

## Capítulo 1

### Introducción general

Comprender los factores y mecanismos que regulan la estructura y dinámica de los ensamblajes biológicos es una cuestión fundamental de la ecología vegetal y de la biología de la conservación (Whittaker 1970; Crawley 1986; Huston 1994; Hubbell 2001). Los factores ambientales a gran escala, los factores locales, las perturbaciones, y las interacciones entre las especies determinan la dinámica y composición de las comunidades vegetales (Whittaker 1956; Grime 1979; Tilman 1990). Investigar de qué forma estos factores interactúan y controlan la distribución local de las especies de plantas ayuda a explicar la estructura y composición de las comunidades a lo largo de gradientes ambientales. Además, permite anticipar sus trayectorias futuras ante perturbaciones o cambios en las condiciones ambientales y por tanto, genera un conocimiento y una información esenciales para lograr una gestión de los ecosistemas más eficaz.

La creciente disponibilidad de observaciones sobre la distribución de especies, el acceso a información ambiental proveniente de muestreos sistemáticos, así como el desarrollo de métodos estadísticos con el creciente aumento de la capacidad computacional, han generado en las últimas décadas nuevas oportunidades para explorar la estructura de las comunidades vegetales a lo largo de gradientes ambientales (Franklin 1998; Guisan y Zimmermann 2000; Guisan y Thuiller 2005). El estudio de las comunidades vegetales se ha fundamentado en gran medida en el análisis de patrones espaciales estáticos y en la identificación mediante modelos correlacionales de los factores (climáticos, topográficos, edáficos) relacionados con los procesos fisiológicos más relevantes que inciden sobre la presencia o ausencia de las especies en un territorio (Goldberg 1982; Roberts y Wuest 1999; Cavender-Bares *et al.* 2004; Coudun *et al.* 2006). Sin embargo, son necesarios análisis de la estructura de las comunidades (abundancia de especies, estructura de edades o tamaños) que permitan evaluar su estado de conservación y ayuden a interpretar mejor la dinámica de las comunidades y predecir los cambios futuros, particularmente en áreas donde las especies encuentran factores limitantes (ambientales o perturbaciones) para su regeneración y por tanto para su persistencia.

La naturaleza de la escala espacial de observación y la dimensión temporal toman especial relevancia a la hora de estudiar la dinámica y estructura de las comunidades (Levin 1992; Urban 2005). Por un lado, existe una jerarquía de factores ambientales que operan a diferentes escalas espaciales en las relaciones vegetación-ambiente; la relevancia de los distintos procesos varía en función de la escala. De esta forma, a niveles superiores factores como el clima serán determinantes, mientras que a escalas espaciales menores los factores locales o las interacciones bióticas ejercerán un mayor control (Reed *et al.* 1993; Pearson y Dawson 2003). Por otro lado, los efectos históricos como los cambios en las condiciones ambientales, las perturbaciones o el impacto de las actividades humanas han determinado la estructura actual de las comunidades (McGlone 1996). Dado que los ecosistemas son sistemas dinámicos que varían en el tiempo según las fluctuaciones ambientales y los mecanismos de respuesta de sus componentes (Levin 1981), incluir la componente temporal o histórica puede ampliar la visión de la dinámica de las comunidades más allá de la que reconocemos en el paisaje actual (Foster *et al.* 2002).

Los modelos correlacionales (también conocidos como modelos "top down", sensu Landsberg 1986) describen de forma empírica la relación entre diferentes variables y sirven para inferir los posibles mecanismos subyacentes. Las relaciones vegetación-ambiente son resultado de interac-

ciones complejas y normalmente no lineales entre los factores abióticos y los rasgos ecofisiológicos específicos de cada especie, de las interacciones de competencia y facilitación dentro y entre especies, así como de procesos a nivel poblacional como la limitación en el reclutamiento. Además, todos estos procesos operan dentro de paisajes heterogéneos sujetos a perturbaciones naturales o de origen antrópico.

Por tanto, para profundizar en el conocimiento sobre la estructura y la dinámica de los ecosistemas es necesario conectar explícitamente la dinámica de poblaciones con los condicionantes ambientales mediante métodos cuantitativos; para ello se requiere tanto información descriptiva a nivel de comunidad como información experimental a nivel de individuo / población (ej., Pacala y Hurtt 1993; Purves *et al.* 2007). La combinación de técnicas empíricas y teóricas utilizadas recientemente en ecología forestal han supuesto un gran avance en la comprensión de los principales mecanismos que controlan los patrones de distribución y estructura de las comunidades. En las últimas décadas se han desarrollado modelos de proceso (o "bottom up", sensu Landsberg 1986) que intentan explicar o predecir la estructura y dinámica del bosque a partir de procesos que tienen lugar a niveles de organización inferiores, como por ejemplo procesos fisiológicos o procesos demográficos tales como la dispersión de semillas o la competencia (Shugart 1984; Pacala *et al.* 1996). Una vez que los patrones son detectados, y definidos como una descripción de la variación de la distribución de los organismos, el siguiente paso ha de identificar los factores determinantes de dichos patrones y los mecanismos que los generan y mantienen (Levin 1992).

Esta Tesis Doctoral se centra en el estudio de la estructura y dinámica de los bosques mediterráneos con especial énfasis en los procesos de regeneración forestal. Los bosques mediterráneos configuran paisajes muy heterogéneos, con una alta diversidad biológica, en los que las alteraciones debidas a las actividades humanas han jugado un papel determinante (Thirgood 1981; Blondel y Aronson 1995; Marañón y Ojeda 1998). Factores como la deforestación, la frecuencia de incendios y los cambios en los usos del suelo entre otros, han configurado en gran parte el paisaje mediterráneo actual (Blondel y Aronson 1999; Carrión *et al.* 2003). Por tanto, la acción antrópica durante los últimos milenios parece haber sido un elemento crítico de perturbación.

El estudio de los factores que controlan la distribución y composición de la vegetación mediterránea se ve limitado por la existencia de una estructura marcadamente antrópica que dificulta la aplicación de métodos convencionales de análisis de gradientes. Por otra parte, existe una información todavía limitada sobre la autoecología de las principales especies mediterráneas. En muchos casos no se conoce en profundidad qué factores han configurado la estructura y composición actual de los bosques, ni cómo las especies responden al estrés ambiental. Esta información es relevante a la hora de planificar una gestión forestal sostenible, más si cabe teniendo en cuenta los rápidos cambios que los ecosistemas forestales, particularmente en la región Mediterránea, están experimentando actualmente en su estructura causados por la fragmentación, los incendios o el abandono agrícola (OSE 2006). Además, estos ecosistemas aparecen como muy vulnerables al cambio en las condiciones ambientales que se prevén bajo los escenarios de cambio global (relativos a nuevos usos del suelo y a la variación en la temperatura y el régimen de precipitaciones), especialmente críticos para el sur de la cuenca Mediterránea (Schröter *et al.* 2005; IPCC 2007). Es necesario por tanto obtener un conocimiento básico de los procesos que controlan el establecimiento y desarrollo de las especies forestales, sus interrelaciones, así como su respuesta ante el estrés ambiental.

Estudios recientes en ecosistemas mediterráneos han demostrado la importancia de factores tanto abióticos como bióticos, así como la influencia de las perturbaciones en la composición de los bosques (Espelta *et al.* 1995; Pulido *et al.* 2001; Zamora *et al.* 2001). Concretamente los estudios empíricos muestran que la transición entre la fase de semilla y la fase de plántula es crítica, y puede ser clave para comprender la dinámica de los bosques mediterráneos (ej., Herrera *et al.* 1994; Jordano y Herrera 1995). La regeneración natural de la mayoría de las especies leñosas mediterráneas es escasa. En particular, es importante mejorar nuestro conocimiento de los requerimientos de la regeneración en las especies coexistentes de los bosques Mediterráneos. La luz y el agua parecen ser los principales factores que limitan el establecimiento de plántulas en ambientes mediterráneos, especialmente debido a la gran mortalidad de plántulas durante el periodo de sequía estival (Rey Benayas 1998; Marañón *et al.* 2004). La heterogeneidad de las condiciones del sotobosque afecta de forma diversa a la emergencia, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de las diferentes especies. Estas diferencias en el nicho de regeneración pueden contribuir a la coexistencia de las especies (Grubb 1977; Silvertown 2004). Dada la heterogeneidad tanto espacial como temporal de los recursos luz y agua en estos ecosistemas (Gómez-Aparicio *et al.* 2005; Quilchano *et al.* 2008), la respuesta diferencial de las especies bajo diferentes condiciones (sombra y disponibilidad de agua) en sus primeras etapas de desarrollo, determinan en gran medida la dinámica y composición del rodal a lo largo de gradientes ambientales (Zavala y Zea 2004). La aplicación simultánea de modelización y experimentación permite la formulación de modelos calibrados con datos de campo que retengan los aspectos esenciales de la biología del sistema e identifiquen aspectos que son críticos para el mantenimiento de la estructura de la comunidad (Pacala *et al.* 1996). El estudio de estos mecanismos y el uso de modelos son esenciales para escalar los procesos que operan a nivel de individuo a una escala de organización mayor y poder comprender la estructura de las comunidades en el paisaje.

### **Objetivo general de la Tesis Doctoral**

La Tesis Doctoral tiene como objetivo principal estudiar los factores y procesos que controlan la dinámica y la composición del rodal en un bosque mediterráneo, en concreto en las masas mixtas de alcornoque (*Quercus suber* L.) y quejigo moruno (*Quercus canariensis* Willd.) de las sierras al norte del estrecho de Gibraltar (Parque Natural los Alcornocales, Cádiz-Málaga). Específicamente la investigación identifica qué factores históricos y ambientales han determinado la estructura actual de los bosques de alcornoque y quejigo, y analiza los patrones diferenciales de regeneración de las dos especies a lo largo de gradientes de heterogeneidad ambiental a pequeña escala que pueden ser determinantes para explicar la estructura del rodal y dinámica de estos bosques.

Para lograr este objetivo se han combinado análisis de gradientes a varias escalas espaciales y temporales, con datos experimentales y modelización. Así, en la primera parte de la investigación, y como introducción a los bosques de la zona de estudio, se analizaron los patrones de abundancia y el estado de regeneración de las principales especies forestales de Andalucía (géneros *Quercus* y *Pinus*) a lo largo de gradientes climáticos, fisiográficos y edáficos. Posteriormente, la investigación se centró en las dos especies de estudio, el alcornoque y el quejigo, incluyendo un análisis temporal de los cambios en su composición durante el último siglo y desarrollando estimadores estadísticos a partir de datos de inventarios forestales para identificar los principales factores abióticos y antrópicos que han determinado la estructura y composición actual de estos bosques a varias escalas espaciales. En la segunda parte de la tesis, se estudió la respuesta individual del alcornoque y del quejigo a las condiciones ambientales en el rodal (disponibilidad de luz y agua) parametrizadas con datos experimentales durante las fases principales del ciclo de rege-

neración, ya que los patrones diferenciales de reclutamiento de plántulas de las dos especies a lo largo de gradientes de heterogeneidad ambiental a pequeña escala pueden ser determinantes para explicar la estructura del rodal y predecir su dinámica. Por último, se ha elaborado una síntesis de los resultados obtenidos donde se discuten los procesos y factores que operan a diferentes escalas y determinan la estructura y regeneración de los bosques mediterráneos estudiados.

## **Estructura de la Tesis Doctoral y objetivos específicos de cada capítulo**

La presente Tesis se ha organizado por capítulos en formato de artículos científicos. Tras este capítulo introductorio (capítulo 1), se presentan cuatro capítulos en inglés con sus correspondientes secciones de introducción, material y métodos, resultados y discusión, todos ellos precedidos de un resumen en castellano e inglés. Estos capítulos reproducen los contenidos de artículos en preparación (capítulo 2), en prensa (capítulo 3) y en revisión (capítulos 4 y 5) en diferentes revistas científicas. Por último, el capítulo 6 desarrolla la discusión general y el capítulo 7 presenta las conclusiones de esta Tesis Doctoral. Cada capítulo tiene su propia sección de referencias. A continuación se describe el contenido y los objetivos específicos de cada capítulo. La metodología concreta empleada en cada estudio se desarrolla con mayor detalle en los capítulos correspondientes.

**Capítulo 2.** *Desacoplamiento entre la distribución de los bosques de *Pinus* y *Quercus mediterráneos* y su regeneración a lo largo de gradientes ambientales: ¿Qué papel juega la facilitación?*

En el capítulo 2 se presenta un estudio sobre los patrones de distribución de los bosques mediterráneos y de su estado de regeneración a lo largo de gradientes ambientales en Andalucía, a modo de descripción global e introducción al objeto de la investigación. Se seleccionaron las diez especies arbóreas principales de esta región mediterránea: cinco especies del género *Quercus* [*Quercus ilex* (encina), *Q. suber* (alcornoque), *Q. faginea*, (quejigo), *Q. canariensis* (quejigo moruno), y *Q. pyrenaica* (roble melojo)], y cinco especies del género *Pinus* [*Pinus halepensis* (pino carrasco), *P. pinaster* (pino resinero), *P. pinea* (pino piñonero), *P. nigra* (pino laricio), y *P. sylvestris* (pino silvestre)]. Se analizó la estructura del rodal a partir de los datos del Segundo Inventario Forestal Nacional -IFN2- (MMA 1996). Cada parcela del inventario se caracterizó con información ambiental independiente (climática, edáfica, topográfica y de frecuencia de incendios) en un Sistema de Información Geográfica (SIG), con el objetivo de conocer el estado de regeneración de estos bosques y describir los patrones de segregación y coexistencia de las especies a lo largo de gradientes ambientales. Se dio especial énfasis al análisis comparativo entre la abundancia de adultos y de la regeneración (plántulas y juveniles) de cada especie, para comprobar si mostraban diferentes requerimientos ambientales, y se exploraron posibles interacciones (competencia, facilitación) entre los *Pinus* y *Quercus* a lo largo de los gradientes ambientales principales.

Las preguntas específicas que se formularon en este estudio fueron:

¿Cuáles son los factores principales (climáticos, topográficos, edáficos, frecuencia de incendios) que explican las diferencias en los patrones de abundancia de las especies de *Pinus* y *Quercus* en Andalucía?

¿Cuál es el estado de regeneración que presentan estos bosques?- en concreto ¿qué especies presentan un problema (falta o limitación) de regeneración?

¿Difiere el nicho de regeneración de las especies de la distribución de los adultos a lo largo de los gradientes ambientales principales?

---

**Capítulo 3. Factores ambientales y antrópicos como determinantes de la composición de los bosques del sur de la Península Ibérica: hacia un predominio del alcornoque debido al manejo forestal del siglo XX**

El capítulo 3 se centra en las dos especies principales de estudio, el alcornoque y el quejigo moruno, para analizar en detalle qué factores han determinado la estructura actual de estos bosques a lo largo de gradientes ambientales y de manejo. De esta forma, se llevó a cabo un análisis de la estructura actual de los bosques de alcornoque y quejigo a lo largo de gradientes ambientales a dos escalas espaciales, regional y de paisaje, incorporando respectivamente información climática e información topográfica derivada de un modelo digital del terreno (MDT). El diseño de muestreo del IFN2 con 1 km de resolución es el más completo y con mejor resolución espacial disponible a escala regional. Sin embargo, este tipo de muestreo favorece a las especies abundantes, mientras que las especies más escasas o localizadas, como el quejigo moruno, quedan probablemente submuestreadas. De ahí la importancia de incluir información adicional de inventarios forestales con una resolución espacial menor (150 m) a escala de paisaje, proporcionada por las ordenaciones de montes.

Asimismo, se incorporó la escala temporal o histórica para conocer los cambios ocurridos en la composición de los bosques mixtos a lo largo del siglo pasado y evaluar la influencia que las actividades humanas más recientes (como la selvicultura) han podido ejercer sobre la composición de los bosques, aspectos que pocas veces se incluyen en este tipo de estudios biogeográficos. El factor antrópico es importante en el caso de especies como el alcornoque, cuyo aprovechamiento forestal principal (la producción de corcho para tapones) comenzó a finales del siglo XIX. Es por tanto probable que la componente económica haya determinado en gran medida la estructura de los bosques mixtos que observamos en la actualidad. Se analizaron las ordenaciones de montes e inventarios forestales llevados a cabo desde principios del siglo XX en nueve montes públicos del área del Parque Natural Los Alcornocales. Los cambios históricos en la composición de los bosques se relacionaron con las prácticas selvícolas, con indicadores socio-económicos como el precio del corcho y con las variaciones en la temperatura y precipitación ocurridas durante el último siglo en el área de estudio.

Las cuestiones concretas que se formularon fueron:

¿Cuál es la estructura actual de los bosques mixtos de alcornoque y quejigo a lo largo de gradientes climáticos y a lo largo de gradientes topográficos y de manejo?

¿Cómo han influido las actividades humanas en la estructura y composición de los bosques mixtos? - en concreto, ¿ha favorecido la selvicultura al alcornoque en detrimento de otras especies como el quejigo?

¿Han ocurrido cambios significativos en las condiciones ambientales (precipitación y temperatura) que hayan podido influir en la dinámica de los bosques durante el último siglo?

La segunda parte de la tesis doctoral, **Capítulo 4** y **Capítulo 5**, aborda el estudio de varias fases concatenadas del ciclo de regeneración del alcornoque y el quejigo: la remoción de bellotas que pueden ser depredadas o dispersadas por los animales consumidores (capítulo 4) y las fases de germinación, emergencia y supervivencia de plántulas (capítulo 5). Las diferencias que aparecen entre las especies durante estas fases tempranas juegan un papel decisivo en los patrones de

reclutamiento de nuevos individuos, que posteriormente pueden influir en la dinámica del bosque y determinar la segregación de las especies en el paisaje, especialmente en ambientes heterogéneos como los bosques mediterráneos. Las hipótesis de esta aproximación se basan en que tratándose de una especie esclerófila (el alcornoque) y otra semi-caducifolia (el quejigo), y dadas sus diferencias en la fenología y en el tamaño de semilla, ambas tendrán diferentes requerimientos de luz y agua y por tanto diferirán en sus nichos de regeneración. Para ello, se han parametrizado modelos de la probabilidad de supervivencia de los individuos para cada fase estudiada ajustando diferentes formas funcionales que cubren un amplio rango de posibles respuestas de las especies a los gradientes explorados. Esta aproximación permite identificar los ejes estratégicos a lo largo de los cuales las especies se diferencian (Kobe 1999).

Estos dos capítulos tratan de identificar los factores principales que limitan el reclutamiento de plántulas de las dos especies y de parametrizar la respuesta individual de cada especie a la heterogeneidad ambiental en sus primeras etapas de desarrollo para responder a las siguientes cuestiones:

¿Difieren el alcornoque y quejigo en su respuesta a los gradientes espaciales y temporales de disponibilidad de recursos (luz y agua) a pequeña escala en las fases estudiadas de su ciclo de regeneración?

¿Qué implicaciones ecológicas tienen los procesos de regeneración en la dinámica forestal y en la coexistencia de las especies de estudio?

**Capítulo 4.** *Remoción de bellotas de *Quercus suber* y *Q. canariensis*: consecuencias ecológicas del tamaño de semilla, de la cobertura vegetal y de la temporalidad en la caída de la bellota*

En concreto, en el capítulo 4 se estudiaron las tasas de remoción de bellotas de alcornoque y de quejigo colocadas experimentalmente sobre un suelo forestal (durante tres meses) a largo de un gradiente amplio de cobertura vegetal en dos años consecutivos. Se simuló el proceso de dispersión abiótica más común (por gravedad). Desde que las bellotas caen del árbol hasta que germinan pueden ser removidas por animales, principalmente roedores o aves, pero también por coleópteros coprófagos como *Thorectes lusitanicus*, descrito para nuestro sistema de estudio por Pérez-Ramos (2007). Estos animales pueden actuar como depredadores limitando la regeneración de las especies, aunque también pueden jugar un papel importante como dispersores secundarios. Los objetivos de este estudio fueron analizar si existía preferencia por alguna de las dos especies de estudio y si esta fase suponía un cuello de botella que limita el reclutamiento de nuevos individuos. Se construyeron modelos de la probabilidad de remoción de bellotas para el alcornoque y el quejigo en función de la estructura del hábitat (captando un gradiente continuo de cobertura vegetal), incluyendo el efecto del tiempo de la caída de la bellota y el tamaño de la semilla.

**Capítulo 5.** *La heterogeneidad del agua en el suelo y el tiempo de emergencia controlan el establecimiento de plántulas de tres especies de *Quercus**

La diferente respuesta de las especies arbóreas a la disponibilidad de recursos como la luz y el agua durante la fase crítica del establecimiento de plántulas puede influir en la dinámica forestal. Los estudios en bosques mediterráneos se han centrado fundamentalmente en el análisis de los efectos de la sombra y de la sequía estival en la supervivencia de plántulas. Sin embargo, no se conocen los efectos de las lluvias que caen desde el otoño hasta la primavera sobre las etapas

más tempranas (germinación y emergencia) del ciclo de regeneración. En el capítulo 5 se presentan los resultados de un experimento de siembra de bellotas de alcornoque y quejigo a lo largo de gradientes naturales y continuos de disponibilidad de luz y agua (durante los periodos húmedo y seco). Se incluyó también el roble melojo (*Quercus pyrenaica*), que forma pequeños rodales en las zonas de cumbre en el área de estudio, si bien para esta Tesis Doctoral son más relevantes los resultados descritos para el alcornoque y el quejigo. Las etapas de germinación de bellotas, emergencia de plántulas y supervivencia se monitorizaron durante un año y se construyeron modelos para cada fase y especie en función de la luz, el contenido del agua en el suelo y la compactación del suelo. Se estudió el efecto del riego, simulando lluvias esporádicas, sobre la supervivencia de las plántulas durante el periodo estival. Asimismo, se estudió la influencia de factores como el tiempo de emergencia y la variación del tamaño de bellota en el éxito de la regeneración natural de las especies de estudio, que pueden jugar un papel determinante en la dinámica de la regeneración de los bosques mediterráneos de *Quercus*.

### Capítulo 6. *Discusión general: síntesis a multiescala*

En el capítulo 6 se presenta una síntesis de los resultados de los cuatro capítulos anteriores tratando de integrar cómo los factores ambientales analizados explican la distribución y regeneración de las especies a distintas escalas espaciales (regional, de paisaje, de rodal y de micrositio) abordadas a lo largo de la tesis. Asimismo, se discute si la respuesta diferencial del alcornoque y el quejigo a la heterogeneidad ambiental a pequeña escala (gradientes de luz y agua) en las primeras fases de su ciclo de regeneración son clave para explicar la estructura de las masas mixtas y para predecir la dinámica de la regeneración de estos bosques.

### Bibliografía

- Blondel, J. y Aronson, J. (1995) Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean basin: human and non-human determinants. En: Davis, G.W. y Richardson, D.M. (eds.). Mediterranean-type ecosystems: the function of biodiversity, Springer-Verlag, Berlín, Alemania, pp. 43-119.
- Blondel, J. y Aronson, J. (1999) Biology and wildlife of the Mediterranean region. Oxford University Press, Nueva York, EE.UU.
- Carrión, J.S., Sánchez-Gómez, P., Mota, J.F., Yll, R. y Chaín, C. (2003) Holocene vegetation dynamics, fire and grazing in the Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene* 13: 839-849.
- Cavender-Bares, J., Kitajima, K. y Bazzaz, F.A. (2004). Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 oak species in North Central Florida. *Ecological Monographs* 74: 635-662.
- Coudun, C., Gégout, J.-C., Piedallu, C. y Rameau, J.-C. (2006). Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography* 33:1750-1763.
- Crawley, M.J. (ed.) (1986) Plant Ecology. Blackwell Scientific, Londres, Reino Unido.
- Espelta, J.M., Riba, M. y Retana, J. (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.
- Foster, D.R., Clayden, S., Orwig, D.A., Hall, B. y Barry, S. (2002) Oak, chestnut and fire: climatic and cultural controls of long-term forest dynamics in New England, USA. *Journal of Biogeography* 29: 1359-1379.
- Franklin, J. (1998) Predicting the distribution of shrub species in southern California from climate and terrain-derived variables. *Journal of Vegetation Science* 9: 733-748.
- Goldberg, D. E. (1982) The distribution of evergreen and deciduous trees relative to soil type: an example from the Sierra Madre, Mexico, and a general model. *Ecology* 63: 942-951.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M. y Zamora, R. (2005) Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *Journal of Ecology* 93: 1194-1202.

- Grime, J.P. (1979) Plant strategies and vegetation processes. John Wiley, Londres, Reino Unido.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Guisan, A. y Zimmermann, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Guisan, A. y Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecological Letters* 8: 993-1009.
- Herrera, C.M., Jordano, P., López-Soria, L. y Amat, J.A. (1994) Recruitment of a mast-fruited bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- Hubbell, S.P. (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, EE. UU.
- Huston, M.A. (1994) Biological diversity: the coexistence of species in changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- IPCC (2007) Climate Change 2007- The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fourth Assessment Report of IPCC. Cambridge, University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Jordano, P. y Herrera, C.M. (1995) Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience* 2: 230-237.
- Kobe, R.K. (1999) Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80: 187-201.
- Landsberg, J.J. (1986) Physiological ecology of forest production. Academic Press, Londres, Reino Unido.
- Levin, S. (1981) Mechanisms for the generation and maintenance of diversity in ecological communities. En: Hiorns, R.W. y Cooke, D. (eds.) The mathematical theory of the dynamics of biological populations II. Academic Press, Londres, Reino Unido, pp. 173-194.
- Levin, S. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943-1967.
- Marañón, T. y Ojeda, J.F. (1998) Ecology and history of a wooded landscape in southern Spain. En: Kirby, K.J. y Watkins, C. (eds.). The ecological history of European forests, CAB International, Wallingford, Reino Unido, pp. 107-116.
- Marañón, T., Zamora, R., Villar, R., Zavala, M.A., Quero, J.L., Pérez-Ramos, I.M., Mendoza, I. y 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: 187-196.
- MMA (Ministerio de Medio Ambiente) (1996) Segundo Inventario Forestal Nacional (1986-1996): bases de datos e información cartográfica. Banco de Datos de la Naturaleza, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, Spain.
- McGlone, M. (1996) When history matters: scale, time, climate and tree diversity. *Global Ecology and Biogeography Letters* 5: 309-314.
- OSE (Observatorio de la Sostenibilidad en España) (2006). Cambio de ocupación del suelo en España: implicaciones para la sostenibilidad. Mundi-Prensa, Madrid.
- Pacala, S.W. y Hurtt, G.C. (1993) Terrestrial vegetation and climate change: integrating models and experiments. En: Karaverira, P. y Kingsolver, J. (eds.). Biotic interactions and climate change. Sinauer Associates, Sunderland, EE. UU.
- Pacala, S.W., Canham, C.D., Saponara, J., Silander, J.A., Kobe, R.K. y Ribbens, E. (1996) Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66: 1-43.
- Pearson, R.G. y Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimatic envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361-371.
- Pérez-Ramos, I.M. (2007) Factores que condicionan la regeneración natural de especies leñosas en un bosque mediterráneo del sur de la Península Ibérica. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla.
- Pulido, F.J., Díaz, M. y Hidalgo de Trucios, S.J. (2001) Size structure and regeneration of Spanish holm oak *Quercus ilex* forest and dehesas: effects of agroforestry use on their long-term sustainability. *Forest Ecology and Management* 146: 1-13.
- Purves, D.W., Zavala, M.A., Ogle, K., Prieto, F. y Rey Benayas, J.M. (2007) Environmental heterogeneity, bird-mediated directed dispersal, and oak woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological Monographs* 77: 77-97.
- Quilchano, C., Marañón, T., Pérez-Ramos, I.M., Noejovich, L., Valladares, F. y Zavala, M.A. (2008) Patterns and ecological consequences of abiotic heterogeneity in managed cork oak forests of Southern Spain.



Ecological Research 23: 127-139.

- Reed, R.A., Peet, R.K., Palmer, M.W. y White, P.S. (1993) Scale dependence of vegetation-environment correlations: A case study of a North Carolina piedmont woodland. *Journal of Vegetation Science* 4: 329-340.
- Rey Benayas, J.M. (1998) Growth and survival in *Quercus ilex* L. seedlings after irrigation and artificial shading on Mediterranean set-aside agricultural lands. *Annales des Sciences Forestieres* 55: 801-807.
- Roberts, M. y Wuest, L.J. (1999) Plant communities of New Brunswick in relation to environmental variation. *Journal of Vegetation Science* 10: 321-334.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araujo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia, C.A., de la Vega-Leinert, A., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J.I., Kankaanpää, S., Klein, R.J.T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M.J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabate, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M.T., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S. y Zierl, B. (2005) Ecosystem service supply and vulnerability to Global Change in Europe. *Science* 310: 1333-1337.
- Shugart, H. H. (1984) *A Theory of Forest Dynamics*. Springer-Verlag, Nueva York, EE. UU.
- Silvertown, J. (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 605-611.
- Tilman, D. (1990) Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58: 3-15.
- Thirgood, J.V. (1981) *Man and the Mediterranean Forest. A history of resource depletion*. Academic Press, Londres, Reino Unido.
- Urban, D.L. (2005) Modeling ecological processes across scales. *Ecology* 86: 1996-2006.
- Whittaker, R.H. (1956) *Vegetation of the Great Smoky Mountains*. *Ecological Monographs* 26: 1-80.
- Whittaker, R.H. (1970) *Communities and Ecosystems*. McMillan, Nueva York, EE.UU.
- Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. y García, D. (2001) Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. *Forest Ecology and Management* 144: 33-42.
- Zavala, M.A. y Zea, G. E. (2004) Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Plant Ecology* 171: 197-207.