (con menor ΔAIC) fue aquel que incluyó únicamente este factor, aunque también se encontraron otros modelos de dos factores empíricamente equivalentes (con $\Delta AIC \leq 2$), que incluían además el peso

de la semilla o la disponibilidad de luz (**Tabla 7.3**). Para *Q. canariensis*, el mejor modelo fue aquel que incluía la combinación del peso de la semilla y el contenido volumétrico de agua en el suelo durante el período húmedo, no registrándose otros modelos con $\Delta AIC \leq 2$. Así, de manera similar para las dos especies, los modelos que incluyeron la combinación de la humedad del suelo y el peso de la semilla contaron con un mayor respaldo empírico. Las bellotas más grandes de *Q. suber* fueron las que mostraron una mayor probabilidad de emergencia (**Figura 7.3a**), a diferencia de lo que ocurrió en el caso de *Q. canariensis*. Respecto a la humedad del suelo, las dos especies de *Quercus* mostraron una tendencia similar en la emergencia, solapando sus intervalos de confianza a lo largo de todo el gradiente (fijando las curvas para un valor medio de peso de bellota) (**Figura 7.3b**). Finalmente, la menor emergencia de plántulas, especialmente de *Q. suber*, también ocurrió en los micrositios más expuestos (con mayor disponibilidad de luz) y mayor humedad del suelo.

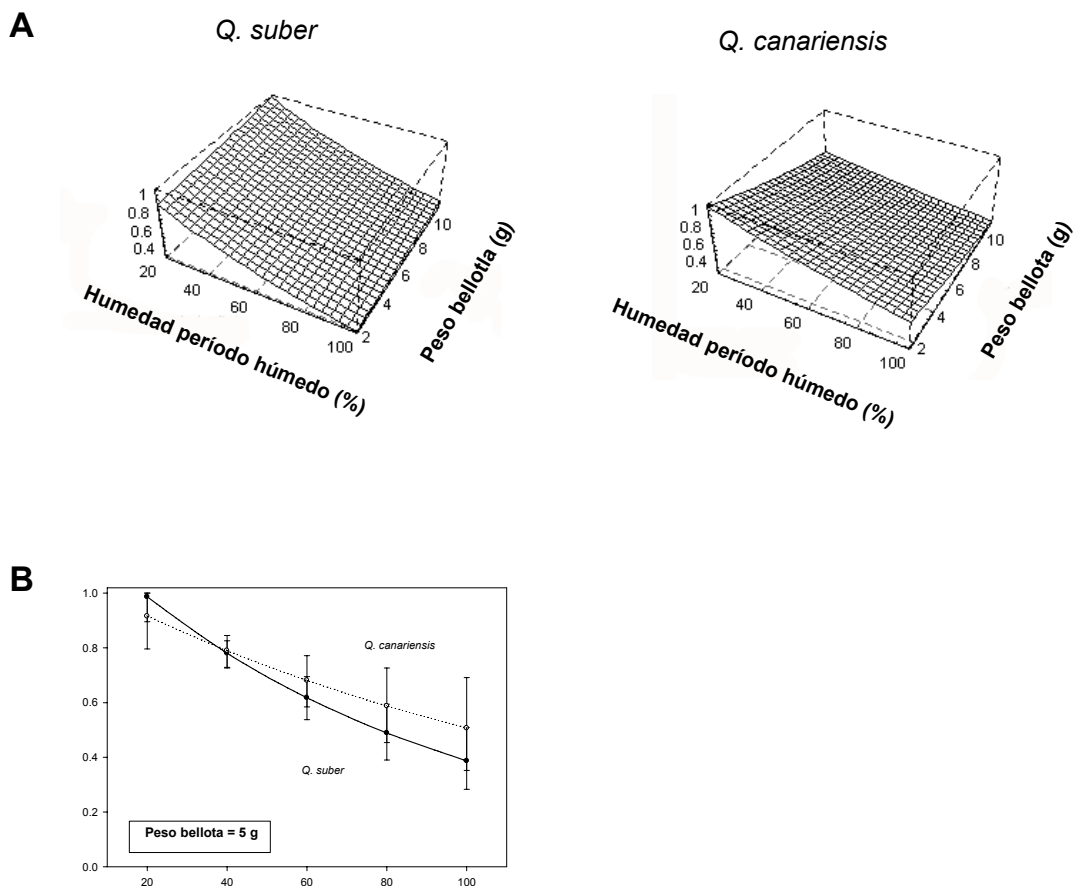


Figura 7.3 Modelos mejor ajustados para la fase de emergencia de plántulas (A). Diferencias interespecíficas en respuesta a la humedad del suelo durante el período de lluvias, para un punto determinado del rango de pesos (5 g.); las líneas verticales representan los intervalos de confianza al 95% (B).

3. Supervivencia de plántulas

El tiempo de emergencia, es decir, el número de días transcurridos desde la siembra de la bellota hasta la salida del tallo sobre la superficie del suelo, fue el mejor predictor de la supervivencia de plántulas en las dos especies de *Quercus* (**Tabla 7.3**). Los individuos que emergieron más temprano contaron con una mayor probabilidad de supervivencia durante el período estival (**Figura 7.4**).

La adición extra de agua durante el verano no aumentó significativamente la supervivencia de plántulas de *Q. suber* (**Figura 7.4a**), pero sí redujo la mortalidad en el caso de *Q. canariensis*. El beneficio del aporte de agua durante la estación seca fue más importante para las plántulas que emergieron más temprano, llegando a solaparse las curvas de ambos tratamientos para valores altos de tiempo de emergencia (**Figura 7.4a**). Comparando ambas especies (considerando tan sólo los individuos que no habían sido regados), no se encontraron diferencias en sus respuestas de supervivencia al tiempo de emergencia, solapándose sus intervalos de confianza al 95% (**Figura 7.4b**).

Tiempo de emergencia

Dado que la supervivencia de plántulas durante el primer año fue explicada fundamentalmente por el tiempo de emergencia, también se analizó cómo los diferentes factores abióticos afectaron a este parámetro. En general, los tiempos de emergencia siguieron una distribución exponencial negativa, con un mayor número de plántulas emergidas durante los meses de marzo-abril (70-80 días desde que se produjo la siembra) y unos valores cada vez más bajos a medida que se iba acercando el verano. El comienzo de la emergencia ocurrió de manera más temprana para *Q. canariensis* (40 días desde la siembra) que para *Q. suber* (70 días).

La humedad media del suelo durante la época lluviosa fue también el principal factor que influyó sobre el tiempo de emergencia (**Tabla 7.4**), siendo más tardío (valores más altos) cuanto mayor fue el contenido volumétrico de agua en el suelo durante el invierno. En general, las bellotas de *Q. suber* necesitaron un período más largo de tiempo para emerger, en comparación con las de *Q. canariensis* (**Figura 7.5**), aunque por encima de un determinado valor de humedad en el suelo, la variabilidad individual en el tiempo de emergencia fue muy grande y las diferencias entre ambas especies no fueron significativas.

Además de la humedad del suelo, otros factores también ejercieron su influencia sobre el tiempo requerido para la emergencia de plántulas (modelos con valores de $\Delta AIC \leq 10$ en **Tabla 7.4**). Tanto para *Q. canariensis* como para *Q. suber*, la combinación de la humedad del suelo y la disponibilidad de luz fue el mejor modelo ($\Delta AIC=0$) para explicar el tiempo de emergencia de las plántulas. Por otro lado, la combinación de la humedad del suelo y el peso de la bellota también proporcionó un respaldo empírico importante para el tiempo de emergencia en *Q. canariensis* ($\Delta AIC=2.2$), y algo menor para *Q. suber* ($\Delta AIC=7.2$).

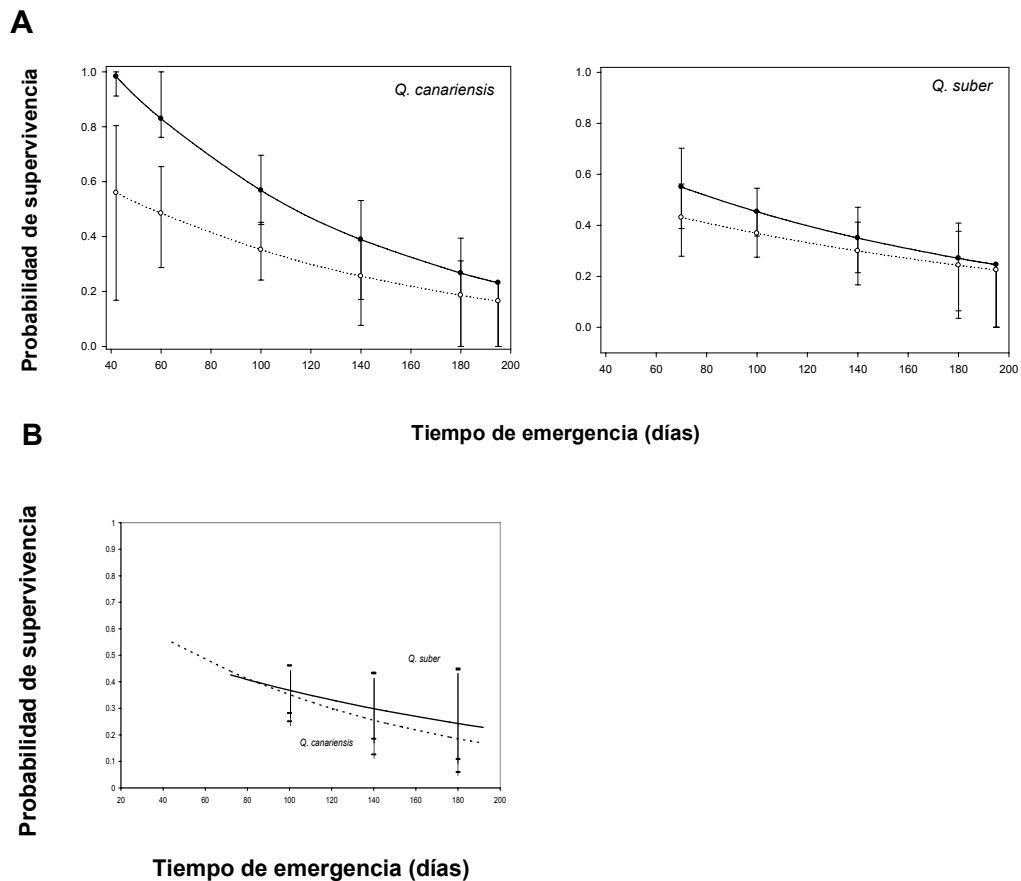
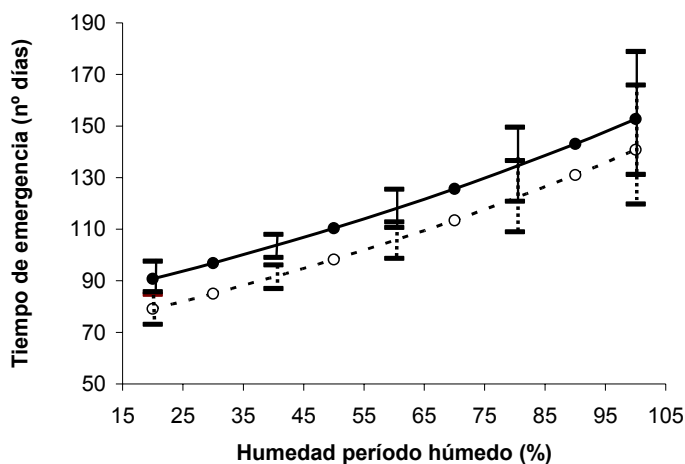


Tabla 7.4 Parámetros estimados, mediante técnicas de máxima verosimilitud, en los modelos mejor ajustados que relacionan el tiempo de emergencia de las dos especies con el peso de la semilla y los diferentes factores abióticos. En cada caso, se indica la forma funcional mejor ajustada (EXP=exponencial, MM=Michaelis-Menten). En los modelos que incluyen dos factores, el símbolo (+) indica una relación aditiva entre ellos.

TIEMPO DE EMERGENCIA										
	Factor 1	Factor 2	Función	n	A	S	D	Verosim.	AIC	ΔAIC
<i>Q. suber</i>	Hum-period. húmedo (%)	GSF (%)	EXP+	12.04	77.6300	0.00552	0.00254	-1463.70	2935.40	0.0
	Hum-period. húmedo (%)		EXP	11.70	79.8590	0.00645		-1468.23	2942.46	7.1
	Hum-period. húmedo (%)	Peso semilla (g)	EXP+	11.81	85.1000	0.00629	-0.01257	-1467.32	2942.64	7.2
	GSF (%)	Peso semilla (g)	EXP+	11.17	102.4900	0.00377	-0.01608	-1475.07	2958.14	22.7
	GSF (%)		EXP	11.19	95.2750	0.00376		-1476.41	2958.82	23.4
	Modelo nulo			10.45	105.6900			-1486.51	2977.01	41.6
	<i>Q. canariensis</i>	Hum-period. húmedo (%)	GSF (%)	EXP+	12.32	66.68	0.00685	0.00148	-1019.07	2046.15
Hum-period. húmedo (%)			EXP	12.22	68.7670	0.00712		-1020.22	2046.43	0.3
Hum-period. húmedo (%)		Peso semilla (g)	EXP+	12.14	67.2400	0.00714	0.00542	-1020.15	2048.30	2.2
GSF (%)			MM	10.84	106.6300	44.53120		-1033.86	2073.72	27.6
GSF (%)		Peso semilla (g)	EXP+	10.57	84.3100	0.00284	0.00795	-1036.22	2080.43	34.3
Modelo nulo				10.24	94.5300			-1040.17	2084.34	38.2

Figura 7.5 Modelos resultantes del mejor ajuste para el tiempo de emergencia como función del porcentaje de humedad del suelo durante la época lluviosa. Los puntos blancos y las líneas discontinuas se corresponden con *Q. canariensis*, mientras que los puntos negros y las líneas continuas se refieren a *Q. suber*. Las líneas verticales representan los intervalos de confianza al 95%.



Efecto del encharcamiento sobre la germinación de bellotas

El exceso de agua provocó un efecto negativo sobre la germinación de bellotas en las dos especies de *Quercus*, disminuyendo la probabilidad de emitir una radícula a medida que la bellota permaneció sumergida bajo agua durante un período de tiempo más largo. Así, las bellotas que estuvieron encharcadas durante 30 días (E-30) mostraron una probabilidad de germinación significativamente menor en comparación con las control ($Wald=9.43$; g.l.=1; $p=0.002$ para *Q. canariensis* y $Wald=46.36$; g.l.=1; $p<0.001$ para *Q. suber*) y con las E-15 ($Wald=21.32$; g.l.=1; $p<0.001$ para *Q. canariensis* y $Wald=52.82$; g.l.=1; $p<0.001$ para *Q. suber*). Este efecto fue mucho más acusado para aquellas bellotas que permanecieron 60 días sumergidas bajo agua, no registrándose en este caso ninguna bellota germinada después de los 28 días que duró el experimento, para ninguna de las dos especies (**Figura 7.6**). Sin embargo, la probabilidad de germinación no disminuyó para aquéllas que estuvieron encharcadas durante 15 días, llegándose incluso a recoger unos porcentajes ligeramente más altos respecto al tratamiento control, aunque sin llegar a ser significativos ($Wald=2.31$; g.l.=1; $p=0.13$ para *Q. canariensis* y $Wald=0.30$; g.l.=1; $p=0.58$ para *Q. suber*). En líneas generales, *Q. suber* contó con una probabilidad de germinación significativamente mayor que *Q. canariensis* ($\chi^2=11.7$; g.l.=1; $p<0.001$), aunque en el tratamiento E-30 esta tendencia llegó a invertirse (**Figura 7.6**).

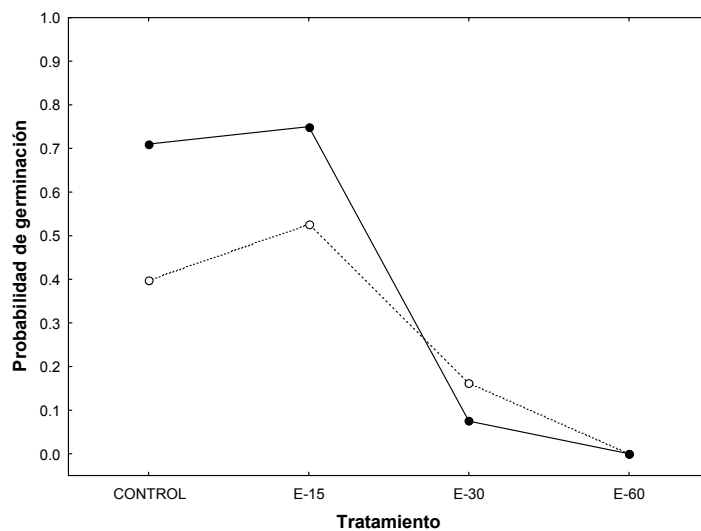
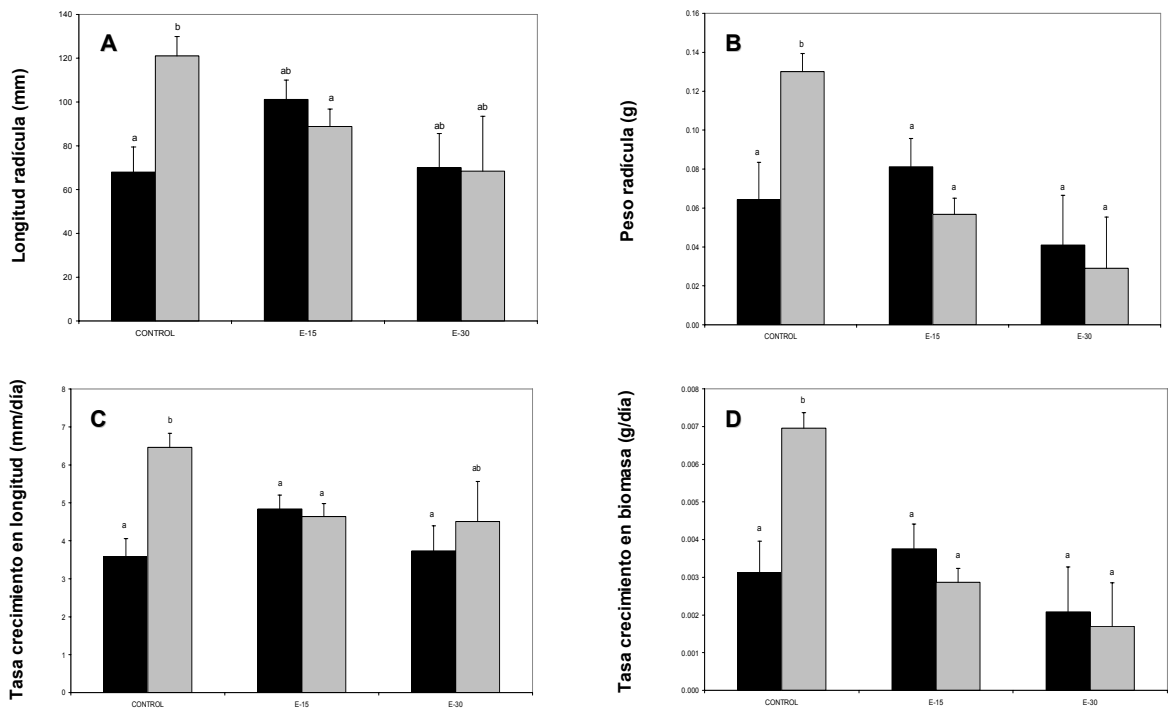


Figura 7.6 Probabilidad de germinación de semillas en función del número de días que la bellota permaneció encharcada (Control = 0 días, E-15 = 15 días, E-30 = 30 días, E-60 = 60 días), en el experimento de laboratorio. La línea continua se corresponde con *Q. suber* y la discontinua con *Q. canariensis*.

Respecto a los parámetros relacionados con el crecimiento de la radícula, el encharcamiento tan sólo ejerció un efecto negativo sobre *Q. suber*. Por un lado, las bellotas del tratamiento E-15 emitieron una radícula de longitud significativamente menor ($p=0.042$), en comparación con aquéllas que no habían estado sumergidas bajo agua (**Figura 7.7a**). Por otro lado, el peso seco de la radícula fue significativamente más bajo, tanto en las bellotas E-15 ($p<0.001$) como en las E-30 ($p=0.004$), con respecto a las bellotas control (**Figura 7.7b**). Dado que los diferentes tratamientos de encharcamiento no ejercieron ningún efecto sobre el tiempo requerido por las semillas para germinar, estas diferencias en el tamaño final de la radícula se tradujeron en un descenso significativo de las tasas de crecimiento, tanto en términos de longitud como de biomasa ($p=0.038$ y $p<0.001$ para longitud y peso seco de la radícula, respectivamente) (**Figuras 7.7c y 7.7d**). Para *Q. canariensis*, en cambio, no se registró ningún efecto significativo del encharcamiento sobre los diferentes parámetros de crecimiento de la radícula. En líneas generales, las bellotas de esta especie emitieron una radícula de menor tamaño, con una tasa de crecimiento más baja, que las de *Q. suber*. Estas diferencias tan sólo aparecieron entre las bellotas que no habían estado encharcadas, igualándose los valores para el resto de tratamientos (**Figuras 7.7 a,b,c y d**).

Además del efecto del exceso de agua, el tamaño de la bellota también jugó un papel importante sobre diferentes aspectos relacionados con la germinación de semillas en ambas especies de *Quercus*. Por un lado, ejerció un efecto positivo sobre la probabilidad de germinación en el caso de *Q. canariensis*, recogiéndose unos valores más altos cuanto mayor fue el peso de la bellota ($Wald=9.2$; g.l.=1; $p=0.02$). Para *Q. suber*, en cambio, no ejerció ningún efecto significativo ($Wald=0.39$; g.l.=1; $p=0.53$). En ambos casos, cuanto mayor fue el peso seco de la bellota, menor fue el tiempo requerido para la germinación ($F=4.58$; g.l.=1; $p=0.03$ para *Q. canariensis* y $F=12.1$; g.l.=1; $p<0.001$ para *Q. suber*). Respecto a los parámetros de crecimiento de la radícula, el peso de la bellota estuvo correlacionado positivamente con la longitud de la raíz ($F=9.64$; g.l.=1; $p=0.03$ para *Q. canariensis*; $F=5.58$; g.l.=1; $p=0.02$ para *Q. suber*), así como con el peso seco de la misma ($F=3.66$; g.l.=1; $p=0.059$ para *Q. canariensis* y $F=17.43$; g.l.=1; $p<0.001$ para *Q. suber*). Además, en relación a las tasas de crecimiento, el peso de la semilla estuvo correlacionado significativamente, de manera positiva, con el crecimiento en longitud para *Q. canariensis* ($F=6.09$; g.l.=1; $p=0.016$), y con el crecimiento en biomasa para *Q. suber* ($F=6.03$; g.l.=1; $p=0.016$).

Figura 7.7 Parámetros relacionados con el crecimiento de la radícula en función del número de días que la bellota permaneció encharcada (Control = 0 días, E-15 = 15 días, E-30 = 30 días), en el experimento de laboratorio: (A) Longitud final (mm); (B) Peso seco final (g); (C) Tasa de crecimiento en longitud (mm/día); (D) Tasa de crecimiento en biomasa (g/día). Las barras en gris se corresponden con *Q. suber* y las barras en negro con *Q. canariensis*. Las líneas verticales representan los valores de error estándar para cada grupo. Las letras (a, b, c y d) han sido utilizadas para indicar diferencias significativas entre los diferentes grupos, obtenidas a través del test de Tukey.



DISCUSIÓN

Factores que condicionan el reclutamiento durante el estadio de semilla-plántula

Generalmente, los cambios más drásticos de las poblaciones de árboles ocurren durante las fases de semilla y plántula (Harper, 1977; Harcombe, 1987). Las limitaciones de luz y agua pueden afectar de manera diferencial a los patrones de regeneración de las especies, repercutiendo sobre la dinámica poblacional y la composición de especies del bosque mediterráneo (p. ej., Pigott and Pigott, 1993;

Espelta et al., 1995; Gómez- Aparicio et al., 2004; Zavala & Zea, 2004). En los bosques de estudio, la heterogeneidad espacial y temporal del agua en el suelo fue el principal factor que controló, tanto directa como indirectamente (a través del tiempo de emergencia), el establecimiento de plántulas en las dos especies de *Quercus*. Lo más relevante del presente trabajo es que, además del efecto negativo generado por la falta de agua durante el período estival, el alto nivel de humedad en el suelo registrado durante la época lluviosa fue el principal factor que limitó el reclutamiento de plántulas, reduciendo las probabilidades de germinación y emergencia, y alargando el tiempo requerido por la bellota para emerger, lo cual a su vez disminuyó la probabilidad de supervivencia durante el verano (**Figura 7.8**).

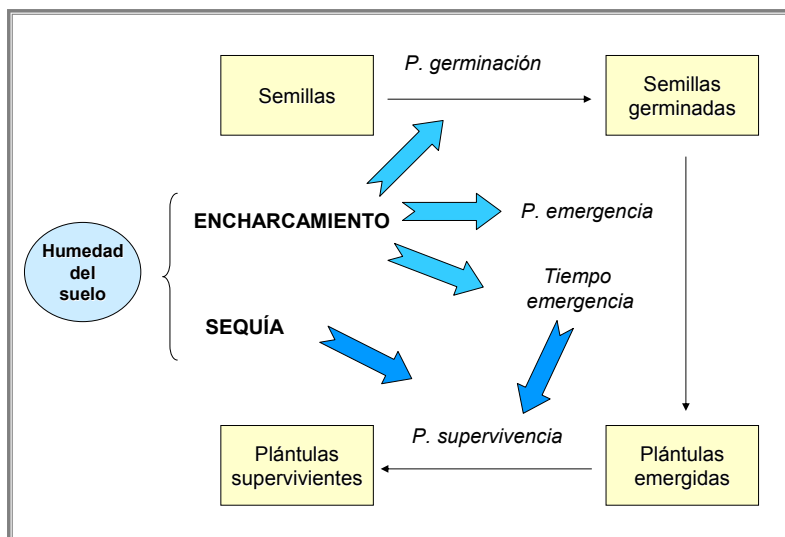


Figura 7.8 Cuadro resumen del efecto de la humedad de suelo sobre el éxito de las distintas fases demográficas, en las dos especies de estudio.

Los frecuentes eventos de precipitación que tuvieron lugar desde el otoño hasta la primavera, durante el período de estudio, originaron situaciones de saturación de agua en el suelo en determinados micrositios. El exceso de agua genera unas condiciones de anoxia en el suelo, pudiéndose llegar a convertir en un impedimento

para la regeneración de algunas especies leñosas, tal y como ha sido documentado en otros bosques templados sometidos a períodos intermitentes de inundación (Streng et al., 1989; Jones & Sharitz, 1998; Kevin & Brooks, 2003; Sakio, 2005; Trowbridge et al., 2005; Battaglia & Sharitz, 2006). El fenómeno de encharcamiento potencialmente puede llegar a restringir las tasas de respiración y fotosíntesis (Pezeshki, 1994; Voeselek et al., 2006), dificultando el desarrollo normal de la radícula y el tallo (Kozlowski, 1984; Voeselek et al., 2006). Se han descrito cambios morfológicos y anatómicos en el sistema radical de otras especies de quercíneas, como respuesta a un exceso de agua en el suelo (Schmull & Thomas, 2000; Folzer et al., 2006). Los resultados del experimento de laboratorio mostraron una reducción de la probabilidad de germinación en aquellas bellotas que estuvieron expuestas a períodos largos de encharcamiento (más de 30 días). Estos períodos de tiempo pueden ser comparables a los que acontecen de forma natural en el campo, cuando se presentan años especialmente lluviosos, como el del período de estudio (obs. pers.). Además, en el caso de *Q. suber*, el encharcamiento redujo la tasa de crecimiento de la radícula, originando como consecuencia un sistema radical menos profundo y con una biomasa menor. De manera similar, Sakio (2005) documentó una disminución de la biomasa de la radícula, además de otros parámetros de crecimiento de la parte aérea, en plántulas de *Q. mongolica*, como consecuencia de la inundación temporal de determinadas zonas del bosque. Un menor desarrollo del sistema radical puede suponer una desventaja, especialmente en ecosistemas mediterráneos, al disminuir la capacidad de la planta para absorber agua a mayor profundidad, cuando ésta escasea (Nicotra, 2002).

Por otro lado, los resultados mostraron un retraso de la emergencia de plántulas a medida que aumentó la humedad del suelo, lo cual indujo una disminución de la probabilidad de supervivencia durante el verano. En ambientes mediterráneos y semiáridos, un ligero acortamiento del tiempo de emergencia puede ser crucial para que la plántula sea capaz de crecer suficientemente durante la primavera y así poder soportar los estragos de la sequía estival (Verdú & Traveset, 2005). En el bosque de estudio, las plántulas que no sufrieron problemas de encharcamiento, emergieron de manera más temprana, pudiendo gozar de un período de tiempo más largo para el crecimiento. Probablemente, esto les permitió desarrollar un sistema radical más completo, aportándoles un mayor grado de tolerancia frente a la sequía (Nicotra, 2002). Similarmente, en otros bosques templados pantanosos, el exceso de agua en el suelo incrementó el tiempo de emergencia, reduciendo tanto la tasa de supervivencia de plántulas como su biomasa total (Jones et al., 1997).

En el área de estudio, el fenómeno de encharcamiento estuvo espacialmente muy localizado, siendo los micrositios más abiertos los que contaron con un porcentaje de humedad del suelo significativamente mayor durante la época lluviosa y, por tanto, los que presentaron mayor probabilidad de estar encharcados durante un período de tiempo más largo. Por un lado, este fenómeno puede estar relacionado con la presencia de afloramientos arcillosos de baja permeabilidad, que son bastante frecuentes en este tipo de micrositios. Estos parches más arcillosos cuentan con unas características de drenaje relativamente pobres, lo cual se manifiesta a través de fuertes rasgos de características redoximórficas a lo largo de todo el perfil (L. V. García, comunicación personal), que son indicativos de un proceso de saturación estacional del suelo (Jacobs et al., 2002). Este tipo de condiciones, menos aptas para la colonización y el establecimiento de plantas, han podido ser las responsables de una vegetación leñosa más dispersa y, consecuentemente, de una mayor disponibilidad de luz. Por otro lado, una cubierta vegetal menos extensa puede traducirse en un menor grado de interceptación del agua de lluvia y un menor porcentaje de pérdidas por evapotranspiración, favoreciéndose de este modo el aporte de agua que llega a nivel del suelo. Probablemente, el exceso de agua que presentaron estos micrositios más abiertos durante la época lluviosa fue el principal factor responsable de los valores tan bajos de germinación y emergencia registrados en este tipo de microhábitats, tanto para *Q. suber* como para *Q. canariensis*. Además, el proceso de encharcamiento retrasó la emergencia de las plántulas establecidas en este tipo de micrositios, reduciendo sus probabilidades de supervivencia durante el verano. Es importante resaltar que, a pesar del exceso de agua que presentaron los micrositios abiertos durante la época lluviosa, los valores de humedad del suelo alcanzados durante el período estival fueron tan bajos como en el resto de microhábitats.

Las interacciones entre la luz y la disponibilidad de agua provocan respuestas funcionales de las plantas (Holmgren et al., 1997; Sack, 2004). Así, las especies mediterráneas pueden presentar diferentes estrategias de regeneración en respuesta a las variaciones de estos dos parámetros (p. ej., Quero et al., 2006; Sánchez-Gómez et al., 2006). Algunas fases demográficas de las dos especies de estudio estuvieron influenciadas por el efecto combinado de la luz y la humedad del suelo. Ahora bien, en contra de lo esperable, la mayor disponibilidad de luz ejerció un efecto negativo en todos los casos, lo cual muy probablemente tuvo que ver con la alta correlación positiva entre la luz (GSF) y la humedad (contenido volumétrico) del suelo durante el

período de lluvias ($r=0.33$; $p<0.05$). Sin embargo, a pesar de no haber sido detectado en los modelos (probablemente por la alta mortalidad registrada en los dos extremos del gradiente), la limitación por falta de luz también ejerció un efecto negativo sobre la supervivencia de plántulas en ambas especies de *Quercus*, tal y como demuestran los altos valores de mortalidad registrados en los micrositios más sombríos. El exceso de sombra obliga a las plántulas a desarrollar una serie de mecanismos para la captación de luz, que pueden ser incompatibles con los que permiten tolerar el estrés por la falta de agua durante el período estival (Augé et al., 1990; Abrams & Mostoller, 1995; Aranda et al., 2001). Así, la menor eficiencia para desarrollar mecanismos fisiológicos de tolerancia a la sequía, tales como el ajuste estomático o el control efectivo de pérdida de agua, pueden poner en riesgo la supervivencia de plántulas que crecen bajo condiciones de limitada irradiancia y baja disponibilidad de agua (Vance & Zaerr, 1991; Delpérée et al., 2003). Este efecto adverso de la “sombra seca”, típico de ambientes mediterráneos, probablemente fue uno de los principales factores responsables del escaso reclutamiento de plántulas, registrado para las dos especies, en los micrositios localizados bajo árbol y matorral. Por tanto, según los resultados obtenidos en el presente estudio, los micrositios de sombra intermedia (bajo árbol) parecen ser los más aptos para la regeneración de las dos especies de *Quercus*, registrándose unos porcentajes de reclutamiento (en las primeras fases del estadio de plántula) en torno al 20%, más de dos veces superior al estimado en los otros dos tipos de micrositios.

El tamaño de la semilla también jugó un papel importante en el establecimiento de plántulas, tal y como ha sido argumentado en otros estudios (p. ej., Bonfil, 1998; Lloret et al., 1999; Poorter & Rose, 2005). Por un lado, en los experimentos de campo, los modelos que incluían el peso de la bellota (además de la humedad del suelo) proporcionaron muy buenos ajustes, tanto en la fase de germinación para *Q. suber*, como en la fase de emergencia para las dos especies. En general, las bellotas de mayor tamaño contaron con unas probabilidades de germinación y emergencia más elevadas, exceptuando el caso concreto de *Q. canariensis*, que requiere un estudio más detallado. Por otro lado, los experimentos de laboratorio mostraron, para las dos especies, una importante correlación positiva entre el peso de la bellota y su capacidad de germinación, así como una alta dependencia con los diferentes parámetros de crecimiento de la radícula. De manera similar, Gómez (2004) encontró que las bellotas de *Q. ilex* de mayor tamaño contaron con unas tasas de germinación y supervivencia de plántulas más elevadas, a la vez que aceleraron el proceso de salida de la radícula y aumentaron el crecimiento en altura de las plántulas resultantes.

Teniendo en cuenta que las plántulas de *Quercus* reciben la mayor parte de la energía durante su primer año de vida a partir de las reservas acumuladas en la bellota (Long & Jones, 1996), no resulta sorprendente encontrar un efecto positivo del tamaño de la semilla con diferentes aspectos del establecimiento de la plántula (Tripathi & Khan, 1990; Sonesson, 1994; Bonfil, 1998).

Mediante técnicas de selección de modelos, se han identificado los principales factores que condicionan las diferentes fases del reclutamiento de las dos especies de *Quercus*. Sin embargo, otros factores no cuantificados aquí, tales como los nutrientes del suelo (p. ej., Kobe et al., 2002; Schreeg et al., 2005) o la herbivoría (p. ej., Baraza et al., 2004) pueden ejercer también cierta influencia sobre los nichos de regeneración multidimensionales de las especies que coexisten en el área de estudio (p. ej., Canham et al., 1996; Carlton & Bazzaz, 1998).

Variación de las especies en la ecología de regeneración

La identificación de las respuestas funcionales de las plántulas a lo largo de los gradientes de los recursos es crítica para alcanzar un conocimiento mecanicista de la dinámica de la vegetación (Pacala et al., 1996; Kobe, 1999). En este estudio, las mismas formas funcionales y los mismos factores (principalmente la humedad del suelo durante el período de lluvias) fueron los que caracterizaron la respuesta de las dos especies de *Quercus*, aunque ambas difirieron en la probabilidad de éxito de cada una de las fases estudiadas. *Q. canariensis* presentó los valores más bajos de germinación, aunque las bellotas germinadas contaron con una probabilidad de éxito muy elevada, tanto en la emergencia como en la supervivencia de plántulas (especialmente aquéllas que emergieron más temprano y recibieron un aporte extra de agua durante el verano). Por el contrario, *Q. suber* mostró un elevado porcentaje de bellotas germinadas y plántulas emergidas, pero sufrió una alta mortalidad durante el verano. Por tanto, teniendo en cuenta estas tres fases demográficas, el porcentaje de reclutamiento efectivo (proporción de plántulas vivas después del segundo verano respecto al número inicial de bellotas sembradas) fue similar en las dos especies de estudio (12.5% para *Q. canariensis* y 9.8% para *Q. suber*).

En ambos casos, la sequía estival fue la principal causa de mortalidad, coincidiendo con otros muchos estudios en ecosistemas mediterráneos (p. ej., García, 2001; Castro et al., 2004, 2005; Pulido & Díaz, 2005). Este hecho se corrobora por el efecto positivo que supuso la adición de agua durante los meses de verano, que

aumentó la probabilidad de supervivencia de plántulas, aunque tan sólo para *Q. canariensis*. Además, en los experimentos de laboratorio, esta especie mostró un mayor grado de tolerancia al exceso de agua en el suelo. Así, aunque un período prolongado de encharcamiento también redujo su probabilidad de germinación, el descenso no fue tan acusado como en *Q. suber*. Esta última especie mostró además una reducción significativa del crecimiento de la radícula en aquellas bellotas que permanecieron sumergidas bajo agua durante algún tiempo. Esta doble particularidad que presentó *Q. canariensis* (de respuesta positiva al tratamiento de riego durante el verano y de mayor tolerancia al exceso de agua durante el período de lluvias), puede ayudar a explicar su distribución natural en el área de estudio, donde aparece de manera más frecuente en las zonas más húmedas y sombrías, generalmente asociada a cursos de agua (Torres, 1995; Coca, 1999; Ojeda et al., 2000; Díaz-Villa et al., 2003; Urbieta et al., 2004).

El menor grado de tolerancia al encharcamiento que mostró *Q. suber* en el experimento de laboratorio, unido al mayor retraso en la emergencia que presentaron las plántulas de esta especie en los experimentos de campo, probablemente fueron las causas principales de los altos valores de mortalidad registrados durante el verano. Además, otros trabajos han documentado un nivel de conductancia estomática menor en *Q. suber*, en comparación con *Q. canariensis* (Aranda et al., 2005; Quero et al., 2006), lo cual dificulta aún más su capacidad de tolerancia al estrés ocasionado por la sequía estival. Consecuentemente, si sobrevienen años especialmente lluviosos, con abundantes precipitaciones durante el período húmedo y eventos de lluvias esporádicas durante el verano, *Q. canariensis* probablemente obtendría un mayor beneficio, pudiendo llegar a excluir en determinados micrositios a *Q. suber*.

BIBLIOGRAFÍA

- Abrams, M.D. & Mostoller, S.A. (1995) Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought. *Tree Physiology*, **15**, 361-370.
- Akaike, H. (1992) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. En: *Breakthroughs in statistics*, Vol.1, pp. 610-624S, Kotz, y N. Johnson (ed.), Springer-Verlag, Londres, Inglaterra.
- Aranda, I., Gil, L., & Pardos, J.A. (2001) Effects of thinning in a *Pinus sylvestris* L. stand on foliar water relations of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted within the pinewood. *Trees*, **15**, 358-364.
- Aranda, I., L. Castro, M. Pardos, L. Gil, & J. A. Pardos (2005) Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management*, **210**, 117-129.
- Armstrong W, D.M. (2002) Root growth and metabolism under oxygen deficiency. En: *Plant roots: the hidden half*, pp. 729-761, Waisel, Y., Eshel, A., Kafkafi, U. (ed.). Marcel Dekker, Nueva York, USA.
- Augé, R.M., Stodola, A.J.W., & Pennell, B.D. (1990) Osmotic and turgor adjustment in *Rosa* foliage drought-stressed under varying irradiance. *Journal of American Society Horticultural Science*, **115**, 661-667.
- Baraloto, C., P. M. Forget, & D. E. Goldberg (2005) Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology*, **53**, 1156-1166.
- Baraza, E., J.M. Gómez, J.A. Hódar, & R. Zamora (2004) Herbivory has a greater impact in shade than in sun: responses of *Quercus pyrenaica* seedlings to multifactorial environmental variation. *Canadian Journal of Botany*, **82**, 357-364.
- Battaglia, L. L., S. A. Foré, & 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.
- Battaglia, L.L. & Sharitz, R.R. (2006) Responses of floodplain forest species to spatially condensed gradients: a test of the flood-shade tolerance trade-off hypothesis. *Oecologia*, **147**, 108-118.
- Bonfil, C. (1998) The effect of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, **85**, 79-87.
- Burnham, K. P., y D. R. Anderson (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2ª Edition, Springer-Verlag, Nueva York, USA.
- Callaway, R. M. (1995) Positive interactions among plants. *Botanical Review*, **61**, 306-349.
- Callaway, R. M., Pennings, S. C., Richards, C. L. (2003) Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, **84**, 1115-1128.

- Carnham, C. D., A. R. Berkowitz, V. R. Kelly, G. M. Lovett, S. V. Ollinger, y J. Schnurr (1996) Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**, 1521-1530.
- Carlton, G. C., y F. A. Bazzaz (1998) Regeneration of three sympatric birch species on experimental hurricane blowdown microsites. *Ecological Monographs*, **68**, 99-120.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. A. & Gómez, J. M. (2002) The use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology*, **10**, 297-305.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. A. & Gómez, J. M. (2004) Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, **92**, 266-277.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. A. & Gómez, J. M. (2005) Alleviation of summer boosts establishment success of *Pinus sylvestris* in a Mediterranean mountain: an experimental approach. *Plant Ecology*, **181**, 191-202.
- Chib, S., & E. Greenberg (1995) Understanding the Metropolis-Hasting algorithm. *The American Statistician*, **49**, 327-335.
- Coca, M. (1999) *Efectos de la intervención humana y de los factores ambientales sobre la vegetación del alcornocal en el "Parque Natural Los Alcornocales" (Cádiz-Málaga)*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- Coomes, D. A., & P. J. Grubb (2000) Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*, **70**, 171-207.
- Cox, D. R., & D. Oakes (1984) *Analysis of survival data*. Chapman & Hall, Nueva York, USA.
- Delpérée, C., Kinet, J.M., & Lutts, S. (2003) Low irradiance modifies the effect of water stresses on survival and growth-related parameters during the early developmental stages of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Physiology Plantarum*, **119**, 211-220.
- Díaz-Villa, M. D., Marañón, T., Arroyo, J. y Garrido, B. (2003) Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 701-709.
- Edwards, A. W .F. (1992) *Likelihood*. Revised edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Espelta, J. M., M. Riba, & 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**, 465-472.
- Folzer, H., J. F. Dat, N. Capelli, D. Rieffel, & P. M. Badot (2006) Response of sessile oak seedlings (*Quercus petraea*) to flooding: an integrated study. *Tree Physiology*, **26**, 759-766.
- García, D. (2001) Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* o a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 839-848.
- Gómez, J.M. (2004) Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution*, **58**, 71-80.

- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. M. Gómez, J. A. Hódar, J. Castro, & E. Baraza (2004) Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, **14**, 1128-1138.
- Gribko L. S., Jones W. E. (1995) Test of float method of assessing northern red oak acorn condition. *Tree Planter's Notes*, **46**, 143-147.
- Grubb, P. J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, **52**, 107-145.
- Harcombe, P.A. (1987) Tree life tables: simple birth, growth, and death data encapsulate life histories and ecological roles. *BioScience*, **37**, 558-568.
- Harper, J.L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Herrera, C. M., P. Jordano, L. López-Soria, & J. A. Amat (1994) Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, **64**, 315-344.
- Hilborn, R., & M. Mangel (1997) *The ecological detective: confronting models with data*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Holmgren, M., M. Scheffer, & M. A. Huston (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, **78**, 1966-1975.
- Jackson, M. (1985) Ethylene and the responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Annual Review of Plant Physiology*, **36**, 14-174
- Jacobs, P. M, L. T. West, & J. N. Shaw (2002) Redoximorphic features as indicators of seasonal saturation, Lowndes County, Georgia. *Soil Science Society of America Journal*, **66**, 315-323.
- Jones, R. H., B. P. Allen, & R. R. Sharitz (1997) Why do early-emerging tree seedlings have survival advantages?: a test using *Acer rubrum* (Aceraceae). *American Journal of Botany*, **84**, 1714-1718.
- Kevin, A.E. & Brooks, J.R. (2003) Prolonged flooding decreased stem density, tree size and shifted composition towards clonal species in a central Florida hardwood swamp. *Forest Ecology and Management*, **173**, 261-279.
- Kobe, R. K. (1999) Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology*, **80**, 187-201.
- Kobe, R. K., G. E. Likens, & C. Eagar (2002) Tree seedling growth and mortality responses to manipulations of calcium and aluminium in a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**, 954-966.
- Kobe, R. K (2006) Sapling growth as a function of light and landscape-level variation in soil water and foliar nitrogen in northern Michigan. *Oecologia*, **147**, 119-133.
- Kozlowski, T. T. (1984) Responses of woody plants to flooding. En: *Flooding and Plant Growth*, pp. 129-163, T. T. Kozlowski (ed.). Academic Press, Orlando, USA.

- Lloret, F., C. Casanovas, & J. Peñuelas (1999) Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root: shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Functional Ecology*, **13**, 210-216.
- Long, T.J. & Jones, R.H. (1996) Seedling growth strategies and seed size effects in fourteen oak species native to different soil moisture habitats. *Trees*, **11**, 1-8.
- Marañón, T., R. Zamora, R. Villar, M. A. Zavala, J. L. Quero, I. Pérez-Ramos, I. Mendoza, & J. Castro (2004) Regeneration of tree species and restoration under contrasted Mediterranean habitats: field and glasshouse experiments. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, **30**, 187-196.
- McCullagh, P. & Nelder, J. A. (1989) *Generalized linear models*. Chapman and Hall. Londres, Inglaterra.
- Metropolis, N., A. W. Rosenbluth, M. N. Rosenbluth, & A. H. Teller (1953) Equation of state calculations by fast computing machines. *The Journal of Chemical Physics*, **21**, 1087-1092.
- Nicotra, A. B., R. L. Chazdon, & S. V. B. Iriarte (1999) Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, **80**, 1908-1926.
- Nicotra, A. B., N. Babicka, & M. Westoby (2002) Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia*, **130**, 136-145.
- Ojeda, F., Marañón, T., & Arroyo, J. (2000) Plant diversity patterns in the Aljibe Mountains (S. Spain): a comprehensive account. *Biodiversity and Conservation*, **9**, 1323-1343.
- Pacala, S. W., & D. Tilman (1994) Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *American Naturalist*, **143**, 222-257.
- Pacala, S. W., C. D. Canham, J. Saponara, J. A. Silander, R. K. Kobe, & E. Ribbens (1996) Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs*, **66**, 1-43.
- Pezeshki, S.R. (1994) Plant responses to flooding. En: *Plant-environment interactions*., pp. 289-321, Wilkinson RE (ed.). Marcel-Dekker, Nueva York, EEUU.
- Pigott, C. D., & S. Pigott (1993) Water as a determinant of the distribution of trees at the boundary of the Mediterranean zone. *Journal of Ecology*, **81**, 557-566.
- Poorter, L., & S. A. Rose (2005) Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia*, **142**, 378-387.
- Pulido, F. J., & M. Díaz (2005) Regeneration of a Mediterranean oak: A whole-cycle approach. *Écoscience*, **12**, 92-102.
- Quero, J. L., R. Villar, T. Marañón, & R. Zamora (2006) Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist*, **170**, 819-834.

- Rodó, X. & Comín, F. (2001) Fluctuaciones del clima Mediterráneo: conexiones globales y consecuencias regionales. En: *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*, R. Zamora y F. Pugnaire (ed.). CSIC-AEET, Granada, España.
- Rumney, G.R. (1998) *Climatology and the World's Climates*. Macmillan, Londres, Inglaterra.
- Sack, L. (2004). Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation? *Oikos*, **107**, 110-127.
- Sakio, H. (2005) Effects of flooding on growth of seedlings of woody riparian species. *Journal of Forest Restoration*, **10**, 341-346.
- Sánchez-Gómez, D., F. Valladares, & M. A. Zavala (2006) Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist*, **170**, 795-806.
- Schmull, M., & F. M. Thomas (2000) Morphological and physiological reactions of young deciduous trees (*Quercus robur* L., *Q. petraea* [Matt.] Liebl., *Fagus sylvatica* L.) to waterlogging. *Plant and Soil*, **225**, 227-242.
- Shreeg, L. A., R. K. Kobe, & M. B. Walters (2005) Tree seedling growth, survival, and morphology in response to landscape -level variation in soil resource availability in northern Michigan. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 263-273.
- Schupp, E.W. (1995) Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, **82**, 399-409.
- Seiwa, K. & Kikuzawa, K. (1996) Importance of seed size for establishment of seedlings of five deciduous broadleaved tree species. *Vegetatio*, **123**, 51-64.
- Seiwa, K. (2000) Effects of seed size and emergence time on tree seedling establishment: importance of developmental constraints. *Oecologia*, **123**, 208-215.
- Sonesson, L.K. (1994) Growth and survival after cotyledon removal in *Quercus robur* seedlings, grown in different natural soil types. *Oikos*, **69**, 65-70.
- Streng, D.R., Glitzenstein, J.S., & Harcombe, P.A. (1989) Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. *Ecological Monographs*, **59**, 177-204.
- Torres, E. (1995) *Estudio de los principales problemas silvícolas de los alcornoques del macizo del Aljibe (Cádiz y Málaga)*. Tesis Doctoral, ETSIM, Madrid.
- Tripathi, R.S. & Khan, M.L. (1990) Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. *Oikos*, **57**, 289-296.
- Trowbridge, W.B., Kalmanovitz, S., & Schwartz, M.W. (2005) Growth of valley oak (*Quercus Lobata* Nee) in four floodplain environments in the Central Valley of California. *Plant Ecology*, **176**, 157-164.
- Urbieto, I. R., Zavala, M. A., Marañón, T. (2004) Distribución y abundancia de alcornoque (*Quercus suber* L.) y quejigo (*Quercus canariensis* Willd.) y su relación con factores ambientales en la provincia de Cádiz. *Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural*, **4**, 181-187.

- Vance, N.C. & Zaerr, J.B. (1991) Influence of drought stresses and low irradiance on plant water relations and structural constituents in needles of *Pinus ponderosa* seedlings. *Tree Physiology*, **8**, 175-184.
- Verdú, M., & A. Traveset (2005) Early emergence enhances plant fitness: a phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology*, **86**, 1385–1394.
- Voesenek, L.A.C.J., Colmer, T.D., Pierik, R., Millenaar, F.F., & Peeters, A.J.M. (2006) How plants cope with complete submergence. *New Phytologist*, **170**, 213-226.
- Zavala, M. A., & G. E. Zea (2004) Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Plant Ecology*, **171**, 197-207.



CAPÍTULO 8



Crecimiento de plántulas

INTRODUCCIÓN

El crecimiento de las plántulas es un aspecto importante a tener en cuenta ya que influye sobre su probabilidad de supervivencia durante los primeros años de vida. Así, un crecimiento más rápido puede traducirse en una serie de ventajas ecológicas para la plántula, confiriéndole una mayor capacidad competitiva a la hora de captar los diferentes recursos del medio (luz, agua y nutrientes) (Villar et al., 2004). Por un lado, el desarrollo de un sistema radical más profundo puede ser crucial para que la plántula sobreviva a la sequía estival, típica de ambientes mediterráneos, al aumentar su capacidad de adquisición de agua a una mayor profundidad (Nicotra, 2002). Por otro lado, un mayor crecimiento de la parte aérea puede favorecer la captación de luz a nivel del sotobosque, siendo éste uno de los principales factores que limitan el reclutamiento de plántulas en sistemas forestales con vegetación densa. Además, en ambientes mediterráneos las plantas deben afrontar el estrés combinado de la falta de agua (durante el verano) y la falta de luz (en el sotobosque). Existen diferentes hipótesis que predicen un efecto aditivo (Smith & Huston, 1989; Valladares & Pearcy, 2002), amortiguador (Canham et al., 1996; Holmgren, 2000) o independiente (Sack & Grubb, 2002; Sack, 2004) del estrés ocasionado por la limitación conjunta de ambos tipos de recursos. La validez de cada hipótesis parece depender del rango de valores de irradiancia y humedad explorados, de los parámetros de crecimiento evaluados, de la especie de estudio, e incluso de diferentes fenotipos dentro de una misma especie (Sack & Grubb, 2002; Bellot et al., 2004; Prider & Facelli, 2004; Valladares et al., 2005).

El crecimiento de las plántulas está influenciado tanto por las condiciones ambientales como por otros factores específicos de la especie, tales como el hábito foliar o el tamaño de su semilla. En líneas generales, las especies caducifolias suelen crecer más rápidamente que las especies perennifolias (Reich et al., 1992; Cornelissen et al., 1998; Antúnez et al., 2001), al contar con tasas más altas de respiración y fotosíntesis, mayor conductancia estomática, concentraciones más elevadas de nitrógeno en la hoja y un área específica foliar mayor (SLA, del inglés *Specific Leaf Area*) (Reich et al., 1992; Aerts, 1995; Reich et al., 1997; Wright et al., 2004). La longevidad de la hoja de una especie se ha relacionado con la distribución y el tipo de hábitats que ocupa con preferencia. Así, la estrategia perennifolia ha sido considerada como una adaptación a la falta de agua y nutrientes; las hojas de vida larga son esclerófilas, altamente protectoras y con un área específica foliar relativamente baja, que les permiten reducir la transpiración en situaciones de elevado estrés hídrico (Reich et al., 1992; Eamus et al., 1999; Castro-Díez et al., 2000; Villar &

Merino, 2001; Larcher, 2003). En cambio, las especies caducifolias tienden a ser más sensibles a la sequía que las perennifolias, pero generalmente muestran mayor capacidad para adquirir energía solar y CO₂ (al contar con valores más altos de SLA) (Wright et al., 2004), haciéndolas más competitivas en zonas con mayor disponibilidad de agua, así como en suelos más fértiles y ricos en materia orgánica (Blanco et al., 1997). Durante la primera fase de la vida de la plántula, su crecimiento también depende mucho del tamaño de la semilla, que refleja la cantidad de reservas de las que dispone el embrión para crecer y poder soportar las condiciones adversas durante el establecimiento (Tripathi & Khan, 1990; Seiwa, 1998; Ke & Werger, 1999; Seiwa, 2000).

Respecto a los factores abióticos, la cantidad de luz disponible que puede ser interceptada para hacer la fotosíntesis es un factor importante que regula el crecimiento de las plántulas en el sotobosque (Poorter, 2001). Por un lado, cuando la luz es un recurso limitado, las plantas se adaptan a las condiciones más sombrías tratando de maximizar la captación de la misma. Para ello, generalmente aumentan la superficie foliar por unidad de biomasa (LAR, del inglés *Leaf Area Ratio*) (Popma & Bongers, 1988; Osunkoya et al., 1994; Poorter, 1999; Castro-Díez et al., 2005; Cardillo & Bernal, 2006), disminuyen el índice de área foliar (LAI) para evitar el autosombreo (Kohyama, 1991; Sterck, 1997) y favorecen la elongación del tallo en busca de ambientes más luminosos (Sasaki & Mori, 1981; Poorter, 1999; Cardillo & Bernal, 2006). En cambio, en situaciones de alta irradiancia, las plantas presentan una tasa fotosintética mayor (Poorter & Oberbauer, 1993), una tasa de asimilación neta (NAR, del inglés *Net Assimilation Rate*) más alta (Veenendaal et al., 1996; Poorter, 1999, 2001), una tasa de recambio foliar más elevada (Bongers & Popma, 1990) e invierten más en producir un sistema radicular importante (Cardillo & Bernal, 2006), con el fin de compensar las altas pérdidas por transpiración.

La disponibilidad de agua es crucial para el crecimiento de las plántulas en ambientes mediterráneos (Di castri et al., 1981; Blondel & Aronson, 1999). Algunas especies evitan el estrés hídrico ("evitadoras de la sequía") mediante diversos mecanismos, como sistemas radicales profundos para maximizar la absorción de agua, hojas pequeñas, tasas bajas de transpiración, valores bajos de conductancia estomática y en general los mecanismos que minimicen las pérdidas de agua. Otras especies resisten el estrés hídrico ("tolerantes de la sequía") a través de mecanismos morfológicos y fisiológicos, como la resistencia a la cavitación del xilema, la presencia de paredes celulares con alta elasticidad, una buena capacidad de ajuste osmótico, o

mediante la acumulación de sustancias osmoprotectoras como la prolina (Valladares et al., 2004).

En el presente capítulo se presentan los resultados de las tasas de crecimiento de plántulas, medidas en condiciones de campo, durante los dos primeros años de vida. Se ha medido el crecimiento de las plántulas en las dos especies de *Quercus* (*Q. suber* y *Q. canariensis*) resultantes del experimento de siembra en diferentes tipos de micrositios (véase **capítulo 7**). Para el análisis cuantitativo, se ha estudiado su respuesta individual considerando un gradiente de luminosidad, desde las zonas más densas del bosque hasta las más abiertas. También se ha estudiado la respuesta a un tratamiento de irrigación durante el verano, evaluando el efecto combinado de luz y agua en plántulas de dos años. La respuesta en el crecimiento de la plántulas se relaciona con el hábito foliar de la especie - *Q. suber* es perennifolia y *Q. canariensis* es semicaducifolia - y con su distribución a escala de paisaje - *Q. suber* domina en las zonas más secas y pobres en nutrientes, mientras que *Q. canariensis* ocupa las zonas más húmedas y umbrías (véase **capítulo 1**).

Objetivos

Los objetivos que se han abordado en el presente capítulo son:

1. Cuantificar la tasa de crecimiento de plántulas de dos especies de *Quercus* en diferentes tipos de micrositios, que juntos representan un amplio gradiente de luz y humedad del suelo, durante los dos primeros años de vida.
2. Evaluar el efecto de la adición de agua durante el verano (simulando episodios esporádicos de veranos lluviosos) sobre el crecimiento de las plántulas.
3. Determinar cuáles son los principales factores (bióticos y abióticos) que regulan el crecimiento de plántulas en las dos especies de estudio y comprobar si éstos son similares durante el primer y segundo período de crecimiento.
4. Comparar las dos especies de *Quercus* en cuanto a las respuestas de los diferentes parámetros de crecimiento, a lo largo del gradiente de luz y agua. Relacionar las diferencias encontradas entre ellas con la estrategia foliar de cada una (perennifolia y semicaducifolia) y con sus patrones de distribución en el paisaje.

MATERIAL Y MÉTODOS

Diseño experimental y muestreo

Las medidas de crecimiento fueron tomadas en una muestra representativa de las plántulas que sobrevivieron en el experimento de siembra de bellotas en campo, en diferentes tipos de microsítios del sotobosque (véase metodología en el **capítulo 7**). Entre cinco y 15 plántulas fueron seleccionadas al azar por cada especie de *Quercus*, tipo de microsítio y tratamiento de riego, dependiendo de la disponibilidad de plántulas supervivientes en cada grupo. Se seleccionó una plántula como máximo por cada unidad experimental y tratamiento de riego, cubriendo de este modo un gradiente más amplio de condiciones abióticas y evitando un problema de pseudorreplicación. Para cada plántula, se tomaron una serie de medidas (no destructivas) repetidas en el tiempo, con el fin de obtener una estima de su crecimiento. Por un lado, se midió la longitud (altura) y el diámetro del tallo en tres posiciones (en la base, a 4 cm y en el ápice), tanto del eje principal como de todas las ramas secundarias. Y, por otro lado, se contabilizó el número total de hojas de cada plántula y se tomaron las medidas de largo y ancho de cada una de ellas, para estimar el área foliar. Todas las medidas fueron realizadas utilizando un calibre digital (*LCD-Digital Caliper 0-150 mm, Vogel, Alemania*) con una precisión de 0.001 cm. Para estimar la tasa de crecimiento relativo durante el primer año de vida, las medidas fueron tomadas al principio (mediados de abril de 2004) y al final (finales de junio de 2004) de la estación de crecimiento. Las plántulas supervivientes fueron medidas nuevamente al final del segundo período de crecimiento (finales de junio de 2005), justo un año después.

Para estimar la biomasa del tallo y el área foliar de cada individuo a partir de las medidas no destructivas tomadas en campo, se hicieron calibraciones con medidas tomadas en laboratorio. Se seleccionaron entre tres y 10 plántulas (dependiendo de la disponibilidad de plantas supervivientes) por especie de *Quercus*, microsítio y fecha de muestreo, que fueron cosechadas y posteriormente transportadas en bolsas de plástico individuales con cierre hermético (provisas de papel humedecido para evitar su desecación). Una vez en el laboratorio, se separaron las fracciones de tallo y hojas de cada plántula y se tomaron las mismas medidas no destructivas comentadas con anterioridad. Posteriormente, se secaron en la estufa a 60° C (durante al menos 48 horas) y se obtuvo el peso seco de cada fracción con una precisión de 0.0001 g. Para obtener el área foliar total de cada plántula, las hojas frescas fueron previamente

escaneadas y se midió la superficie con un programa de análisis de imágenes (*Image Pro-plus 4.5*, Media Cybernetic Inc. EE.UU.).

Análisis del crecimiento

La relación entre el área foliar de todas las hojas de cada plántula y el peso seco total de esta fracción proporcionó una estima del área específica foliar (SLA) integrada por plántula. Se calculó la media de los replicados por especie de *Quercus*, tipo de micrositio y fecha de muestreo.

Para las estimas de área foliar de las plántulas medidas en campo se hicieron calibraciones con las plantas cosechadas. Se obtuvo una ecuación de regresión múltiple a partir del área foliar medida (por análisis de imagen) y sus dimensiones individuales de largo y ancho, considerando estos dos parámetros morfológicos como las variables independientes del modelo. Se agruparon todas las hojas pertenecientes a diferentes micrositios, al no detectarse diferencias en función de este factor, registrándose unos coeficientes de determinación para las ecuaciones de regresión por encima de 0.97 ($N=9$). Estas funciones de regresión fueron utilizadas para estimar el área foliar de las plántulas en campo, a partir de las dimensiones de largo y ancho (medidas no destructivas) de sus hojas. Posteriormente, se estimó la biomasa foliar de cada plántula del campo, dividiendo el área foliar estimada entre el cociente área/biomasa (SLA) medio calculado para las plántulas cosechadas.

La estima de la biomasa del tallo también se hizo mediante calibraciones. Se realizaron ecuaciones de regresión simples entre el volumen (calculado a partir de las medidas de longitud y diámetros, como se explica abajo) y la biomasa (pesada en balanza) del tallo, para las plántulas cosechadas, obteniéndose unos coeficientes de correlación significativos por encima de 0.86 (con un valor de N comprendido entre 13 y 26). En este caso, tampoco se hizo distinción entre los tres tipos de micrositios, al no detectarse diferencias significativas entre ellos. Para estimar el volumen de las diferentes secciones del tallo (desde la base hasta 4 cm de altura y desde este punto hasta el ápice), se utilizaron las medidas de longitud y diámetro, asumiéndose un tallo con forma de “tronco de cono”, cuya fórmula viene dada por la ecuación:

$$V = 1/3 \pi (r_1^2 + r_2^2 + r_1 r_2) h$$

donde r_1 y r_2 son los valores del radio en los puntos superior e inferior de cada sección y h representa la longitud de esa sección concreta del tallo.

Utilizando estas ecuaciones de regresión, se estimó la biomasa del tallo para las plántulas muestreadas en campo. La suma de la biomasa foliar más la biomasa del tallo proporcionó una estima de la biomasa aérea total de cada plántula.

La tasa de crecimiento relativo (RGR_a) para un intervalo de tiempo determinado fue calculada para cada plántula a partir de la ecuación:

$$RGR_a = (\ln P_2 - \ln P_1) / (t_2 - t_1)$$

siendo P_1 y P_2 los valores de biomasa aérea total estimados al principio y al final (t_1 y t_2 , respectivamente) del período de crecimiento en cuestión. El intervalo de tiempo comprendido entre las dos mediciones realizadas durante el primer año fue de 66 días (duración de la fase de crecimiento). En cambio, para el segundo ciclo se calcularon unas tasas de crecimiento (RGR_a) globales para el año completo (incluyendo la fase de crecimiento en primavera y la fase de parada en verano e invierno).

La tasa de crecimiento (RGR_a) fue diseccionada en sus dos componentes: la morfológica o razón de área foliar (LAR_a) y la fisiológica o tasa de asimilación neta (NAR_a). Los valores de LAR_a (expresados en $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) se calcularon a partir del producto del área foliar específica (SLA) y de la proporción de biomasa aérea destinada a las hojas (LMF_a). Los valores de NAR_a ($\text{g cm}^{-2} \text{día}^{-1}$) se calcularon a partir del cociente entre el RGR_a y el LAR_a (Hunt, 1998). Adicionalmente, también se calculó la longitud del tallo por unidad de biomasa (SSL), y la superficie media de la hoja individual para cada plántula. Debido a las limitaciones inherentes a los experimentos de campo, los análisis de crecimiento se restringieron a la parte aérea de la plántula; de ahí el uso del subíndice "a" en los diferentes parámetros.

Análisis de datos

Las diferencias entre especies de *Quercus*, tipos de micrositos y tratamientos de riego, para los diferentes parámetros del crecimiento de las plántulas, fueron analizadas mediante un análisis de varianza (ANOVA de tres vías). En los casos en los que el ANOVA fue significativo para el factor "tipo de microsito", se comprobó la significación de la diferencia entre los tres tipos mediante el test de Tukey de comparaciones

múltiples para muestras con tamaño desigual (*post hoc Unequal N Tukey's Honestly Significance Difference test*).

El tratamiento de riego no se consideró como variable independiente en el análisis de los factores que afectan al crecimiento durante el primer ciclo, ya que la adición extra de agua tuvo lugar durante el verano del 2004, una vez finalizada esa primera estación de crecimiento. Por otro lado, el tratamiento de riego afectó a la supervivencia de plántulas (véase **capítulo 7**) pero no ejerció ningún efecto significativo sobre ninguno de los parámetros de crecimiento durante el segundo año de muestreo. Por ello, se volvieron a repetir los análisis ANOVA sin incluir este factor como variable independiente y, con el fin de simplificar, en este capítulo tan sólo se muestran los resultados obtenidos en estos últimos análisis.

Para evaluar los principales factores que estaban condicionando el crecimiento de plántulas en cada especie, se realizó un análisis de Regresión Múltiple, usando el método *Forward Stepwise* (Neter et al., 1985). Como variables independientes se incluyeron el peso inicial de la bellota, así como otros factores relacionados con la disponibilidad de luz (LAI, GSF, radiación PAR y relación R/FR), el porcentaje de humedad del suelo (tanto su valor medio anual como el de la estación primaveral) y el grado de compactación (tanto su valor medio como el de los primeros 20 cm del suelo o superficial) (véanse los detalles sobre las medias ambientales en el **capítulo 7**).

Previamente a todos los análisis se comprobó que los datos se ajustaban a una distribución Normal (test de Kolmogorov-Smirnov). En el caso en que las variables no cumplieran las asunciones de normalidad y homocedasticidad (Zar, 1984), se transformaron mediante función logarítmica o a través del método de *Box-Cox* (1964). Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo usando el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft, 2001).

RESULTADOS

Diferencias entre microsítios

El tipo de microsítio ejerció un efecto significativo sobre la mayor parte de los caracteres morfológicos y de crecimiento durante el segundo año de vida de la plántula, explicando como término medio un 17.41% de la varianza total (rango comprendido entre 1.76 y 33.62%). En cambio, durante el primer período de crecimiento, las diferencias por efecto del tipo de microsítio tan sólo fueron significativas para cuatro de las once variables estudiadas (6.79% de varianza explicada, con rango comprendido entre 0.11 y 38.24%) (**Tabla 8.1**).

En la primera estación de crecimiento de la plántula, la altura del tallo fue significativamente diferente entre microsítios, entre las dos especies así como en su interacción. Las plántulas de sombra fueron más altas en comparación con las de media sombra ($p < 0.001$) y con las de sitios abiertos ($p = 0.0012$). Durante el segundo ciclo de crecimiento, estas diferencias se incrementaron, alcanzando los tallos en la sombra densa una altura 1.75 veces superior ($p < 0.001$) en comparación con los de sombra intermedia y 2.27 veces superior ($p < 0.001$) respecto a los sitios abiertos (**Figura 8.1**). Sin embargo, la razón de longitud del tallo por unidad de biomasa (SSL) fue similar en los tres tipos de microsítios, aunque muy diferente entre especies. A pesar de la menor longitud del tallo, el número de ramas secundarias durante el segundo año de crecimiento fue significativamente superior en los microsítios de mayor luminosidad, en comparación con los otros dos ($p < 0.001$). Todas las diferencias comentadas en relación al tallo de la plántula tan sólo son aplicables para *Q. suber*, pero no para *Q. canariensis*, tal y como muestra la interacción significativa entre tipo de microsítio y especie. Así, mientras que las plántulas de *Q. suber* mostraron una mayor elongación significativa del tallo en la sombra densa y un mayor número de ramas en los microsítios abiertos, las plántulas de *Q. canariensis* tuvieron una altura de tallo y un número de ramas similar en los tres tipos de condiciones (**Figura 8.1**).

Durante el primer ciclo, la proporción de biomasa destinada a las hojas (LMF_a) fue el rasgo de las plántulas más afectado por el tipo de microsítio (con un 60% de varianza explicada por el modelo, **Tabla 8.1**). En general, la alocaión de biomasa a hojas aumentó con la disponibilidad de luz en el sotobosque, aunque los patrones fueron algo diferente entre especies (interacción $M \times E$ significativa en **Tabla 8.1**). Así,

las plántulas de *Q. suber* aumentaron significativamente sus valores de LMF_a en los micrositios abiertos, seguidos de los de media sombra y finalmente los de sombra densa ($p < 0.001$); mientras que las de *Q. canariensis* sólo tuvieron diferencias significativas (menores LMF_a) en los sitios más sombríos en relación con los otros dos ($p < 0.001$) (**Figura 8.1**). El cociente entre área foliar y biomasa aérea de la planta (LAR_a) también fue significativamente diferente por efecto del tipo de micrositio, pero la varianza explicada (32%) no fue tan alta como para LMF_a (**Tabla 8.1**). El patrón general para las dos especies fue de mayor LAR_a en los micrositios de sombra y menor en los abiertos (**Figura 8.1**), con valores intermedios en los de media sombra cuya significación dependía de la especie (similar a los de sombra para *Q. suber* y a los abiertos para *Q. canariensis*). En cambio, no aparecieron diferencias significativas en el número de hojas ni en el área foliar total de la plántula, en ninguna de las dos especies estudiadas, durante este primer período de crecimiento.

Durante el segundo año de crecimiento, la alocaión de biomasa a las hojas (LMF_a) siguió estando muy afectada por el tipo de micrositio (**Tabla 8.1**). El incremento de LMF_a en los micrositios abiertos, en comparación con los más sombríos, se mantuvo tanto para *Q. suber* ($p < 0.001$) como para *Q. canariensis* ($p = 0.03$). Para *Q. suber*, el número de hojas por plántula fue mucho mayor en los sitios abiertos ($p = 0.001$, **Figura 8.1**), viéndose también aumentada su área foliar total en este tipo de micrositios ($p = 0.016$). A diferencia del primer año, la razón de área foliar (LAR_a) no fue diferente entre los tres tipos de micrositios (**Tabla 8.1**); a pesar de que el área foliar fue mayor en los sitios abiertos, también aumentó su biomasa aérea, viéndose compensados los valores del cociente (**Figura 8.1**).

Durante el primer ciclo, no se registró efecto significativo del tipo de micrositio sobre la tasa de asimilación neta (NAR_a). A pesar de la diferencia en LAR_a (mayor en la sombra), no hubo efecto significativo sobre la tasa de crecimiento relativo (RGR_a) y solo una ligera diferencia en la biomasa aérea final de la plántula (**Tabla 8.1**), que fue algo menor en la sombra densa (**Figura 8.1**). Durante el segundo período de crecimiento, no se encontraron diferencias significativas en el LAR_a , pero sí en el NAR_a , en la tasa de crecimiento (RGR_a) y en la biomasa aérea final (**Tabla 8.1**). Las plántulas de *Q. suber* tuvieron valores negativos de NAR_a y RGR_a en sombra, mientras que sus valores fueron positivos en los sitios abiertos, donde la biomasa final fue también mayor ($p = 0.04$) (**Figura 8.1**). En cambio, no hubo diferencias significativas por efecto del tipo de micrositio para ninguno de estos parámetros, en el caso de *Q. canariensis* (**Figura 8.1**).

Tabla 8.1 Resultados del ANOVA para los diferentes parámetros morfológicos y de crecimiento, en función de la especie (E) y el tipo de micrositio (M), así como sus posibles interacciones, para el primer y segundo ciclo de crecimiento. La proporción de varianza explicada (SS_x/SS_{total}) y el nivel de significación (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$) para cada factor han sido indicados. El valor de R^2 representa la proporción de varianza total absorbida por el modelo.

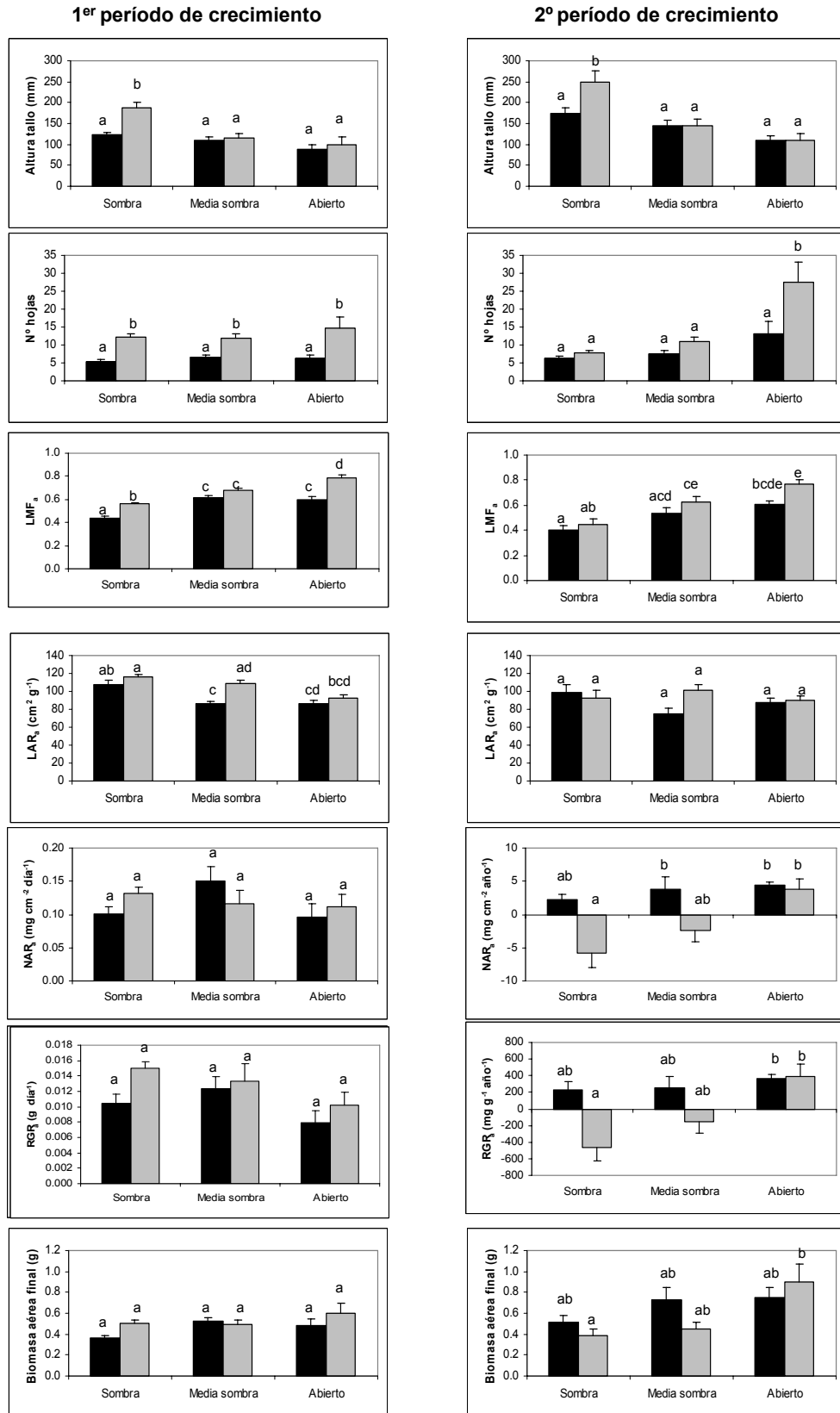
1^{er} período de crecimiento (03/04)

Parámetro	Micrositio	Especie	M x E	R^2
Altura tallo	19.82***	5.04**	6.54**	31.41
SSL	1.14	33.84***	1.07	36.05
Nº ramas	1.84	5.31*	1.83	8.99
Nº hojas	1.15	32.98***	0.77	34.90
Área foliar plántula	0.11	13.73***	1.43	15.27
Superficie hoja	0.32	24.4***	0.85	25.57
LMF	38.25***	18.46***	3.29*	59.99
LAR	19.71***	9.35***	3.10	32.17
NAR	2.26	0.07	4.16	6.50
RGR	4.56	3.23	1.35	9.15
Biomasa final aérea	5.12*	3.03	4.17	12.32

2º período de crecimiento (04/05)

Parámetro	Micrositio	Especie	M x E	R^2
Altura tallo	32.83***	3.13	6.67*	42.63
SSL	5.37*	44.80***	2.74	52.91
Nº ramas	25.14***	12.47***	2.84	40.66
Nº hojas	28.00***	7.63**	5.03	40.44
Área foliar plántula	15.39**	0.31	5.15	20.85
Superficie hoja	6.60*	47.89***	0.52	55.01
LMF _a	33.62***	7.43**	1.53	42.58
LAR _a	1.76	2.50	9.27*	13.53
NAR _a	13.33*	16.17**	5.94	35.44
RGR _a	14.18*	13.08**	7.41	34.67
Biomasa final aérea	15.26**	1.28	5.67	22.21

Figura 8.1 Diferencias entre especies y micrositos, en los principales parámetros morfológicos y de crecimiento, durante el primer y segundo año de vida de la plántula. Las letras son utilizadas para indicar diferencias significativas en el test de Tukey. Las barras en negro se corresponden con *Q. canariensis* y las grises con *Q. suber*. El valor de error estándar se ha representado mediante líneas verticales. Todos los parámetros morfológicos (altura del tallo, número de hojas, LMF_a y LAR_a) se corresponden con los medidos al final de cada estación de crecimiento (junio).



Diferencias entre especies

Las diferencias asociadas al tipo de especie de *Quercus* ejercieron un efecto altamente significativo sobre la mayor parte de los parámetros estudiados, explicando el 13.04% (con un rango comprendido entre 0.07 y 33.84%) de la varianza total durante el primer ciclo y el 14.24% (rango entre 0.31 – 47.89%) en el segundo período de crecimiento. De hecho, cinco de las once variables estudiadas mostraron diferencias asociadas al tipo de especie pero no al tipo de micrositio, durante el primer año de vida de la plántula. En cambio, en el segundo año, el tipo de micrositio ejerció un papel mucho más importante sobre los parámetros del crecimiento, mientras que la especie fue el factor más explicativo tan sólo en tres de los parámetros estimados (**Tabla 8.1**).

La altura máxima alcanzada por el tallo en las plántulas que crecieron bajo árbol y matorral fue significativamente mayor en *Q. suber* que en *Q. canariensis*, tanto en el primer ($p < 0.001$) como en el segundo período de crecimiento ($p = 0.03$) (**Tabla 8.1** y **Figura 8.1**). Exceptuando los microsítios abiertos durante el segundo período de crecimiento, donde se registraron diferencias marginalmente significativas entre ambas especies ($p = 0.066$), los valores de SSL fueron siempre significativamente más altos en las plántulas de *Q. suber* ($p < 0.001$). De manera similar, el número medio de ramas secundarias en los microsítios abiertos fue significativamente superior ($p = 0.034$) en *Q. suber*, durante la segunda estación de crecimiento.

Respecto a los caracteres foliares, las plántulas de *Q. suber* desarrollaron un mayor número de hojas, durante su primer año de vida, en todos los tipos de microsítios. Sin embargo, las plántulas de *Q. canariensis* presentaron hojas de mayor superficie, tanto en los microsítios de sombra ($p < 0.001$) como en aquéllos localizados bajo árbol ($p < 0.001$). Como consecuencia, el área foliar total de la plántula fue similar para las dos especies, exceptuando los microsítios más sombríos, donde *Q. suber* contó con unos valores más altos ($p = 0.003$) que *Q. canariensis*. En líneas generales, la proporción de biomasa destinada a las hojas fue superior para *Q. suber*, en sitios contrastados abiertos y de sombra, pero la diferencia no fue significativa en los microhábitats de media sombra ($p = 0.37$); sin embargo, en estos sitios *Q. suber* mostró valores significativamente más altos de LAR_a ($p = 0.002$) en comparación con *Q. canariensis*. Durante el segundo año de vida, las plántulas de *Q. suber* perdieron parte de sus hojas en los microsítios más sombríos, mientras que las de *Q. canariensis* incrementaron levemente su número, desapareciendo las diferencias entre ambas

especies. En cambio, en los sitios abiertos las dos especies llegaron a duplicar su número respecto al año anterior apareciendo diferencias marginalmente significativas entre ellas ($p=0.055$). Como consecuencia del mayor tamaño en superficie de las hojas de *Q. canariensis* ($p=0.01$ en micrositios abiertos y $p<0.001$ en los otros dos) y del mayor número de hojas de *Q. suber* en los micrositios abiertos, el área foliar total fue similar para ambas especies en los tres tipos de microhábitats. Durante este segundo ciclo, no se registraron diferencias interespecíficas en la alocaión de biomasa a hojas (LMF_a) ni en la razón del área foliar con la biomasa de la planta (LAR_a) (**Tabla 8.1 y Figura 8.1**).

Las diferencias entre especies de *Quercus* en las tasas de crecimiento de la plántula, variaron según se considere el primer o segundo ciclo. Así, durante la primera estación de crecimiento, la tasa de asimilación neta (NAR_a) fue similar para las dos especies y a pesar de alguna diferencia en el LAR_a (en la media sombra), tanto la tasa de crecimiento RGR_a como la biomasa aérea final fueron muy parecidas en ambas especies. Por el contrario, durante el segundo período de crecimiento, mientras que no hubo diferencias en el LAR_a , los valores de NAR_a y RGR_a fueron superiores para *Q. canariensis* en los micrositios de sombra (con valores negativos para *Q. suber*) y parecidos en los sitios abiertos. La biomasa aérea de las plántulas de dos años fue algo mayor para *Q. canariensis* en sombra y para *Q. suber* en los sitios abiertos, aunque sin aparecer diferencias estadísticamente significativas (**Figura 8.1**).

Factores que condicionan el crecimiento de plántulas

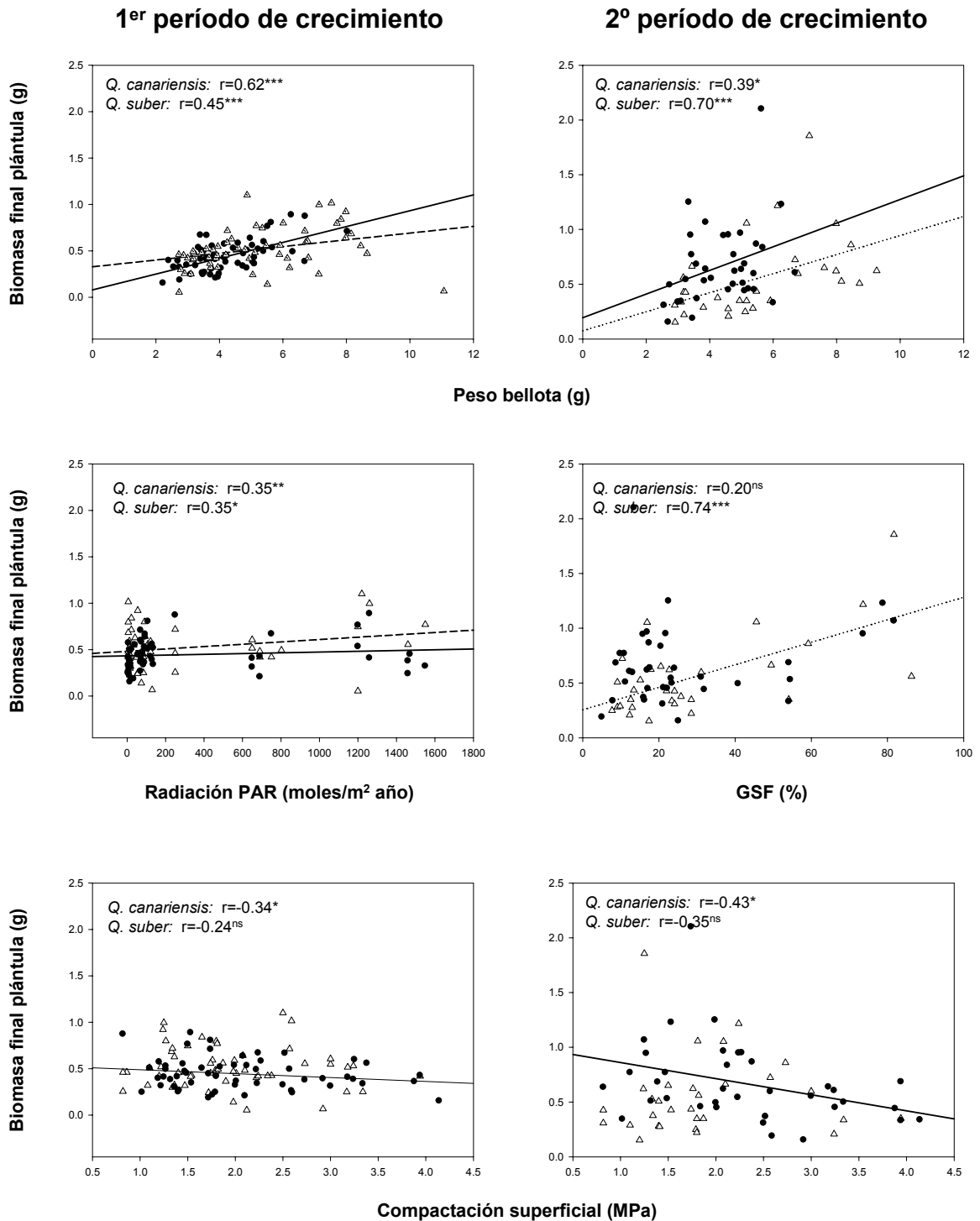
Los modelos de regresión múltiple, utilizados para evaluar los principales factores condicionantes del crecimiento de las plántulas, fueron altamente significativos para la mayor parte de los parámetros estudiados en las dos especies de *Quercus*. En el caso de *Q. suber*, la proporción de varianza absorbida por los modelos fue superior en el segundo período de crecimiento (con R^2 medios de 0.19 y 0.50 para el primer y segundo año, respectivamente), mientras que en *Q. canariensis* se registraron unos valores medios de R^2 en torno a 0.3, para los dos años de vida de la plántula (**Anexo 8.1**).

En ambas especies, el peso de la bellota y los factores relacionados con la disponibilidad de luz en el sotobosque fueron los principales factores que regularon la mayor parte de los parámetros relacionados con la morfología y el crecimiento de plántulas (**Figura 8.2 y Anexo 8.1**).

La importancia del tamaño de la semilla fue variable dependiendo de la especie y la edad de la plántula. Así, la influencia del peso de la bellota fue mucho mayor para los individuos de *Q. canariensis* durante su primer año de vida, ejerciendo un efecto significativo sobre ocho de las once variables estudiadas (en cinco de las cuales se comportó como el factor más explicativo). Durante el segundo año, el efecto del tamaño de semilla tan sólo se mantuvo en dos parámetros relacionados con el crecimiento del tallo. En el caso de *Q. suber*, el peso de la bellota ejerció un efecto significativo en menos de la mitad de los parámetros estudiados, comportándose como el factor más explicativo tan sólo en dos de las variables estimadas durante el primer año de vida de la plántula (**Anexo 8.1**). En los casos de correlaciones significativas, éstas fueron positivas con la altura del tallo, el número de hojas, el área foliar total, así como con otras variables relacionadas con el crecimiento total de la plántula, tales como el NAR_a , el RGR_a o la biomasa final de la misma (**Figura 8.2**). Por el contrario, el peso de la bellota estuvo correlacionado de forma negativa con el SSL y con el LAR_a , en el caso de *Q. canariensis* (**Anexo 8.1**).

Las variables relacionadas con la disponibilidad de luz (GSF, radiación PAR o LAI) ejercieron un efecto altamente significativo sobre gran parte de los parámetros estudiados, especialmente en el caso de plántulas de *Q. suber* durante su segundo año de vida, donde se comportó como el factor más explicativo en casi la totalidad de las variables estimadas (**Anexo 8.1**). Respecto a los parámetros relacionados con el tallo, la altura máxima alcanzada por la plántula y el SSL estuvieron correlacionados negativamente con la luminosidad, mientras que el número de ramas secundarias lo hizo de manera positiva. Por otro lado, un mayor nivel de irradiancia recibida por la plántula favoreció el desarrollo de un mayor número de hojas de menor superficie media, a la vez que aumentó los valores de LMF_a y disminuyó el LAR_a . Finalmente, respecto a los parámetros relacionados con el crecimiento total de la plántula, la disponibilidad de luz estuvo correlacionada positivamente, tanto con la tasa RGR_a como con su biomasa aérea final (**Figura 8.2**). En el caso concreto del NAR_a , tan sólo se registró un efecto significativo sobre plántulas de *Q. suber* de dos años de edad, recogándose unos valores más elevados en condiciones de mayor luminosidad (**Anexo 8.1**).

Figura 8.2 Relaciones entre la biomasa final de la plántula y los tres principales factores incluidos en los modelos de regresión múltiple (peso de la bellota, disponibilidad de luz y compactación superficial del suelo), durante los dos períodos de crecimiento. En cada caso, se han indicado los coeficientes de correlación parcial para cada especie, así como su grado de significación (^{ns} no significativo; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$).



Además del peso de la bellota y la disponibilidad de luz, el grado de compactación del suelo, en los primeros 20 cm de profundidad, estuvo incluido en gran parte de los modelos de regresión, ejerciendo un efecto significativamente negativo sobre algunos de los parámetros estimados en plántulas de *Q. canariensis*. A medida que aumentó la compactación del suelo, disminuyó la altura del tallo, el número de hojas, el área foliar total, así como la biomasa final de la plántula (**Figura 8.2**). De hecho, en estos dos últimos parámetros, esta variable abiótica fue el factor más explicativo durante la segunda estación de crecimiento (**Anexo 8.1**).

Por último, la humedad media del suelo también estuvo presente de manera significativa en algunos de los modelos de regresión, ejerciendo un efecto negativo sobre la altura del tallo (en el caso de *Q. suber*), así como sobre el LMF_a (en el caso de *Q. canariensis*) y el LAR_a (en ambas especies). En cambio, el tipo de correlación fue positiva con respecto al NAR_a , para plántulas de un año de *Q. canariensis*, registrándose unos valores más altos en los micrositios más húmedos (**Anexo 8.1**).

DISCUSIÓN

Factores que condicionan el crecimiento de plántulas

La variación en el crecimiento de plántulas estuvo influenciada principalmente por el nivel de irradiancia y por el peso inicial de la semilla, aunque la contribución relativa de estas dos variables dependió del año de vida de la plántula.

Durante el primer período de crecimiento, el peso de la bellota fue el principal factor que explicó la mayor parte de la varianza en gran parte de los parámetros estudiados. Así, las bellotas de mayor tamaño produjeron plántulas con un tallo más elongado, un número de hojas más elevado (generalmente de mayor superficie), un área foliar total más grande y una mayor proporción de biomasa foliar (en el caso de *Q. suber*). Además, en el caso de *Q. canariensis*, un mayor cantidad de reservas también favoreció el desarrollo de plántulas con una tasa de asimilación neta más importante y mayores tasas de crecimiento. Como consecuencia, el tamaño final de la plántula, en las dos especies de *Quercus*, estuvo enormemente influenciado por el peso inicial de la semilla, registrándose una biomasa aérea superior en aquellos individuos procedentes de bellotas de mayor tamaño. La correlación positiva entre el tamaño de

la semilla y el crecimiento de plántulas en las primeras fases ha sido ampliamente documentada en otros estudios (p. ej., Tripathi & Khan, 1990; Ke & Werger, 1999; Seiwa, 1998, 2000), lo cual no resulta sorprendente teniendo en cuenta que, durante su primer año de vida, las plántulas de *Quercus* reciben la mayor parte de la energía a partir de las reservas almacenadas en la semilla (Long & Jones, 1996). En este estudio, las plántulas de *Q. canariensis* tuvieron mayor dependencia del tamaño de la semilla que las de *Q. suber*, a pesar de que sus semillas son más pequeñas (4.28 g frente a 5.15 g; $F=8.27$; $p<0.005$; $N=56$).

La disponibilidad lumínica a nivel del sotobosque también ejerció un efecto importante sobre algunas variables morfológicas y de crecimiento, durante el primer año de vida de la plántula. En condiciones de baja irradiancia, las plántulas desarrollaron tallos más elongados, probablemente como mecanismo para maximizar la captación de luz a mayor altura (p. ej., Poorter, 1999; Cardillo & Bernal, 2006). Este incremento en longitud del tallo no se produjo a expensas de una mayor delgadez (mayor SSL), en contra de los resultados de Sasaki & Mori (1981). En este caso, el grosor del tallo estuvo muy influenciado por el peso de la bellota, de modo que las plántulas procedentes de semillas más pequeñas produjeron tallos más delgados.

En condiciones de sombra, las plántulas de *Q. canariensis* invirtieron una menor proporción de biomasa en hojas (LMF_a), aunque tuvieron mayor área de hoja por gramo de planta (LAR_a). Estas tendencias contrarias pudieron compensarse, dando como resultado un área foliar total de la planta similar a lo largo del gradiente de luz explorado. La capacidad para responder a las condiciones lumínicas modificando determinados rasgos estructurales de la hoja pueden conferir a la plántula cierta tolerancia a la sombra, al incrementar su eficiencia en la captura de luz (Valladares et al., 2002). Además, el LAR_a estuvo correlacionado negativamente con el peso de la semilla. Cuando se comparan especies diferentes, las plántulas emergidas a partir de semillas más pequeñas, con menos recursos propios, tienden a invertir preferentemente en área foliar para crecer de manera más rápida (Villar et al., 2004).

A pesar de la relativa importancia de la luz sobre la biomasa aérea final de la plántula, e incluso sobre sus tasas de crecimiento (en el caso de *Q. suber*), el crecimiento fue muy dependiente del tamaño de la semilla durante la primera fase de su ciclo anual. Una prueba es que durante el primer año no se registraron diferencias significativas en los parámetros de crecimiento por efecto del tipo de micrositio. En cambio, durante el segundo año, además de la importancia mantenida del peso de la

bellota (arrastrada del año anterior), la cantidad de luz disponible para la plántula fue el factor que más contribuyó a su crecimiento.

La mayor elongación del tallo, como posible mecanismo de adaptación a la sombra, fue más importante en el segundo año, registrándose diferencias significativas entre los diferentes micrositios para las dos especies de estudio. En el caso de *Q. suber*, este incremento en altura se produjo a expensas de un aumento en delgadez (SSL). En condiciones de alta irradiancia, las plántulas desarrollaron tallos más cortos pero con un mayor número de ramas secundarias.

Con respecto a los rasgos foliares, la alocaión de biomasa a hojas (LMF_a) durante la segunda estación de crecimiento aumentó con la luminosidad; así, en los sitios abiertos, las plántulas produjeron un mayor número de hojas (aunque de menor superficie) con un área foliar total ligeramente superior. En general, la razón de área foliar (LAR_a) fue similar en los tres tipos de microhábitats, mientras que en otros estudios de crecimiento con diversas especies de *Quercus* se ha encontrado que el LAR_a suele estar afectado por las condiciones ambientales (p. ej., Castro-Díez, 2005; Cardillo & Bernal, 2006). También hay que tener en cuenta que, debido a las limitaciones metodológicas del experimento en campo, el LAR_a se sobreestimó al calcularse respecto a la biomasa aérea de la planta y no poder tener en cuenta las raíces. A veces, la biomasa subterránea puede llegar a ser más sensible a los cambios de luz que la propia biomasa aérea o foliar de la plántula (Neufeld, 1983). Por ejemplo, en condiciones de alta irradiancia las plantas suelen presentar una mayor inversión en el sistema radicular (p. ej., Poorter, 1999; Cardillo & Bernal, 2006).

La tasa de asimilación neta (NAR_a) fue mayor en los micrositios más abiertos (en el caso de *Q. suber*) durante el segundo ciclo. Como consecuencia, la tasa de crecimiento (RGR_a) fue muy dependiente de la disponibilidad de luz, siendo éste el único factor significativo en los modelos de regresión calculados para las dos especies de estudio. Estos resultados han mostrado importantes cambios en los factores que afectan al crecimiento a lo largo de la ontogenia de la plántula (en tan sólo dos años), por lo que revelan la importancia de llevar a cabo estudios de crecimiento a medio y largo plazo.

Además de la luz, el grado de compactación superficial del suelo también ejerció un efecto significativo sobre determinados parámetros del crecimiento de la plántula. Así, una mayor compactación en los primeros 20 cm del suelo supuso una

reducción de la longitud del tallo, una disminución del número de hojas y del área foliar total, lo cual se tradujo en una biomasa aérea final menos importante. Un suelo más compacto puede suponer un mayor impedimento físico para la penetración de las finas raíces de la nueva plántula en desarrollo (Ferrero, 1991), pudiendo limitar el crecimiento del sistema radicular, reducir su capacidad de captación de nutrientes y, como consecuencia, ver reducida su biomasa aérea final (Lloret et al., 1999; Castro-Díez, 2002). El grado de compactación del suelo sólo afectó de manera significativa a *Q. canariensis*, por lo que puede inferirse que el sistema radicular de esta especie, al estar menos desarrollado que en el caso de *Q. suber* durante el estadio de plántula (véase la comparación entre las radículas de las dos especies cultivadas en condiciones controladas, en **capítulo 7**), pudo verse más afectado por una mayor resistencia física de las partículas del suelo.

La humedad media del suelo también afectó de forma negativa a determinados parámetros foliares y de crecimiento del tallo, en ambas especies de *Quercus*. Estos resultados apoyan el impacto negativo ocasionado por el exceso de agua durante el período lluvioso en las fases de germinación, emergencia y supervivencia de plántulas (**capítulo 7**). En otros estudios de bosques, pero en zonas pantanosas, se ha observado una reducción del crecimiento de las plántulas sometidas a períodos intermitentes de inundación (Anderson & Pezeshki, 1999; Sakio, 2005; Trowbridge et al., 2005). Esta reducción del crecimiento por el encharcamiento se puede deber a varios mecanismos relacionados con las condiciones de anoxia, tales como la respiración anaeróbica de la raíz o la desorganización en la translocación de metabolitos (Reid & Bradford, 1984; Pezeshki, 1994).

La adición extra de agua durante el primer período estival redujo la mortalidad (véase **capítulo 7**), pero sin embargo no ejerció ningún efecto aplazado, estadísticamente significativo, sobre el crecimiento de las plántulas supervivientes durante su segundo año de vida. Por el contrario, en un estudio similar, Castro et al. (2005) encontraron un fuerte efecto de la irrigación estival sobre el crecimiento de plántulas de *Pinus sylvestris*, induciendo al ciclo siguiente una mayor biomasa aérea y un mayor sistema radical en aquellos individuos que habían sido regados.

Diferencias entre especies

Durante el primer ciclo no hubo efecto significativo de la especie de *Quercus* (ni del tipo de micrositio) sobre la tasa de crecimiento de la plántula, probablemente debido a su dependencia principal con el tamaño de la semilla. Sin embargo, las plántulas de las dos especies fueron diferentes en algunos rasgos morfológicos. Así, *Q. suber* desarrolló un mayor número de hojas (en los tres tipos de micrositios) y una mayor inversión de biomasa en hojas (en los dos extremos del gradiente). En cambio, *Q. canariensis* produjo hojas de mayor superficie, de modo que el área foliar de toda la plántula fue similar en ambas especies. Por otro lado, las plántulas de *Q. suber* mostraron tallos más delgados que *Q. canariensis* (con valores más altos de SSL), así como una mayor plasticidad de elongación en condiciones limitantes de luz. Sin embargo, no se encontraron diferencias entre las especies en la tasa de asimilación neta (NAR_a), en la tasa de crecimiento (RGR_a), ni en la biomasa aérea final de la plántula.

Durante la segunda estación de crecimiento, a pesar de que la luz fue el factor más explicativo, aparecieron importantes diferencias entre ambas especies, probablemente como consecuencia de la menor tolerancia a la sombra que mostraron las plántulas de *Q. suber*. En los micrositios más sombríos, muchos individuos de esta especie perdieron parte de sus hojas y se obtuvieron valores negativos de asimilación (NAR_a) y crecimiento (RGR_a). Las conclusiones que pueden inferirse a partir de estos resultados coinciden con otros estudios que han clasificado a *Q. suber* como una especie de tolerancia intermedia a la sombra (Spurr & Barnes, 1980; Cardillo & Bernal, 2006). Por el contrario, las plántulas de *Q. canariensis* aumentaron ligeramente el número de hojas en los micrositios más sombríos, igualando los valores de *Q. suber*, y presentaron unos valores positivos de asimilación (NAR_a) a lo largo de todo el gradiente de luz. Así, la tasa de asimilación neta de esta especie superó a la de *Q. suber* (de manera marginalmente significativa) y, consecuentemente, el RGR_a fue ligeramente superior en estos micrositios de menor luminosidad. Sin embargo, en los micrositios abiertos, los diferentes parámetros relacionados con el crecimiento fueron similares para las dos especies. Como puede comprobarse, el menor grado de tolerancia a la sombra por parte de las plántulas de *Q. suber* (durante su segundo ciclo) no implicó una respuesta más positiva a los sitios de alta irradiancia, en comparación con *Q. canariensis*.

Las diferencias interespecíficas encontradas en términos de crecimiento, una

vez que la plántula se ha desvinculado por completo de la semilla, pueden reflejar la estrategia foliar diferencial (perennifolia frente a semicaducifolia), así como la distribución predominante que presentan como adultos a lo largo del gradiente de luz. Por un lado, el mayor tamaño de las hojas de *Q. canariensis* y los valores más elevados de asimilación (NAR_a) y crecimiento (RGR_a) de la plántula en condiciones limitantes de luz, apoyan las hipótesis que predicen una mayor velocidad de crecimiento en las especies de hábito caducifolio (Reich et al., 1992; Cornelissen et al., 1998; Antúnez et al., 2001). Sin embargo, para poder obtener conclusiones más generales, se deben llevar a cabo estudios de crecimiento a más largo plazo, para comprobar si esta tendencia se mantiene o no a lo largo de la ontogenia del individuo. Por otro lado, la mayor tolerancia a la sombra que mostraron las plántulas de *Q. canariensis*, durante su segundo año de vida, podría explicar en parte su distribución en el área de estudio, donde predominantemente ocupa las zonas más húmedas y umbrías (Torres, 1995; Coca, 1999; Ojeda et al., 2000; Díaz-Villa et al., 2003; Urbietta et al., 2004). Sin embargo (tal y como será discutido en el **capítulo 9**), un mayor crecimiento no tiene por qué significar una mayor supervivencia de la plántula (Villar et al., 2004). En ambientes mediterráneos, una mayor biomasa aérea de la plántula puede ser positiva durante la estación favorable, pero negativa cuando llega el período estival, al aumentar la tasa de transpiración y provocar desajustes en el balance hídrico de la planta (p. ej., (Villar-Salvador et al., 1997). El crecimiento de las plántulas, resultado de la combinación de factores genéticos y de las condiciones ambientales a las que se encuentran expuestas, tiene consecuencias ecológicas importantes tanto en relación a la regeneración natural de las poblaciones como a la dinámica de estas comunidades (Villar et al., 2004).

BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, R. (1995) The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 402-415.
- Anderson, P. H. & Pezeshki, S. R. (1999) The effects of intermittent flooding on seedlings of three forest species. *Photosynthetica*, **37** (4), 543-552.
- Antúnez, I., Retamosa, E.C., & Villar, R. (2001) Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia*, **128**, 172-180.
- Bellot, J., Maestre, J.F., Chirino, E., Hernández, N., & Urbina, J.O. (2004) Afforestation with *Pinus halepensis* reduces native shrub performance in a Mediterranean semiarid area. *Acta Oecologica*, **25**, 7-15.
- Blanco, E., Casado, M.A., Costa, M., Escribano, R., García, M., Genova, M., Gómez, A., Gómez, F., Moreno, J.C., Morla, C., Regato, P., & Sainz, H. (1997) *Los bosques ibéricos*. Editorial Planeta, Barcelona, España.
- Blondel, J. & Aronson (1999) *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Nueva York, USA.
- Bongers, F. & Popma, J. (1990) Leaf dynamics of rainforest seedlings in relation to canopy gaps. *Oecologia*, **82**, 122-127.
- Box, G. E. P. & Cox, D. R. (1964) An analysis of transformations. *Journal Royal Statistics*, **B26**, 211-243.
- Canham, C.D., Berkowitz, A.R., Kelly, V.R., Lovett, G.M., Ollinger, S.V., & Schnurr, J. (1996) Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**, 1521-1530.
- Cardillo, E. & Bernal, C.J. (2006) Morphological response and growth of cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings at different shade levels. *Forest Ecology and Management*, **222**, 296-301.
- Castro, J., R. Zamora, J.A. Hódar, and J. M. Gómez (2005) Alleviation of summer drought boosts establishment success of *Pinus sylvestris* in a Mediterranean mountain: an experimental approach. *Plant Ecology*, **181**, 191-202.
- Castro-Díez, P. (2002) Factores que limitan el crecimiento de la vegetación leñosa mediterránea. Respuestas de las plantas: de órgano a comunidad. En: *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la Península Ibérica*, pp. 47-85, J. Charco (ed.). ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Castro-Díez, P., Navarro, J., Pintado, A., Sancho, L.G., & Maestro, M. (2005) Interactive effects of shade and irrigation on the performance of seedlings of three Mediterranean *Quercus* species. *Tree Physiology*, **26**, 389-400.
- Castro-Díez, P., Puyravaud, J.P., & Cornelissen, J.H.C. (2000) Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedling of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, **124**, 476-486.

- Coca, M. (1999) *Efectos de la intervención humana y de los factores ambientales sobre la vegetación del alcornocal en el "Parque Natural Los Alcornocales" (Cádiz-Málaga)*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla, Sevilla.
- Cornelissen, J.H.C., Castro-Díez, P., & Carnelli, A.C. (1998) Variation in relative growth rate among woody species: scaling up. En: *Inherent Variation in Plant Growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. H. Lambert, H. Poorter & M. Van Vuuren (ed.). Backhuys Publishers, Leiden, Países Bajos.
- Díaz-Villa, M. D., Marañón, T., Arroyo, J. y Garrido, B. (2003) Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 701-709
- Di Castri, F., D. W. Goodall & R. L. Specht (1981) *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Holanda.
- Eamus, D., Myers, B., Duff, G., & Williams, R. (1999) A cost-benefit analysis of leaves of eight Australian savanna tree species of differing leaf life-span. *Photosynthetica*, **36**, 573-586.
- Ferrero, A. F. (1991) Effect of compaction simulating cattle trampling on soil physical characteristics in woodland. *Soil and Tillage Research*, **19**, 319-329.
- Holmgren, M. (2000) Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation? *Oikos*, **90**, 67-78.
- Huante, P., Rincón, P., & Acosta, I. (1995) Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology*, **9**, 849-858.
- Hunt, R. (1998) *Plant Growth Analysis*. Edward Arnold (ed.). Londres, Inglaterra.
- Ke, G. & Werger, M.J.A. (1999) Different responses to shade of evergreen and deciduous oak seedlings and the effect of acorn size. *Acta Oecologica*, **20**, 579-586.
- Kohyama, T. (1991) A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. *Functional Ecology*, **5**, 83-90.
- Larcher, W. (2003) *Physiological Plant ecology*. Springer-Verlag. Berlín, Alemania.
- Lloret, F., Casanovas, C., & Peñuelas, J. (1999) Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root: shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Functional Ecology*, **13**, 210-216.
- Long, T.J. & Jones, R.H. (1996) Seedling growth strategies and seed size effects in fourteen oak species native to different soil moisture habitats. *Trees*, **11**, 1-8.
- Neter, J., Wasserman, W., & Kutner, M.H. (1985) *Applied linear statistical models: Regression, analysis of variance, and experimental designs*. Homewood, IL: Irwin.
- Neufeld, H.S. (1983) Effects of light on growth, morphology, and photosynthesis in baldcypress (*Taxodium distichum* (L.) Rich.) and pondcypress (*T. ascendes Brongn.*) seedlings. *Bull. Torrey Bot. Club*, **110**, 43-54.
- Nicotra, A. B., N. Babicka, & M. Westoby (2002) Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia*, **130**, 136-145.

- Ojeda, F., Marañón, T., & Arroyo, J. (2000) Plant diversity patterns in the Aljibe Mountains (S. Spain): a comprehensive account. *Biodiversity and Conservation*, **9**, 1323-1343.
- Osunkoya, O.O., J.E., A., Hopkins, M.S., & Graham, A.W. (1994) Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in Northern Queensland. *Journal of Ecology*, **82**, 149-163.
- Pezeshki, S.R. (1994) Plant responses to flooding. En: *Plant-environment interactions.*, pp. 289-321, Wilkinson RE (ed.). Marcel-Dekker, Nueva York, EEUU.
- Poorter, H. (1999) Growth Responses of 15 Rain-Forest Tree Species to a Light Gradient: The Relative Importance of Morphological and Physiological Traits. *Functional Ecology*, **13**, 396-410.
- Poorter, H. (2001) Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology*, **15**, 113-123.
- Poorter, H. & Oberbauer, S.F. (1993) Photosynthetic induction responses of two rainforest tree species in relation to light environment. *Oecologia*, **96**, 193-199.
- Popma, J. & Bongers, F. (1988) The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia*, **75**, 625-632.
- Prider, J.N. & Facelli, J.M. (2004) Interactive effects of drought and shade on three arid zone chenopod shrubs with contrasting distributions in relation to tree canopies. *Functional Ecology*, **18**, 67-76.
- Quero, J.L., Villar, R., Marañón, T., & Zamora, R. (2006) Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist*, **170**, 819-834.
- Reich, P.B., Walters, M.B., & Ellsworth, D.S. (1992) Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, **62**, 365-392.
- Reich, P.B., Walters, M.B., & Ellsworth, D.S. (1997) From tropics to tundra: Global convergence in plant function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **94**, 13730-13734.
- Reid, D. M. & Bradford, K. J. (1984) Effect of flooding on hormone relations. En: *Flooding and Plant Growth*, pp. 195-219, Kozlowski, T. T. (ed.). Academic Press, San Diego, EEUU.
- Ruiz-Robledo, J. & Villar, R. (2005) Relative growth rate and biomass allocation in ten woody species with different leaf longevity using phylogenetic independent contrasts (PICs). *Plant Biology*, **7 (5)**, 484-494.
- Sack, L. (2004) Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation? *Oikos*, **107**, 110-127.
- Sack, L. & Grubb, P.J. (2002) The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia*, **131**, 175-185.
- Sakio, H. (2005) Effects of flooding on growth of seedlings of woody riparian species. *Journal of Forest Research*, **10**, 341-346.
- Sasaki, S. & Mori, T. (1981) Responses of Dipterocarp seedlings to light. *Malayan Forester*, **44**, 319-345.

- Seiwa, K. (1998) Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different understorey phenologies in deciduous broad-leaved forests. *Journal of Ecology*, **86**, 219-228.
- Seiwa, K. (2000) Effects of seed size and emergence time on tree seedling establishment: importance of developmental constraints. *Oecologia*, **123**, 208-215.
- Smith, T. & Huston, M. (1989) A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio*, **83**, 49-69.
- Spurr, J.E. & Barnes, B.V. (1980) *Forest Ecology*, Nueva York, EEUU.
- Sterck, F.J. (1997) *Trees and light. Tree development and morphology in relation to light availability in a tropical rain forest in French Guiana*, Wageningen, Agricultural University, Holanda.
- Torres, E. (1995) *Estudio de los principales problemas selvícolas de los alcornoques del macizo del Aljibe (Cádiz y Málaga)*. Tesis doctoral. ETSIM, Madrid.
- Tripathi, S.L. & Khan, M.L. (1990) Effects of seed weight and microsites characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. *Oikos*, **57**, 289-296.
- Trowbridge, W.B., Kalmanovitz, S., & Schwartz, M.W. (2005) Growth of valley oak (*Quercus Lobata* Nee) in four floodplain environments in the Central Valley of California. *Plant Ecology*, **176**, 157-164.
- Urbietta, I. R., Zavala, M. A., Marañón, T. (2004) Distribución y abundancia de alcornoque (*Quercus suber* L.) y quejigo (*Quercus canariensis* Willd.) y su relación con factores ambientales en la provincia de Cádiz. *Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural*, **4**, 181-187
- Valladares, F., Wright, S.J.W., Lasso, E., Kitajima, K., & Pearcy, R.W. (2000) Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, **81**, 1925-1936.
- Valladares, F. & Pearcy, R.W. (2002) Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El niño year. *Plant Cell and Environment*, **25**, 749-759.
- Valladares, F., Skillman, J., & Pearcy, R.W. (2002) Convergence in light captures efficiencies among tropical forest understorey plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany*, **89**, 1275-1284.
- Valladares, F., Villagrosa, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Camarero, J. J., Corcuera, L., Sisó, S. & Gil-Pelegrín, E. (2004) Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, F. Valladares (ed.). Ministerio de Medio Ambiente. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid, España.
- Valladares, F., Dobarro, I., Sánchez-Gómez, D., & Pearcy, R.W. (2005) Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany*, **56**, 483-494.

- Veenendaal, E.M., Swaine, M.D., Lecha, R.T., Falsh, M.F., Abebrese, I.K., & Owusu-Afriyie, K. (1996) Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. *Functional Ecology*, **10**, 501-511.
- Villar-Salvador, P., Castro-Díez, P., Pérez-Rontome, C., & Montserrat-Marti, G. (1997) Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees, Structure and Function*, **12**, 90-96.
- Villar, R. & Merino, J. (2001) Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist*, **151**, 213-226.
- Villar, R., Ruíz-Robledo, J., Quero, J.L., Poorter, H., Valladares, F., & Marañón, T. (2004) Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, F. Valladares (ed.). Ministerio de Medio Ambiente. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid, España.
- Villar, R., Marañón, T., Quero, J. L., Panadero, P., Arenas, F. & Lambers, H. (2005) Variation in relative growth rate of 20 *Aegilops* species (Poaceae) in the field: The importance of net assimilation rate or specific leaf area depends on the time scale. *Plant and Soil*, **272 (1-2)**, 11-27.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diener, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, C.S., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., & Villar, R. (2004) The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821-827.
- Zar, J.H. (1984) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Nueva York, EEUU

Anexo 8.1 Resultados de los análisis de regresión múltiple (*Forward Stepwise*) que muestran los principales factores que condicionaron el crecimiento de plántulas en las dos especies de *Quercus*, durante su primer y segundo año de vida. Los factores significativos han sido resaltados en negra.

1^{er} período de crecimiento

Parámetro	R ²	F (g.l)	p	Factor	Beta	Tolerancia	Correlación parcial	t	p
<i>Q. canariensis</i>									
Altura tallo	0.288	6.87 (3.51)	0.0006	LAI	0.399	0.983	0.448	3.577	0.001
				Comp. superf.	-0.291	0.959	-0.339	-2.575	0.013
				Peso bellota	0.310	0.988	0.364	2.788	0.007
				Humedad media	0.151	0.950	0.184	1.334	0.188
SSL	0.377	7.72 (4.51)	0.0001	Peso bellota	-0.460	0.986	-0.476	-3.870	0.000
				Humedad media	-0.209	0.974	-0.237	-1.743	0.087
				Radiación R/FR	-0.206	0.987	-0.235	-1.728	0.090
Nº ramas	0.164	5.09 (2.52)	0.0095	LAI	-0.336	0.999	-0.344	-2.645	0.011
Nº hojas	0.345	5.27 (5.5)	0.0006	Peso bellota	0.379	0.972	0.332	3.269	0.002
				Comp. Superf.	-0.371	0.934	0.404	-3.130	0.003
				GSF	0.411	0.385	-0.332	2.229	0.030
				Humedad media	-0.181	0.935	0.298	-1.530	0.132
				Radiación PAR	-0.195	0.385	-0.200	-1.058	0.295
Área foliar plántula	0.385	10.84 (3.52)	0.0000	Peso bellota	0.515	0.998	0.548	4.729	0.000
				Comp. superf	-0.345	0.991	-0.401	-3.161	0.003
				LAI	-0.169	0.992	-0.210	-1.547	0.128
Superficie hoja	0.051	1.41 (2.52)	0.2533	GSF	-0.172	0.987	-0.173	-1.263	0.212
				Humedad media	0.169	0.987	0.170	1.244	0.219
LMF _a	0.442	13.73 (3.52)	0.0000	LAI	-0.510	0.552	-0.452	-3.655	0.001
				Humedad media	-0.299	0.991	-0.370	-2.876	0.006
				Radiación PAR	0.150	0.550	0.148	1.078	0.286
LAR _a	0.397	5.37 (6.49)	0.0002	Radiación PAR	-0.485	0.385	-0.361	-2.714	0.009
				Humedad media	-0.409	0.928	-0.452	-3.548	0.001
				Peso bellota	-0.336	0.939	-0.386	-2.933	0.005
				GSF	0.485	0.171	0.250	1.806	0.077
				Comp. superf	-0.142	0.921	-0.172	-1.225	0.227
				LAI	0.259	0.240	0.161	1.144	0.258
NAR _a	0.240	5.47 (3.52)	0.0024	Peso bellota	0.419	0.988	0.431	3.448	0.001
				Humedad media	0.260	0.982	0.284	2.134	0.038
				LAI	0.152	0.993	0.171	1.249	0.217
RGR _a	0.194	4.18 (3.52)	0.0100	Peso bellota	0.342	0.998	0.356	2.745	0.008
				Comp. superf	-0.196	0.991	-0.213	-1.570	0.122
				LAI	0.186	0.992	0.202	1.489	0.143
Biomasa final aérea	0.479	15.95 (3.52)	0.0000	Peso bellota	0.576	0.986	0.621	5.715	0.000
				Radiación PAR	0.275	0.964	0.351	2.703	0.009
				Comp. superf	-0.263	0.976	-0.338	-2.594	0.012

Nota: La “tolerancia” es definida como 1 menos el grado de correlación múltiple (R²) de cada factor con respecto al resto de factores incluidos en el modelo, de modo que cuanto mayor es la tolerancia de una variable, mayor es su grado de independencia con respecto a los demás factores. El valor de “correlación parcial” representa el grado de correlación de cada factor con la variable dependiente de crecimiento, controlando el resto de los factores incluidos en el modelo.

Crecimiento de plántulas

Parámetro	R ²	F (g.l)	p	Factor	Beta	Tolerancia	Correlación parcial	t	p
<i>Q. suber</i>									
Altura tallo	0.392	11.18 (3.52)	0.0000	GSF	-0.378	0.366	-0.281	-2.115	0.0392
				Peso bellota	0.254	0.998	0.309	2.343	0.0230
				Radiación R/FR	-0.237	0.366	-0.181	-1.324	0.1914
SSL	0.072	2.06 (2.53)	0.1380	Compact. media	0.223	0.928	0.218	1.626	0.1100
				Peso bellota	-0.220	0.928	-0.215	-1.603	0.1148
Nº ramas	0.033	1.85 (1.54)	0.1789	LAI	-0.182	1.000	-0.182	-1.362	0.1789
Nº hojas	0.086	2.49 (2.53)	0.0925	LAI	-0.242	0.987	-0.244	-1.833	0.0725
				Comp. superf	-0.195	0.987	-0.198	-1.472	0.1468
Área foliar plántula	0.133	2.65 (3.52)	0.0586	Peso bellota	0.290	0.952	0.291	2.191	0.0329
				Comp. superf	-0.214	0.916	-0.215	-1.588	0.1183
				Humedad media	-0.197	0.957	-0.202	-1.488	0.1427
Superficie hoja	0.056	1.58 (2.53)	0.2145	Peso bellota	0.173	0.995	0.175	1.296	0.2006
				Hum media	-0.150	0.995	-0.153	-1.124	0.2661
LMF _a	0.614	20.28 (4.51)	0.0000	GSF	0.555	0.366	0.476	3.861	0.0003
				Peso bellota	-0.196	0.861	-0.282	-2.096	0.0411
				Radiación PAR	0.779	0.050	0.270	1.999	0.0509
				Radiación R/FR	-0.554	0.046	-0.187	-1.359	0.1800
LAR _a	0.120	2.28 (3.5)	0.0911	Humedad media	-0.268	0.990	-0.274	-2.013	0.0496
				Peso bellota	-0.180	0.990	-0.188	-1.350	0.1830
				Radiación PAR	0.156	0.997	0.164	1.174	0.2459
NAR _a	0.116	3.35 (2.51)	0.0428	Comp. superf	-0.252	0.985	-0.258	-1.903	0.0627
				LAI	0.200	0.985	0.206	1.507	0.1379
RGR _a	0.254	4.17 (4.49)	0.0055	Radiación R/FR	-1.380	0.056	-0.354	-2.652	0.0107
				Radiación PAR	1.248	0.057	0.325	2.410	0.0198
				Comp. superf	-0.181	0.929	-0.198	-1.412	0.1644
				LAI	0.201	0.543	0.169	1.202	0.2352
Biomasa final aérea	0.258	3.48 (5.5)	0.0089	Peso bellota	0.481	0.826	0.452	3.586	0.0008
				Comp. superf	-0.230	0.854	-0.240	-1.745	0.0870
				Radiación PAR	1.456	0.050	0.352	2.660	0.0105
				Radiación R/FR	-1.307	0.050	-0.320	-2.389	0.0207
				Humedad media	-0.158	0.941	-0.176	-1.262	0.2128

Capítulo 8

2º período de crecimiento

Parámetro	R ²	F (g.l)	p	Factor	Beta	Tolerancia	Correlación parcial	t	p
<i>Q. canariensis</i>									
Altura tallo	0.450	8.71 (3.32)	0.0002	GSF	-0.471	0.988	-0.534	-3.569	0.0012
				Peso bellota	0.467	0.978	0.528	3.521	0.0013
				Comp. superf.	-0.248	0.981	-0.315	-1.876	0.0698
SSL	0.127	2.39 (2.33)	0.1068	Peso bellota	-0.323	0.985	-0.324	-1.967	0.0576
				Comp. superf.	0.196	0.985	0.204	1.196	0.2402
Nº ramas	0.420	7.73 (3.32)	0.0005	GSF	0.633	0.976	0.635	4.648	0.0001
				Comp. superf.	-0.259	0.859	-0.301	-1.782	0.0842
				Hum. per. húmedo	-0.158	0.854	-0.189	-1.086	0.2855
Nº hojas	0.393	5.01 (4.31)	0.0031	GSF	0.469	0.976	0.511	3.310	0.0024
				Comp. superf.	-0.420	0.763	-0.426	-2.621	0.0135
				Hum. per. húmedo	-3.755	0.002	-0.197	-1.121	0.2709
				Humedad media	3.593	0.002	0.188	1.067	0.2944
Área foliar plántula	0.337	3.94 (4.31)	0.0107	Comp. superf.	-0.526	0.848	-0.511	-3.312	0.0024
				Peso bellota	0.283	0.921	0.317	1.858	0.0727
				Humedad media	-0.234	0.795	-0.248	-1.428	0.1633
				GSF	0.182	0.963	0.214	1.222	0.2308
Superficie hoja	0.200	4.01 (2.32)	0.0280	LAI	0.351	1.000	0.365	2.218	0.0338
				Peso bellota	0.277	1.000	0.296	1.754	0.0891
LMF _a	0.336	8.36 (2.33)	0.0012	Radiación PAR	1.689	0.080	0.506	3.374	0.0019
				Radiación R/FR	-1.293	0.080	-0.410	-2.582	0.0145
LAR _a	0.051	1.83 (1.34)	0.1844	Radiación R/FR	-0.226	1.000	-0.226	-1.355	0.1844
NAR _a	0.164	1.64 (3.25)	0.2062	Radiación PAR	1.110	0.072	0.309	1.625	0.1166
				Comp. superf.	-0.282	0.945	-0.287	-1.497	0.1469
				Radiación R/FR	-0.881	0.072	-0.251	-1.295	0.2071
RGR _a	0.289	2.54 (4.25)	0.0649	Peso bellota	0.183	0.856	0.197	1.004	0.3252
				Comp. superf.	-0.341	0.957	-0.367	-1.975	0.0594
				Radiación PAR	1.273	0.079	0.390	2.117	0.0444
				Radiación R/FR	-1.117	0.079	-0.349	-1.859	0.0748
Biomasa final aérea	0.312	4.84 (3.32)	0.0069	Comp. superf.	-0.402	0.984	-0.433	-2.718	0.0105
				Peso bellota	0.355	0.979	0.390	2.397	0.0226
				Radiación PAR	0.215	0.994	0.250	1.459	0.1543

Crecimiento de plántulas

Parámetro	R ²	F (g.l)	p	Factor	Beta	Tolerancia	Correlación parcial	t	p
<i>Q. suber</i>									
Altura tallo	0.711	15.34 (4.25)	0.0000	Radiación PAR	-0.505	0.924	-0.670	-4.509	0.0001
				Peso bellota	0.538	0.964	0.700	4.907	0.0000
				Humedad media	-0.307	0.842	-0.464	-2.615	0.0149
				Comp. superf.	-0.189	0.829	-0.304	-1.596	0.1230
SSL	0.206	3.49 (2.27)	0.0447	Radiación PAR	-0.388	0.990	-0.398	-2.253	0.0326
				Peso bellota	-0.276	0.990	-0.294	-1.600	0.1213
Nº ramas	0.446	10.86 (2.27)	0.0003	GSF	0.640	0.992	0.650	4.447	0.0001
				Peso bellota	0.259	0.992	0.327	1.800	0.0830
Nº hojas	0.726	22.99 (3.26)	0.0000	GSF	0.834	0.935	0.839	7.861	0.0000
				Peso bellota	0.359	0.984	0.563	3.470	0.0018
				Comp. superf.	-0.157	0.939	-0.279	-1.483	0.1502
Área foliar plántula	0.643	11.26 (4.25)	0.0000	GSF	0.745	0.865	0.757	5.801	0.0000
				Peso bellota	0.494	0.962	0.630	4.056	0.0004
				Comp. superf.	-0.268	0.789	-0.370	-1.990	0.0576
				H. per. húmedo	-0.141	0.810	-0.208	-1.065	0.2972
Superficie hoja	0.544	10.36 (3.26)	0.0001	GSF	-0.921	0.325	-0.614	-3.968	0.0005
				Peso bellota	0.309	0.990	0.414	2.320	0.0284
				Radiación PAR	0.377	0.325	0.303	1.624	0.1165
LMF _a	0.560	11.02 (3.26)	0.0001	GSF	0.662	0.963	0.752	4.992	0.0000
				Peso bellota	-0.202	0.981	-0.328	-1.540	0.1357
				H. per. húmedo	0.164	0.964	0.223	1.240	0.2261
LAR _a	0.125	1.92 (2.27)	0.1655	Peso bellota	-0.314	0.992	-0.317	-1.739	0.0934
				Humedad media	0.191	0.992	0.199	1.057	0.2999
NAR _a	0.450	7.78 (2.19)	0.0034	Radiación PAR	0.619	0.996	0.640	3.630	0.0018
				Peso bellota	0.301	0.996	0.376	1.769	0.0930
RGR _a	0.471	8.45 (2.19)	0.0024	GSF	0.646	1.000	0.664	3.873	0.0010
				Peso bellota	0.238	1.000	0.311	1.425	0.1705
Biomasa final aérea	0.656	11.92 (4.25)	0.0000	GSF	0.702	0.865	0.744	5.564	0.0000
				Peso bellota	0.572	0.962	0.691	4.783	0.0001
				Comp. superf.	-0.248	0.789	-0.352	-1.879	0.0720
				H. per. húmedo	-0.161	0.810	-0.239	-1.233	0.2292



CAPÍTULO 9



Síntesis y análisis comparado del proceso de reclutamiento en las dos especies de *Quercus*

INTRODUCCIÓN

El proceso de reclutamiento puede ser entendido como el balance entre la producción y las pérdidas de propágulos (semillas), entre el establecimiento exitoso y la mortalidad de plántulas, y en general, entre las ganancias y pérdidas en cada una de las etapas sucesivas del ciclo regenerativo (Jordano & Herrera, 1995; Wang & Smith, 2002). Por tanto, el éxito en la regeneración requiere la superación de una serie concatenada de procesos demográficos (producción de semillas, dispersión, germinación, establecimiento de plántulas, etc.), cada uno de los cuales influirá decisivamente sobre el resultado final, que no es más que la incorporación de nuevos individuos en la población capaces de completar el ciclo (Harper, 1977; Schemske et al., 1994).

Al tratarse de un proceso multiplicativo y no aditivo, si una sola de esas etapas cuenta con una probabilidad de éxito muy baja, todo el proceso de reclutamiento puede verse seriamente limitado o incluso colapsado, independientemente del grado de éxito del resto de las fases (Keely, 1992; Herrera et al., 1994; Houle, 1995; Jordano & Herrera, 1995; Schupp & Fuentes, 1995; Jordano et al., 2002). Mediante el estudio de toda la secuencia se pueden inferir cuáles son los procesos claves que limitan el reclutamiento de la especie en cuestión, que se corresponderán con las fases demográficas que presenten unas probabilidades de transición más bajas.

Los procesos demográficos que condicionan la regeneración actúan de forma microhábitat-dependiente (Schupp, 1995; Schupp & Fuentes, 1995; Hulme, 1997). Es decir, el tipo de micrositio al que llegue una semilla influirá decisivamente sobre las sucesivas probabilidades de transición a lo largo del ciclo (Callaway, 1992; Ribbens et al., 1994; Crawley & Long, 1995b; Rey & Alcántara, 2000; Rousset & Lepart, 2000). Por tanto, es necesario conocer los patrones espaciales de reclutamiento a la hora de discernir cuáles son los procesos que están limitando el éxito en la regeneración de las especies estudiadas. Además, hay sitios donde las condiciones óptimas para una determinada fase pueden ser menos apropiadas que para otras, generándose en estos casos conflictos demográficos (Schupp, 1995; Battaglia et al., 2000).

Así, para obtener una visión global del proceso de reclutamiento de las dos especies de *Quercus*, es necesario realizar una conexión de todas las fases demográficas estudiadas en los diferentes capítulos, y calcular una probabilidad de reclutamiento acumulada en cada tipo de micrositio.

Objetivos

Específicamente, se han abordado los siguientes objetivos:

1. Conocer cuáles son las fases y procesos más limitantes para el reclutamiento de las dos especies de *Quercus*, mediante el cálculo de las sucesivas probabilidades de transición específicas a lo largo del ciclo de regeneración.
2. Analizar, comparativamente, el éxito de cada fase entre las dos especies de estudio.
3. Estudiar la influencia del tipo de micrositio sobre las diferentes probabilidades de transición, con el fin de caracterizar las condiciones donde regenera de manera más eficiente cada especie (nichos de regeneración).
4. Comprobar si la distribución de plántulas de más de un año (brinzales) es azarosa o bien es consecuencia de un conjunto de procesos microhábitat-dependientes.
5. Determinar si existen conflictos demográficos entre las diferentes fases del ciclo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Cálculo de probabilidades de transición

Las probabilidades de transición entre las diferentes etapas demográficas se calcularon, para cada tipo de micrositio, dividiendo el número de semillas o plántulas que completaron con éxito cada fase, entre el número de ellas que comenzaron esa etapa. Los procesos demográficos considerados fueron:

- *Desarrollo de semillas en las bellotas dispersadas*: incluye las pérdidas ocasionadas por desarrollo incompleto del embrión (abortos), estimadas a partir del porcentaje medio de bellotas recogidas de los diferentes árboles

muestreados (20 de *Q. canariensis* y 30 de *Q. suber*) durante dos ciclos reproductivos sucesivos (**capítulo 4**).

- *Depredación pre-dispersiva de semillas*: incluye tanto la proporción debida a pequeños vertebrados (aves y roedores arborícolas), como aquéllas infestadas por larvas (por acción de *Curculio sp.* y *Cydia sp.*, fundamentalmente), estimadas en los mismos individuos que el proceso anterior (**capítulo 4**). En el caso de las larvas, no fue considerada como fracaso aquella fracción de bellotas que, a pesar de haber sido consumidas parcialmente, no perdieron su viabilidad. La probabilidad de germinar habiendo sido infestada fue estimada a partir de los resultados del experimento de laboratorio llevado a cabo durante el período 2005/2006 (**capítulo 4**).
- *Depredación post-dispersiva de semillas*: calculada a partir del porcentaje medio de semillas supervivientes en los experimentos de campo, agrupando dentro y fuera de cercado, durante los dos ciclos reproductivos muestreados (**capítulo 5**). En esta fase se separó la fracción de bellotas que fueron manipuladas por escarabajos (teniendo en cuenta aquéllas cuyo embrión no fue dañado: dispersión secundaria) (**capítulo 6**), de aquéllas que fueron depredadas por otros animales. De esta última fracción, no se dispone de datos acerca del destino y el daño ocasionado a la bellota, por lo que la probabilidad de dispersión biótica por vertebrados no fue considerada.
- *Germinación de semillas*: calculada a partir del porcentaje medio de bellotas que llegaron a emitir una radícula, en las siembras experimentales llevadas a cabo a finales del 2003 (**capítulo 7**).
- *Emergencia de plántulas*: calculada a partir de la proporción de bellotas que produjeron un tallo durante la primavera del 2004, en el mismo experimento de siembra (**capítulo 7**).
- *Supervivencia de plántulas*: calculada a partir del número de plántulas emergidas que sobrevivieron tras el verano. Para esta fase, se ha calculado la probabilidad de supervivencia tanto para el primer como para el segundo año de vida de la plántula (**capítulo 7**).

Dado que los procesos acontecidos durante la fase de plántula tan sólo fueron estudiados en la parcela experimental de *Panera*, la probabilidad de superar con éxito la fase post-dispersiva de bellotas fue estimada únicamente a partir de los resultados obtenidos en este sitio de bosque.

Finalmente, dado que determinadas probabilidades de transición variaron en función de la producción de semillas, se han expuesto como ejemplos los valores de abundancia de semillas y plántulas obtenidos en *Panera* para las sucesivas fases demográficas, durante dos ciclos reproductivos diferentes (que mostraron unos valores de producción altamente contrastados).

Distribución de brinzales entre micrositios

Para estimar la densidad de plántulas de más de un año (brinzales) en los diferentes tipos de micrositios, se dispusieron al azar una serie de transectos de 25 metros de longitud y dos metros de ancho en los sitios de bosque de *Panera* y *Tiradero*. Concretamente, se colocaron seis transectos en cada parcela, haciendo un total de 600 m² muestreados. En cada transecto, se contabilizó el número de brinzales de cada especie de *Quercus*, así como el tipo de micrositio en el que se encontraba cada uno de ellos: bajo matorral (sombra), bajo árbol (media sombra) o abierto. En los dos primeros casos, se anotaron además las especies leñosas con las que estaban asociados. Los muestreos se llevaron a cabo durante el otoño del 2004, con el fin de cuantificar únicamente las plántulas supervivientes tras, al menos, el primer verano.

Por otro lado, para obtener una estima de la disponibilidad natural de cada tipo de micrositio, se estimó también el porcentaje de superficie correspondiente a cada categoría, en cada uno de los doce transectos muestreados. En el caso de los sitios cubiertos de vegetación se especificó el nombre de las especies de árbol y matorral que cubrían cada micrositio.

Para evaluar si los brinzales se distribuían de manera azarosa entre los tres tipos de micrositios, las frecuencias observadas (proporción de brinzales por micrositio) fueron comparadas, mediante un test *Chi Cuadrado*, con las frecuencias esperadas por puro azar (según la proporción de micrositios disponibles).

RESULTADOS

Fases críticas en el proceso de reclutamiento. Diferencias entre especies

En las **Figuras 9.1 y 9.2** se han representado los esquemas del ciclo regenerativo de *Q. canariensis* y *Q. suber*, respectivamente, donde se especifican las probabilidades de transición entre las diferentes fases estudiadas. En ambas especies de *Quercus*, las probabilidades de transición más bajas aparecieron durante el proceso de desarrollo de la bellota, así como en la fase de supervivencia de éstas, una vez que habían sido dispersadas. En estos casos, los valores estimados de probabilidad se encontraron por debajo de 0.3. Sin embargo la tasa de abortos fue significativamente superior en *Q. canariensis*, mientras que la tasa de depredación post-dispersiva de semillas fue ligeramente más alta en el caso de *Q. suber* (tal y como fue documentado en los **capítulos 4 y 5**).

Seguidamente, la supervivencia de plántulas tras el verano fue la fase que obtuvo la segunda probabilidad de transición más baja, especialmente en el caso de *Q. suber* (tal y como fue analizado en el **capítulo 7**). Así, *Q. suber* contó con unas tasas de supervivencia inferiores, tanto en el primer (0.31-0.50) como en el segundo año de vida (0.24-0.61). Por el contrario, en el caso de *Q. canariensis*, las probabilidades de supervivencia se mantuvieron ligeramente por encima, aumentando de manera notable desde el primer (0.40-0.56) hasta el segundo año (0.55-0.80). En esta última especie, el éxito en la fase de germinación de bellotas fue considerablemente más bajo que en *Q. suber*, alcanzándose una probabilidad de transición por debajo de 0.4 en determinados micrositios (**Figuras 9.1 y 9.2**).

Finalmente, respecto a las diferencias entre especies, merecen la pena destacar los valores obtenidos en la fase de depredación pre-dispersiva de semillas, así como en relación al efecto ejercido por *Thorectes lusitanicus*. Por un lado, la tasa de depredación pre-dispersiva por pequeños vertebrados fue ligeramente superior en *Q. suber*. En cambio, la tasa de infestación por larvas fue significativamente mayor en *Q. canariensis*. Sin embargo, la pérdida de viabilidad por efecto del ataque de larvas (estimada en el experimento de laboratorio) fue mucho más importante para las semillas de *Q. suber* (véase **capítulo 4**). Como resultado, la probabilidad de transición a la siguiente fase fue más alta para *Q. canariensis* que para *Q. suber* (**Figuras 9.1 y 9.2**). Por otro lado, la tasa de manipulación de bellotas por escarabajos fue

significativamente superior en *Q. canariensis* (véase **capítulo 6**), presentando además una mayor proporción de semillas con el embrión completamente dañado (**Figuras 9.1 y 9.2**).

Patrones espaciales de reclutamiento

En la mayor parte de las etapas del reclutamiento, las probabilidades específicas de transición difirieron enormemente en función del tipo de micrositio al que había sido dispersada la bellota. Por un lado, la probabilidad de supervivencia de las semillas fue más baja en los micrositios de sombra intensa (véase **capítulo 5**). Por el contrario, la probabilidad de éxito, tanto en la fase de germinación como en la emergencia de plántulas, fue significativamente menor en los micrositios más abiertos (véase **capítulo 7**). Finalmente, la supervivencia de plántulas tras el primer y el segundo verano fue igualmente baja en los dos extremos del gradiente de cubierta vegetal, siendo los micrositios localizados bajo árbol sin matorral (sombra intermedia) los que contaron con unas probabilidades de transición más elevadas. Como consecuencia, para las dos especies de estudio, la probabilidad de transición acumulada fue bastante más alta en los micrositios de media sombra, llegando incluso a superar hasta en dos órdenes de magnitud a los micrositios más sombríos (en el caso de *Q. suber*) (**Figuras 9.1 y 9.2**).

Como resultado, tanto los micrositios localizados bajo matorral como los abiertos fueron los menos aptos para la regeneración en las dos especies de *Quercus*, durante gran parte de las fases demográficas: supervivencia de semillas y plántulas para los micrositios de sombra; establecimiento y supervivencia de plántulas para los más aclarados. Sin embargo, si tenemos en cuenta el crecimiento que alcanzaron estas plántulas en los diferentes tipos de microhábitats (véase **capítulo 8**), nos encontramos con un importante desacoplamiento en el caso concreto de los micrositios abiertos. En este tipo de sitios con mayor luminosidad, a pesar de contar con unas probabilidades de reclutamiento durante la fase post-dispersiva muy bajas (0.016 para *Q. canariensis* y 0.007 para *Q. suber*), fue donde se recogieron los valores más altos de crecimiento de plántulas, especialmente en el caso de *Q. suber*. En *Q. canariensis*, las plántulas localizadas bajo árbol sin matorral también contaron con una biomasa aérea final igualmente importante (**Figura 9.3**).

Figura 9.1 Probabilidades de transición, entre las diferentes etapas del reclutamiento, para *Q. canariensis*. En la fase post-dispersiva, se ha hecho distinción en función del tipo de micrositio al que ha sido dispersada la semilla. En azul se han resaltado las probabilidades positivas y en rojo las negativas.

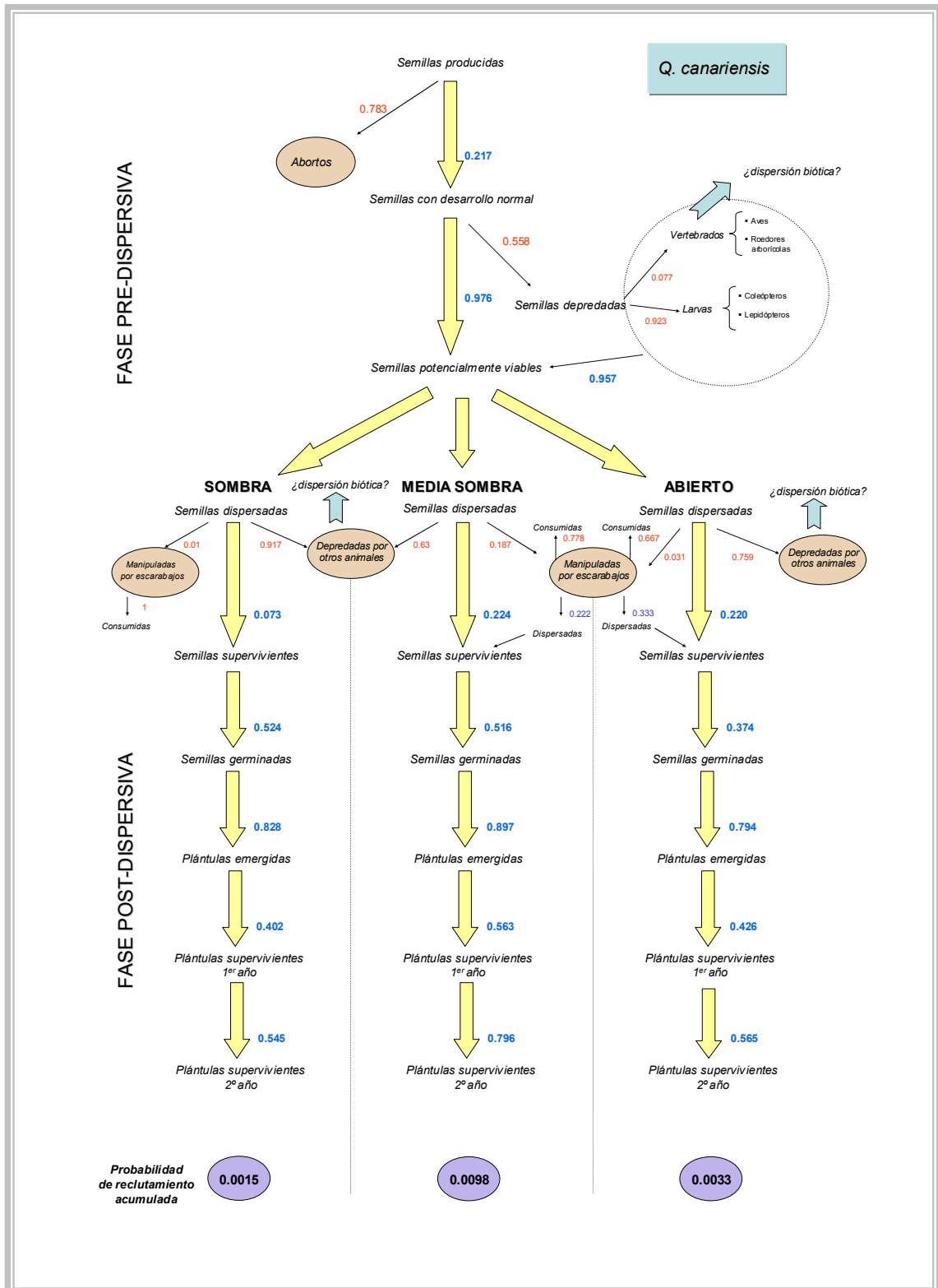


Figura 9.2 Probabilidades de transición, entre las diferentes etapas del reclutamiento, para *Q. suber*. En la fase post-dispersiva, se ha hecho distinción en función del tipo de micrositio al que ha sido dispersada la semilla. En azul se han resaltado las probabilidades positivas y en rojo las negativas.

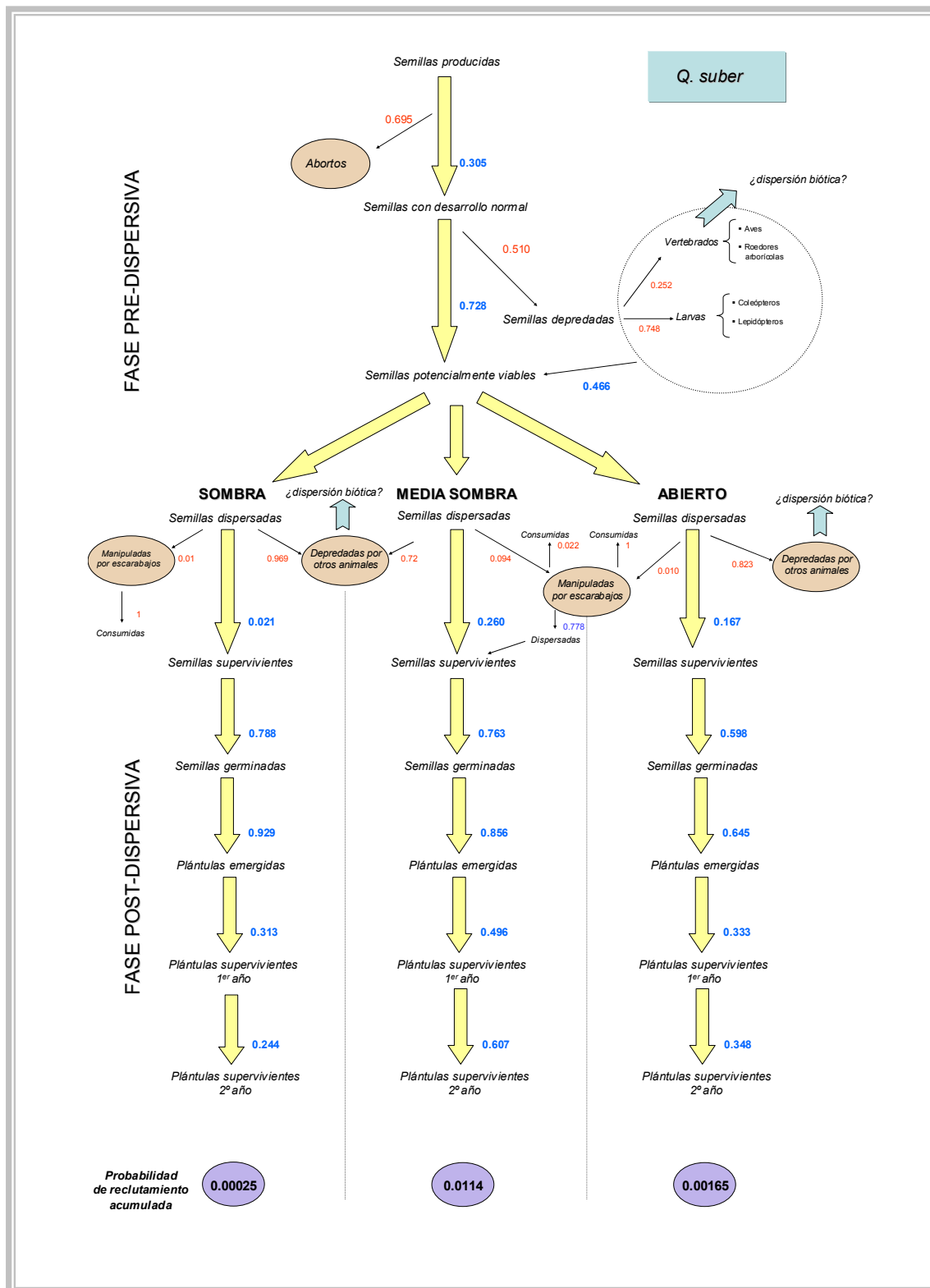
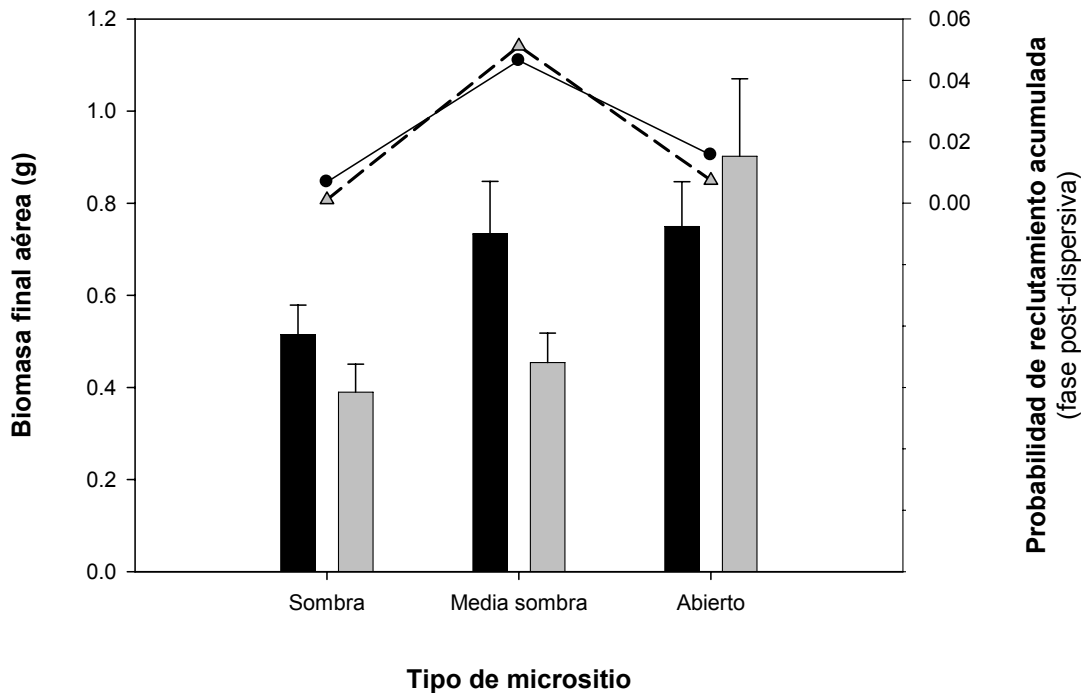


Figura 9.3 Relación entre la probabilidad de reclutamiento acumulada durante la fase post-dispersiva (líneas) y la biomasa final aérea de las plántulas resultantes (barras), en las dos especies de *Quercus*. La probabilidad de reclutamiento ha sido calculada mediante el producto de todas las probabilidades específicas de transición, desde la supervivencia de semillas hasta la supervivencia de plántulas durante su segundo año de vida. Las barras en negro y la línea continua se corresponden con *Q. canariensis*, mientras que las barras en gris y la línea discontinua se refieren a *Q. suber*. Las líneas verticales representan el valor de error estándar.



Finalmente, para evaluar la importancia del valor inicial de producción de bellotas sobre la secuencia de regeneración, se han mostrado las probabilidades de transición estimadas a partir de los diferentes experimentos (en el bosque de *Panera*, a modo de ejemplo) y se ha simulado la abundancia de semillas y plántulas durante dos ciclos reproductivos consecutivos (**Tabla 9.1**). Tal y como puede comprobarse, el número final de plántulas de *Q. canariensis* que alcanzan los dos años fue muy superior durante el período 03/04, coincidiendo con sus valores más altos de producción de bellotas. En el caso de *Q. suber*, la abundancia final de plántulas tan sólo fue ligeramente superior durante este período, ya que el número inicial de semillas producidas fue similar durante los dos ciclos estudiados. En ambas especies, las pérdidas ocasionadas por acción de los depredadores (tanto pre- como post-dispersivos) fueron más importantes durante el período 04/05. En todas las situaciones,

la probabilidad de reclutamiento acumulada y, como consecuencia, la abundancia final de plántulas fue bastante superior en los micrositios de media sombra. Comparando ambas especies, el número final de plántulas supervivientes de *Q. canariensis* llegó a ser hasta 50 veces superior que el de *Q. suber* durante el período 03/04.

Especie	Ciclo reproductivo	Proceso	SOMBRA			MEDIA SOMBRA			ABIERTO		
			Probabilidad específica	Probabilidad acumulada	Nº medio semillas o plántulas	Probabilidad específica	Probabilidad acumulada	Nº medio semillas o plántulas	Probabilidad específica	Probabilidad acumulada	Nº medio semillas o plántulas
<i>Q. canariensis</i>	03/04	Producción semillas	1	1	91544.5	1	1	91544.5	1	1	91544.5
		Desarrollo normal	0.249	0.249	22794.6	0.249	0.249	22794.6	0.249	0.249	22794.6
		Supervivencia pre-dispersiva	1	0.249	22714.8	0.997	0.248	22714.8	0.997	0.248	22714.8
		Dispersión	0.413	0.103	9381.2	0.490	0.122	11130.3	0.097	0.024	2203.3
		Supervivencia post-dispersiva	0.115	0.012	1074.9	0.316	0.038	3516.9	0.340	0.008	749.6
		Germinación	0.524	0.006	563.0	0.516	0.020	1814.3	0.374	0.003	280.0
		Emergencia	0.828	0.005	466.4	0.897	0.018	1627.3	0.794	0.002	222.4
		Supervivencia plántulas 1º año	0.402	0.002	187.7	0.563	0.010	916.5	0.426	0.001	94.7
		Supervivencia plántulas 2º año	0.546	0.001	102.4	0.796	0.008	729.4	0.565	0.001	53.5
		<i>Q. canariensis</i>	04/05	Producción semillas	1	1	36067.3	1	1	36067.3	1
Desarrollo normal	0.128			0.128	4616.6	0.128	0.128	4616.6	0.128	0.128	4616.6
Viabilidad semillas	0.915			0.117	4225.7	0.915	0.117	4225.7	0.915	0.117	4225.7
Dispersión	0.413			0.048	1745.2	0.490	0.057	2070.6	0.097	0.011	409.9
Supervivencia post-dispersiva	0.031			0.002	54.5	0.127	0.007	263.7	0.104	0.001	42.7
Germinación	0.524			0.001	28.6	0.516	0.004	136.0	0.374	0.0004	15.9
Emergencia	0.828			0.001	23.7	0.897	0.003	122.0	0.794	0.0004	12.7
Supervivencia plántulas 1º año	0.402			0.000	9.5	0.563	0.002	68.7	0.426	0.0001	5.4
Supervivencia plántulas 2º año	0.546			0.000	5.2	0.796	0.002	54.7	0.565	0.0001	3.0
<i>Q. suber</i>	03/04			Producción semillas	1	1	3915.4	1	1	3915.4	1
		Desarrollo normal	0.183	0.183	716.5	0.183	0.183	716.5	0.183	0.183	716.5
		Viabilidad semillas	0.890	0.163	637.5	0.890	0.163	637.5	0.890	0.163	637.5
		Dispersión	0.413	0.067	263.3	0.490	0.080	312.4	0.097	0.016	61.8
		Supervivencia post-dispersiva	0.031	0.002	8.2	0.232	0.019	72.6	0.333	0.005	20.6
		Germinación	0.788	0.002	6.5	0.763	0.014	55.4	0.598	0.003	12.3
		Emergencia	0.929	0.002	6.0	0.856	0.012	47.4	0.645	0.002	7.9
		Supervivencia plántulas 1º año	0.313	0.000	1.9	0.496	0.006	23.5	0.333	0.001	2.6
		Supervivencia plántulas 2º año	0.244	0.000	0.5	0.607	0.004	14.3	0.348	0.000	0.9
		<i>Q. suber</i>	04/05	Producción semillas	1	1	3467.3	1	1	3467.3	1
Desarrollo normal	0.201			0.201	695.2	0.201	0.201	695.2	0.201	0.201	695.2
Viabilidad semillas	0.755			0.151	524.6	0.755	0.151	524.6	0.755	0.151	524.6
Dispersión	0.413			0.062	216.7	0.490	0.074	257.1	0.097	0.015	50.9
Supervivencia post-dispersiva	0.010			0.001	2.3	0.235	0.017	60.4	0.000	0	0
Germinación	0.788			0.001	1.8	0.763	0.013	46.1	0.598	0	0
Emergencia	0.929			0.000	1.7	0.856	0.011	39.4	0.645	0	0
Supervivencia plántulas 1º año	0.313			0.000	0.5	0.496	0.006	19.6	0.333	0	0
Supervivencia plántulas 2º año	0.244			0.000	0.1	0.607	0.003	11.9	0.348	0	0

Tabla 9.1 Probabilidades de transición y número de semillas y plántulas estimados a lo largo de las diferentes fases del reclutamiento, para las dos especies de estudio. Los datos se refieren a los resultados obtenidos en el sitio de bosque de *Panera*, durante los ciclos reproductivos 03/04 y 04/05. En la fase post-dispersiva, se ha hecho distinción en función del tipo de micrositio al que ha sido dispersada la semilla. Las probabilidades específicas de dispersión han sido calculadas a partir de la proporción de micrositios disponibles para ese sitio de bosque.

Distribución de brinzales entre micrositios

En ambas especies de *Quercus*, la densidad natural de brinzales fue mayor en los micrositios localizados bajo árbol, tanto en *Panera* como en *Tiradero* (Figura 9.4). Teniendo en cuenta la disponibilidad natural de microhábitats, la distribución de brinzales entre los tres tipos de micrositios no fue azarosa, encontrándose diferencias

significativas tanto en *Q. canariensis* ($\chi^2=49.52$, $p<0.001$ para *Panera* y $\chi^2=20.64$, $p<0.001$ para *Tiradero*), como en *Q. suber* ($\chi^2=14.62$, $p<0.001$ para *Tiradero*). Sin embargo, para *Q. suber* en *Panera*, las diferencias entre frecuencias observadas y frecuencias esperadas por puro azar no llegaron a ser significativas ($\chi^2=2.64$, $p=0.267$), probablemente por el bajo número de brinzales contabilizados en este sitio de bosque. En todas las situaciones, la densidad natural de brinzales fue inferior a la esperada por puro azar, en los dos extremos del gradiente. Por último, en las dos parcelas de estudio, los valores de densidad fueron más elevados para *Q. canariensis* que para *Q. suber* (Figura 9.4).

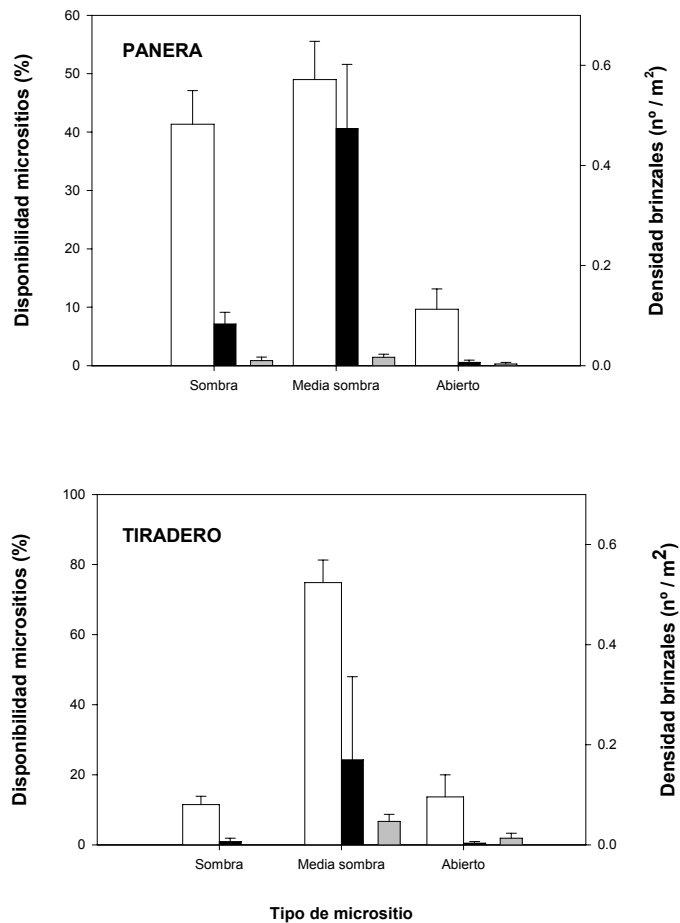


Figura 9.4. Relación entre la disponibilidad natural de los tres tipos de micrositos y la distribución de brinzales en cada uno de ellos, en los sitios de bosque de *Panera* y *Tiradero*. Las barras en negro se corresponden con la densidad de brinzales de *Q. canariensis*, las grises con la de *Q. suber* y las barras blancas se refieren a la proporción estimada de cada tipo de microsito. Las líneas verticales representan el valor de error estándar.

DISCUSIÓN

Fases críticas en el proceso de reclutamiento

En el área de estudio, el reclutamiento de las dos especies de *Quercus* estuvo seriamente limitado por los mismos procesos demográficos. En primer lugar, más del 70% de las semillas producidas no llegaron a completar su desarrollo, perdiendo su capacidad para germinar y establecerse como plántulas. Las causas de la abscisión prematura de frutos en muchas especies de Fagáceas no están muy claras, pudiendo intervenir procesos fisiológicos, genéticos y climáticos (Williamson, 1966; Feret et al., 1982). En cualquier caso, parece ser que condiciones ambientales desfavorables, tales como fuertes vientos, importantes tormentas o periodos prolongados de estrés hídrico, pueden propiciar grandes pérdidas de semillas en algunas especies de *Quercus* (Feret et al., 1982). Además de estos fallos debidos a causas mecánicas, una alta tasa de abortos puede ser también el reflejo de mecanismos de autorregulación del propio árbol, que sólo mantiene las semillas que podrá soportar de acuerdo con los recursos de los que dispone (p. ej. Williamson, 1966; Lloyd, 1980; Sork et al., 1993).

Sin lugar a dudas, la principal causa de limitación en el reclutamiento de ambas especies de *Quercus*, fue la alta tasa de depredación post-dispersiva a la que se vieron sometidas las bellotas, una vez dispersadas en el suelo, llegando a suponer más del 90% de pérdidas en determinados micrositios. El gran tamaño y elevado valor nutritivo que presentan sus semillas las convierten en un constituyente básico en la dieta de muchos animales (tales como roedores, aves o grandes ungulados), que habitan en el área de estudio. Estos resultados coinciden con otros trabajos sobre especies de *Quercus* (p. ej., Shaw, 1968; Crow, 1992; Herrera, 1995; Santos & Tellería, 1997; Gómez et al., 2003), que identifican a la depredación post-dispersiva de semillas como un importante “cuello de botella” en el ciclo de regeneración natural.

Durante el estadio de plántula, la fase de supervivencia fue la que contó con unas probabilidades de transición más bajas, especialmente en el caso de *Q. suber*. Estos resultados no sorprenden teniendo en cuenta que, en ecosistemas mediterráneos, la escasez de agua impuesta por la severidad del verano ha sido considerada como una de las principales causas de mortalidad, siendo responsable de importantes pérdidas de plántulas en numerosas especies leñosas (p. ej., Herrera et al., 1994; Lloret et al., 1999; Marañón et al., 2004; Castro et al., 2005; Pulido & Díaz

2005). En el caso de *Q. canariensis*, la probabilidad de supervivencia aumentó de manera notable durante el segundo año de vida de la plántula, mientras que en *Q. suber* los valores de mortalidad fueron igualmente bajos durante los dos períodos muestreados.

Como consecuencia, sólo entre el 0.15 y el 0.98% de las semillas producidas dieron lugar a una plántula de dos años de *Q. canariensis*, mientras que entre el 0.025 y el 1.14% lo hicieron en el caso de *Q. suber*.

Diferencias entre especies en la ecología de regeneración

Las principales diferencias entre ambas especies acontecieron durante la fase de supervivencia de semillas. En líneas generales, las bellotas de *Q. suber* fueron consumidas de manera preferente con respecto a las de *Q. canariensis*. Estas diferencias interespecíficas parece que fueron debidas, en gran parte, al tamaño diferencial de sus semillas. Las bellotas de *Q. canariensis* mostraron un rango de pesos inferior al de *Q. suber*. Dado que el tamaño puede alterar la probabilidad que tiene la semilla de escapar de los depredadores (Cipollini & Stiles, 1991; Ganeshiah & Shaanker, 1991; Hedge et al., 1991; Moegenburg, 1996; Gómez, 2004a), aquéllas que presentaron un tamaño menor pudieron verse favorecidas (**capítulo 5**).

Por el contrario, la tasa de manipulación de bellotas por *T. lusitanicus* fue superior en *Q. canariensis*, lo cual parece ser que está relacionado con su fenología más temprana en la caída de semillas al suelo, que coincide con el pico máximo de actividad de esta especie de coleóptero. Así, teniendo en cuenta la acción de estos escarabajos, la tasa final de depredación llegó a ser incluso más importante para *Q. canariensis* en los microsítios localizados bajo árbol, por los que *T. lusitanicus* mostró una mayor predilección. Además, probablemente como consecuencia de la mayor dureza de su testa, una mayor proporción de las bellotas de *Q. suber* que fueron manipuladas por escarabajos, no llegaron a ser consumidas por completo, pudiendo llegar a emerger y establecerse como plántulas (véase **capítulo 6**). Esta fracción de “enterramientos positivos” aumentó la probabilidad de supervivencia para *Q. suber*, disminuyendo las diferencias interespecíficas en los microsítios de media sombra.

Durante la fase pre-dispersiva, la tasa superior de abortos y la mayor proporción de bellotas infestadas por larvas que mostró *Q. canariensis*, se vio compensada por las altas tasas de depredación por aves y/o roedores arborícolas que

presentaron las bellotas de *Q. suber*, así como por la mayor pérdida de viabilidad que sufrieron por efecto del ataque de larvas (véase **capítulo 4**). Como resultado, la probabilidad acumulada de transición durante estas primeras fases del ciclo fue bastante similar para las dos especies.

Finalmente, durante el estadio de plántula, ambas especies difirieron en la probabilidad de éxito de cada una de las fases estudiadas. *Q. canariensis* presentó los valores más bajos de germinación, aunque las bellotas germinadas contaron con una probabilidad de éxito muy elevada, tanto en la emergencia como en la supervivencia de plántulas. Por el contrario, *Q. suber* mostró un elevado porcentaje de bellotas germinadas y de plántulas emergidas, pero sufrió una alta mortalidad durante el verano. Por tanto, teniendo en cuenta estas tres fases demográficas, la probabilidad final de transición fue similar para las dos especies de estudio (véase **capítulo 7**).

Patrones espaciales de reclutamiento

El proceso final de reclutamiento varió enormemente en función del tipo de micrositio al que fue dispersada la bellota, poniendo de manifiesto la importancia de la estructura del hábitat sobre la dinámica de regeneración de ambas especies de *Quercus*, en ambientes heterogéneos.

Por un lado, las tasas más altas de depredación post-dispersiva de semillas se registraron en los micrositios más sombríos, estimándose unas probabilidades de transición próximas a cero en las dos especies de *Quercus*. Otros estudios también han encontrado una relación positiva entre la depredación de semillas y la cubierta vegetal, lo cual parece estar atribuido a la acción de pequeños roedores, que suelen mostrar una mayor actividad en los microhábitats más cubiertos (eg., Kikuzawa, 1988; Wada, 1993; Herrera, 1995; Hulme & Kunt, 1999; Gómez et al., 2003; Xiao et al., 2005), donde encuentran una mayor protección frente a los grandes depredadores (p. ej., Díaz, 1992; Wada, 1993; Herrera, 1995; Kollmann & Schill, 1996; Alcántara et al., 2000; Gómez et al., 2003).

Por otro lado, la probabilidad de éxito en las fases de germinación y emergencia de plántulas fue significativamente menor en los micrositios más abiertos. Al parecer, estas bajas probabilidades de transición fueron debidas principalmente a un problema de saturación de agua en el suelo, que ocurrió de manera más frecuente en este tipo de micrositios más abiertos. El mayor contenido en elementos arcillosos y

los niveles más bajos de evapotranspiración e interceptación del agua de lluvia por la vegetación, probablemente fueron las causas principales del mayor volumen de agua retenida en este tipo de micrositios, durante la época lluviosa. El exceso de agua en el suelo puede provocar un impacto negativo sobre las plantas, al reducir la tasa de difusión de gases y generar unas condiciones de anoxia (Jackson, 1985; Armstrong W, 2002), que dificultan el aporte de oxígeno a las raíces e inhiben las tasas de respiración y fotosíntesis (Pezeshki, 1994; Voesenek et al., 2006). En otros bosques de clima templado, próximos a zonas pantanosas, el proceso de encharcamiento que sufre el suelo como consecuencia de los períodos de inundación, es uno de los principales “cuellos de botella” para la regeneración de muchas especies leñosas (Streng et al., 1989; Jones & Sharitz, 1998; Kevin & Brooks, 2003; Sakio, 2005; Trowbridge et al., 2005; Battaglia & Sharitz, 2006).

Respecto a la supervivencia de plántulas, las probabilidades de transición estimadas fueron similarmente bajas en los dos extremos del gradiente de cubierta vegetal. En los micrositios abiertos, como consecuencia de los problemas de encharcamiento, las plántulas emergieron en época más tardía, viéndose reducido el período de tiempo destinado al crecimiento de la radícula. En ambientes mediterráneos y semiáridos, un ligero acortamiento del tiempo de emergencia puede ser crucial para que la plántula sea capaz de crecer suficientemente durante la primavera y así poder soportar los estragos de la sequía estival (Verdú & Traveset, 2005). En los micrositios localizados bajo matorral, la falta de luz probablemente fue el principal factor que limitó la supervivencia de las plántulas al no tener una ganancia neta de carbono suficiente (fotosíntesis menos respiración) para mantenerse vivas. Además, las plantas bajo sombra deben desarrollar mecanismos para facilitar la captación de luz (por ejemplo, mayor superficie foliar), que pueden dificultar su tolerancia al estrés ocasionado por la falta de agua durante el período estival (por ejemplo, al aumentar el área de transpiración y la pérdida de agua) (Augé et al., 1990; Abrams & Mostoller, 1995; Aranda et al., 2001). La menor eficiencia para desarrollar mecanismos fisiológicos de tolerancia a la sequía, tales como el ajuste estomático o el control efectivo de pérdida de agua, en condiciones de muy poca luz, pueden poner en riesgo la supervivencia de plántulas por el efecto combinado de sombra y sequía (Vance & Zaerr, 1991; Delpérée et al., 2003). Sin embargo, una sombra moderada puede mitigar los efectos negativos del estrés hídrico y favorecer el crecimiento y la supervivencia de la planta (Holmgren, 2000; Quero et al., 2006)

Por tanto, la calidad de los diferentes micrositios varió a lo largo del ciclo de regeneración, apareciendo algunos desacoplamientos entre fases (Shupp, 1995). La existencia de discordancias espaciales en el proceso de reclutamiento es un fenómeno bastante común en la dinámica de regeneración de las especies leñosas (p. ej., De Steven, 1991; Herrera et al., 1994; Rey & Alcántara, 2000; García, 2001; Gómez, 2004b). En el presente estudio, aparecieron algunos conflictos entre los requerimientos de semillas y plántulas en determinados microhábitats. Por un lado, los micrositios de sombra fueron muy adecuados para los procesos de germinación y emergencia, pero los valores de supervivencia de bellotas y plántulas fueron muy bajos. En el caso de los micrositios más abiertos, se estimaron unas tasas de depredación post-dispersiva relativamente moderadas, pero las sucesivas probabilidades de transición durante el estadio de plántula fueron las más bajas. Ahora bien, los mayores desajustes se dieron cuando consideramos el crecimiento de las plántulas resultantes. Así, las plántulas localizadas en los micrositios abiertos fueron las que produjeron una biomasa aérea final más importante, después de dos años de crecimiento, probablemente como consecuencia del mayor grado de luminosidad recibida. Sin embargo, este tipo de micrositios contó con una probabilidad de reclutamiento acumulada muy baja durante la fase post-dispersiva, tal y como ha sido comentado con anterioridad. Este tipo de conflictos entre las condiciones más aptas para el establecimiento de plántulas y las más favorables para su posterior crecimiento ha sido documentado en otros estudios de bosques mediterráneos (p. ej., Zavala et al., 2000; Castro et al., 2004; Gómez, 2004b).

Según los resultados obtenidos en el presente trabajo, los micrositios de media sombra (bajo árbol) parecen ser los más aptos para la regeneración de las dos especies de *Quercus*, registrándose unas probabilidades acumuladas de reclutamiento entre 3 y 7 veces superior, en el caso de *Q. canariensis*, en comparación con los otros dos tipos de microhábitats, y entre uno y casi dos órdenes de magnitud, en el caso de *Q. suber*. Estos resultados experimentales concuerdan con la abundancia natural de brinzales, estimada para las dos especies de *Quercus*, que fue mucho más elevada en los micrositios de media sombra. En los otros dos tipos de microhábitats, la densidad de brinzales fue inferior a la esperada por puro azar, teniendo en cuenta su disponibilidad natural en el área de estudio. La mayor eficiencia para el reclutamiento en este tipo de micrositios localizados bajo árbol, también ha sido demostrada para otras especies de *Quercus* (Espelta et al., 1995; Swiecki & Bernhardt, 1998; Pulido, 1999), aunque en ocasiones es el estrato de matorral el que ejerce un efecto facilitador sobre el proceso de regeneración natural (p. ej., Gómez, 2003; Castro et al., 2004;

Gómez, 2004b; Pulido & Díaz, 2005). Por el contrario, otros estudios de especies leñosas también en ambientes mediterráneos, han documentado patrones agregados de reclutamiento con repulsión a los árboles adultos (p. ej., Camarero & Gutiérrez, 1999; Castro et al., 2004).

La magnitud de la incorporación de nuevos individuos en la población dependió de la producción inicial de semillas. Así, tomando como ejemplo los resultados obtenidos en el bosque de *Panera*, se puede comprobar que el número final de plántulas supervivientes de *Q. canariensis* fue bastante superior durante el año en el que se estimaron los valores más altos de su producción de bellotas. En cambio, en el caso de *Q. suber*, las diferencias entre años no fueron tan acusadas, dado que la producción estimada de bellotas fue bastante similar durante los dos períodos muestreados. Ahora bien, el éxito del reclutamiento no sólo varió como consecuencia del número inicial de semillas, sino también por la modificación de determinadas probabilidades específicas de transición. Así, la supervivencia de semillas, tanto en la fase pre- como en la post-dispersiva, fue ligeramente mayor durante el período en el que se estimaron los valores más altos de producción. Probablemente, la mayor abundancia de recursos resultó en un “efecto saciador” de los depredadores, al existir un mayor número de semillas de las que podían ser consumidas por los animales (Janzen, 1971; Crawley & Long, 1995a; Wolf, 1996). Los valores más altos de producción de bellotas (cuantificados durante el período de estudio), así como su superioridad en la probabilidad de reclutamiento acumulada, fueron las causas principales de la mayor abundancia de plántulas estimada para *Q. canariensis*. Estos resultados experimentales y las predicciones de los modelos de simulación de reclutamiento, concuerdan con los datos de densidad natural de brinzales estimados en los dos sitios de bosque, tanto a nivel de diferencias interespecíficas como en su distribución diferencial entre los tres tipos de micrositos.

BIBLIOGRAFÍA

- Abrams, M.D. & Mostoller, S.A. (1995) Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought. *Tree Physiology*, **15**, 361-370.
- Alcántara, J.M., Rey, P.J., Sánchez-Lafuente, A., & Valera, F. (2000) Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant-disperser interactions. *Oikos*, **88**, 362-370.
- Aranda, I., Gil, L., & Pardos, J.A. (2001) Effects of thinning in a *Pinus sylvestris* L. stand on foliar water relations of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted within the pinewood. *Trees*, **15**, 358-364.
- Armstrong W, D.M. (2002) Root growth and metabolism under oxygen deficiency. En: *Plant roots: the hidden half*, pp. 729-761, Waisel, Y., Eshel, A., Kafkafi, U. (ed.). Marcel Dekker, Nueva York, USA.
- Augé, R.M., Stodola, A.J.W., & Pennell, B.D. (1990) Osmotic and turgor adjustment in *Rosa* foliage drought-stressed under varying irradiance. *Journal of American Society Horticultural Science*, **115**, 661-667.
- Battaglia, L.L., Foré, S.A., & Sharitz, R.R. (2000) Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *Journal of Ecology*, **88**, 1041-1050.
- Battaglia, L.L. & Sharitz, R.R. (2006) Responses of floodplain forest species to spatially condensed gradients: a test of the flood-shade tolerance tradeoff hypothesis. *Oecologia*, **147**, 108-118.
- Callaway, R.M. (1992) Effects of shrubs on recruitment of *Quercus douglassii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology*, **73**, 2118-2128.
- Camarero, J.J. & Gutiérrez, E. (1999) Structure and recent recruitment at alpine forest-pasture ecotones in the Spanish central Pyrenees. *Ecoscience*, **6**, 451-464.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., & Gómez, J.M. (2004) Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, **92**, 266-277.
- Cipollini, M.L. & Stiles, E.W. (1991) Seed predation by the bean weevil *Acanthoscelides obtectus* on *Phaseolus* species: consequences for seed size, early growth and reproduction. *Oikos*, **60**, 205-214.
- Crawley, M.J. & Long, C.R. (1995) Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur*. *Journal of Ecology*, **83**, 683-696.
- Crow, T.R. (1992) Population dynamics and growth patterns for a cohort of northern red oak (*Quercus rubra*) seedlings. *Oecologia*, **91**, 191-200.
- De Steven, D. (1991) Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology*, **72** (3), 1076-1088.

- Delpérée, C., Kinet, J.M., & Lutts, S. (2003) Low irradiance modifies the effect of water stress on survival and growth-related parameters during the early developmental stages of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Physiologia Plantarum*, **119**, 211-220.
- Díaz, M. (1992) Rodent seed predation in cereal crop areas of central Spain: effects of physiognomy, food availability and predation risk. *Ecography*, **15**, 77-85.
- Espelta, J.M., Riba, M., & Retana, J. (1995) Patterns of seedling recruitment in west-Mediterranean *Quercus ilex* forests influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science*, **64**, 465-472.
- Feret, P.P., Kreh, R.E., Merkle, S.A., & Oderwald, R.G. (1982) Flower abundance, premature acorn abscission, and acorn production in *Quercus Alba* L. *Botanical Gazette*, **143**, 216-218.
- Ganeshiah, K.N. & Shaanker, U. (1991) Seed size optimization in a wind dispersed tree *Butea monosperma*: a trade off between seedling establishment and pod dispersal efficiency. *Oikos*, **60**, 3-6.
- García, D. (2001) Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 839-848.
- Gómez, J.M. (2003) Spatial patterns in long-distance of *Quercus ilex* acorns by jays 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., García, D., & Zamora, R. (2003) Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management*, **180**, 125-134.
- Harper, J.L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Hedge, S.G., Uma Shaanker, R., & Ganeshiah, K.N. (1991) Evolution of seed size in the bird-dispersed tree *Santalum album* L.: a trade-off between seedling establishment and dispersal efficiency. *Evolution Trends in Plants*, **5**, 131-135.
- Herrera, C.M., Jordano, P., Lopez-Soria, L., & Amat, J.A. (1994) Recruitment of a Mast-Fruiting, Bird-Dispersed Tree: Bridging Frugivore Activity and Seedling Establishment. *Ecological Monographs*, **64**, 315-344.
- Herrera, J. (1995) Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management*, **76**, 197-201.
- Holmgren, M., M. Scheffer, & M. A. Huston (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, **78**, 1966-1975.
- Houle, G. (1995) Seed dispersal and seedling recruitment: The missing link(s). *Ecoscience*, **2**, 238-244.

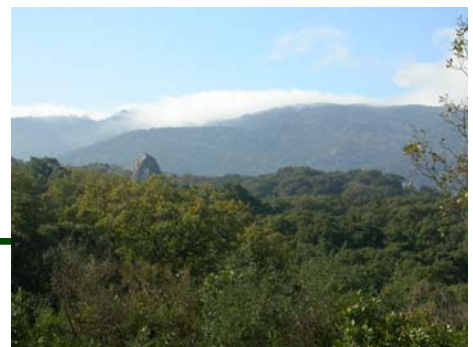
- Hulme, P.E. (1997) Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia*, **111**, 91-98.
- Hulme, P.E. & Kunt, M.K. (1999) Rodent post-dispersal seed predation in deciduous woodland: predator response to absolute and relative abundance of prey. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 417-428.
- Jackson, M. (1985) Ethylene and the responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Annual Review of Plant Physiology*, **36**, 14-174
- Janzen, D.H. (1971) Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**, 465-492.
- Jones, R.H. & Sharitz, R.R. (1998) Survival and growth of woody plant seedlings in the understorey of floodplain forests in South Carolina. *Journal of Ecology*, **86** 574-587.
- Jordano, P. & Herrera, C.M. (1995) Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience*, **2**, 230-237.
- Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T., & Arroyo, J. (2002) Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. *Ecosistemas*, **11**.
- Keely, J.E. (1992) Recruitment of seedling and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology*, **73**, 1194-1208.
- Kevin, A.E. & Brooks, J.R. (2003) Prolonged flooding decreased stem density, tree size and shifted composition towards clonal species in a central Florida hardwood swamp. *Forest Ecology and Management*, **173**, 261-279.
- Kikuzawa, K. (1988) Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest. 2. Scatterhoarding by mice. *Forest Ecology and Management*, **25**, 9-16.
- Kollmann, J. & Schill, H.P. (1996) Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio*, **125**, 193-205.
- Lloyd, D.G. (1980) Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytologist*, **86**, 69-79.
- Moegenburg, S.M. (1996) Sabal palmetto seed size: causes of variation, choice of predators, and consequences for seedlings. *Oecologia*, **106**, 539-543.
- Pezeshki, S.R. (1994) Plant responses to flooding. En: *Plant-environment interactions*, pp. 289-321, Wilkinson R. E. (ed.). Marcel-Dekker, Nueva York, EEUU.
- Pulido, F.J. (1999) Herbivorismo y regeneración de la encina (*Quercus ilex* L.) en bosques y dehesas, Tesis doctoral, Universidad de Extremadura (Cáceres).
- Pulido, F.J. & Díaz, M. (2005) Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Écoscience*, **12**, 92-102.
- Quero, J. L., Villar, T. Marañón, & R. Zamora (2006) Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist*, **170**, 819-834.

- Rey, P.J. & Alcántara, J.M. (2000) Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*, **88** (4), 622-633.
- Ribbens, E., Silander, J.A., & Pacala, S.W. (1994) Seedling recruitment in forests - calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology*, **75** (6), 1794-1806.
- Rousset, O. & Lepart, J. (2000) Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology*, **88**, 401-412.
- Sakio, H. (2005) Effects of flooding on growth of seedlings of woody riparian species. *Journal of Forest Research*, **10**, 341-346.
- Santos, T. & Tellería, J.L. (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., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I.M., & Bishop, J.G. (1994) Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, **75**, 584-606.
- Schupp, E.W. (1995) Seed seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, **82** (3), 399-409.
- Schupp, E.W. & Fuentes (1995) Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, **2**, 267-275.
- Shaw, M.W. (1968) Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales. I.A. preliminary study of acorn production, viability and losses. *Journal of Ecology*, **56**, 563-583.
- Sork, V.L., Bramble, J., & Sexton, O. (1993) Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology*, **74**, 528-541.
- Streng, D.R., Glitzenstein, J.S. & Harcombe, P.A. (1989) Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. *Ecological Monographs*, **59**, 177-204.
- Swiecki, T.J. & Bernhardt, E. (1998) Understanding blue oak regeneration. *Fremontia*, **26** (1), 19-26.
- Trowbridge, W.B., Kalmanovitz, S., & Schwartz, M.W. (2005) Growth of Valley oak (*Quercus Lobata* Nee) in Four Floodplain Environments in the Central Valley of California. *Plant Ecology*, **176**, 157-164.
- Vance, N.C. & Zaerr, J.B. (1991) Influence of drought stress and low irradiance on plant water relations and structural constituents in needles of *Pinus ponderosa* seedlings. *Tree Physiology*, **8**, 175-184.
- Voesenek, L.A.C.J., Colmer, T.D., Pierik, R., Millenaar, F.F., & Peeters, A.J.M. (2006) How plants cope with complete submergence. *New Phytologist*, **170**, 213-226.
- Wada, N. (1993) Dwarfs bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. *Oecologia*, **94**, 403-407.
- Wang, B.C. & Smith, T.B. (2002) Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 379-385.

- Williamson, M.J. (1966) Premature abscissions in white oak acorn crops. *Forest Science*, **12**, 19-21.
- Wolf, J.O. (1996) Population fluctuations of mast-eating rodents are correlated with production of acorns. *Journal of Mammalogy*, **77**, 850-856.
- Xiao, Z., Zhang, Z., & Wang, Y. (2005) The effects of seed abundance on seed predation and dispersal by rodents in *Castanopsis fargesii* (Fagaceae). *Plant Ecology*, **177**, 249-257.
- Zavala, M.A., Espelta, J.M., & Retana, J. (2000) Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of holm oak - Aleppo pine forests. *The Botanical Review*, **66**, 119-149.



DISCUSIÓN GENERAL



Factores que condicionan la regeneración en especies leñosas

El proceso de reclutamiento de las principales especies leñosas del área de estudio estuvo condicionado por un conjunto específico de factores bióticos, ambientales, antrópicos, así como otros intrínsecos de cada especie. Estos factores actuaron sobre diferentes fases del ciclo regenerativo de cada una de ellas, pudiendo llegar a limitarlo seriamente, o incluso colapsarlo, en determinadas ocasiones. El conocimiento de las condiciones para las que el reclutamiento es exitoso ayuda a comprender los mecanismos de coexistencia de las especies y el mantenimiento de la alta biodiversidad vegetal que poseen estos bosques (Tilman & Pacala, 1993; Silvertown, 2004).

1. Factores bióticos

La probabilidad de éxito durante el estadio de plántula estuvo condicionada por algunas variables bióticas relacionadas con el proceso de dispersión, así como con el nivel de competencia establecido con las plántulas vecinas (véase **capítulo 2**). En primer lugar, la probabilidad de encontrar un banco de plántulas más o menos abundante dependió, para gran parte de las especies estudiadas, de la distancia a su adulto conoespecífico más cercano. Este hecho no resulta sorprendente, teniendo en cuenta la relación negativa que predicen algunos modelos de reclutamiento entre la abundancia de plántulas y su distancia con respecto al árbol madre (Janzen, 1970; Connell, 1971; Hubbell, 1980). En el caso concreto de especies que son dispersadas por aves frugívoras, la heterogeneidad espacial en la lluvia de semillas es además atribuida a los patrones de actividad de forrajeo de estos animales (Herrera, 1984). Así, se podría explicar la fuerte dependencia encontrada entre la densidad de plántulas de algunas especies endozoócoras, tales como *Viburnum tinus* o *Smilax aspera*, y la distancia a otras plantas de fruto carnoso. En estos casos, los frugívoros presentan una dieta mixta, alimentándose y usando como “perchas” las ramas de varias especies de frutos carnosos (Izhaki et al., 1991; Herrera et al., 1994; García-Fayos & Verdú, 1998). De esta forma, las semillas de las diferentes especies que componen su dieta serán depositadas con mayor probabilidad, a través de sus excrementos, en micrositios cercanos a estas plantas adultas.

Sin embargo, las distancias de dispersión por aves suelen ser bastante limitadas en extensión (Jordano et al., 2004), de modo que, en muchas ocasiones, las semillas son depositadas de manera contagiosa muy cerca del árbol madre, donde

existe un alto riesgo de atracción de los consumidores de semillas y plántulas (Pulido & Díaz, 2005) y además las relaciones de competencia entre las mismas son más acusadas. Así, unos de los principales factores que causaron las tasas más altas de mortalidad fueron aquéllos relacionados con la densidad del banco de plántulas, que debe reflejar el nivel de competencia establecido entre ellas. Es bien conocida la alta dependencia de la densidad en los patrones de supervivencia de plántulas de muchas especies vegetales (Brokaw, 1985; Augspurger & Kitajima, 1992; Harms et al., 2000; Silvertown & Bullock, 2003). En el presente estudio, dos de las especies más abundantes en el banco de plántulas de determinados rodales (*Phillyrea latifolia* y *Quercus canariensis*), mostraron una relación negativa entre la densidad y la posterior supervivencia de éstas. En ambos casos, la tasa de supervivencia de plántulas no sólo se vio afectada negativamente por la densidad sino también por la distancia respecto al árbol madre, siendo menor cuanto mayor fue la cercanía al adulto conoespecífico más cercano. Este mecanismo de aparente repulsión al árbol madre, bien por efecto de competencia directa o por otros mecanismos de alelopatía, ha sido documentado en otras especies de plantas leñosas (p. ej., Herrera et al., 1994; Camarero & Gutiérrez, 1999; García, 2001).

2. Factores abióticos

Las condiciones microambientales también ejercieron un efecto importante sobre el proceso de reclutamiento de la mayor parte de las especies estudiadas, especialmente durante la fase de supervivencia de plántulas (véanse **capítulos 2 y 7**).

Aunque las variables bióticas comentadas con anterioridad fueron las más explicativas en los modelos de densidad de plántulas (a nivel de comunidad), algunos parámetros del medio físico fueron seleccionados como predictores significativos en determinadas especies leñosas. Así, por ejemplo, un mayor espesor de la capa de hojarasca o una mayor proporción de elementos arcillosos en el suelo, redujeron la abundancia de plántulas de *Smilax aspera* en algunos de los rodales de estudio. Estos resultados pueden ser debidos al mayor impedimento físico para la germinación de las semillas (especialmente en aquéllas de menor tamaño) y el establecimiento de las plántulas. Por un lado, un espesor importante de la capa de hojarasca dificulta a las pequeñas raíces el acceso hasta el suelo mineral y aumenta su riesgo de desecación (p. ej., Clark & Clark, 1989; Molofsky & Augspurger, 1992; Seiwa & Kikuzawa, 1996); por otro lado, un mayor grado de compactación del suelo dificulta la penetración de las raíces y la captación de nutrientes y agua (Ferrero, 1991; Castro et al., 2004).

Respecto a la supervivencia de plántulas, otros parámetros del suelo tales como el grado de fertilidad o la acidez (nivel de pH), también jugaron un papel determinante en gran parte de las especies leñosas estudiadas (véase **capítulo 2**).

Por último, la disponibilidad hídrica del suelo (p. ej., Espelta, 1996; García, 2001; Castro et al., 2004; Castro et al., 2005; Pulido & Díaz, 2005) y la intensidad lumínica que llega a nivel del sotobosque (p. ej., Kobe 1999; Nicotra et al. 1999) condicionaron la regeneración de muchas de las especies leñosas del área de estudio, llegando a limitar tanto la abundancia como la posterior supervivencia de las plántulas resultantes (véase **capítulo 2**). Estos dos factores, luz y agua, han sido destacados por otros muchos estudios como importantes determinantes de la regeneración del bosque.

Estas dos variables abióticas - luz y agua - fueron precisamente las que más condicionaron el reclutamiento de las dos especies de *Quercus* (*Q. suber* y *Q. canariensis*), en los experimentos que fueron llevados a cabo para estudiar las diferentes etapas de sus ciclos regenerativos. Por un lado, además del efecto negativo generado por la falta de agua durante el período estival, el alto nivel de humedad en el suelo registrado durante la época lluviosa fue el principal factor que limitó el reclutamiento de plántulas, reduciendo las probabilidades de germinación y emergencia, y aumentando el tiempo requerido por la bellota para emerger, lo cual a su vez disminuyó la probabilidad de supervivencia durante el verano (véase **capítulo 7**). Los frecuentes eventos de precipitación que tuvieron lugar desde el otoño hasta la primavera, durante el período de estudio, originaron situaciones de saturación de agua en el suelo, especialmente en los micrositios más abiertos. El exceso de agua genera unas condiciones de anoxia en el suelo, que pueden provocar un impedimento para la regeneración de algunas especies leñosas, tal y como ha sido documentado en bosques templados sometidos a períodos intermitentes de inundación (Streng et al., 1989; Jones & Sharitz, 1998; Kevin & Brooks, 2003; Sakio, 2005; Trowbridge et al., 2005; Battaglia & Sharitz, 2006).

Por otro lado, la falta de luz redujo notablemente la tasa de supervivencia de plántulas en ambas especies, probablemente porque la ganancia de carbono fue negativa al estar limitada la fotosíntesis. Existe una interacción compleja entre sombra y sequía; en sombra intensa, las plantas pueden tener impedimentos para desarrollar mecanismos fisiológicos de tolerancia a la sequía (Vance & Zaerr, 1991; Delpérée et

al., 2003), mientras que por el contrario, la sombra moderada puede tener un efecto positivo de mitigación frente a la escasez de agua (Holmgren 2000; Quero et al., 2006). Además, la falta de luz redujo significativamente el crecimiento de las plántulas supervivientes, especialmente durante su segundo año de vida, cuando las reservas energéticas acumuladas en la semilla ya habían sido agotadas (véase **capítulo 8**).

Finalmente, otro parámetro estrechamente relacionado con el nivel de irradiancia - la cubierta vegetal del dosel (LAI) - fue el factor que proporcionó un mejor ajuste en los modelos de depredación de semillas, para las dos especies de *Quercus*. En este caso, la supervivencia de bellotas fue mucho más baja en los micrositios más cubiertos de vegetación (con valores más altos de LAI), lo cual no fue un efecto directo de la luz sino más bien un efecto indirecto de la cubierta vegetal sobre el comportamiento de los roedores, que tienden a estar más activos en estos microhábitats bajo matorral, donde se sienten más protegidos frente a sus propios depredadores (p. ej., Kikuzawa, 1988; Wada, 1993; Herrera, 1995; Hulme & Kunt, 1999; Gómez et al., 2003; Xiao et al., 2005) (véase **capítulo 5**).

3. Factores intrínsecos

Las especies pueden diferir además en su respuesta a la heterogeneidad de los recursos, debido a la variabilidad existente entre ellas en determinados rasgos biológicos (p. ej., Pacala & Tilman, 1994). En el caso concreto de las dos especies de *Quercus*, determinadas características intrínsecas, tales como el peso de la bellota o la fenología diferencial en la caída de semillas al suelo, modificaron notablemente la probabilidad de éxito en diferentes etapas del ciclo.

Respecto al tamaño de la semilla, parece existir un compromiso entre dos presiones selectivas contradictorias. Por un lado, el mayor tamaño de los cotiledones favoreció la germinación y emergencia de plántulas, a la vez que aumentó el crecimiento de las mismas, tanto a nivel de la radícula como de la parte aérea (véanse **capítulos 7 y 8**, y otros ejemplos en Bonfil, 1998; Lloret et al., 1999; Gómez, 2004; Poorter & Rose, 2005). Por otro lado, el mayor contenido de sustancias nutritivas aumentó su probabilidad de ser consumida en un tiempo menor (véase **capítulo 5**); a mayor tamaño, menor probabilidad de escapar de los depredadores (Cipollini & Stiles, 1991; Ganeshiah & Shaanker, 1991; Hedge et al., 1991; Moegenburg, 1996; Gómez, 2004). Además, el tamaño de la bellota no sólo condicionó la probabilidad de depredación a nivel intraespecífico (entre individuos), sino que además fue el principal

responsable de las diferencias encontradas en la tasa de depredación entre las dos especies de *Quercus*. Así, las semillas de *Q. canariensis* tuvieron unas tasas de supervivencia significativamente más altas, como consecuencia de su menor tamaño, aunque es posible que también intervengan otros factores relacionados con el contenido en determinados metabolitos secundarios (como los taninos).

La mayor predilección que mostraron los diferentes depredadores por las bellotas de *Q. suber*, probablemente atraídos por su mayor tamaño, contradice una de las hipótesis iniciales que suponía un mayor riesgo de depredación para las bellotas de *Q. canariensis*, debido a su fenología más temprana en la caída de semillas al suelo. Sin embargo, estas diferencias fenológicas en la producción de semillas ejercieron un efecto importante sobre la tasa de consumo por acción de los diferentes insectos depredadores de bellotas. Por un lado, la tasa de infestación por larvas de insectos durante la fase pre-dispersiva fue significativamente menor en el caso de *Q. suber*, probablemente en respuesta a un efecto de saciación como consecuencia de su fenología más tardía en la producción de semillas. Así, en el momento en el que las bellotas de *Q. suber* comenzaron a madurar, el número de insectos con capacidad reproductiva probablemente era mucho menor, dado que una importante parte de ellos ya había completado su ovoposición en las bellotas más tempranas de *Q. canariensis*. Además, la mayor abundancia de árboles adultos de *Q. suber* en el área de estudio también pudo haber intensificado este efecto saciador (véase **capítulo 4**). Por otro lado, la tasa de manipulación de bellotas por *T. lusitanicus* fue mucho más acusada para *Q. canariensis*, al estar disponibles en el suelo a principios de otoño en mayor proporción que las de *Q. suber*, coincidiendo con el pico máximo de actividad de esta especie de coleóptero. La importancia para la regeneración es que, en gran parte mediado por su fenología más tardía, la proporción de bellotas de *Q. suber* que conservaron su embrión intacto, después de haber sido enterradas por estos escarabajos, fue mucho más importante que en el caso de *Q. canariensis*. Al igual que ha sido documentado para otros dispersores secundarios, tales como roedores o arrendajos, esa pequeña proporción de semillas viables que entierran en el suelo pero después olvidan es crucial para la dinámica y el mantenimiento de las poblaciones de árboles (p. ej., Gómez, 2003; Díaz, 1992) (véase **capítulo 6**).

4. Factores antrópicos

Los ecosistemas mediterráneos han estado expuestos durante siglos a intensas perturbaciones antrópicas, que han ejercido una enorme influencia sobre la estructura y composición de las comunidades de plantas (Godron et al., 1981; Blondel & Aronson, 1999; Calvo et al., 2002). En los bosques de estudio, el manejo está básicamente orientado a maximizar la producción de corcho, de modo que las prácticas silvícolas más frecuentes consisten en la corta y aclareo del matorral para favorecer las labores de descorche y aumentar su producción. Este tipo de prácticas, que en la actualidad se vienen haciendo con una periodicidad de nueve años, generan una serie de cambios sobre las condiciones microambientales, que afectan al proceso de reclutamiento de muchas especies leñosas (véase **capítulo 3**).

Por un lado, la práctica de rozas y aclareos de matorral aparentemente ejerció un efecto positivo sobre el proceso de regeneración natural de algunas especies leñosas, aumentando la abundancia de plántulas o favoreciendo su supervivencia, en función de las características del bosque. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la introducción de la maquinaria motorizada en los últimos años ha provocado que el desbroce se haga extensivo a toda la superficie del alcornocal que va a ser descorchado, generando un patrón de perturbación mucho más intenso. En la práctica, existe el riesgo de que las desbrozadoras arrasen no sólo con el matorral, sino también con todas las plántulas y brinzales que hayan alcanzado un cierto tamaño. Por tanto, no supone ningún beneficio que en un principio se favorezcan los primeros estadios del ciclo regenerativo, si al cabo de nueve años la maquinaria acaba cortándolas a ras del suelo.

Por otro lado, muchas especies leñosas mediterráneas tienen estrategias de reproducción vegetativa que les permiten rebrotar a partir de yemas latentes localizadas en determinados órganos subterráneos, una vez que su biomasa aérea ha sido eliminada (Pate et al., 1990; Iwasa & Kubo, 1997; Canadell & López-Soria, 1998). Por tanto, este tipo de vegetación arbustiva ofrece una gran capacidad de resiliencia a las prácticas silvícolas, recuperando en pocos años su cobertura vegetal, aunque pueda tardar más tiempo en recuperar su capacidad de producción de frutos. Por tanto, la práctica de rozas y aclareos alteran el proceso de reclutamiento de la mayoría de las especies estudiadas y también sus mecanismos de regeneración (sexual frente a vegetativa).

Finalmente, en el presente estudio también se evaluó el impacto de las exclusiones temporales de grandes herbívoros (cercados cinegéticos) sobre la regeneración. Los cerramientos de grandes superficies y la reducción de la carga de herbívoros es una medida cada vez más habitual en los programas de manejo y conservación del Parque, llevados a cabo con el fin de promover la regeneración natural de las especies de *Quercus*, en particular del alcornoque (Anónimo, 2005). Aunque no se ha analizado en este estudio, es evidente el efecto protector de los cercados sobre las plántulas y brinzales en su interior, en especial de las plantas más palatables (como ejemplo en otros sistemas mediterráneos véase Baraza et al., 2004). La capacidad de resistir la herbivoría (mediante tóxicos, espinas, etc.) y tolerar sus daños (p. ej., mediante el rebrote) puede significar un componente importante del nicho de regeneración multidimensional en especies de bosques (p. ej., Carnham et al., 1996; Carlton & Bazzaz, 1998). Sin embargo, se ha observado un cierto efecto negativo del cercado sobre el reclutamiento, al menos durante la fase de semilla. Así, las tasas de depredación de bellotas fueron más elevadas (para algunos tipos de micrositios) en el interior de las mallas de exclusión (véase **capítulo 5**). Posiblemente, el empleo de cercados genera localmente un aumento no deseado en la abundancia de roedores, al excluir indirectamente a sus depredadores, reducir la competencia con los grandes herbívoros y aumentar la cubierta de vegetación y de refugio. Por ello, a la hora de diseñar las estrategias más adecuadas para favorecer la conservación y mantenimiento de la regeneración natural del bosque, también hay que tener en cuenta la acción de estos pequeños animales y los posibles efectos indirectos de las prácticas empleadas.

BIBLIOGRAFÍA

- Anónimo (2005) *PORN / PRUG / PDS Parque Natural Los Alcornocales*. Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente, Sevilla, España.
- Augspurger, C.K. & Kitajima, K. (1992) Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology*, **73**, 1270-1284.
- Baraza, E., J.M. Gómez, J.A. Hódar, y R. Zamora (2004). Herbivory has a greater impact in shade than in sun: responses of *Quercus pyrenaica* seedlings to multifactorial environmental variation. *Canadian Journal of Botany*, **82**, 357-364.
- Battaglia, L.L. & Sharitz, R.R. (2006) Responses of floodplain forest species to spatially condensed gradients: a test of the flood-shade tolerance tradeoff hypothesis. *Oecologia*, **147**, 108-118.
- Blondel, J. & Aronson, J. (1999) *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford, Inglaterra.
- Bonfil, C. (1998) The effect of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, **85**, 79-87.
- Brokaw, N.V.L. (1985) Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, **66**, 682-687.
- Calvo, L., Tárrega, R. & De Luis, E. (2002) The dynamics of mediterranean shrubs species over 12 years following perturbations. *Plant Ecology*, **160**, 25-42
- Camarero, J.J. & Gutiérrez, E. (1999) Structure and recent recruitment at alpine forest-pasture ecotones in the Spanish central Pyrenees. *Ecoscience*, **6**, 451-464.
- Canadell, J. & López-Soria, L. (1998) Lignotuber reserves support regrowth following clipping of two Mediterranean shrubs. *Functional Ecology*, **12**, 31-38.
- Carlton, G. C., and F. A. Bazzaz. 1998. Regeneration of three sympatric birch species on experimental hurricane blowdown microsites. *Ecological Monographs*, **68**, 99-120.
- Carnham, C. D., A. R. Berkowitz, V. R. Kelly, G. M. Lovett, S. V. Ollinger, and J. Schnurr (1996) Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**, 1521-1530.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., & Gómez, J.M. (2004) Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, **92**, 266-277.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., & Gómez, J.M. (2005) Alleviation of summer drought boosts establishment success of *Pinus sylvestris* in a Mediterranean mountain: an experimental approach. *Plant Ecology*, **181**, 191-202.
- Cipollini, M.L. & Stiles, E.W. (1991) Seed predation by the bean weevil *Acanthoscelides obtectus* on *Phaseolus* species: consequences for seed size, early growth and reproduction. *Oikos*, **60**, 205-214.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. (1989) The role of physical damage in the seedling regime of a neotropical rain forest. *Oikos*, **55**, 225-230.

- Connell, J.H. (1971) *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees*. Center for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, Holanda.
- Delpérée, C., Kinet, J.M., & Lutts, S. (2003) Low irradiance modifies the effect of water stresses on survival and growth-related parameters during the early developmental stages of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Physiologia Plantarum*, **119**, 211-220.
- Espelta, J.M. (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.
- Ferrero, A. F. (1991) Effect of compaction simulating cattle trampling on soil physical characteristics in woodland. *Soil and Tillage Research*, **19**, 319-329.
- Ganeshiah, K.N. & Shaanker, U. (1991) Seed size optimization in a wind dispersed tree *Butea monosperma*: a trade off between seedling establishment and pod dispersal efficiency. *Oikos*, **60**, 3-6.
- García-Fayos, P. & Verdú, M. (1998) Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacea lentiscus* L. *Acta Oecologica*, **19**, 357-366.
- García, D. (2001) Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 839-848.
- Godron, M., Guillerm, J. L., Pisonet, P., Thiault, M., Trabaud, L. (1981) Dynamics and management of vegetation. En: *Mediterranean-type shrublands, Ecosystems of the World*, vol. 11, pp. 317-345, Di Castri, F., Goodall, W., Specht, R. L. (ed.). Elsevier, Amsterdam, Holanda.
- Gómez, J.M., García, D., & Zamora, R. (2003) Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management*, **180**, 125-134.
- Gómez, J.M. (2004) Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution*, **58**, 71-80.
- Harms, K.E., Wright, J.S., Calderón, O., Hernandez, A., & Herre, E.A. (2000) Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, **404**, 493-495.
- Hedge, S.G., Uma Shaanker, R., & Ganeshiah, K.N. (1991) Evolution of seed size in the bird-dispersed tree *Santalum album* L.: a trade-off between seedling establishment and dispersal efficiency. *Evolution Trends in Plants*, **5**, 131-135.
- 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., Jordano, P., Lopez-Soria, L., & Amat, J.A. (1994) Recruitment of a Mast-Fruiting, Bird-Dispersed Tree: Bridging Frugivore Activity and Seedling Establishment. *Ecological Monographs*, **64**, 315-344.

- Herrera, J. (1995) Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management*, **76**, 197-201.
- Holmgren, M., M. Scheffer, & M. A. Huston (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, **78**, 966-1975.
- Hubbell, S.P. (1980) Seed Predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos*, **35**, 214-229.
- Hulme, P.E. & Kunt, M.K. (1999) Rodent post-dispersal seed predation in deciduous woodland: predator response to absolute and relative abundance of prey. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 417-428.
- Iwasa, Y. & Kubo, T. (1997) Optimal size of storage for recovery after unpredictable perturbations. *Evolutionary Ecology*, **11**, 41-65.
- Izhaki, I., Walton, P.B., & Safriel, U.N. (1991) Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean scrub. *Journal of Ecology*, **79**, 575-590.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of the tree species in tropical forests. *American Naturalist*, **104**, 501-528.
- Jones, R.H. & Sharitz, R.R. (1998) Survival and growth of woody plant seedlings in the understorey of floodplain forests in South Carolina. *Journal of Ecology*, **86** 574-587.
- Jordano, P., Pulido, F., Arroyo, J., García-Castaño, J.L., & García-Fayos, P. (2004) Procesos de limitación demográfica. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, (F. Valladares ed.). Ministerio de Medio Ambiente. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid, España.
- Kevin, A.E. & Brooks, J.R. (2003) Prolonged flooding decreased stem density, tree size and shifted composition towards clonal species in a central Florida hardwood swamp. *Forest Ecology and Management*, **173**, 261-279.
- Kikuzawa, K. (1988) Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest. 2. Scatterhoarding by mice. *Forest Ecology and Management*, **25**, 9-16.
- Kobe, R. K. (1999) Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology*, **80**, 187-201.
- Lloret, F., C. Casanovas, & J. Peñuelas (1999) Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root: shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Functional Ecology*, **13**, 210-216.
- Marañón, T., Camarero, J.J., Castro, J., Díaz, M., Espelta, J.M., Hampe, A., Valladares, F., Verdú, M., & Zamora, R. (2004) Heterogeneidad ambiental y nichos de regeneración. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, F. Valladares (ed.). Ministerio de Medio Ambiente. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid, España.
- Moegenburg, S.M. (1996) Sabal palmetto seed size: causes of variation, choice of predators, and consequences for seedlings. *Oecologia*, **106**, 539-543.
- Molofsky, J. & Augspurger, C.K. (1992) The effects of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology*, **73**, 68-77.

- Nicotra, A. B., R. L. Chazdon, & S. V. B. Iriarte. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, **80**, 1908-1926.
- Pacala, S. W., & D. Tilman (1994) Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *American Naturalist*, **143**, 222-257.
- Pate, J. S., Froend, R. H., Bowen, B. J., Hensen, A. & Kuo, J. (1990) Seedling growth and storage characteristics of seeder and resprouter species of Mediterranean-type ecosystems of S. W. Australia. *Annals of Botany*, **65**, 585-601.
- Poorter, L., & S. A. Rose (2005) Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia*, **142**, 378-387.
- Pulido, F.J. & Díaz, M. (2005) Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Écoscience*, **12**, 92-102.
- Quero, J. L., R. Villar, T. Marañón, & R. Zamora (2006) Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist*, **170**, 819-834.
- Sakio, H. (2005) Effects of flooding on growth of seedlings of woody riparian species. *Journal of Forest Research*, **10**, 341-346.
- Seiwa, K. & Kikuzawa, K. (1996) Importance of seed size for establishment of seedlings of five deciduous broadleaved tree species. *Vegetatio*, **123**, 51-64.
- Silvertown, J. & Bullock, J.M. (2003) Do seedlings in gaps interact? A field test of assumptions in ESS seed size models. *Oikos*, **101** (3), 499-504.
- Silvertown, J. (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, **19** (11), 605-611
- Streng, D.R., Glitzenstein, J.S., & Harcombe, P.A. (1989) Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. *Ecological Monographs*, **59**, 177-204.
- Tilman, D. & Pacala, S. (1993) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, EEUU.
- Trowbridge, W.B., Kalmanovitz, S., & Schwartz, M.W. (2005) Growth of valley oak (*Quercus Lobata* Nee) in four floodplain environments in the Central Valley of California. *Plant Ecology*, **176**, 157-164.
- Vance, N.C. & Zaerr, J.B. (1991) Influence of drought stresses and low irradiance on plant water relations and structural constituents in needles of *Pinus ponderosa* seedlings. *Tree Physiology*, **8**, 175-184.
- Wada, N. (1993) Dwarfs bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. *Oecologia*, **94**, 403-407.
- Xiao, Z., Zhang, Z., & Wang, Y. (2005) The effects of seed abundance on seed predation and dispersal by rodents in *Castanopsis fargesii* (Fagaceae). *Plant Ecology*, **177**, 249-257.



CONCLUSIONES



1. La composición y abundancia de especies en el dosel arbóreo-arbustivo de los sitios de bosque estudiados no se vieron reflejadas en los valores de densidad de sus bancos de plántulas. Algunas especies, tales como *Viburnum tinus* o *Phillyrea latifolia*, a pesar de estar menos representadas en los estratos verticales del bosque, contaron con un elevado número de plántulas recién emergidas en el suelo con una alta probabilidad de supervivencia durante sus primeros años de vida. Estas especies, clasificadas en este estudio como más eficientes en las primeras fases del ciclo de regeneración natural, podrían llegar eventualmente a reemplazar en un futuro a aquéllas que hoy dominan el dosel de estos bosques, pero presentan algún tipo de limitación demográfica, como fue el caso de *Arbutus unedo*, *Pistacia lentiscus* o incluso las dos especies de *Quercus*.
2. Los procesos de emergencia y supervivencia de plántulas de las principales especies leñosas del área de estudio estuvieron condicionados por un conjunto de factores específico y diferente para cada una de ellas. La densidad de plántulas leñosas (que puede reflejar el nivel de competencia) y la distancia al adulto conoespecífico más cercano, así como a otras especies leñosas de frutos carnosos (en el caso de especies endozoócoras) condicionaron la probabilidad de éxito durante estas primeras fases del estadio de plántula, en gran parte de las especies estudiadas. En relación al medio físico, los principales factores que condicionaron tanto la abundancia como la posterior supervivencia de las plántulas resultantes, en muchas de las especies de estudio, fueron: la disponibilidad hídrica del suelo, la intensidad lumínica a nivel del sotobosque, así como otros parámetros edafológicos relacionados con la fertilidad, la acidez, la textura o el espesor de la capa de hojarasca. La gran diversidad de factores influyentes en estas primeras fases del ciclo de regeneración y la forma diferencial en que afectaron a las distintas especies que componen la comunidad del bosque, ponen de manifiesto distintos requerimientos y sugieren la existencia de nichos de regeneración distintivos para cada una de ellas.
3. Las prácticas de rozas y aclareos de matorral generaron una serie de cambios sobre las condiciones microambientales, que afectaron tanto a la biodiversidad de la comunidad de herbáceas como al proceso de reclutamiento de muchas especies leñosas. Por un lado, estas prácticas silvícolas aparentemente ejercieron un efecto positivo sobre el proceso de regeneración natural de algunas especies leñosas, aumentando la abundancia de plántulas o

favoreciendo su supervivencia, en función de las características del bosque. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la introducción de la maquinaria motorizada en los últimos años supone un riesgo para las plántulas y brinzales de ser cortados e impedir su crecimiento y desarrollo. Por otro lado, la práctica de rozas y aclareos de matorral provocó un doble efecto sobre los diferentes componentes de diversidad: por un lado incrementó el número de especies herbáceas (diversidad α), mediante un enriquecimiento en especies colonizadoras (más típicas de pastizal), pero por otro lado redujo la heterogeneidad de la comunidad en términos de composición específica (diversidad β).

4. Los cambios acontecidos sobre las comunidades de plantas, en respuesta a la práctica de rozas y aclareos, no fueron persistentes a lo largo del tiempo y, en un período de cinco años (inferior a la frecuencia establecida entre sucesivos tratamientos), el sistema se asemejó bastante al estado inicial presente antes de la perturbación. La capacidad de recuperación pudo verse favorecida, en gran parte, por la capacidad de rebrote de la mayor parte de las especies leñosas de matorral, que crecieron rápidamente después de la perturbación, devolviendo unas condiciones microambientales a nivel del sotobosque muy parecidas a las iniciales.
5. Las dos especies de *Quercus* estudiadas - *Q. suber* y *Q. canariensis* - mostraron una gran variabilidad en la producción de semillas, con un fuerte grado de asincronía entre ellas, a dos escalas temporales diferentes: una inter-anual y otra intra-anual (fenológica). *Q. canariensis* se desprende de las bellotas de manera más temprana que *Q. suber*, por lo que puede suponerse que los picos máximos de floración y polinización también ocurren en períodos diferentes y, por tanto, estos procesos pueden estar afectados de manera diferencial por cortos episodios de condiciones climatológicas desfavorables.
6. La variabilidad en la producción de semillas entre individuos de la misma especie fue también muy alta, de modo que la mayor parte de la cosecha fue debida a unos pocos árboles productores, responsables de entre el 50% y el 80% de la producción anual. En el caso de *Q. canariensis*, la producción de bellotas estuvo correlacionada positivamente con el tamaño del individuo (tanto en términos de área de la copa como de área basimétrica) y negativamente con la densidad de árboles vecinos.

7. Del total de bellotas fertilizadas, tan sólo un 10% en *Q. canariensis* y un 15% en *Q. suber* quedaron disponibles como bellotas sanas para la siguiente fase del ciclo reproductivo. En primer lugar, la mayor proporción de pérdidas fue consecuencia de una abscisión prematura de los frutos (abortos), con una tasa significativamente mayor para *Q. canariensis*. En segundo lugar, de todas las bellotas que alcanzaron su desarrollo normal, alrededor del 50% fueron parcialmente consumidas por diferentes tipos de depredadores. Un alto porcentaje fue debido al ataque de larvas de insectos (de los géneros *Cydia* y, sobre todo, *Curculio*), también significativamente superior en el caso de *Q. canariensis*. De acuerdo con los resultados obtenidos en los experimentos de laboratorio, la depredación por larvas ejerció un efecto negativo sobre la viabilidad de las semillas y redujo la tasa de crecimiento de la radícula en las dos especies de estudio, pudiendo verse afectadas por tanto otras fases posteriores de sus ciclos regenerativos.

8. La depredación post-dispersiva de bellotas se comportó como un importante “cuello de botella” en el ciclo de regeneración natural de las dos especies de *Quercus* estudiadas. La probabilidad de que una bellota fuera depredada dependió de muchos factores:
 - El mayor tamaño de sus semillas y probablemente otros aspectos intrínsecos de la especie (como el contenido en taninos u otros metabolitos secundarios), determinaron una tasa superior de consumo sobre las bellotas de *Q. suber*.

 - Algunos factores relacionados con la dispersión, tales como el tipo de micrositio al que llega la bellota o el hecho de que ésta sea o no enterrada por los dispersores, influyeron mucho sobre las tasas finales de depredación. Así, la probabilidad de ser depredada fue mayor sobre las bellotas que habían sido dispersadas experimentalmente sobre la superficie del suelo (no enterradas), especialmente en aquellos micrositios de mayor cubierta vegetal.

 - La disponibilidad natural de semillas en el suelo también ejerció un efecto muy importante, registrándose unas tasas más altas de consumo de bellotas en los años de menor producción de frutos.

- Finalmente, otros factores externos del medio, como la exclusión de grandes herbívoros a través de los cercados cinegéticos, también modificaron la probabilidad de depredación post-dispersiva en las dos especies de estudio.
9. Este trabajo de investigación también documenta por primera vez el comportamiento singular de un escarabajo coprófago, *Thorectes lusitanicus*, que amplía su dieta durante el otoño para alimentarse de bellotas, con las que previamente se entierran bajo tierra e incluso pueden hacer rodar algunos centímetros. El patrón de depredación post-dispersiva de bellotas por *T. lusitanicus* fue muy variable. Por un lado, debido a su alta dependencia con la disponibilidad de excrementos de grandes herbívoros, las tasas más altas de manipulación de bellotas se dieron en el sitio de bosque de *Panera* (sobre todo en el exterior del cercado, sin exclusión de grandes herbívoros), que contaba con una carga de ungulados domésticos y salvajes mucho más importante. Por otro lado, los micrositios localizados bajo árbol (sombra intermedia) fueron los que contaron con una mayor abundancia de ejemplares de esta especie de coleóptero (probablemente atraídos por la mayor disponibilidad de bellotas en el suelo) y, por tanto, también fue donde se recogieron las tasas más altas de manipulación de bellotas por escarabajos. Finalmente, a pesar de presentar una marcada preferencia por las bellotas de *Q. suber*, la mayor disponibilidad de semillas de *Q. canariensis* (debido a su fenología más temprana) durante el pico de máxima actividad de *T. lusitanicus* y la menor dureza de su cáscara, probablemente fueron las causas principales de los valores más altos de manipulación por escarabajos registrados para esta última especie.
 10. *T. lusitanicus* no sólo actúa como un importante depredador post-dispersivo de bellotas en el área de estudio, sino también como un auténtico dispersor secundario. Así, una pequeña proporción de las bellotas enterradas no fueron consumidas por completo (con mayor probabilidad para *Q. suber* que para *Q. canariensis*), lo cual supuso una ventaja en la protección frente a otros depredadores, así como favoreció la emergencia y posterior supervivencia de plántulas.
 11. La probabilidad de éxito en las fases de germinación, emergencia y supervivencia de plántulas, para las dos especies de *Quercus*, estuvo afectada por tres factores principales: la humedad del suelo, la disponibilidad lumínica a nivel del sotobosque y el tamaño de la semilla. Por un lado, además del efecto

negativo generado por la falta de agua durante el período estival, el alto nivel de humedad en el suelo registrado durante la época lluviosa (que generó episodios temporales de encharcamiento, especialmente en los micrositios más abiertos) fue el principal factor que limitó el reclutamiento de plántulas, reduciendo las probabilidades de germinación y emergencia, y aumentando el tiempo requerido por la bellota para emerger (lo cual a su vez disminuyó la probabilidad de supervivencia durante el verano). Por otro lado, la falta de luz redujo la tasa de supervivencia de plántulas en ambas especies, probablemente por la limitación en la fotosíntesis y ganancia de carbono. Finalmente, el mayor tamaño de los cotiledones favoreció la germinación y emergencia de plántulas, a la vez que aumentó el crecimiento de la radícula en ambas especies de *Quercus*.

12. Teniendo en cuenta las tres fases demográficas estudiadas en el experimento de siembra (germinación, emergencia y supervivencia de plántulas), el porcentaje de reclutamiento efectivo fue similar en las dos especies de estudio (12.5% para *Q. canariensis* y 9.8% para *Q. suber*). Así, la tasa más baja de germinación que presentó *Q. canariensis* en comparación con *Q. suber*, se vio compensada por su mayor grado de éxito durante la fase de supervivencia de plántulas. Sin embargo, *Q. canariensis* fue la única que respondió de manera positiva a la adición de agua durante el período estival y, además, mostró un mayor grado de tolerancia al encharcamiento en los experimentos de laboratorio. Esta doble particularidad puede ayudar a explicar la distribución natural que presenta esta especie en el área de estudio, donde aparece de manera más frecuente en las zonas más húmedas y sombrías, generalmente asociada a cursos de agua.
13. La variación en el crecimiento de plántulas en las dos especies de *Quercus* estuvo influenciada principalmente por el nivel de irradiancia y por el peso inicial de la semilla, aunque la contribución relativa de estas dos variables dependió del año de vida de la plántula. Durante el primer período de crecimiento, el peso de la bellota fue el principal factor que explicó la mayor parte de la varianza, estando correlacionado positivamente con gran parte de los parámetros de crecimiento estudiados. En cambio, durante el segundo año, además de la importancia mantenida del peso de la bellota (arrastrada del año anterior), la cantidad de luz disponible para la plántula fue el factor que más contribuyó a su crecimiento. Así, un mayor nivel de irradiancia en el

sotobosque propició unas tasas más altas de crecimiento (RGR_a) en las plántulas de ambas especies de *Quercus*. Además de estos dos factores, el grado de compactación superficial del suelo también ejerció un efecto significativo sobre determinados parámetros del crecimiento de la plántula, ejerciendo esta vez un efecto negativo en el caso de *Q. canariensis*.

14. Las diferencias interespecíficas encontradas en términos de crecimiento, una vez que la plántula se ha desvinculado por completo de la semilla, pueden reflejar la estrategia foliar diferencial (perennifolia frente a semicaducifolia), así como la distribución predominante que presentan como adultos a lo largo del gradiente de luz. Por un lado, el mayor tamaño de las hojas de *Q. canariensis* y los valores más elevados de asimilación (NAR_a) y crecimiento (RGR_a) de la plántula en condiciones limitantes de luz, apoyan las hipótesis que predicen una mayor velocidad de crecimiento en las especies de hábito caducifolio. Por otro lado, la mayor tolerancia a la sombra que mostraron las plántulas de *Q. canariensis*, durante su segundo año de vida, podría explicar en parte su distribución en el área de estudio, donde predominantemente ocupa las zonas más húmedas y umbrías.
15. La síntesis de los procesos del reclutamiento temprano indicaron que tan sólo entre el 0.15 y el 0.98% de las semillas producidas dieron lugar a una plántula de dos años de *Q. canariensis*, mientras que entre el 0.025 y el 1.14% llegaron a esta misma fase en el caso de *Q. suber*. La elevada tasa de abortos, la alta probabilidad de depredación post-dispersiva de bellotas y la baja supervivencia de plántulas durante el verano fueron las principales causas limitantes del reclutamiento en ambas especies de *Quercus*.
16. El proceso final de reclutamiento varió enormemente en función del tipo de micrositio al que fue dispersada la bellota, siendo aquéllos localizados bajo árbol (media sombra) los más aptos para la regeneración de las dos especies de *Quercus*. Estos resultados experimentales concuerdan con la abundancia natural de brinzales en el área de estudio. La calidad de los diferentes micrositios varió a lo largo del ciclo de regeneración, apareciendo algunos desacoplamiento entre fases. Los mayores desajustes se dieron en los sitios abiertos, donde la probabilidad de reclutamiento acumulada fue muy baja, pero las plántulas supervivientes produjeron una biomasa aérea final más importante.